



THÈSE DE
DOCTORAT

2025

DIVERSITÉ, STRUCTURE ET DISTRIBUTION SPATIO-TEMPORELLE DES COMMUNAUTÉS D'ÉPONGES MARINES DANS LE NORD ET L'EST DE MADAGASCAR : APPROCHE TAXONOMIQUE ET MORPHOLOGIQUE

Lahitsiresy Max GASIMANDOVA





MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE
UNIVERSITÉ DE TOLIARA

INSTITUT HALIEUTIQUE ET DES SCIENCES MARINES

ECOLE DOCTORALE : SCIENCES MARINES ET HALIEUTIQUES

THESE

Pour l'obtention du diplôme de

DOCTORAT EN SCIENCES MARINES ET HALIEUTIQUES

OPTION : Gestion des Ressources Aquatiques et Aquaculture

Diversité, structure et distribution spatio-temporelle des communautés d'éponges marines dans le nord et l'est de Madagascar : approche taxonomique et morphologique

Par : GASIMANDOVA Lahitsiresy Max

Soutenu le 30 Avril 2025 à l'Université de Toliara, devant le jury composé de :

Président : Professeure RANAIVOSON Eulalie
Directeur de Thèse : Professeur MARA Edouard REMANEVY
Co-Directeur de Thèse : Professeur LAVITRA Thierry
Rapporteur interne : Professeur RAHERINIAINA Christian Edmond
Rapporteur externe : Professeur EECKHAUT Igor
Examineur : Dr./HDR TODINANAHARY Gildas Georges Boleslas
Examineur : Dr./HDR MAHAFINA Jamal Angelo



« Vagabonder à la surface des océans est souvent une source de sérénité et, parfois, permet de tutoyer ses rêves. S'y immerger, c'est s'ouvrir à son observation et à sa compréhension »

Nicolas Hulot

Remerciements

Que de rencontres au cours d'une thèse, quelques retrouvailles également, et surtout de nombreuses personnes à remercier. À toutes celles que j'oublierai : pardon d'avance et merci du fond du cœur.

Les travaux présentés dans cette thèse ont été réalisés en partie grâce aux données collectées par PharmaMar à Madagascar, fruit d'une collaboration entre l'École Doctorale Thématique en Sciences Marines et Halieutiques (EDT.SMH) de l'Université de Toliara et la société pharmaceutique PharmaMar. L'autre partie a bénéficié de l'appui financier de la Western Indian Ocean Marine Science Association (WIOMSA), à travers la bourse MARG-I.

Mes premiers remerciements vont au Prof. MARA Edouard Remanevy, mon directeur de thèse, qui m'a fait confiance et m'a offert l'opportunité de réaliser cette recherche. Il a dirigé ce travail avec professionnalisme, me consacrant beaucoup de temps et prodiguant de précieux conseils tout au long de ces cinq années, malgré ses nombreuses responsabilités.

Je remercie également mon co-directeur, le Prof. LAVITRA Thierry, pour son soutien scientifique, ses encouragements et ses conseils avisés, qui ont grandement contribué à l'aboutissement de ce travail.

Mes sincères remerciements vont aussi aux rapporteurs et examinateurs qui ont accepté de faire partie du jury de cette thèse et d'en évaluer le contenu.

J'exprime toute ma gratitude au Dr BOTOSOAMANANTO Radonirina Lebely et au Dr RANAIVOSON Bemana Njara, qui m'ont accompagnée depuis le début de cette aventure. Leur encadrement et leur soutien constant m'ont permis de garder le cap jusqu'au bout.

Je tiens également à remercier chaleureusement toutes les personnes avec qui j'ai collaboré tout au long de cette thèse. Une mention particulière à Santiago BUENO, sans qui les collaborations avec Madagascar n'auraient pas vu le jour. À l'équipe de PharmaMar : Jordi, Toni, et à l'équipe des plongeurs : Eric Jore, Fidy, Patrick, Joseph, Bernardin (†), Michel, Moïse et Diane. Merci également aux équipages des différents bateaux (GP, Sophisticated Lady, et Antsiva), pour leur professionnalisme qui a permis d'accomplir les missions en toute sécurité.

Ma reconnaissance va aussi à l'équipe scientifique : BENATREHINA Nelie, HOLONGOE Nirina, RAZAFIARINOSY Damien Daudet, TSIMBAZAFIHERY Jules Pierro, ANDRIAMBOLOLONIAINA Toky Fitahianjahary, ANDRIAMBOLOLONIAINA Fetra Voajanahary, RAHARONIRINA Francki, ainsi qu'à l'équipe du CNRO : Dolin et Jeff. Vous n'avez pas été seulement des collègues de travail, mais une véritable seconde famille, toujours présente et bienveillante.

Je remercie très sincèrement Dr RASOAMANANTO Irène (Directrice de l'IH.SM), Dr MAHAFINA Jamal (ancien Directeur de l'IH.SM) et Madame RAHOREANE Dasminà Micheline (Secrétaire de l'EDT-SMH) pour leur appui et leur facilitation des démarches administratives, qu'il s'agisse des inscriptions ou des demandes de financement.

Merci à tous les enseignants, et en particulier à Dr RAVELO Vololonavalona, qui m'a permis de dispenser des séances de TP et TD aux étudiants de première année de l'IH.SM depuis 2017. Je suis également reconnaissante envers tout le personnel technique et administratif de l'IH.SM, ainsi que mes collègues et membres de la COUT, pour leur amitié, leur fraternité et leur soutien. Un remerciement particulier à Dr RAMAHATRATRA Frédéric, Dr RANDRIANARIVO Mahery, RAZAKANDRAINY Andriamanjato, MAKA Dimbiniaina Olivier, MONJA Théodore, Madame Sarah ZERAMBAY, ainsi qu'aux chercheurs du CNRO.

Enfin, toute ma gratitude et mon profond respect vont à mes parents, pour leur soutien indéfectible et leurs conseils précieux qui ont été essentiels dans ma vie et mes études. À ma sœur et à mon frère, merci pour votre soutien moral et vos encouragements, qui m'ont toujours donné un élan immense, même à distance.

Résumé

Cette thèse s'intéresse à la diversité, à la structure et à la distribution spatio-temporelle des communautés d'éponges marines dans le nord et l'est de Madagascar. Bien que les récifs coralliens malgaches aient fait l'objet de nombreuses études, les éponges, pourtant essentielles au fonctionnement des écosystèmes marins, sont restées relativement peu documentées. À travers une approche intégrée combinant des analyses taxonomiques, morphologiques et écologiques, cette recherche vise à combler ce manque de connaissances, tout en contribuant à la valorisation scientifique et biotechnologique de ces organismes.

Les travaux ont été menés sur cinq grandes zones géographiques : Mahajanga, Voltigeur, Ambavanibe, Antsiranana et Sainte-Marie, ainsi que sur trois stations dans la baie de Nosy Be. Deux classes de profondeur ont été explorées (21–40 m et 41–60 m). L'échantillonnage, réalisé en plongée autonome, a permis d'inventorier les espèces selon les Unités Taxonomiques Opérationnelles (OTU), d'analyser la morphologie externe des éponges et de quantifier leur abondance et leur taille. Des méthodes statistiques multivariées (NMDS, PERMANOVA, GLM, etc.) ont été mobilisées pour étudier la variabilité spatiale et temporelle des assemblages.

Les résultats révèlent une grande diversité avec 278 OTUs identifiées. Une forte hétérogénéité spatiale de la richesse et de la composition taxonomique est observée entre les sites, notamment entre les deux profondeurs. L'assemblage des éponges est particulièrement riche dans les zones peu profondes (P1), avec un pic de diversité enregistré à Antsiranana. Par ailleurs, l'étude montre une bonne corrélation entre la diversité morphologique et la diversité taxonomique, faisant de la morphologie un indicateur utile pour l'identification rapide et le suivi des communautés d'éponges, notamment dans les zones mal couvertes par la taxonomie classique.

À l'échelle locale, l'analyse des données sur plusieurs années (2020 à 2022) met en évidence une dynamique marquée des communautés d'éponges en termes d'abondance, de composition et de structure de taille. Ces variations semblent influencées par les caractéristiques des substrats benthiques et les changements environnementaux.

Au-delà de sa portée écologique, cette thèse s'inscrit dans le cadre d'un partenariat avec l'entreprise biopharmaceutique PharmaMar, spécialisée dans la valorisation des ressources

marines à des fins de recherche en oncologie. Cette collaboration met en lumière le potentiel biotechnologique des éponges malgaches, dont une meilleure connaissance des ressources constitue un préalable indispensable à leur préservation durable.

En conclusion, cette étude démontre l'importance des éponges dans les récifs malgaches et l'intérêt d'approches intégrées pour leur étude. Elle appelle à renforcer les efforts de recherche, de conservation et de valorisation durable de cette biodiversité encore sous-explorée, notamment à travers des suivis à long terme et l'intégration d'outils moléculaires.

Mots-clés : Éponges marines – Madagascar – Diversité – Distribution – Morphologie – Taxonomie – Récifs coralliens – Biotechnologie marine – Conservation – Dynamique écologique

Abstract

This thesis focuses on the diversity, structure, and spatio-temporal distribution of marine sponge communities in northern and eastern Madagascar. Although Malagasy coral reefs have been widely studied, sponges—despite their essential role in marine ecosystem functioning—remain relatively under-documented. Through an integrated approach combining taxonomic, morphological, and ecological analyses, this research aims to fill this knowledge gap while contributing to the scientific and biotechnological valorization of these organisms.

Fieldwork was conducted across five major geographic areas: Mahajanga, Voltigeur, Ambavanibe, Antsiranana, and Sainte-Marie, as well as three stations in the Nosy Be Bay. Two depth classes (21–40 m and 41–60 m) were explored. Sampling was performed using autonomous diving, allowing for species inventory based on Operational Taxonomic Units (OTUs), analysis of external sponge morphology, and quantification of their abundance and size. Multivariate statistical methods (NMDS, PERMANOVA, GLM, etc.) were applied to assess spatial and temporal variability in sponge assemblages.

The results reveal high diversity, with 278 OTUs identified. A strong spatial heterogeneity in taxonomic richness and composition was observed among sites, especially between depth ranges. Sponge assemblages were particularly rich in shallow zones (P1), with a diversity peak recorded in Antsiranana. Moreover, the study showed a significant correlation between morphological and taxonomic diversity, highlighting the value of morphology as a useful indicator for rapid identification and monitoring, especially in areas lacking comprehensive taxonomic coverage.

At the local scale, multi-year data analysis (2020–2022) revealed pronounced dynamics in sponge communities in terms of abundance, composition, and size structure. These variations appear to be influenced by benthic substrate characteristics and environmental changes.

Beyond its ecological scope, this thesis is part of a partnership with the biopharmaceutical company PharmaMar, specialized in the valorization of marine resources for cancer research. This collaboration highlights the biotechnological potential of Malagasy sponges, whose resource knowledge is essential for their sustainable conservation.

In conclusion, this study underscores the ecological importance of sponges in Malagasy reefs and the relevance of integrated approaches in their study. It calls for stronger research,

conservation, and sustainable valorisation efforts of this still underexplored biodiversity, particularly through long-term monitoring and the integration of molecular tools.

Keywords: Marine sponges – Madagascar – Diversity – Distribution – Morphology – Taxonomy – Coral reefs – Marine biotechnology – Conservation – Ecological dynamics

Table des matières

Chapter 1 : Introduction générale.....	1
1.1. Ecosystèmes récifales	1
1.1.1. Ecosystème menacé.....	1
1.1.2. Situation des écosystèmes récifales à Madagascar	3
1.1.3. Transitions à partir d'états dominés par les coraux.....	3
1.2. Eponges marines (Porifera)	4
1.2.1. Taxonomie des éponges	5
1.2.1.1. Aperçu historique.....	5
1.2.1.2. Les fondements morphologiques de la classification	6
1.2.1.3. Systématique des éponges marines.....	6
1.2.1.4. Les apports des approches moléculaires	6
1.2.1.5. Vers une taxonomie intégrative	7
1.2.2. Rôles fonctionnels des éponges dans les écosystèmes marins	7
1.2.3. Eponges dans les récifs coralliens.....	9
1.2.4. Variation spatio-temporelle des éponges	10
1.2.5. Historique de la recherche sur les éponges à Madagascar	11
1.2.6. Exploration marine et développement pharmaceutique : PharmaMar	11
1.2.7. Objectif et structure de la thèse	13
Chapter 2 : Méthodologies générales	16
2.1. Description de la zone d'étude	16
2.2. Technique d'échantillonnage.....	18
2.2.1. Echantillonnage au niveau régional	19
2.2.2. Echantillonnage au niveau local.....	20
2.2.2.1. Communauté des éponges (micro échelle)	20
2.2.2.2. Abondance et de la fréquence de taille des éponges (mésos-échelle)	21
2.3. Identification des éponges	21
2.4. Analyse de données	23
Chapter 3 : Etude qualitative et distributions des éponges marines au nord et à l'est de Madagascar	24
3.1. Introduction	26
3.2. Matériels et méthodes.....	28
3.2.1. Zone d'étude.....	28
3.2.2. Echantillonnage.....	29
3.2.3. Inventaire des macroorganismes	30
3.2.3.1. Protocole d'échantillonnage.....	30
3.2.3.1. Identification	30
3.2.4. Traitement de données	31
3.3. Résultats.....	32
3.3.1. Richesse taxonomique.....	32
3.3.2. Composition taxonomique des éponges	33

3.4. Discussions	42
Chapter 4 : Evaluation de la diversité des éponges dans le nord de Madagascar : apport de la morphologie comme indicateur taxonomique	45
4.1. Introduction	45
4.2. Matériels et méthodes	47
4.2.1. Zone d'étude.....	47
4.2.2. Stratégie d'échantillonnage.....	48
4.2.3. Inventaire des macroorganismes	49
4.2.3.1. Protocole d'échantillonnage.....	49
4.2.3.2. Méthode d'identification.....	49
4.2.4. Analyse de données.....	50
4.3. Résultats.....	52
4.3.1. Variation spatiale de la diversité alpha des taxons et morphologie des éponges	52
4.3.2. Corrélation entre les indicateurs (diversité alpha) taxonomiques et morphologiques	54
4.3.3. Variation spatiale de la communauté des éponges par rapport à sa richesse morphologique	56
4.4. Discussion.....	58
Chapter 5 : Spatial and temporal variability, and biodiversity explicative of marine sponge population assemblages.	62
5.1. Introduction	61
5.2. Materials and Methods	62
5.2.1. Field site	62
5.2.2. Sampling collection.....	64
5.2.3. Data analysis	64
5.3. Results	66
5.3.1. Pattern of benthic substrate cover	66
5.3.2. Spatial and temporal variation in abundance and alpha-diversity of sponge	68
5.3.3. Spatial and temporal dynamics in sponge assemblage.....	69
5.4.4. Effect of benthic substrate on sponge assemblages	72
5.4. Discussion.....	73
5.4.1. Spatial and temporal variability of sponge abundance, taxonomic richness, and percent cover	74
5.4.2. Influence of environmental parameters on sponge assemblage	75
5.4.3. Ecological Transition and Conservation Implications	77
Chapter 6 : Analyse de la distribution de l'abondance et de la fréquence de taille des éponges à méso-échelle dans la Baie de Nosy be.	82
6.1. Introduction	80
6.2. Matériels et Méthodes	81
6.2.1. Site d'étude.....	81
6.2.2. Echantillonnage.....	82
6.2.3. Traitement de données	83
6.3. Résultats.....	83

6.3.1. Variation spatio-temporelle de l'abondance	83
6.3.2. Variation spatio-temporelle de la fréquence de taille.....	84
6.4. Discussion.....	85
6.4.1. Variation spatio-temporelle de l'abondance	85
6.4.2. Variation spatio-temporelle de la fréquence de taille.....	87
Chapter 7 : Discussion Générale et Perspectives	89
7.1. Rappel des objectifs et de la problématique	89
7.2. Diversité taxonomique des éponges dans le nord de Madagascar.....	89
7.3. Apport de la diversité morphologique comme indicateur taxonomique	92
7.4. Communauté, dynamique et structuration de la population des éponges.....	93
7.5. Implication pour la gestion et suivi écologique.....	95
7.6. Limites de l'études et perspectives de recherche.....	97
Référence bibliographique.....	99

Listes des figures

Figure 1.1 : Menaces pesant sur les récifs coralliens en lien avec les facteurs liés au changement climatique. Thirukanthan et al. 2023 modifié par l'auteur	2
Figure 1.2 : Diversité mondiale des Porifera. Nombre d'espèces d'éponges enregistrées dans chacune des 232 écorégions marines du monde (Spalding et al. 2007), extraits de la Base de données mondiale des Porifera (World Porifera Database). Les données présentées ici doivent être considérées comme une estimation prudente ou « minimale » des données de distribution réelles. (Van Soest et al. 2012, modifié par l'auteur)	5
Figure 1.3 : Schéma de la structure d'une éponge. a) Organisation générale des éponges. b) Les trois principaux niveaux de complexité du système aquifère. (Renard et al. 2013, modifié par l'auteur).....	8
Figure 2.1 : Localisation de la zone d'étude, A : les différentes stations pour les 5 sites d'échantillonnage et B : les 3 stations dans la Baie de Nosy Be	18
Figure 2.2 : Schéma conceptuel de la méthodologie générale.....	19
Figure 2.3 : Méthode d'échantillonnage sous l'eau et sur le bateau	20
Figure 2.4 : Méthode d'échantillonnage sous l'eau et sur le bateau	21
Figure 3.1 : Carte de la zone d'étude, montrant la partie Nord de Madagascar. Les points équivalent aux stations d'études, qui sont encadrés de la même couleur. Ces cadres représentent les sites d'études.	29
Figure 3.2 : Courbe d'accumulation des espèces d'éponges observées par rapport au nombre d'échantillonnage pour la profondeur P1 et P2. Basé sur la richesse spécifique des éponges. 33	
Figure 3.3 : Carte représentant la distribution de la richesse spécifique des éponges chacun des sites d'étude à la profondeur P1.	36
Figure 3.4 : Carte représentant la distribution de la richesse spécifique des éponges chacun des sites d'étude à la profondeur P2.	39
Figure 3.5 : Positionnement multidimensionnelle basée sur la matrice de dissimilarité créée à partir d'une analyse de similarité de Jaccard (données de présence-absence). La profondeur et les sites d'études sont les facteurs pris en compte	40
Figure 4.1 : Carte de la zone d'étude, montrant la partie Nord de Madagascar. Les points équivalent aux stations d'études, qui sont encadrés de la même couleur. Ces cadres représentent les sites d'études.	48
Figure 4.2 : Richesse et diversité morphologique par rapport à la richesse et diversité taxonomique avec la valeur du coefficient de corrélation de Pearson (r).....	56

Figure 4.3 : Positionnement multidimensionnelle (NMDS) basée sur la matrice de dissimilarité créée à partir d'une analyse de similarité de Jaccard de la richesse morphologique. La profondeur et les sites d'études sont les facteurs pris en compte.	57
Figure 5.1 : Map of Nosy Be Bay, where three station at which sponge assemblages were sampled, during three-year survey.....	63
Figure 5.2 : Illustration of the data collection method using photo-quadrat (A) and the analysis method with CPCE software (B).	64
Figure 5.3 : Overall mean percentage of substratum cover across three stations (Heloise, Pirogue, and Gorgone) in the Bay of Nosy Be Island, during a three-year survey.	67
Figure 5.4 : Spatial and temporal variation in taxon richness and abundance of sponge at the three stations during the three years of monitoring. The y-axis represents the values of the mean \pm standard error of the mean.	69
Figure 5.5 : Non-multidimensional positioning (nMDS), based on the Bray-Curtis dissimilarity index, showing the spatial and temporal variation in abundance of sponge assemblages at the three stations over the three periods (2020, 2021, 2022).	70
Figure 5.6 : Non-multidimensional positioning (nMDS), based on the Bray-Curtis dissimilarity index, showing the spatial and temporal variation in cover of sponge assemblages at the three stations over the three periods (2020, 2021, 2022).	71
Figure 5.7 : Mean effects of benthic substrates (CCA : Crustose Coralline Algae, DC : Dead Coral, HC : Hard Coral, MA : Macroalgae, OT : Other, Ru : Rubble, Sa : Sand and SC : Soft Coral) on the abundance, taxonomic richness and cover of sponge. Values were standardized as effect sizes, circles represent mean parameter estimates, thick lines represent standard error and thin line represent confidence intervals 95%.	73
Figure 6.1 : Carte de la baie de Nosy Be, indiquant les stations d'échantillonnage	82
Figure 6.2 : Abondance moyenne de tous les OTUs d'éponges selon les stations et les années de suivis. L'abondance moyenne des OTUs majeurs (<i>Amphimedon sp.</i> et <i>Pseudoceratina sp1.</i>) est aussi indiquée.	84
Figure 6.3 : Distribution de la fréquence de taille de l'ensembles des OTUs, de <i>Pseudoceratina sp1.</i> et de <i>Stylissa carteri</i> , selon les années et les stations de suivi.	85

Listes des tableaux

Tableau 2.1 : Structure hiérarchique du système de classification des morphologies des éponges, subdivisée en 14 catégories, modifié à partir de Schönberg, 2021	22
Tableau 2.2 : Résumé des principales analyses statistiques utilisées pour chacun des chapitres réalisés dans ce travail de thèse.	24
Tableau 3.1 : Les espèces ayant la contribution moyenne la plus élevée et ayant une contribution significative par rapport aux dissimilarités au niveau de la profondeur et des sites	41
Tableau 4.1 : Structure hiérarchique du système de classification des morphologies des éponges, subdivisée en 14 catégories, d'après Schönberg (2021), modifié par l'auteur	50
Tableau 4.2 : Variation de la richesse taxonomique(S), indice de Simpson (D) et indice de Shannon-Weiner (H') des taxons et la morphologie des éponges, entre les sites et les profondeurs	53
Tableau 5.1 : Statistical analysis of sponge data based on years and stations variations	65
Tableau 5.2 : Abundance (N), Taxonomic richness(S) and Shannon-Weiner Index (H'), between each Stations and Years	68
Tableau 7.1 : Synthèse des travaux comparatifs sur les éponges dans l'ouest e l'océan Indien ainsi que dans la région Indo-Pacifique	91

Chapitre 1 : Introduction générale



Chapter 1 : Introduction générale

1.1. Ecosystèmes récifales

Les récifs coralliens sont de grandes structures sous-marines composées des squelettes d'invertébrés marins coloniaux, en particulier les coraux scléactiniaires. Ces écosystèmes abritent également une grande diversité d'organismes, notamment des algues, des éponges, des mollusques et des poissons. Leur âge est estimé entre 5 000 et 10 000 ans. Selon Lough et *al.* (2018), les récifs coralliens hébergent plus de 25 % des espèces marines mondiales et se trouvent dans plus de 100 pays, entre 30 degrés de latitude nord et 30 degrés de latitude sud par rapport à l'équateur. Les récifs coralliens apportent de nombreux bénéfices à la société humaine, notamment à travers la pêche côtière (FAO 2018, Rivera et *al.* 2020), les industries touristiques (Spalding et *al.* 2017, Woodhead et *al.* 2019, Rivera et *al.* 2020), et la protection côtière (Moberg et Folke 1999, Spalding et *al.* 2017, Beck et *al.* 2018, Woodhead et *al.* 2019, Rivera et *al.* 2020, Eddy et *al.* 2021). La valeur des récifs coralliens dépasse le simple soutien à la subsistance des communautés côtières ; ils constituent également des moteurs économiques puissants pour les pays hôtes.

1.1.1. Ecosystème menacé

Les récifs coralliens sont confrontés à des menaces croissantes qui les exposent à un risque d'effondrement à grande échelle (Fig.1.1). L'augmentation de la température des mers entraîne l'expulsion de leurs microalgues symbiotiques, provoquant le blanchissement des coraux, un phénomène pouvant aboutir à leur mort si les conditions normales ne sont pas rétablies (Banin et *al.* 2001, Baird et Marshall 2002, Andersson 2007, Baker et *al.* 2008, Baird et *al.* 2009, Agostini et *al.* 2016, Sully et *al.* 2019, Tkachenko 2017, Thirukanthan et *al.* 2023). Les coraux constructeurs de récifs, en particulier les espèces scléactiniaires, sont extrêmement sensibles aux fluctuations environnementales et aux perturbations d'origine anthropique. Ainsi, Eddy et *al.* (2021) ont rapporté une diminution de 50 % de la couverture corallienne mondiale entre 1998 et 2007. De manière inquiétante, les projections indiquent que plus de 90 % des récifs coralliens de la planète pourraient disparaître d'ici 2030 (Burke et *al.* 2011, Tkachenko 2017, Thirukanthan et *al.* 2023). À ce jour, les principaux épisodes mondiaux de blanchissement des coraux ont été enregistrés en 1998, 2002, 2016, 2017, 2020, 2022 et 2024 (Thirukanthan et *al.* 2023, Wang 2024).

Les pressions anthropiques représentent la deuxième menace la plus importante pour les écosystèmes coralliens, après le changement climatique. Elles incluent la pollution issue des eaux usées non traitées produites par les grandes agglomérations urbaines, la sédimentation résultant de mauvaises pratiques d'aménagement des terres en amont des bassins versants, ainsi que la contamination par les métaux, plastiques, pesticides et rejets thermiques (Ban et *al.* 2014, Ellis et *al.* 2019). De plus, la surpêche et les méthodes de pêche destructrices, telles que l'utilisation de dynamite, de cyanure ou de filets moustiquaires, continuent de causer des dégâts considérables dans certaines régions (Ellis et *al.* 2019, Wang 2024). Les effets cumulés de ces facteurs de stress incluent la dégradation des habitats, une prévalence accrue des maladies coralliennes, l'eutrophisation, ainsi que la perturbation des fonctions écologiques essentielles des systèmes récifaux (Ban et *al.* 2014, Ellis et *al.* 2019, Thirukanthan et *al.* 2023). Lorsqu'elles sont associées à des défis socio-économiques tels que la pauvreté et l'absence de moyens de subsistance alternatifs, ces pressions affaiblissent davantage la gouvernance institutionnelle et entravent significativement la mise en œuvre et le succès des efforts de conservation (Ban et *al.* 2014, Wang 2024).

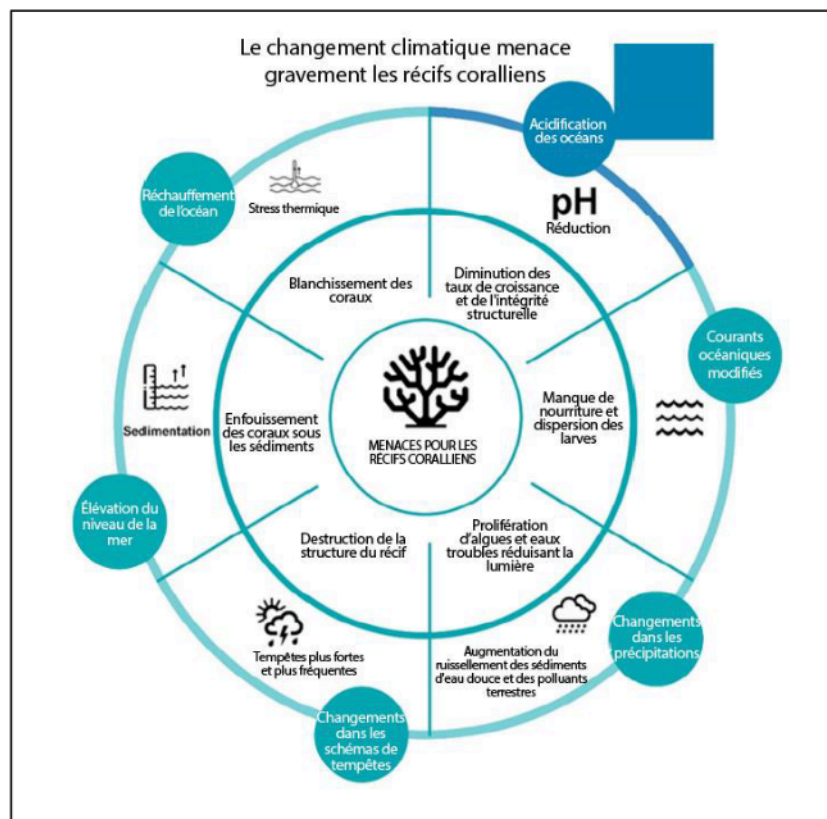


Figure 1.1 : Menaces pesant sur les récifs coralliens en lien avec les facteurs liés au changement climatique. Thirukanthan et *al.* 2023 modifié par l'auteur

1.1.2. Situation des écosystèmes récifales à Madagascar

Madagascar, quatrième plus grande île au monde et véritable hotspot de biodiversité marine dans le sud-ouest de l’océan Indien, abrite environ 12 600 km² de récifs coralliens répartis principalement dans les régions sud-ouest, nord-ouest et nord-est (McKenna *et al.* 2003, Obura 2011, Cooke 2012). Depuis les années 1950, des recherches pionnières menées par l’ORSTOM (devenu IRD) et l’Université d’Aix-Marseille ont permis de documenter la diversité écologique des récifs, notamment à Nosy Be et Toliara (Angot 1950, Guilcher 1954, Pichon 1964, 1972, 1978, Clausade *et al.* 1971, Vasseur *et al.* 1988, Vasseur 1997, 1998, Harris *et al.* 2010). Près de 6 000 espèces marines ont été inventoriées dans la région de Toliara, et environ 400 publications scientifiques ont été produites (Vasseur 1997, Nadon *et al.* 2009, Harris *et al.* 2010). À partir de 1987, à la suite des recommandations de l’UICN et de la Conférence nationale sur la conservation, les recherches se sont recentrées sur l’évaluation de l’état de santé des récifs et la création d’aires marines protégées (Vasseur 1997).

Les travaux scientifiques récents confirment une dégradation continue des récifs malgaches, exacerbée par les effets conjugués du changement climatique, des épisodes El Niño (1998, 2015-2016), de la surpêche, de l’hyper-sédimentation et des pollutions issues des bassins versants (Ahamada *et al.* 2002, Bruggemann *et al.* 2012, Maina *et al.* 2012, 2013, Andréfouët *et al.* 2013, Obura *et al.* 2017, Botosoamananto *et al.* 2021). Les études montrent une chute du recouvrement corallien de 50 % à 30 % entre 1998 et 2016, et une forte diminution des poissons herbivores, essentiels au bon fonctionnement des récifs (Harris *et al.* 2010, Obura *et al.* 2017). Des différences régionales de résilience ont été observées, notamment grâce à des phénomènes comme l’upwelling d’eau froide dans le nord-est (Harris 2007). Les inventaires menés par le CNRO et Conservation International ont confirmé une forte diversité récifale (380 espèces de coraux, 788 de poissons, 525 de mollusques (McKenna *et al.* 2003, Maharavo 2009, Obura 2011). Ces connaissances ont orienté les efforts de gestion, en mettant en évidence des hotspots de recrutement corallien, le potentiel de résilience des zones écologiques prioritaires pour la conservation et la gestion durable des récifs malgaches (Rasoamanendrika 2014, Botosoamananto *et al.* 2021, Carter *et al.* 2022, Randrianarivo *et al.* 2022, Botosoamananto *et al.* 2024).

1.1.3. Transitions à partir d’états dominés par les coraux

De plus en plus d’études montrent que le déclin de la couverture des coraux vivants est

fréquemment suivi d'une transformation de la communauté benthique, où d'autres organismes prennent le dessus. La majorité des cas documentés concernent une transition vers des états dominés par les algues où la dégradation de l'habitat et la diminution des populations d'herbivores ont fortement contribué à l'effondrement des communautés coralliennes (Hughes 1994). Ces changements de régime sont généralement entretenus par des boucles de rétroaction qui freinent le recrutement de nouveaux coraux, rendant difficile, voire impossible, le retour à un état corallien (Norström et al. 2009). Bien que moins fréquents, des cas de remplacement des coraux par d'autres organismes, comme les éponges, sont de plus en plus signalés (Norström et al. 2009, Bell et al. 2013), ce qui témoigne de la diversité des trajectoires de déclin des récifs. L'augmentation attendue de la fréquence et de l'intensité des facteurs de stress, tels que le réchauffement climatique, la pollution et la surpêche, pourrait accentuer ces dynamiques, entraînant une baisse significative de la biodiversité, de la biomasse et de l'abondance des organismes associés aux récifs, tant à l'échelle locale qu'à l'échelle régionale (Done 1992, Aronson et Precht 2000, Hughes et al. 2003). La dégradation des habitats à grande échelle altère également la composition des récifs et la structure des communautés (Nyström et al. 2008), entraînant une réduction de la complexité structurelle (Tuttle et al. 2020, Tuttle et Donahue 2022), et par conséquent, une diminution de la résilience des récifs coralliens ainsi que des services écosystémiques qu'ils fournissent.

1.2. Eponges marines (Porifera)

Les éponges, appartenant au phylum Porifera, comptent parmi les métazoaires les plus anciens, avec des preuves fossiles remontant à plus de 700 millions d'années, datant de l'ère précambrienne (Love et al. 2009). Bien avant l'apparition des coraux modernes, elles ont joué un rôle clé dans la formation des structures récifales durant le Dévonien ainsi que tout au long des ères paléozoïque et mésozoïque. Organismes sessiles et majoritairement marins, elles colonisent une grande variété d'habitats, de la zone intertidale jusqu'aux profondeurs abyssales (jusqu'à 6 000 m), et se rencontrent dans toutes les régions océaniques, des tropiques aux pôles (Van Soest et al. 2012). Certaines espèces se sont également adaptées aux eaux douces (Wörheide et al. 2012). Toutefois, la répartition actuellement décrite présente un biais géographique, en raison d'efforts d'échantillonnage et de descriptions taxonomiques inégalement répartis ; les zones tropicales apparaissent artificiellement plus riches que d'autres régions encore peu explorées.

Par leur morphologie simple et l'absence de tissus véritables, les éponges occupent une place singulière dans l'évolution animale, représentant l'une des premières formes de vie multicellulaire. Selon la World Porifera Database, 9 736 espèces valides (marines et dulçaquicoles confondues) sont actuellement recensées parmi près de 20 000 noms taxonomiques (de Voogd et *al.* 2025). Ce chiffre demeure cependant inférieur à la diversité réelle, car un grand nombre d'espèces restent encore non décrites (Van Soest et *al.* 2012). (Fig.1.2).

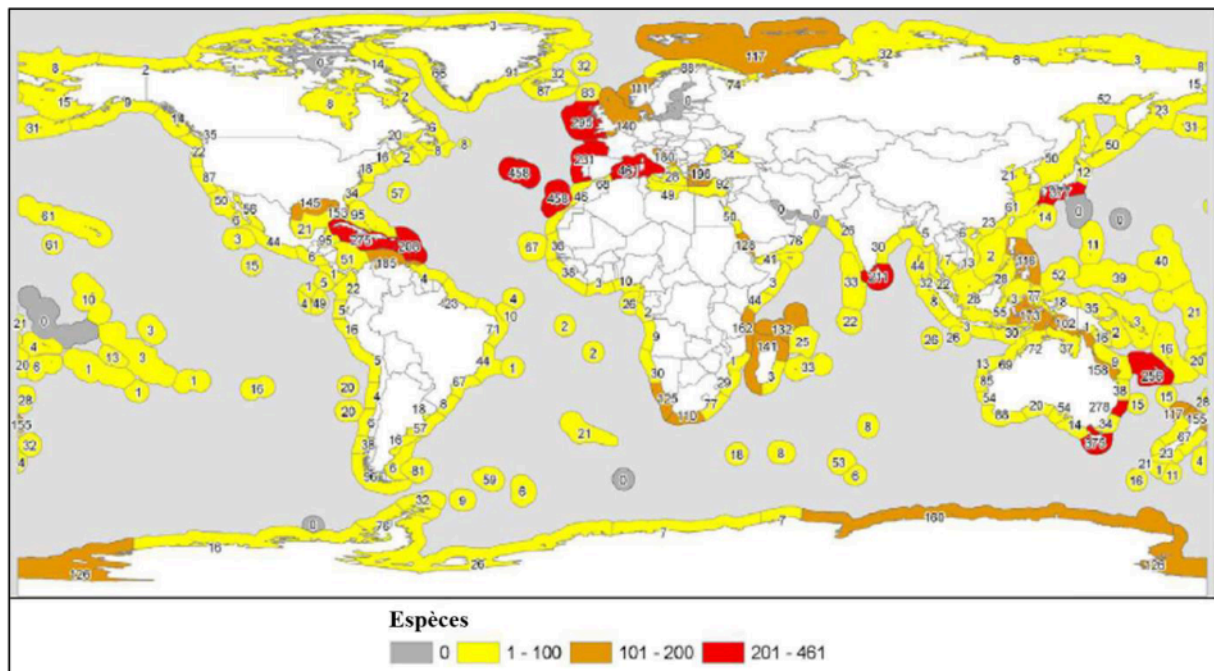


Figure 1.2 : Diversité mondiale des Porifera. Nombre d'espèces d'éponges enregistrées dans chacune des 232 écorégions marines du monde (Spalding et al. 2007), extraits de la Base de données mondiale des Porifera (World Porifera Database). Les données présentées ici doivent être considérées comme une estimation prudente ou « minimale » des données de distribution réelles. (Van Soest et *al.* 2012, modifié par l'auteur)

1.2.1. Taxonomie des éponges

1.2.1.1. Aperçu historique

Historiquement, la classification des éponges a suscité de nombreux débats. Décrites pour la première fois par Ellis (1765), elles furent longtemps considérées comme des formes intermédiaires entre les règnes animal et végétal (Holland, 1634), en raison de certaines caractéristiques telles que l'absence de systèmes nerveux, musculaire ou digestif, ainsi que leur capacité de régénération exceptionnelle (Ayling, 1983 ; Hoppe, 1988 ; Duckworth, 2003). Cette plasticité cellulaire est liée à la totipotence de leurs cellules, capables de se redifférencier selon les besoins de l'organisme (Ganguly, 1960). Ce n'est qu'en 1826 que Grant mit définitivement

fin au débat en les classant parmi les animaux (Grant, 1826). Après plusieurs recherches approfondies sur leur morphologie et leur physiologie, Grant proposa en 1836 un cadre plus détaillé, et le nom Porifera fut attribué par Thomas en 1976 pour consacrer ce groupe comme phylum distinct.

1.2.1.2. Les fondements morphologiques de la classification

La classification des éponges repose historiquement sur l'analyse de leur squelette, constitué de spicules (éléments minéralisés en silice ou en carbonate de calcium) et, selon les cas, de fibres de spongine. Ces structures présentent une grande diversité de formes et d'organisations, fournissant des critères taxonomiques essentiels pour distinguer familles, genres et espèces (Łukowiak et *al.*, 2022). Cependant, l'évolution convergente et les pertes secondaires de certains caractères limitent la robustesse de cette approche. Pour pallier ces limites, le livre « Systema Porifera » (Hooper et Van Soest, 2002) a proposé une révision exhaustive des groupes, intégrant des critères morphologiques et phylogénétiques.

1.2.1.3. Systématique des éponges marines

La systématique moderne des éponges distingue aujourd'hui quatre classes principales. Les Demospongiae, qui constituent la classe la plus diversifiée, regroupent à elles seules près de 83 % des espèces connues. Les Calcarea se caractérisent par la présence de spicules calcaires, tandis que les Hexactinellida possèdent un squelette siliceux organisé en réseau vitreux. Enfin, les Homoscleromorpha, longtemps considérées comme une sous-classe des Demospongiae, sont désormais reconnues comme une lignée distincte grâce aux apports de la biologie moléculaire (Van Soest et *al.* 2012 ; Gazave et *al.* 2010). Cette subdivision reflète plus fidèlement la diversité évolutive du phylum, bien qu'elle demeure sujette à des révisions au fur et à mesure que de nouvelles données sont acquises.

1.2.1.4. Les apports des approches moléculaires

Depuis deux décennies, l'essor des outils moléculaires a profondément renouvelé la taxonomie des Porifera. Les phylogénies basées sur l'ADN nucléaire et mitochondrial ont clarifié la position des Homoscleromorpha et mis en évidence des clades robustes au sein des Demospongiae (Gazave et *al.* 2010 ; Wörheide et Erpenbeck, 2007). Le barcoding ADN, à travers le Sponge Barcoding Project (www.spongebarcoding.org), a permis d'identifier rapidement les espèces et de révéler de nombreuses lignées cryptiques (Vargas et *al.* 2012). Par

ailleurs, l'ontologie Porifera (PORO) permet de standardiser la description des caractères morphologiques et facilite leur intégration avec les bases de données génétiques (Thacker et *al.* 2014).

1.2.1.5. Vers une taxonomie intégrative

Aujourd'hui, la taxonomie des éponges tend vers une approche intégrative, combinant les données morphologiques, moléculaires, écologiques et biogéographiques. Cette perspective permet non seulement de mieux classer les espèces, mais aussi de comprendre les processus évolutifs, tels que la spéciation cryptique ou la convergence morphologique. Elle contribue également à valoriser le rôle écologique et biotechnologique des éponges, notamment par la découverte de métabolites bioactifs d'intérêt médical et industriel (Becerro et *al.* 2012).

1.2.2. Rôles fonctionnels des éponges dans les écosystèmes marins

Les éponges exercent des fonctions écologiques majeures dans les écosystèmes marins, en particulier dans les récifs coralliens tropicaux, où elles peuvent représenter jusqu'à 80 % de la biomasse benthique (Renard et *al.* 2013). En tant que filtreurs sessiles, elles pompent de grandes quantités d'eau à travers leurs tissus afin d'ingérer des micro-organismes et d'autres particules en suspension. Cette filtration repose sur un système aquifère spécialisé, composé de pores inhalants (ostia), de canaux et de chambres tapissées de choanocytes flagellés (Fig.1.3), qui assurent le mouvement de l'eau (Riisgård et Larsen 1995, Renard et *al.* 2013). La figure 1.3 fournit un schéma de l'organisation générale d'une éponge (Fig.1.3a) et des principaux types de systèmes aquifères (Asconoïde, Syconoïde et Leuconoïde) utilisés pour l'identification et la classification des espèces (Fig.1.3b).

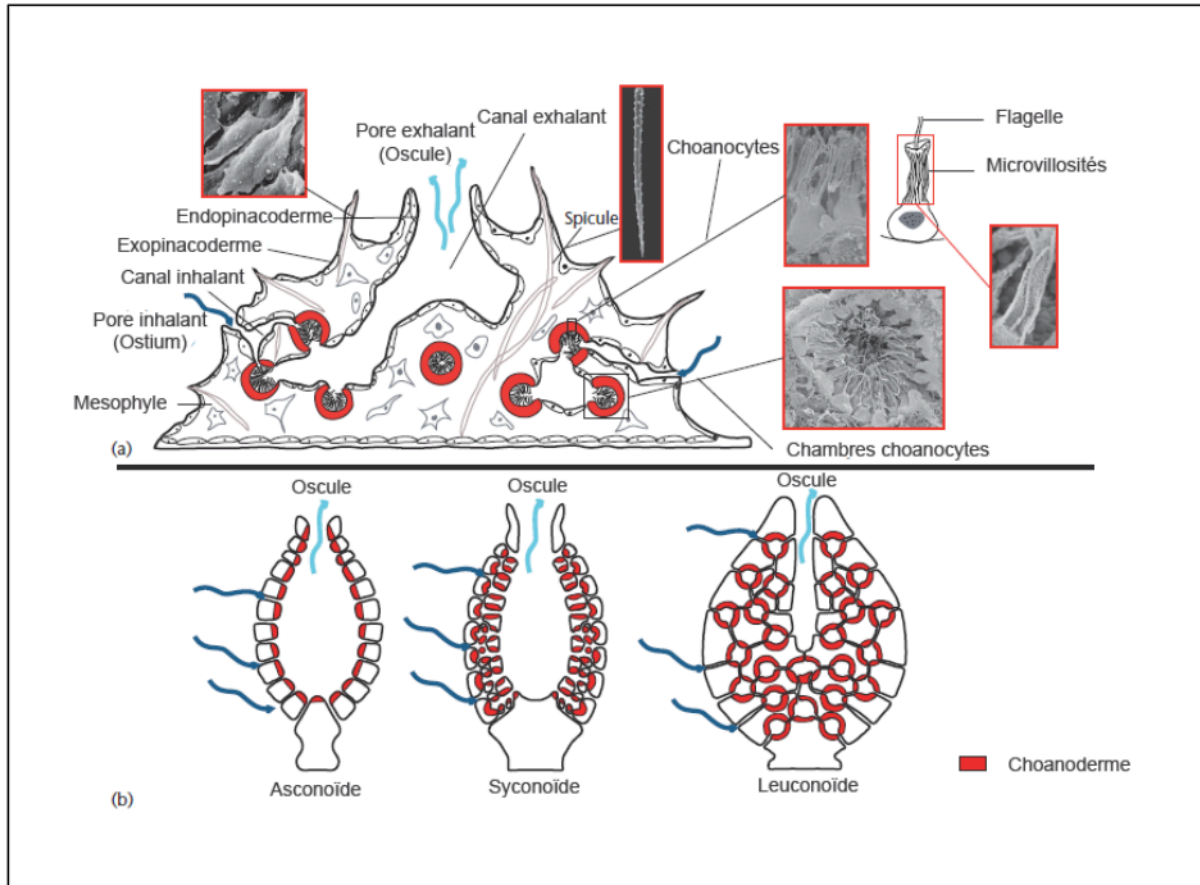


Figure 1.3 : Schéma de la structure d'une éponge. a) Organisation générale des éponges. b) Les trois principaux niveaux de complexité du système aquifère. (Renard et al. 2013, modifié par l'auteur)

Malgré l'absence d'organes distincts, les éponges disposent d'un plan corporel simple mais efficace, où les fonctions vitales sont assurées par quelques types cellulaires, organisés dans une matrice extracellulaire appelée mesohyl. Ce tissu héberge une communauté symbiotique microbienne dense, composée de bactéries, d'archées et de protistes, qui peut représenter jusqu'à 40 % du poids humide de certaines espèces dites « bactérioéponges » (Vacelet et Donadey 1977, Santavy et *al.* 1990, Hentschel et *al.* 2006). Ces symbioses contribuent à la biodiversité microbienne, mais aussi à des fonctions telles que la nutrition, la défense chimique ou encore la régulation des cycles biogéochimiques (Hentschel et *al.* 2006, Taylor et *al.* 2007).

Grâce à leur activité de filtration très performante, certaines espèces filtrant jusqu'à 72 000 fois leur volume corporel par jour, les éponges jouent un rôle central dans le recyclage de la matière organique et la régulation de la qualité de l'eau (Reiswig 1971, Pile et *al.* 1997, Koopmans et *al.* 2010, Schuster et Canfield, 2025). Elles capturent efficacement les bactéries, le picoplancton et le carbone organique dissous (de Goeij et *al.* 2008, Wulff 2016), tout en

influençant les cycles de l'azote et de la silice (Jiménez et Ribes 2007, de Goeij et *al.* 2013), renforçant ainsi le couplage benthopélagique (Duckworth et *al.* 2006, Bell 2008).

Certaines espèces photosymbiotiques hébergent des cyanobactéries contribuant à la production primaire (Webster et Taylor 2012), tandis que d'autres participent à la bioérosion en creusant les substrats calcaires, impactant la dynamique récifale (Carballo et *al.* 2012). À l'inverse, certaines éponges consolident les substrats coralliens et favorisent la stabilisation du récif (Wulff et Buss 1979).

Leur structure complexe offre également un habitat tridimensionnel pour de nombreuses espèces benthiques, allant des crustacés aux vers polychètes, jouant ainsi un rôle d'ingénieur d'écosystème (Ribeiro et *al.* 2003, Wulff 2006a). Ces associations, mutualistes ou parasites, renforcent la diversité fonctionnelle des récifs.

En parallèle de ces rôles écologiques, les éponges sont également une source majeure de substances naturelles bioactives, d'où leur surnom de « pharmacie de la mer » (Blunt et *al.* 2009). Ces métabolites secondaires, souvent produits par l'éponge ou par ses symbiotes, assurent des fonctions de défense chimique contre les prédateurs ou le recouvrement par d'autres organismes (Pawlik 1992, Paul et Ritson-Williams 2008, Hochmuth et Piel 2009). Plus de 5 000 composés ont été isolés, dont plusieurs centaines présentent un potentiel pharmaceutique (Torres et *al.* 2002, Darah et *al.* 2011, Hochmuth et Piel 2009). Toutefois, la fonction écologique de la majorité de ces molécules reste encore à élucider, de même que l'origine exacte de leur biosynthèse (éponges ou micro-organismes associés ?) (Piel 2004, Hochmuth et Piel 2009). L'accès limité à la biomasse constitue d'ailleurs un frein au développement pharmaceutique de ces composés.

1.2.3. Éponges dans les récifs coralliens

Les éponges jouent un rôle clé dans les récifs coralliens, en contribuant activement au bon fonctionnement et à la santé des écosystèmes (Wulff 2006a). Certaines espèces sont phototrophes : plus de la moitié de leur énergie provient du carbone fixé par photosynthèse via des microbes symbiotiques et des zooxanthelles (Webster et Taylor 2012). Elles abritent des communautés microbiennes et forment des structures complexes qui servent d'abris à de nombreuses autres espèces, aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur de leur corps (Henkel et Pawlik 2005, Kersken et *al.* 2014). Les éponges peuvent aussi modifier la structure physique des récifs par la consolidation des substrats ou par bioérosion (Diaz et Rützler 2001, Wulff

2001), et elles produisent des substances bioactives d'intérêt écologique et médical (Paul et Ritson-Williams 2008). Toute réduction de leur abondance, biomasse ou diversité peut entraîner des perturbations en chaîne dans les écosystèmes marins (Peterson et *al.* 2006, Bell 2008). Cependant, malgré leur importance, les éponges restent encore largement sous-étudiées à l'échelle mondiale, notamment à cause des difficultés liées à leur identification et leur quantification (Diaz et Rützler 2001, de Voogd et *al.* 2006).

1.2.4. Variation spatio-temporelle des éponges

La distribution des assemblages d'éponges marines est le résultat d'une interaction complexe entre facteurs physiques et biologiques, agissant à différentes échelles spatiales et temporelles. Parmi les facteurs abiotiques majeurs, on retrouve la profondeur, la température, la salinité, la lumière, le courant et la sédimentation (Wilkinson et Evans 1989, Barnes 1999, Duckworth et *al.* 2004, Fabricius 2005, Carballo et Bell 2017). Ces éléments influencent non seulement la présence ou l'absence d'espèces, mais également la composition et la structure des communautés.

Du point de vue biotique, la prédation, la compétition spatiale, les relations symbiotiques, les maladies, ainsi que la disponibilité du plancton (Wulff 1994, 2020, Ribes et *al.* 2003, de Voogd et *al.* 2004, Powell 2013) jouent un rôle fondamental dans la structuration des assemblages. Ces facteurs biologiques peuvent même prédominer sur les facteurs physiques, notamment dans les milieux tropicaux tels que les Caraïbes (Wulff 1997, 2000), tandis que l'inverse est observé dans l'Atlantique nord-est et le Pacifique est (Bell et Barnes 2000a, 2003, Carballo 2006).

Cependant, l'étude de la variabilité spatiale seule ne permet qu'une photographie à un instant donné. Or, les assemblages benthiques sont dynamiques : ils évoluent au fil du temps en réponse à des facteurs temporeux tels que les cycles journaliers, les marées, la température saisonnière ou encore les événements extrêmes (Maldonado et Young 1996, Perez et *al.* 2005, Wulff 2006a). Ces processus s'exercent sur des échelles de temps très variables, allant de quelques millisecondes à des millions d'années (Clarke 2001).

De nombreuses études à court terme, basées sur un seul point de mesure, sont insuffisantes pour révéler les dynamiques de long terme et les processus de recrutement et de mortalité (Likens 1989, Bell et *al.* 2006). Pourtant, des suivis prolongés, comme ceux menés en Méditerranée, dans les Caraïbes et en Atlantique, ont montré que si la structure globale des

assemblages semble stable, les individus au sein de ces assemblages changent continuellement (Hughes 1996, Rovellini et *al.* 2019). Cela traduit un équilibre dynamique, souvent masqué dans les études ponctuelles.

1.2.5. Historique de la recherche sur les éponges à Madagascar

Bien que les récifs coralliens de Madagascar soient parmi les plus étudiés de la région sud-ouest de l'océan Indien, les recherches se sont concentrées principalement sur les communautés coralliennes (Botosoamananto, 2023), au détriment d'autres groupes clés comme les éponges marines. Pourtant, les premières études sur les éponges à Madagascar remontent aux années 1950, menées par l'ORSTOM (devenu l'Institut de Recherche pour le Développement – IRD) à Nosy Be, aujourd'hui siège du Centre National de Recherches Océanographiques (CNRO) ; par l'Université d'Aix-Marseille via la Station marine d'Endoume sur le site de Toliara, aujourd'hui Institut Halieutique et des Sciences Marines (IHSM), et également par le Muséum d'Histoire Naturelle – Smithsonian Institution. Ces recherches pionnières ont permis de dresser les premiers inventaires des espèces d'éponges marines et d'en documenter la distribution (Lévi 1956, Vacelet et Vasseur 1965, Vacelet 1967a, 1967b, Vacelet et Vasseur 1971, Rützler 1971, Vacelet et *al.* 1976, Vacelet et Vasseur 1977). Toutefois, à partir de 1977, suite au départ progressif des chercheurs français, les études sur les éponges marines à Madagascar ont connu une longue période d'interruption d'environ deux décennies.

Ce n'est qu'au début des années 2000 que des travaux ont repris, notamment avec Barnes et Bell (2002) dans la région d'Anakao et de Toliara, puis avec Payne et *al.* (2015, 2025) sur le Walter Shoal au sud du plateau continental de MadaRidge. Plus récemment, Razafinampoinarivo (en cours) a engagé une étude de suivi sur l'évolution de la biodiversité des éponges dans la région de Toliara, en comparant les données actuelles avec celles des années 1970, à partir des mêmes stations d'échantillonnage.

1.2.6. Exploration marine et développement pharmaceutique : PharmaMar

PharmaMar est une entreprise biopharmaceutique espagnole fondée en 1986, spécialisée dans la recherche, le développement, la production et la commercialisation de médicaments antitumoraux d'origine marine. Basée à Colmenar Viejo, Madrid, elle concentre

ses activités principalement dans le domaine de l'oncologie, en explorant les propriétés antitumorales issues de la biodiversité marine pour développer des thérapies innovantes.

Actuellement, PharmaMar dispose de cinq produits en développement clinique. Parmi eux :

- **Yondelis®** (trabectédine), autorisé pour le traitement des sarcomes des tissus mous ainsi que pour le cancer de l'ovaire récidivant.
- **Aplidin®** (plitidepsine), approuvé pour le traitement du myélome multiple.
- **Zepzelca™** (lurbinectédine), approuvé pour le traitement du cancer du poumon à petites cellules

D'autres composés, **PM14**, **PM534** et **PM54**, sont en cours d'essais cliniques pour différentes applications en oncologie.

Par ailleurs, PharmaMar possède un portefeuille étendu d'études précliniques et un solide programme de recherche et développement. Depuis la pandémie de COVID-19, l'entreprise a également élargi son champ d'action à la recherche et à la fabrication de médicaments antiviraux, dont un traitement contre la COVID encore en phase d'essai clinique.

Le processus initial de leur programme de recherche repose sur la collecte et la classification taxonomique d'échantillons marins, incluant algues et invertébrés. Cette collecte est réalisée lors d'expéditions marines, au cours desquelles l'équipe scientifique prélève des échantillons de presque toutes les espèces observées dans les zones ciblées, à l'exception des espèces protégées telles que définies par la Convention sur la diversité biologique de Rio de Janeiro et par la liste CITES (Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction).

PharmaMar soutient activement la protection, la conservation et l'utilisation durable des ressources marines. Leurs activités de bioprospection contribuent non seulement au développement de nouveaux traitements à partir de quelques grammes d'échantillons d'origine marine, mais également à une meilleure compréhension des écosystèmes marins et à leur préservation. Les informations issues de ces recherches sont centralisées dans leur base de données, ce qui permet d'optimiser les futures explorations.

Selon l'expérience des chercheurs de PharmaMar, ces activités n'ont aucun impact significatif sur les écosystèmes échantillonnés. La collecte est menée conformément aux

accords de recherche établis avec les institutions du pays hôte (dans ce cas, Madagascar) et dans le respect des principes de la Convention de Rio de Janeiro. Ces accords sont également liés au Protocole de Nagoya, qui encadre :

- L'accès aux ressources génétiques,
- Le partage juste et équitable des avantages (par la mise en place de conditions convenues d'un commun accord),
- Le respect des droits des communautés locales et autochtones.

1.2.7. Objectif et structure de la thèse

L'objectif principal de cette étude est de combler le déficit de connaissances scientifiques sur les éponges marines à Madagascar, notamment en termes de diversité spécifique, de distribution spatiale et de dynamiques écologiques. Plus précisément, cette étude se concentre sur plusieurs aspects essentiels : la structure spatiale et temporelle à différentes échelles spatiales et écologiques, la taxonomie avec une approche morphologique et la dynamique de population. En combinant ces différentes approches, notre objectif est d'obtenir une vision plus précise de la variation spatio-temporelle de la communauté des éponges face à la dégradation et aux changements de leurs environnements. L'objectif est également de fournir des informations afin de mieux orienter les efforts de conservation et de valorisation durable de ces organismes aux forts potentiels écologiques et biotechnologiques.

Le présent manuscrit est structuré en sept chapitres. Le premier introduit le contexte général de l'étude, suivi du second qui détaille les matériels et méthodes utilisés. Les chapitres 3 à 6, rédigés sous forme d'articles scientifiques publiés, soumis ou en cours de révision, explorent successivement l'analyse qualitative des éponges à l'échelle régionale, la diversité morphologique, la structure des assemblages à l'échelle micro-écologique, ainsi que la dynamique de la fréquence des tailles à une mésoéchelle. Enfin, le chapitre 7 propose une discussion transversale des principaux résultats obtenus, accompagnée de perspectives pour la gestion et la conservation des écosystèmes récifaux, avec une attention particulière portée aux éponges marines.

Dans le Chapitre 3, intitulé « Etude qualitative et distributions des éponges marines au nord et à l'est de Madagascar », nous examinons la distribution spatiale (géographique et profondeur) de la présence/absences des éponges marines dans le nord et est de Madagascar.

Ce chapitre a exploré 5 sites d'études avec 15 à 20 stations d'échantillonnage. Les principales questions abordées dans ce chapitre sont les suivantes :

- Comment se présente la variation spatiale de la richesse taxonomique dans le nord et est de Madagascar ?
- L'assemblage de la communauté des éponges à grande échelle présente elle une variation entre les sites et les deux gradients de profondeurs ?

Dans le Chapitre 4, intitulé « Evaluation de la diversité des éponges dans le nord de Madagascar : apport de la morphologie comme indicateur taxonomique », nous déterminons la corrélation entre la richesse et la diversité taxonomique par rapport à la richesse et diversité morphologique. Les principales questions abordées dans ce chapitre sont les suivantes :

- Est-ce qu'il y a une variation spatiale de la richesse ainsi que la diversité morphologique dans le nord de Madagascar ?
- La diversité morphologique constitue-t-elle un indicateur fiable de la diversité taxonomique ?

Dans le Chapitre 5, intitulé « Variabilité spatio-temporelle et facteurs explicatifs de la biodiversité des assemblages de populations d'éponges marines », nous examinons la variation spatio-temporelle des communautés des éponges à une échelle micro écologique. Ce chapitre examine notamment l'hétérogénéité spatiale et temporelle du recouvrement des principaux groupes benthiques (coraux durs, macroalgues, algues calcaires, coraux mous, coraux morts, débris, sable, autres organismes) ainsi que les huit principaux genres de coraux, entre les 3 stations d'études pendant 3 années d'étude. La richesse taxonomique, la composition taxonomique, l'abondance des éponges ont également été quantifiées. Les principales questions abordées dans ce chapitre sont les suivantes :

- Comment se présente la variabilité spatio-temporelle de la richesse taxonomique et de la diversité des éponges à micro-échelle ?
- La composition de la communauté (abondance et pourcentage de couverture) des éponges dans la Baie de Nosy Be varie-t-elle spatialement et temporellement ?
- Est-ce qu'il y a une interaction entre l'assemblage des éponges (abondance, richesse taxonomique et pourcentage de couverture) avec les autres substrats benthiques (Coraux morts, Coraux durs, Macro algues, Vase, Débris, Sable et Coraux mous) ?

Dans le Chapitre 6, intitulé « Analyse de la distribution de l'abondance et de la fréquence de taille des éponges à méso-échelle dans la Baie de Nosy be », nous évaluons la variation spatiale et temporelle de l'abondance des éponges ainsi que de la fréquence de taille des éponges à une échelle méso écologique. Les principales questions abordées dans ce chapitre sont les suivantes :

- Y a-t-il une variation spatio-temporelle de l'abondance des éponges, à méso-échelle, dans la Baie de Nosy Be ?
- Comment se présente la variabilité spatio-temporelle de la fréquence de taille des éponges à méso-échelle ?

Chapitre 2 : Méthodologies Générales



Chapter 2 : Méthodologies générales

2.1. Description de la zone d'étude

La région d'Analanjirifo, située au nord-est de Madagascar, est délimitée par le district d'Antalaha au nord, le district de Toamasina II au sud, le district de Mandritsara à l'ouest et l'océan Indien à l'est. Elle couvre une superficie de 22 384 km², soit 3,9% de la superficie totale de Madagascar (CREAM 2013), et compte 1 150 089 habitants (INSTAT 2021). Son climat est de type tropical chaud et humide, avec une pluviométrie annuelle moyenne de 2 000 mm, fortement influencé par l'océan. La morphologie côtière de la région, d'une largeur moyenne de 6 km et d'une altitude inférieure à 50 m, abrite la dernière grande forêt littorale, le complexe du Cap Masoala, qui présente une diversité remarquable de paysages, d'habitats et de biodiversité. Le climat est façonné par l'alizé soufflant de l'est, contrebalancé par une mousson de novembre à avril. La région est fréquemment exposée aux risques cycloniques (CREAM 2013).

La région de DIANA, au nord de Madagascar, possède un littoral contrasté, bordé à l'est par la région de SAVA, au sud par la région de SOFIA, avec le canal du Mozambique à l'ouest et l'océan Indien à l'est. Elle s'étend sur 20 942 km², soit 3,6% de la superficie nationale (CREAM 2013), et compte 889 962 habitants (INSTAT 2021). Son relief est caractérisé par de vastes deltas à l'ouest et des dunes côtières à l'est, avec des précipitations annuelles variant de 990 mm à l'est à 1 500 mm à l'ouest. Les vents, dominés par l'alizé d'est/sud-est, présentent des variations régionales (CREAM 2013). La côte nord-ouest dispose d'un plateau continental étendu, avec des récifs coralliens pouvant s'étirer jusqu'à 50 milles nautiques, générant des marées semi-diurnes et des courants marins significatifs. Malgré des variations de turbidité, les eaux y sont généralement claires, ce qui favorise la pêche et les activités nautiques (MAEP 2003).

Nosy Be est une île côtière d'origine volcanique, rattachée administrativement à la région de DIANA. Elle couvre une superficie de 311 km² (CREAM 2013) et est séparée de la Grande Île par un bras de mer d'environ 8 kilomètres (Battistini 1961). Le climat y est caractérisé par une humidité marquée, avec une pluviométrie annuelle moyenne de 2 000 mm et une température moyenne de 25°C (Randriamarolaza et al. 2021). L'économie de l'île repose essentiellement sur les activités touristiques, qui constituent la principale source de revenus pour la population locale (Ziegler et al. 2021).

La région de Boeny, située sur la côte nord-ouest de Madagascar, possède un littoral de 690 km, bordée au nord par la région de Sofia, à l'est par celle de Betsiboka, au sud par la région de Melaky et à l'ouest par le canal du Mozambique. Sa superficie est de 29 826 km², représentant 5,17 % du territoire national (CREAM 2013). La population régionale est estimée à 929 312 habitants (INSTAT 2021). Le climat est de type tropical sec, avec une saison sèche de sept mois (avril à octobre) et une saison pluvieuse de cinq mois (octobre à avril), pour une moyenne annuelle de précipitations de 1 338,6mm (CREAM 2013). Les vents dominants sont l'alizé du sud-est (avril à septembre) et le vent de mousson du nord-ouest (octobre à mars), complétés par trois vents saisonniers secondaires : le kosal en début de saison sèche, l'Avaraka en janvier-février, et le Mantsaly durant la saison humide (MEN 2021).

D'un point de vue géologique et océanographique, les zones côtières malgaches se caractérisent par une prédominance de roches sédimentaires, notamment sur la façade ouest, où le plateau continental peut s'étendre jusqu'à une centaine de kilomètres au large (Battistini 1996). À l'inverse, la côte est, plus escarpée, avec un plateau continental étroit et peu d'embouchures fluviales (Chand et Subrahmanyam 2003, Randrianarivo 2022). La température moyenne annuelle de la surface de la mer (SST) atteint environ 28 °C dans les régions nord (Randrianarivo 2022). Sur le plan des courants marins, la côte est, est soumise à l'influence du Courant Sud-Équatorial (SEC) de l'océan Indien, lequel bifurque à l'approche de Madagascar : vers 17°S en surface (Swallow et al. 1988) et vers 20°S à une profondeur de 800 à 900 mètres (Chapman et al. 2003), formant deux branches principales. Le Courant Nord-Est de Madagascar (NEMC) se dirige vers le nord-ouest, tandis que le Courant Sud-Est (SEMC) descend vers le sud-ouest (Chen et al. 2014 ; Ramanantsoa et al. 2021). En comparaison, la circulation des masses d'eau dans le canal du Mozambique est plus complexe et variable, tant sur le plan spatial que temporel (Ramanantsoa et al. 2018).

Dans ce contexte, cinq sites ont été sélectionnés pour l'étude à l'échelle régionale (Fig. 2.1A) : Mahajanga, Voltigeur, Ambavanibe, Antsiranana et Sainte-Marie. Entre 15 et 20 stations ont été échantillonnées dans chaque site, selon deux profondeurs. À l'échelle locale, trois stations ont été choisies dans la baie de Nosy Be (Fig. 2.1B).

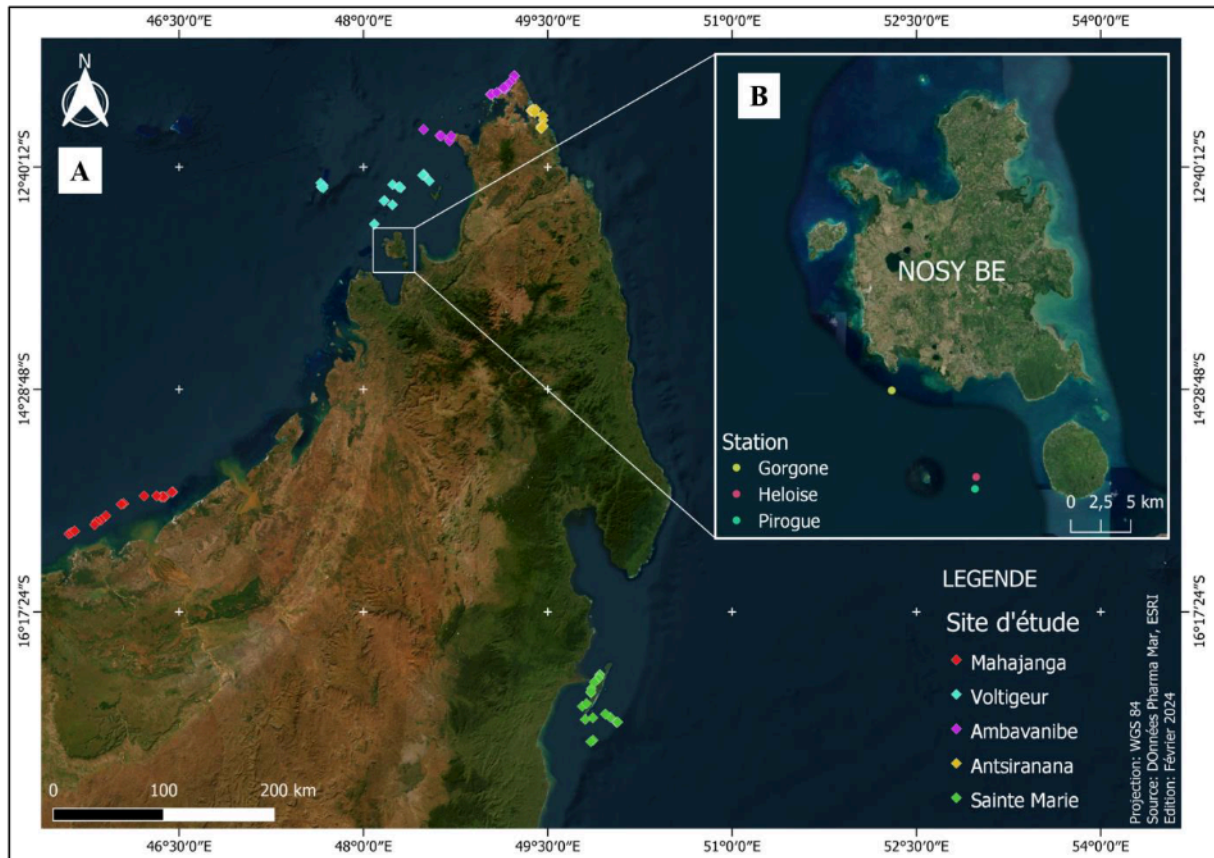


Figure 2.1 : Localisation de la zone d'étude, A : les différentes stations pour les 5 sites d'échantillonnage et B : les 3 stations dans la Baie de Nosy Be

2.2. Technique d'échantillonnage

La méthodologie générale adoptée dans cette étude repose sur une approche combinant l'échantillonnage régional et local, l'identification des éponges, ainsi que diverses analyses statistiques. Le schéma conceptuel (Fig.2.2) illustre les principales étapes de cette démarche.

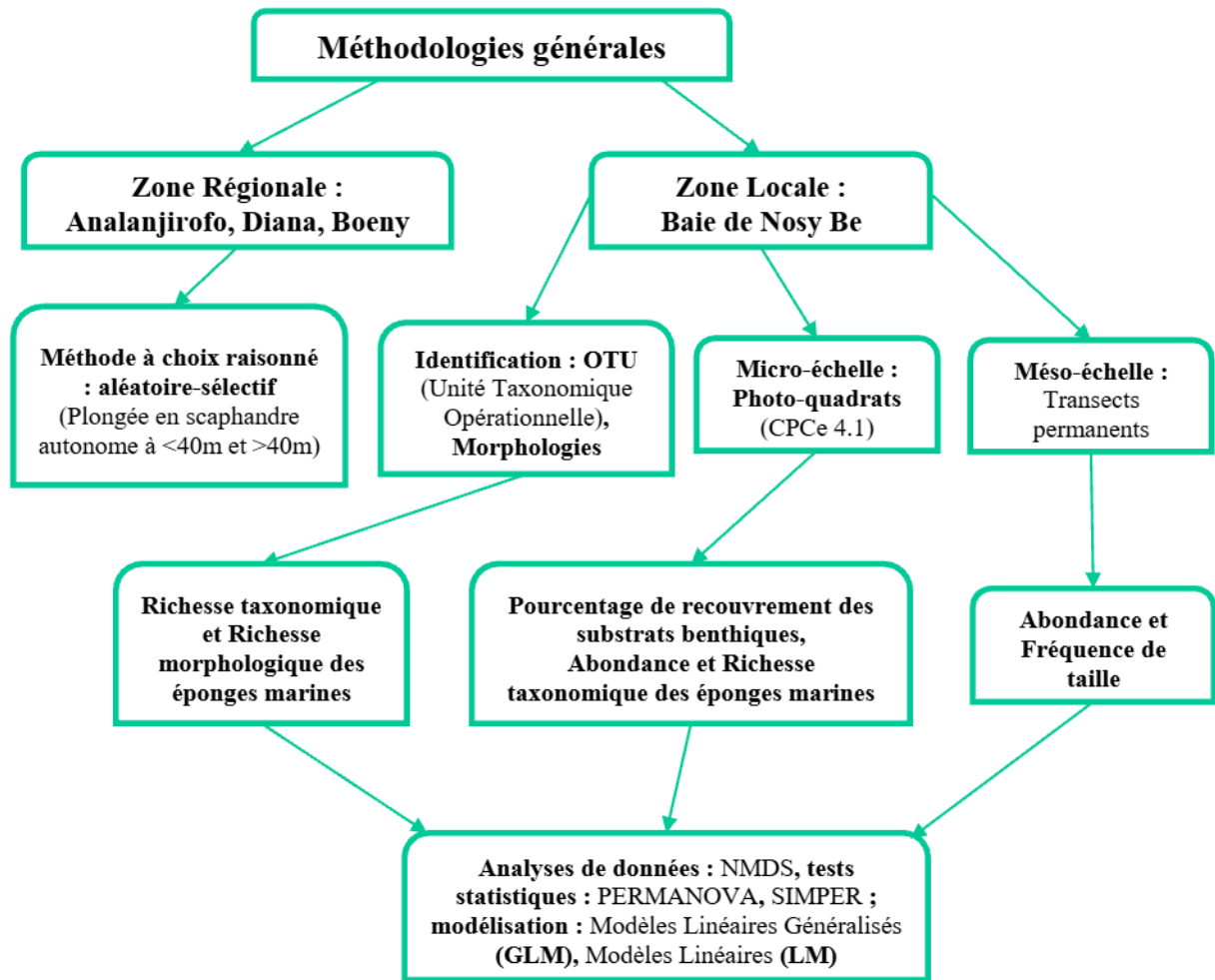


Figure 2.2 : Schéma conceptuel de la méthodologie générale

2.2.1. Echantillonnage au niveau régional

Pour l'étude au niveau régional (Chapitre 3 et Chapitre 4), l'échantillonnage à choix raisonné a été utilisé. La méthode de prélèvement a été totalement manuelle et sélective en utilisant le système de scaphandre autonome. Les échantillons ont été collectés de manière aléatoire et qualitative, afin d'éviter au maximum les doublons. Deux équipes ont été formées dont la première, une équipe moins profonde (MP) travaillant à moins de 40m de profondeur et la deuxième, une équipe profonde (P) au-delà de 40 m (Fig.2.3).

L'équipe profonde a apporté trois bouteilles de plongée afin d'augmenter leur sécurité sous l'eau. Les deux bouteilles de secours contiennent respectivement de l'air et du Nitrox et seront surtout servir pendant la remontée des plongeurs. L'équipe moins profonde (<40m) utilise, en revanche, deux bouteilles, dont une pour leur sécurité. La durée moyenne de l'échantillonnage est d'environ 25 minutes pour l'équipe profonde et de 45 minutes pour

l'équipe moins profonde.

Les échantillons d'éponges marines ont été prélevés puis répartis dans des cuves d'analyse, codifiés, photographiés et les caractéristiques de chaque individu ont été enregistrées (Fig.2.3). Ces informations se complètent avec la photographie sous-marine. Un fragment représentatif de chaque espèce récoltée a été séparé et introduit dans un flacon à vis en plastique contenant 25 ml de solution d'éthanol à 96%. Le reste de l'échantillon est placé dans des sacs en plastique et congelé entre -30°C et -20°C pour le transport vers le laboratoire PharmaMar.



Figure 2.3 : Méthode d'échantillonnage sous l'eau et sur le bateau

2.2.2. Echantillonnage au niveau local

2.2.2.1. Communauté des éponges (micro échelle)

La couverture des principales catégories de substrats a été évaluée à l'aide de la méthode des photo-quadrats (Kohler et Gill 2006). Cette technique, largement utilisée en écologie récifale, permet d'obtenir un nombre de photos élevé tout en limitant le temps de plongée. A chaque station, dix photo-quadrats consécutifs de 1 m^2 ont été prises à l'aide d'un appareil photo sous-marin Olympus Tough TG-6, fixé sur un cadre en PVC de 1 m^2 , afin de garantir que chaque image couvre entièrement la surface au sol du substrat. Chaque image a été ensuite importée dans le logiciel Coral Point Count with Excel Extensions (CPCe 4.1) (Kohler et Gill 2006) pour l'analyse de la composition du substrat. Sur chaque photo, 100 points aléatoires ont été utilisés pour quantifier l'abondance et le pourcentage de couverture des principales catégories benthiques : coraux durs, coraux morts, coraux mous, macroalgues, éponges, et substrats abiotiques (débris coralliens et sable). L'estimation du pourcentage de

recouvrement des différentes catégories de substrat a été réalisée une fois par an, de 2020 à 2022.

2.2.2.2. Abondance et de la fréquence de taille des éponges (mésos-échelle)

L'abondance et de la distribution des tailles des éponges ont été évaluées sur trois transects permanents de 10 m², déployés à des profondeurs comprises entre 14 et 18 mètres. Sur les trois stations d'étude (Gorgone, Heloise et Pirogue) les plongeurs ont recensé visuellement tous les individus d'éponges, pris des photographies pour une identification ultérieure à terre, et mesuré la longueur et la largeur de chaque individu situé dans une bande de 0,5 mètre de part et d'autre de l'axe du transect (Fig.2.4). À partir de ces mesures, la surface de chaque éponge a été estimée, puis les individus ont été classés en quatre classes de taille : [25–500]cm², [500–1000]cm², [1000–2000]cm² et [2000–4000]cm². Ces transects ont été espacés de 10 mètres afin de garantir leur indépendance statistique. Les relevés ont été effectués lors de trois campagnes d'échantillonnage : en novembre 2020, juillet 2021 et mai 2022.

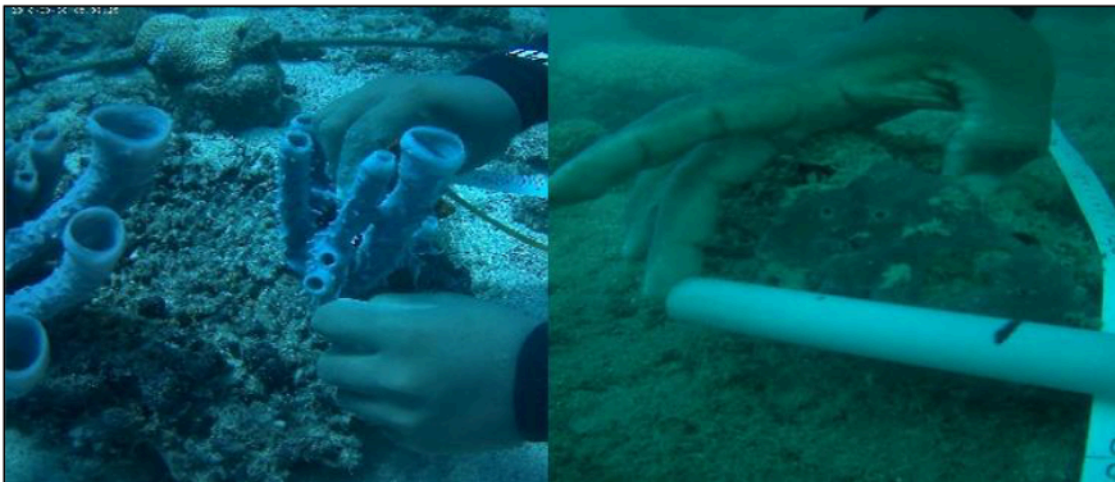


Figure 2.4 : Méthode d'échantillonnage sous l'eau et sur le bateau

2.3. Identification des éponges

L'identification des espèces d'éponges est souvent considérée comme difficile (Knowlton 2000, Schönberg et Beuck 2007, Schönberg 2021), et l'évaluation taxonomique complète présente un retard par rapport à l'effort d'échantillonnage (Pitcher et al. 2007, Hooper et al. 2013, Schönberg 2021). De nombreuses études susmentionnées ont donc opté pour l'utilisation des Unités Taxonomiques Opérationnelles (OTU) pour distinguer les éponges sur le plan taxonomique dans le cadre d'une étude donnée, sans pour autant les identifier entièrement.

Les échantillons sont ainsi catégorisés en tant qu’OTU, à l’exception de quelques spécimens connus et facilement identifiables. Le processus de classification de ces OTU s’appuie sur des photographies prise ultérieurement dans la région Indo-Pacifique, en utilisant également un guide d’identification tel que « The Sponge Guide, a picture guide to Caribbean sponges » (Zea et al. 2024), ainsi que sur la base de données de Pharma Mar.

La morphologie des éponges a été classifiée d’après Schönberg (2021) (Tab.2.1) : encroûtant épaisse (EE), encroûtant mince (EF), bioérosive (Bi), rampante (Ra), simple massive (SM), boule (Bl), composite massive (CM), Fistulaire (Fi), Coupe (Co), tubulaire (Tu), baril (Ba), laminaire érigée (EL), palmée érigée (PE), érigée tridimensionnelle (BE), sur tige (Pe), Amphore (Am).

Tableau 2.1 : Structure hiérarchique du système de classification des morphologies des éponges, subdivisée en 14 catégories, modifié à partir de Schönberg, 2021

ENCROUTANTE		
1. Encroûtant sensu lato	1.1. Vrai encroûtant	1.1.2. Encroûtant mince
		1.1.1. Encroûtant épaisse
	1.2. Endolithique, bioérosive	
2. Rase, rampante		
MASSIVE		
3. Massive simple		
4. Massive globulaire, en boules		
5. Massive composite, en maille ou en amas denses		
6. Fistulaire, massive cryptique, endopsamique		
EN FORME DE COUPE		
7. Coupes	7.1. Coupes tubulaires	
	7.2. Coupe incomplètes, éventails enroulés	
	7.3. Coupe complète, à ouverture apicale large, vases	
8. Formes tubulaire, coupe étroite	8.1. Cheminées, tube proprement dits	
	8.2. Amphores, éponges en forme de sac, vessie	
9. Barils, coupe massives		
ERIGEES		
10. Erigées unidimensionnelles, simples		
11. Erigées bidimensionnelles	11.1. Laminaire érigée, en éventail	
	11.2. Palmée érigée	
	11.3. Réticulée érigée	
12. Erigées tridimensionnelle, ramifiée		
13. Sur tige		
14. Carnivore		

2.4. Analyse de données

Toutes les analyses statistiques et les représentations graphiques ont été réalisées avec R version 4.4.2 (R Core Team 2024).

Les données collectées et analysées dans les Chapitres 3 et 4 ont été enregistrées sous forme de présences/absences apparentes, c'est-à-dire que la présence d'éponges a été notée lorsqu'elles étaient observées dans une zone donnée, sans pour autant conclure à une absence définitive en cas de non-observation. Cette approche est justifiée par le fait qu'aucune zone à Madagascar n'a fait l'objet d'un inventaire exhaustif permettant de confirmer avec certitude l'absence d'une espèce, cette dernière pouvant simplement ne pas avoir été détectée lors de l'échantillonnage.

La richesse taxonomique et morphologique est ici considérée comme le nombre des différents OTUs et morphologies des éponges présentes dans chaque station. L'indice de diversité de Shannon (H') (Chapitre 3) et l'indice de diversité de Shannon (\bar{H}') (Chapitre 4 et Chapitre 5) moyenne a été calculé sur chaque site à partir de la formule suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i) \quad \bar{H}' = \frac{\sum H'_i}{n}$$

Où H_i est l'indice de Shannon, S le nombre total d'OTU et p_i la proportion d'individus de l'OTU i .

L'indice de Simpson (D) moyenne (Chapitre 4) a été calculé à chaque site à partir de la formule suivante :

$$\bar{D} = \frac{\sum D_i}{n}$$

L'analyse statistique des données est spécifique aux différents chapitres et à la nature des données collectées. Une liste récapitulative des sources de variation, descripteurs et les types d'analyse est fournie dans le tableau 2.2.

Tableau 2.2 : Résumé des principales analyses statistiques utilisées pour chacun des chapitres réalisés dans ce travail de thèse.

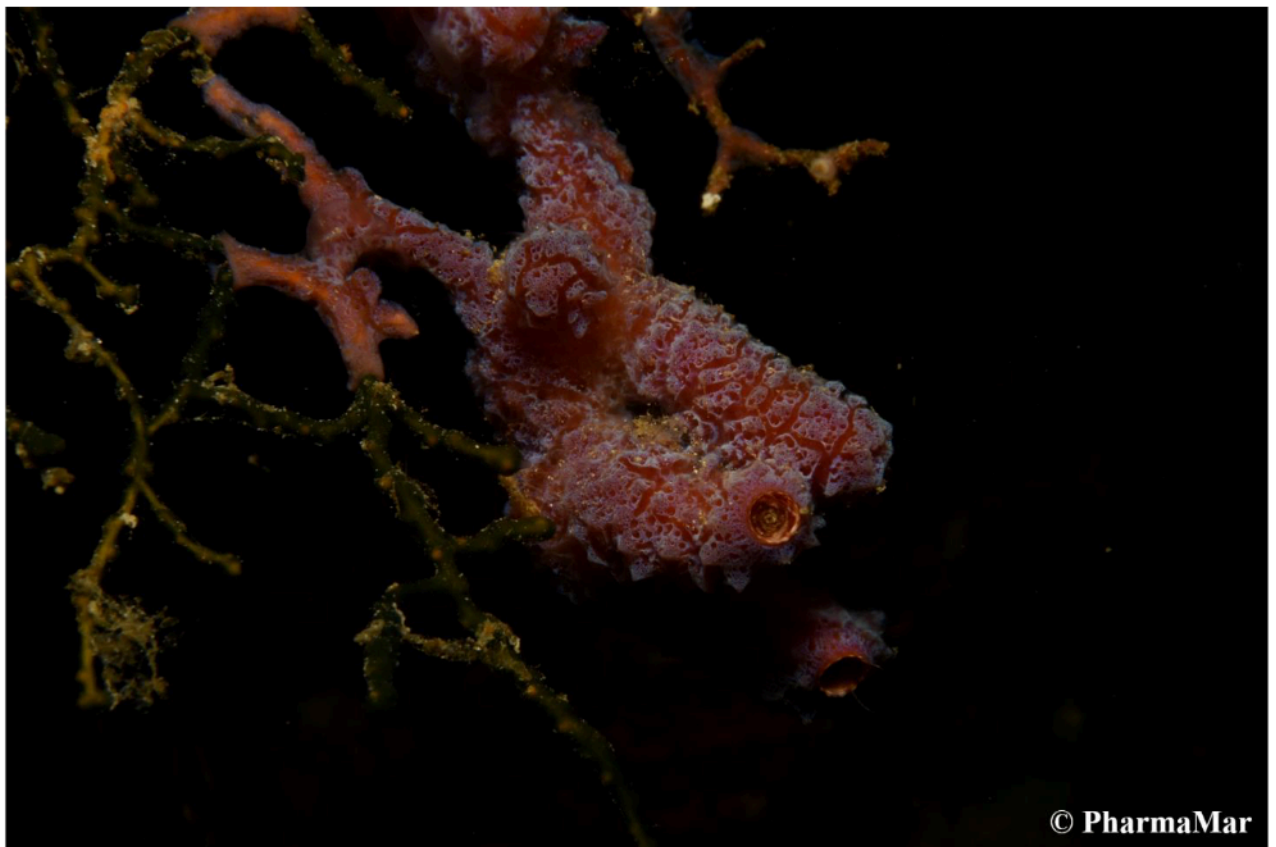
Chapitre	Sources de variation	Descripteurs	Analyses statistiques
3	Sites, Profondeur	Composition de la communauté (Richesse taxonomique)	NMDS (Jaccard)
		Distributions spatiale	PERMANOVA
		Détection des espèces contribuant aux différences significatives	SIMPER
4	Sites, Profondeur	Composition de la communauté (Richesse morphologique)	NMDS (Jaccard)
		Distributions spatiale	PERMANOVA
		Détection des espèces contribuant aux différences significatives	SIMPER
		Richesse taxonomique, Richesse morphologique, Diversité taxonomique, Diversité morphologique	Corrélation de Pearson
5	Année, Stations	Abondance	GLM (négative binomiale)
		Richesse taxonomique	GLM (poisson)
		Pourcentage de recouvrement	GLM (quasi binomiale)
		Diversité (Indice de Shannon)	LM
		Composition de la communauté (Abondance et Pourcentage de recouvrement)	NMDS (Bray-Curtis)
	Distributions spatio-temporelles	PERMANOVA	
Stations	Détection des espèces contribuant aux différences significatives	SIMPER	
6	Année, Stations	Abondance	LM
		Fréquence de taille	LM

Dans le Chapitre 3, la cartographie de la distribution de la richesse spécifique pour chaque profondeur et chaque site a été réalisée à l'aide du logiciel QGIS 3.34.3, avec une unité spatiale définie par des grilles de 1 km de côté. La richesse a été classée en 7 classes selon la règle de Sturge pour P1, avec des intervalles de valeurs comme suit : [8-12,6],]12,6-17,1],]17,1-21,7],]21,7-26,3],]26,3-30,9],]30,9-35,4],]35,4-40]. En revanche, elle a été classée en 6 classes pour P2 avec des intervalles de valeurs comme suit : [6-11],]11-16],]16-21],]21-26],]26-31],]31-36].

La validité de l'ajustement linéaire (Chapitre 4) a été évaluée en deux étapes. Tout d'abord, la normalité des résidus a été testée à l'aide du test de Shapiro-Wilk, afin de vérifier si la distribution est normale. Ensuite, l'homoscédasticité (constance de la variance des résidus) a été examinée à l'aide du test de Breusch-Pagan. Une valeur p supérieure à 0,05 indiquait que l'hypothèse nulle d'homoscédasticité ne pouvait être rejetée, ce qui confirmait la pertinence de l'utilisation d'un modèle linéaire. En revanche, une valeur p inférieure à 0,05 suggérait une hétéroscédasticité des résidus, remettant en question l'adéquation du modèle linéaire et justifiant l'exploration d'approches alternatives. Dans ce cas, plusieurs modèles non linéaires ont été testés : modèle polynomial (quadratique), modèle exponentiel, modèle logarithmique et modèle sigmoïdal. La sélection du modèle le plus approprié s'est appuyée sur la comparaison des critères d'information d'Akaike (AIC), le modèle présentant la plus faible valeur d'AIC étant retenu comme le plus adapté aux données (Burnham et Anderson 2002).

Dans le Chapitre 5, nous avons estimé dans quelle mesure la variation de l'abondance, de la couverture et de la richesse spécifique des éponges était expliquée par les variables incluses dans les modèles à l'aide de modèles linéaires (LM). Pour chaque variable dépendante, la combinaison de variables explicatives la plus parcimonieuse a été sélectionnée en comparant tous les modèles possibles à l'aide du critère d'information d'Akaike corrigé (AICc) (Burnham et Anderson 2002).

Chapitre 3 : Etude qualitative et distribution des éponges marines au nord et à l'est de Madagascar



Chapter 3 : Etude qualitative et distribution des éponges marines au nord et à l'est de Madagascar

Fintina

Ny fikarohana mahakasika ny fivondronany spaonjy dia natao tany amin'ny faritra avaratr'i Madagasikara, tao Ambavanibe, Antsiranana, Mahajanga, Sainte Marie ary Voltigeur. Ny fanisana azy, izay mifototra amin'ny "Units Taxonomic Operational", dia natao manaraka sokajy 2 amin'ny halalin'ny rano, P1 (21-40m) sy P2 (41-60m). Ny famakafakana haitontanisa dia natao ary narahina fitsapana "Tukey" mba hijerena ny fahasamihafan'ny karazana spaonjy isaky ny faritra sy ny halalin'ny rano. Ny vondrona taksonômika dia nojerena tamin'ny alalan'ny « multidimensional scaling », narahina « permutational multivariate analysis of variance » mba hijerena ny fahasamihafan'ny isam-bondrona. Karazana 278 OTUs no voarakitra manerana ireo toerana 5. Tsikaritra fa misy fahasamihafana lehibe eo amin'ny karazana spaonjy sy ny vondrona taksonômika. Ity farany dia mampiseho vondrom-piarahamonina roa samihafa manaraka ny halalin'ny rano 2. Ny spaonjy dia maro karazany ao amin'ny P1, indrindra ny any Antsiranana. Ny vokatray dia mampiseho ny fahasamihafan'ny zavamananaina amin'ny spaonjy eto Madagasikara ary manasongadina ny filàna fandalinana lalindalina kokoa.

Teny fanalahidy : Spaonjy, Avaratr'i Madagasikara, Fanisana, Karazana sponjy, Fivondronana

Résumé

L'assemblage d'éponges a été étudié dans le nord et nord-est de Madagascar, sur les sites d'Ambavanibe, Antsiranana, Mahajanga, Sainte Marie et Voltigeur. Des inventaires d'espèce d'éponges, basées sur les Unités Taxonomiques Opérationnelles ou Operational Taxonomic Units (OTUs) ont été effectués à 2 classes de profondeur P1(21-40m) et P2(41-60m). Une analyse de variance, suivi d'un test de « Tukey », a été utilisée pour explorer la variation inter-sites et inter-profondeurs de la richesse spécifique. La composition taxonomique a été visualisée avec une position multidimensionnelle, suivie d'une analyse de variance multivariée par permutation pour différencier les groupes. Au total, 278 OTUs ont été enregistrées sur l'ensemble des 5 sites. Nous constatons une forte hétérogénéité spatiale de la richesse spécifique et de la composition taxonomique. Cette dernière montre deux communautés

distinctes selon les deux profondeurs. L'assemblage est particulièrement diversifié dans P1, notamment à Antsiranana. Nos résultats montrent une forte biodiversité d'éponge à Madagascar et soulignent la nécessité des études plus approfondies.

Mots clés : Eponge, Nord de Madagascar, Inventaire, Richesse spécifique, Assemblage

Abstract

The sponge assemblage was studied in northern and north eastern of Madagascar, specifically at the sites of Ambavanibe, Antsiranana, Mahajanga, Sainte Marie, and Voltigeur. Species inventories of sponges, based on Operational Taxonomic Units (OTUs), were conducted at two depth classes: P1(21-40m) and P2(41-60m). An Analysis of variance followed by Tukey's test, was used to explore the inter-site and inter-depth variation species richness. The taxonomic composition was visualized using multidimensional scaling, followed by permutational multivariate analysis of variance to differentiate between groups. In total, 278 OTUs were recorded across the 5 sites. We observed strong spatial heterogeneity in species richness and taxonomic composition. The latter demonstrated two distinct communities based on the two depth ranges. The assemblage is particularly diverse in P1, especially in Antsiranana. Our results highlight high biodiversity of sponge in Madagascar and underscore the need for further studies.

Keys words: Sponge, North of Madagascar, Inventory, Specific richness, Assemblage

3.1. Introduction

Les récifs coralliens sont des écosystèmes marins complexes et dynamiques, principalement construits par des coraux scléactiniaires. Ils représentent moins de 1% de la surface mondiale, mais abritent près de 25% des espèces marines (Burke 2011). Les récifs coralliens fournissent des biens et des services aux populations locales. Par exemple, en matière de protection côtière, leur valeur est estimée à plus de 4 milliards de dollars par an en dommages évités (Beck et *al.* 2018, Rivera et *al.* 2020). Grâce à la pêche, ils fournissent plus de 143 milliards de dollars par an (FAO 2018) et 35,8 milliards de dollars par an pour les industries touristiques (Spalding et *al.* 2017, Woodhead et *al.* 2019). Malheureusement, les récifs coralliens sont également des écosystèmes hautement menacés en raison de la sensibilité des coraux constructeurs de récifs aux variations environnementales et aux perturbations anthropiques. Une étude publiée en 2021 estime une diminution de 50% de la couverture corallienne mondiale entre 1998 et 2007 (Eddy et *al.* 2021) et prédit que d'ici 2030, 90% des récifs de la planète seront menacés d'extinction (Burke 2011). Cette tendance à la dégradation mondiale entraînera une diminution de la biodiversité et de l'abondance des espèces associées aux récifs coralliens (Done 1992, Aronson et Precht 2000, Hughes et *al.* 2003), des changements durables dans la composition et la structure de la communauté (Nyström et *al.* 2000), une réduction de la complexité topographique (Tuttle et Donahue 2022), et donc une diminution de la résilience et des services écosystémiques (Baker et *al.* 2008, Hughes et *al.* 2003). La diminution de la couverture corallienne peut également entraîner des changements de régime, définis comme le remplacement des coraux par d'autres organismes benthiques (Norström et *al.* 2009, Farnham et Bell 2018, Marlow et *al.* 2019).

Les éponges font partie des animaux les plus anciens à avoir apparus dans les océans du monde (Van Soest et *al.* 2012). Ce sont des animaux exclusivement aquatiques, souvent coloniaux, et ils s'étendent sur presque toutes les gammes bathymétriques, de substrats, de salinité et de température connues dans les habitats aquatiques (Bergquist 1978, Barnes 1999). La connaissance de la biodiversité des éponges est encore incomplète (Van Soest et *al.* 2012) et à l'heure actuelle, 9 640 espèces d'éponges sont validées (parmi presque 20 000 noms de taxons) dans le monde (de Voogd et *al.* 2024). Les éponges sont des composants essentiels des écosystèmes récifaux, car elles jouent plusieurs rôles écologiques. Elles augmentent directement ou indirectement la biodiversité mondiale (Hogg et *al.* 2010). Elles fournissent un abri pour d'autres organismes marins tels que les polychètes, les amphipodes, les ostracodes,

les décapodes, entre autres (Rützler 2004). Elles sont également une source de nourriture pour de nombreuses espèces de poissons. Les éponges facilitent également la production primaire, le cycle des nutriments, la nitrification, la cimentation et la minéralisation (Rützler 2002, Rützler 2004, Wulff 2006a, de Goeij et al. 2013). Les éponges font également partie des espèces potentiellement capables d'induire un changement de régime dans les récifs coralliens, cependant, moins de choses sont connues sur leur dynamique et leur écologie des populations (Wulff 2001, Maliao et al. 2008, Farnham et Bell 2018, Marlow et al. 2019). Par exemple, Maliao et al. (2008) ont signalé dans les récifs des Florida Keys, une relation négative entre la couverture corallienne dure et la couverture d'algues macroscopiques/d'éponges, suggérant un passage d'une communauté dominée par les algues macroscopiques et les éponges. Une augmentation de l'abondance des éponges a été signalée dans les récifs coralliens tropicaux en raison de la diminution de la compétition spatiale avec les coraux (Aronson et al. 2002, McMurray et al. 2010, Colvard et Edmunds 2011, Schils, 2012, Kelmo et al. 2013, Kelmo et al. 2014, Bell et al. 2015b, Bennett et al. 2017). Bell et al. (2013) ont identifié les éponges comme des espèces potentiellement gagnantes face au changement environnemental. Farnham et Bell (2018) ont émis l'hypothèse que les récifs dominés par d'autres organismes que les coraux sont susceptibles d'être résilients à l'acidification des océans et au réchauffement climatique.

La diversité spatiale décrit comment les espèces sont distribuées à différentes échelles spatiales (profondeur, sites, habitats, régions). La variabilité spatiale des assemblages d'éponges a été décrite dans divers récifs coralliens tropicaux (Bell et Smith 2004). Les variations de la diversité, de la distribution et de l'abondance des éponges sont susceptibles d'influencer d'autres organismes en raison de leurs rôles fonctionnels importants (Berman et Bell 2010). Les assemblages d'éponges sont contrôlés par des facteurs physiques tels que la profondeur, la température, la salinité, l'intensité lumineuse, le flux d'eau et la sédimentation (Barnes 1999, Bell et Barnes 2000a, Bell et Carballo 2008, Huang et al. 2011, Lesser et Slattery 2013, Alvarez et al. 2017). Certains facteurs biologiques tels que la prédation, les mutualismes et les symbioses, la compétition spatiale et les maladies influencent également les assemblages des éponges (Bell et Carballo 2008, Huang et al. 2011, Lesser et Slattery 2013, Alvarez et al. 2017).

Les objectifs de cette étude sont de combler les lacunes de connaissances concernant la variation spatiale de la composition de la communauté des éponges dans la région nord et est

de Madagascar. Plus précisément, nous décrivons la variation spatiale de la richesse taxonomique et de la composition des éponges à deux gradients de profondeur (P1 et P2) parmi cinq sites situés dans les régions nord-ouest, de l'extrême nord et à l'est de Madagascar.

3.2. Matériels et méthodes

3.2.1. Zone d'étude

La présente étude a été réalisée dans le nord de Madagascar pendant deux saisons distinctes, dont Voltigeur (5 au 15 novembre 2020), Antsiranana (13 au 25 janvier 2021) et Sainte Marie (1 au 12 mars 2021) durant la saison chaude ; ainsi que Ambavanibe (26 mai au 6 juin 2021) et Mahajanga (17 au 27 juin 2021) durant la saison fraîche. Ces sites se regroupent dans trois régions différentes, à savoir la région Boeny, la région Diana et la région Analanjirofo. La région Analanjirofo, située au nord-est de Madagascar, est délimitée par le district d'Antalaha au nord, le district de Toamasina II au sud, le district de Mandritsara à l'ouest et l'Océan Indien à l'est. Son climat tropical chaud et humide, avec une pluviométrie de 2 000 mm/an, est fortement influencé par l'océan. Sa morphologie côtière, d'une largeur de 6 km et d'une altitude inférieure à 50 m, abrite la dernière grande forêt littorale, le complexe du Cap Masoala, offrant une diversité de paysages, d'habitats et de biodiversité. Le vent de l'Est, l'alizé, façonne son climat, contrebalancé par une mousson de novembre à avril. La région est souvent exposée aux risques cycloniques (CREAM 2013). La région DIANA, au Nord de Madagascar, présente un littoral contrasté bordé par la région SAVA à l'est et la région SOFIA au sud, avec le Canal de Mozambique à l'ouest et l'Océan Indien à l'est. Son relief est marqué par de vastes deltas à l'ouest et des dunes à l'est, avec des précipitations variantes de 990 mm/an à l'Est et 1500 mm/an à l'ouest. Les vents, influencés par l'Alizé d'est/sud-est, varient selon la région (CREAM 2013). La côte nord-ouest présente un plateau continental avec des récifs coralliens jusqu'à 50 miles nautiques, générant des marées semi-diurnes et des courants importants. Malgré des variations de turbidité, les eaux restent généralement claires, favorisant la pêche et les activités nautiques (MAEP 2003). La région Boeny, située sur la côte Nord-Ouest de Madagascar, s'étend sur 690 km de littoral et est bordée au nord par la région de Sofia, à l'est par la région Betsiboka, au sud par la région Melaky et à l'Ouest par le Canal de Mozambique. Son climat est de type tropical sec, marqué par une saison sèche de 7 mois d'avril à octobre, suivie d'une saison pluvieuse de 5 mois d'octobre à avril, avec des précipitations annuelles moyennes de 1 338,6 mm (CREAM 2013). Les vents, dominés par l'alizé du sud-est d'avril à septembre et le vent de mousson du nord-ouest d'octobre à mars, sont modérés toute l'année.

Trois autres vents moins importants sont également présents : le Kosy précédant la saison sèche, l'Avaraka en janvier et février, et le Mantsaly pendant la saison humide (MEN 2021).

Cinq sites ont été choisis pour la présente étude : Mahajanga, Voltigeur, Ambavanibe, Antsiranana et Sainte Marie. Le nombre de stations échantillonnées est compris entre 15 à 20 stations pour chaque site dans l'ensemble des deux profondeurs (Fig.3.1 ; Annexe 2). Le choix de ces stations a pris en considération l'accessibilité à l'endroit, les contraintes météorologiques et les caractéristiques du fond. En effet, ils devraient comporter des tombants pour l'équipe profonde et des plateaux pour l'équipe moins profonde.

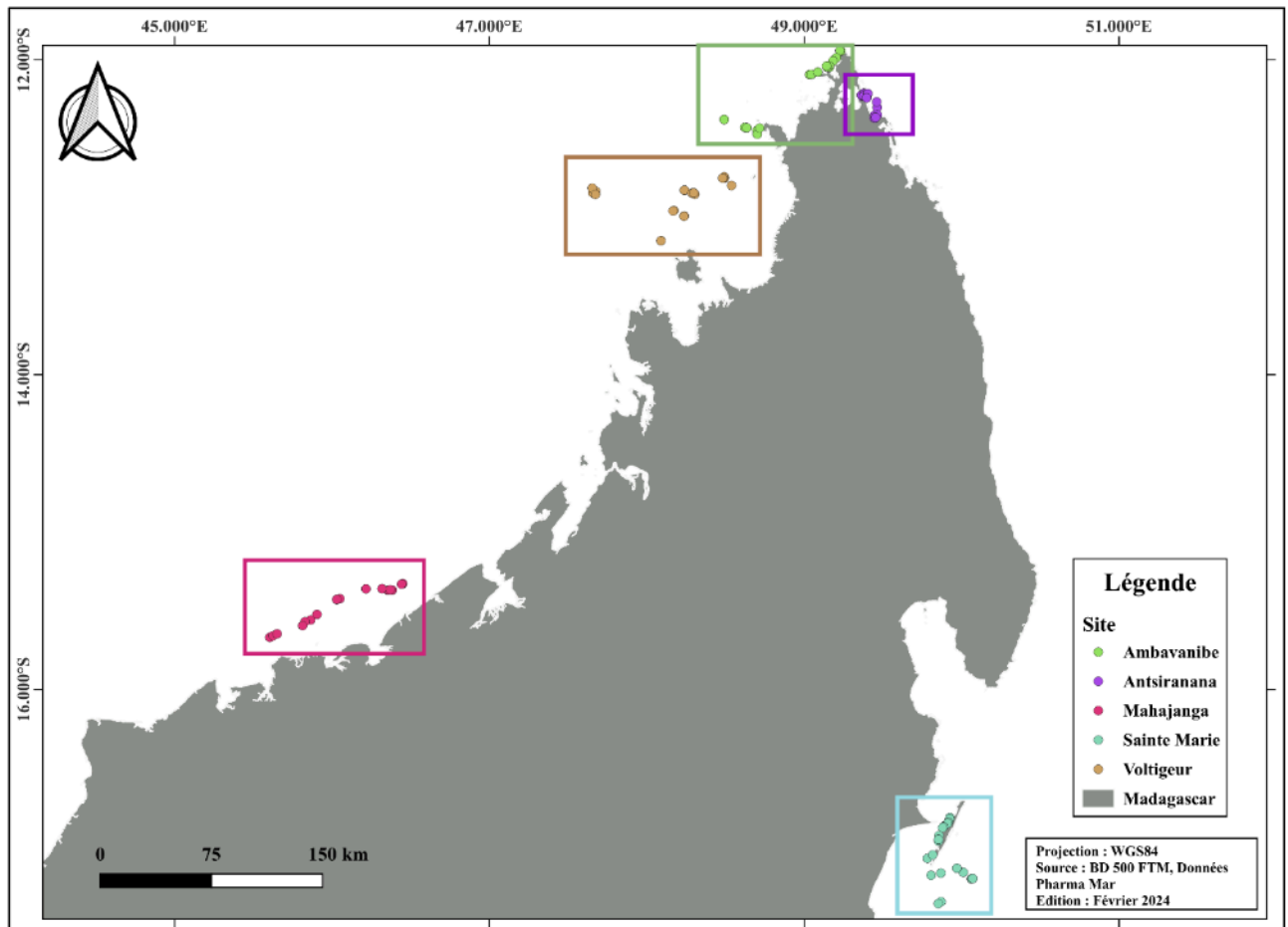


Figure 3.1 : Carte de la zone d'étude, montrant la partie Nord de Madagascar. Les points équivalent aux stations d'études, qui sont encadrés de la même couleur. Ces cadres représentent les sites d'études.

3.2.2. Echantillonnage

Pour réaliser cette étude, l'échantillonnage aléatoire stratifié a été utilisé. La méthode de prélèvement a été totalement manuelle et sélective en utilisant le système de scaphandre autonome. Les échantillons ont été collectés aléatoirement et qualitativement pour éviter au

maximum les doublons. Deux équipes ont été formées dont la première, une équipe moins profonde (MP) travaillant à moins de 40m de profondeur et la deuxième, une équipe profonde (P) au-delà de 40m.

L'équipe profonde a apporté trois bouteilles de plongée afin d'augmenter leur sécurité sous l'eau. Les deux bouteilles de secours contiennent respectivement de l'air et du Nitrox et étaient destinées à être utilisées principalement lors de la remontée des plongeurs. L'équipe moins profonde (<40m) utilise, en revanche, deux bouteilles, dont une pour leur sécurité. La durée moyenne de l'échantillonnage est d'environ 25 minutes pour l'équipe profonde et de 45 minutes pour l'équipe moins profonde.

3.2.3. Inventaire des macroorganismes

3.2.3.1. Protocole d'échantillonnage

Les échantillons d'éponges marines ont été prélevés puis répartis dans des cuves d'analyse, codifiés, photographiés et les caractéristiques de chaque individu ont été enregistrées. Ces informations étaient complétées par la photographie sous-marine. Un fragment représentatif de chaque espèce récoltée a été séparé et introduit dans un flacon à vis en plastique contenant 25 ml de solution d'éthanol à 96%. Le reste de l'échantillon a été placé dans des sacs en plastique et congelé entre -30°C et -20°C pour le transport vers le laboratoire Pharma Mar.

3.2.3.1. Identification

L'identification des espèces d'éponges est souvent considérée comme difficile (Knowlton 2000, Schönberg et Beuck 2007, Schönberg 2021), et l'évaluation taxonomique complète accuse un retard par rapport à l'effort d'échantillonnage (Pitcher et *al.* 2007, Hooper et *al.* 2013, Schönberg 2021). De nombreuses études susmentionnées ont donc opté pour l'utilisation des Unités Taxonomiques Opérationnelles (OTU) pour distinguer les éponges sur le plan taxonomique dans le cadre d'une étude donnée, sans pour autant les identifier entièrement.

Les échantillons sont ainsi catégorisés en tant qu'OTU, à l'exception de quelques spécimens connus et facilement identifiables. Le processus de classification de ces OTU s'appuie sur des photographies prises ultérieurement dans la région Indo-Pacifique, en utilisant également un guide d'identification tel que « The Sponge Guide, a picture guide to Caribbean

sponges » (Zea et al., 2024), ainsi que sur la base de données de Pharma Mar. De plus, ils sont caractérisés par des traits morphologiques tels que le type morphologique (massif, encroûtant, tubulaire et branchu), la consistance (élastique, cassante, charnue), la texture (visqueuse, collante, rugueuse), la distribution des oscules (visibles, non visibles, en élévations, nombre d'oscles, diamètre de l'oscule) et la couleur (crème, vin, turquoise).

3.2.4. Traitement de données

Toutes les données ont été enregistrées comme étant des présences/absences apparentes, où la présence d'éponges est notée dans une zone plutôt que d'établir des données de présence/absence définitives. Cette approche est nécessaire, car aucune zone à Madagascar n'a été étudiée de manière exhaustive pour pouvoir affirmer avec certitude l'absence d'une espèce, qui pourrait simplement résulter d'une non-détection.

La richesse spécifique a été estimée par la somme cumulée des nombres d'individus présents et absents dans chaque station. La caractérisation de la diversité spécifique des différents habitats a été effectuée à l'aide des courbes d'accumulation de la richesse spécifique. Ces courbes sont largement utilisées pour comparer la diversité spécifique observée dans différents sites d'un paysage (Ugland et Ellingsen 2003, Ugland et Lamshead 2004a, 2004b).

La cartographie de la distribution de la richesse spécifique pour chaque profondeur et chaque site a été réalisée à l'aide du logiciel QGIS 3.34.3, avec une unité spatiale définie par des grilles de 1 km de côté. La richesse a été classée en 7 classes selon la règle de Sturge pour P1, avec des intervalles de valeurs comme suit : [8-12,6],]12,6-17,1],]17,1-21,7],]21,7-26,3],]26,3-30,9],]30,9-35,4],]35,4-40]. En revanche, elle a été classée en 6 classes pour P2 avec des intervalles de valeurs comme suit : [6-11],]11-16],]16-21],]21-26],]26-31],]31-36].

Afin de comparer les assemblages des éponges entre les 5 sites et entre les 2 profondeurs, une analyse de positionnement non-métrique ou Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) a été réalisée (Clarke 1993), basée sur la matrice de dissimilarité créée à partir d'une analyse de similarité de Jaccard (données de présence-absence) (Legendre et Legendre 2012, Borcard et al. 2018). Cette approche a permis de visualiser le schéma de la distribution spatiale (Kruskal 1964). L'analyse est complétée par une analyse de variance multivariée par permutation ou Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA), en utilisant la fonction « adonis », dans le but de déterminer s'il existait des différences significatives entre les sites et les profondeurs. Elle est aussi complétée par une analyse en pourcentage de

dissimilarité ou Similarity Percentage (SIMPER), en utilisant la fonction « *simper* ». Cette dernière a été utilisée pour évaluer la contribution de différentes espèces à la dissimilarité entre les profondeurs et les sites étudiés. Le package utiliser pour ces analyses est « *vegan* » (Oksanen et al. 2022). L'ensemble des analyses a été réalisé avec le logiciel R.4.4.1 (R Core Team 2024).

3.3. Résultats

3.3.1. Richesse taxonomique

Au total, 2 344 éponges ont été collectées qui sont regroupées dans 278 OTUs d'éponges. La majorité des OTUs ont été retrouvés sur tous les sites. L'ordre des Haplosclerida est le plus représenté avec 84 OTUs dont les genres majeurs sont le *Petrosia* (20 OTUs) et *Haliclona* (15 OTUs). Il est suivi par l'ordre des Poecilosclerida (38 OTUs) dont 11 espèces représentent le genre *Clathria*. Les ordres des Dictyoceratida, des Tetractinellida et des Axinellida regroupent respectivement 26, 22 et 18 OTUs. Les autres ordres ne dépassent pas les 10 OTUs (Annexe 3).

Les courbes d'accumulation de la richesse spécifique ci-dessous (Fig.3.2) représentent le rapport entre le nombre d'espèces et le nombre d'échantillonnage (Stations) au niveau des deux profondeurs sur les 5 sites d'études. Elles montrent généralement une plus grande richesse par rapport à P1 que P2 sur chaque site d'études. Le nombre de stations en P1 varie de 14 à 17, tandis qu'en P2, cela varie de 6 à 10 stations. De plus, en P1, Antsiranana possède la richesse la plus élevée avec 120 OTUs. Il est suivi par Ambavanibe et Voltigeur, respectivement avec 112 OTU chacun. Puis Sainte Marie avec 108 OTUs et enfin Mahajanga avec 82 OTUs. En P2, Voltigeur a la richesse la plus élevée avec 114 OTUs et la plus faible à Sainte Marie (48 OTUs). Pour Ambavanibe et Antsiranana, elle est respectivement de 67 OTUs chacun et 68 OTUs à Mahajanga.

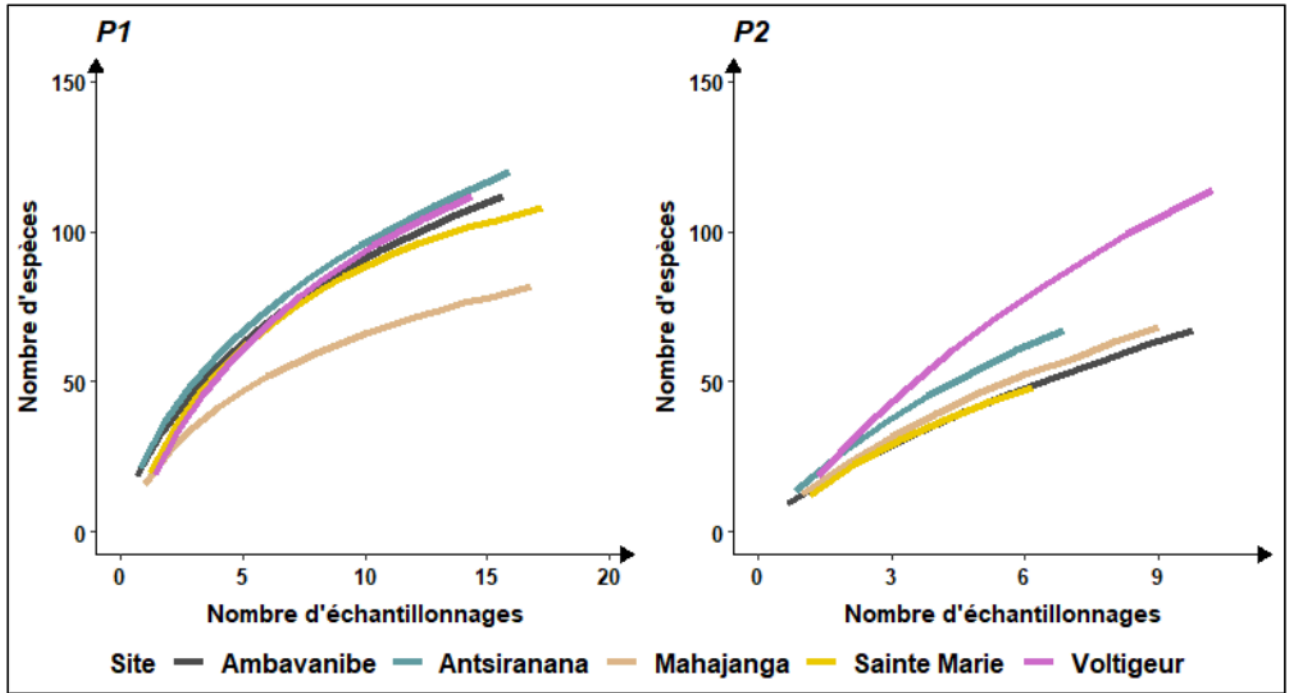
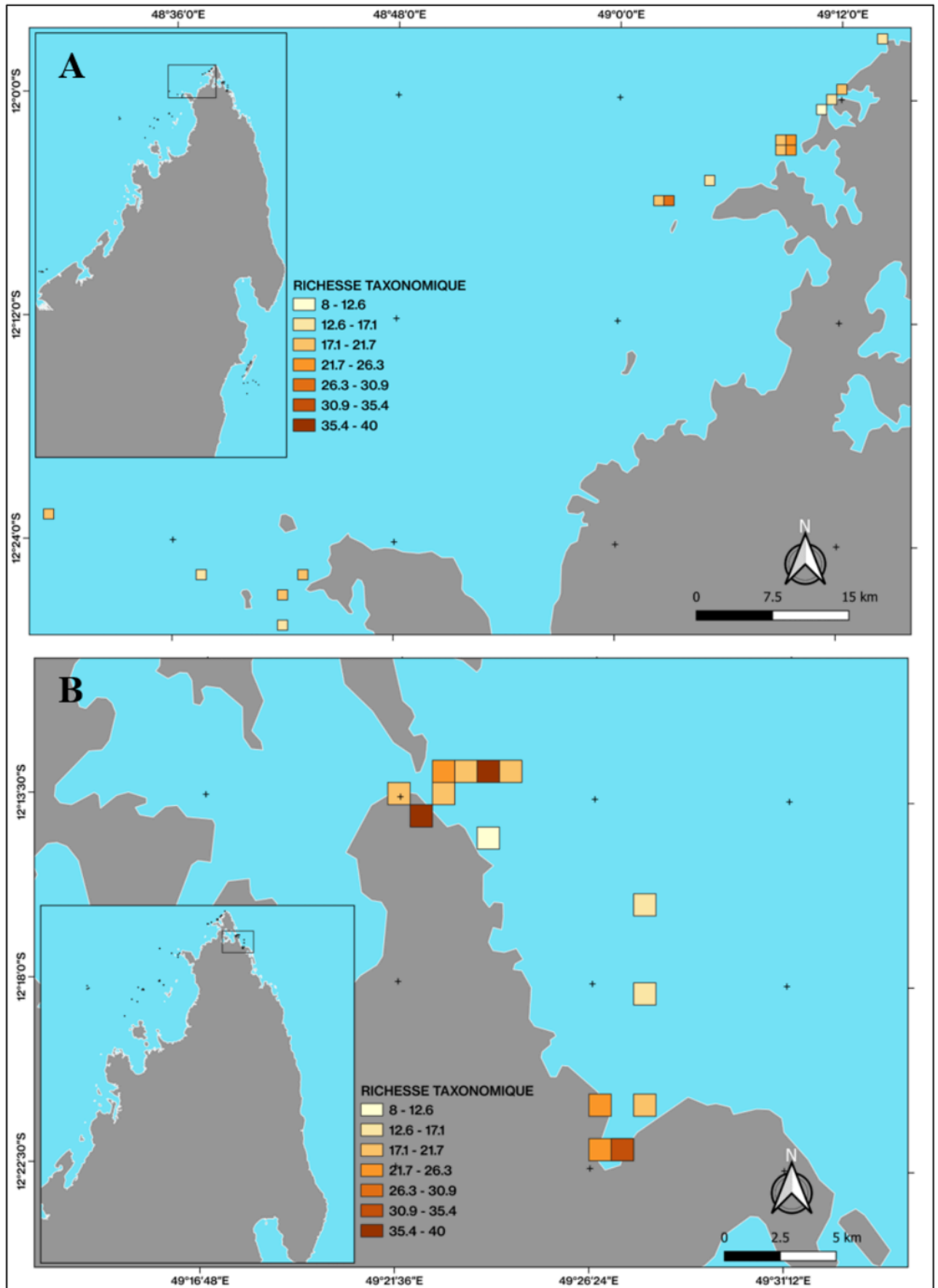


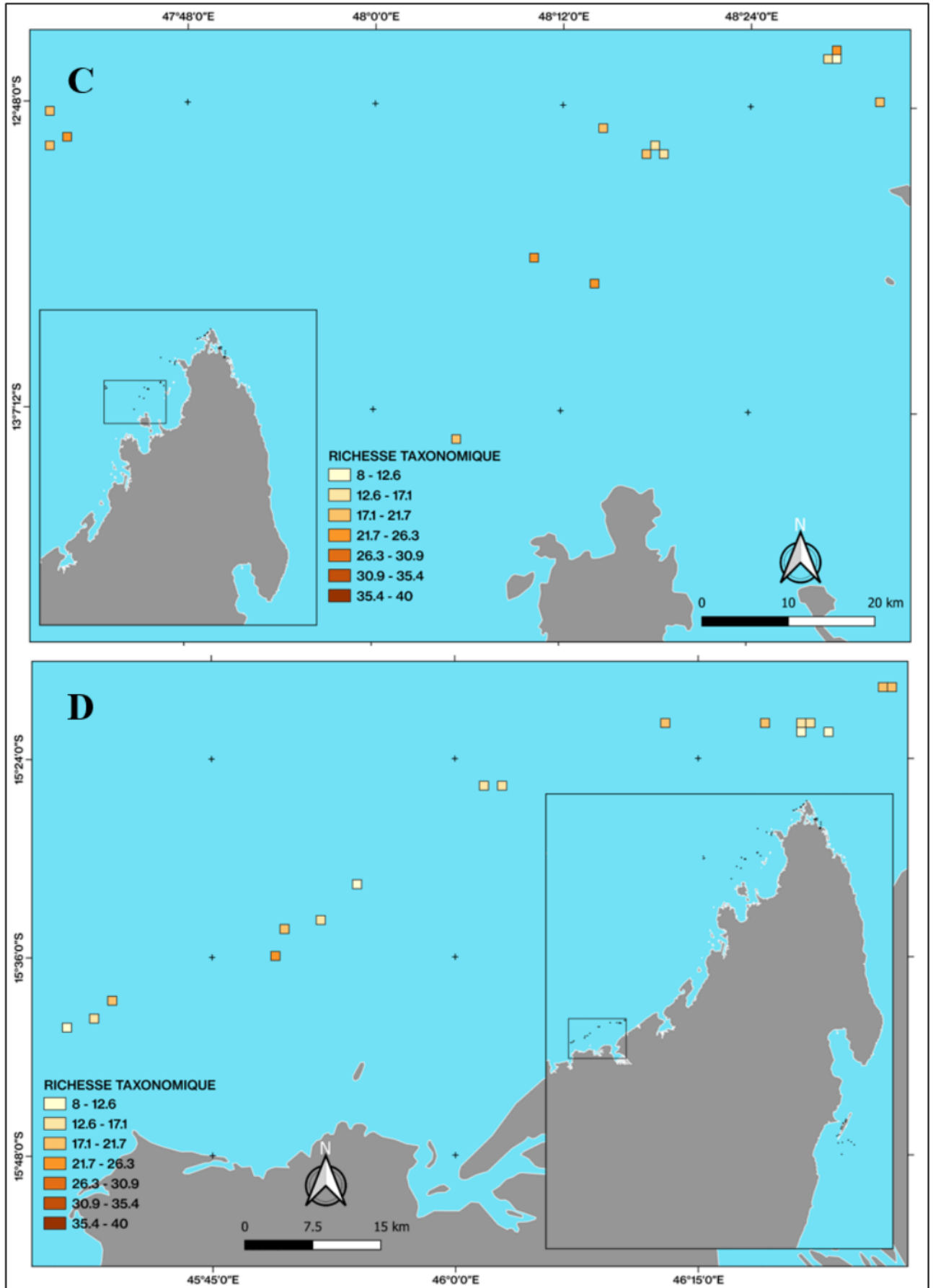
Figure 3.2 : Courbe d'accumulation des espèces d'éponges observées par rapport au nombre d'échantillonnage pour la profondeur P1 et P2. Basé sur la richesse spécifique des éponges.

3.3.2. Composition taxonomique des éponges

La distribution de la richesse taxonomique des éponges a été cartographiée pour les profondeurs P1 et P2 sur les 5 sites d'études. En P1, les stations à Mahajanga et à Voltigeur sont réparties dans les 4 premières classes de richesse taxonomique : [8-12,6],]12,6-17,1],]17,1-21,7],]21,7-26,3]). A Mahajanga, ces classes représentent respectivement 25,5 %, 35,3 %, 35,3 % et 5,9 % des stations tandis qu'à Voltigeur elles représentent 7,1 %, 21,4 %, 42,9 % et 28,6 % des stations (Fig. 3.3).

Seule à Antsiranana, il est observé que certaines stations présentent la plus faible ([8-12,6]) et la plus forte ([35,4-40]) richesse taxonomique. Onze stations sur les quinze étudiées à Antsiranana possèdent une richesse taxonomique comprise entre 12 et 26 OTUs. Ce schéma est similaire pour la majorité des stations d'Ambavanibe et de Sainte Marie.





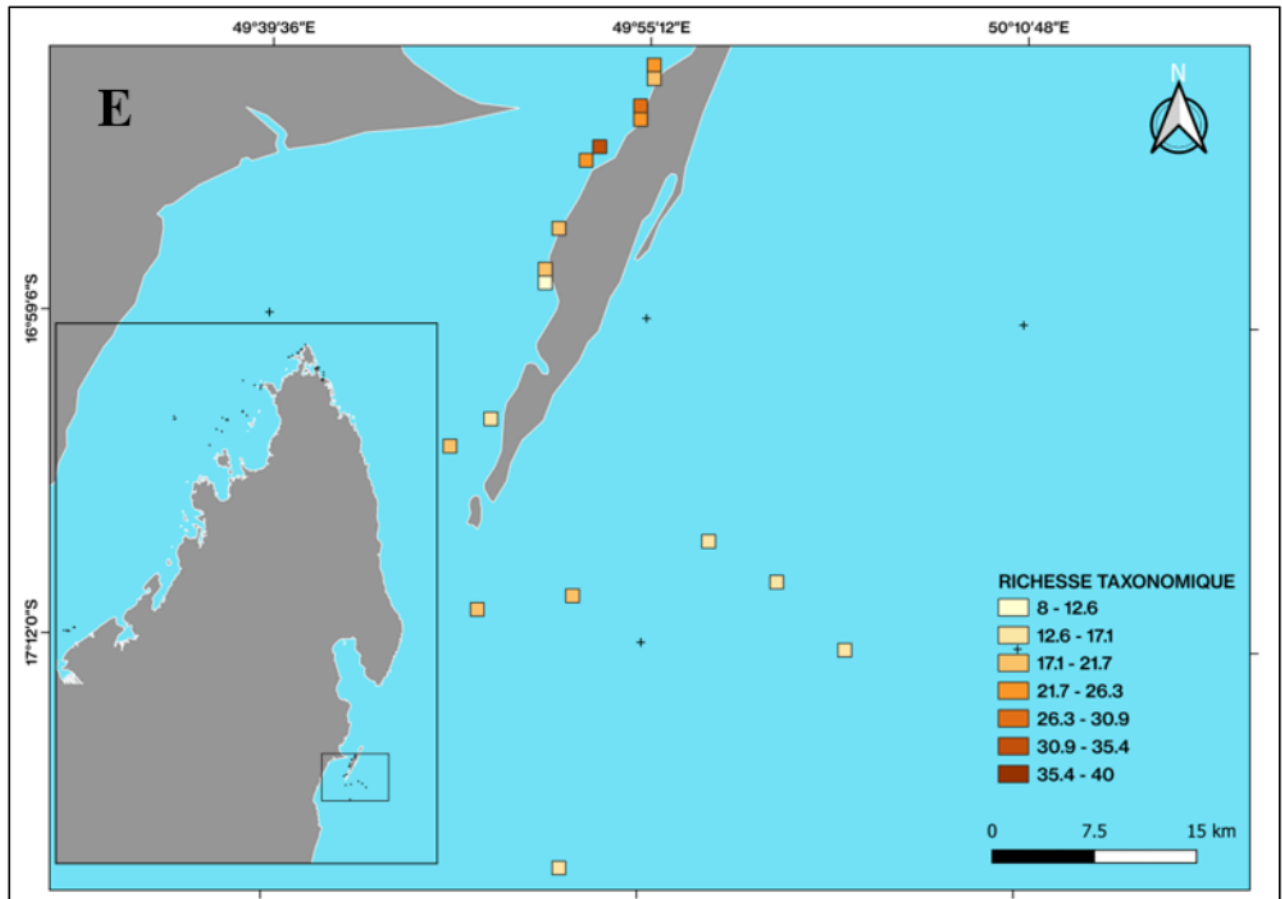
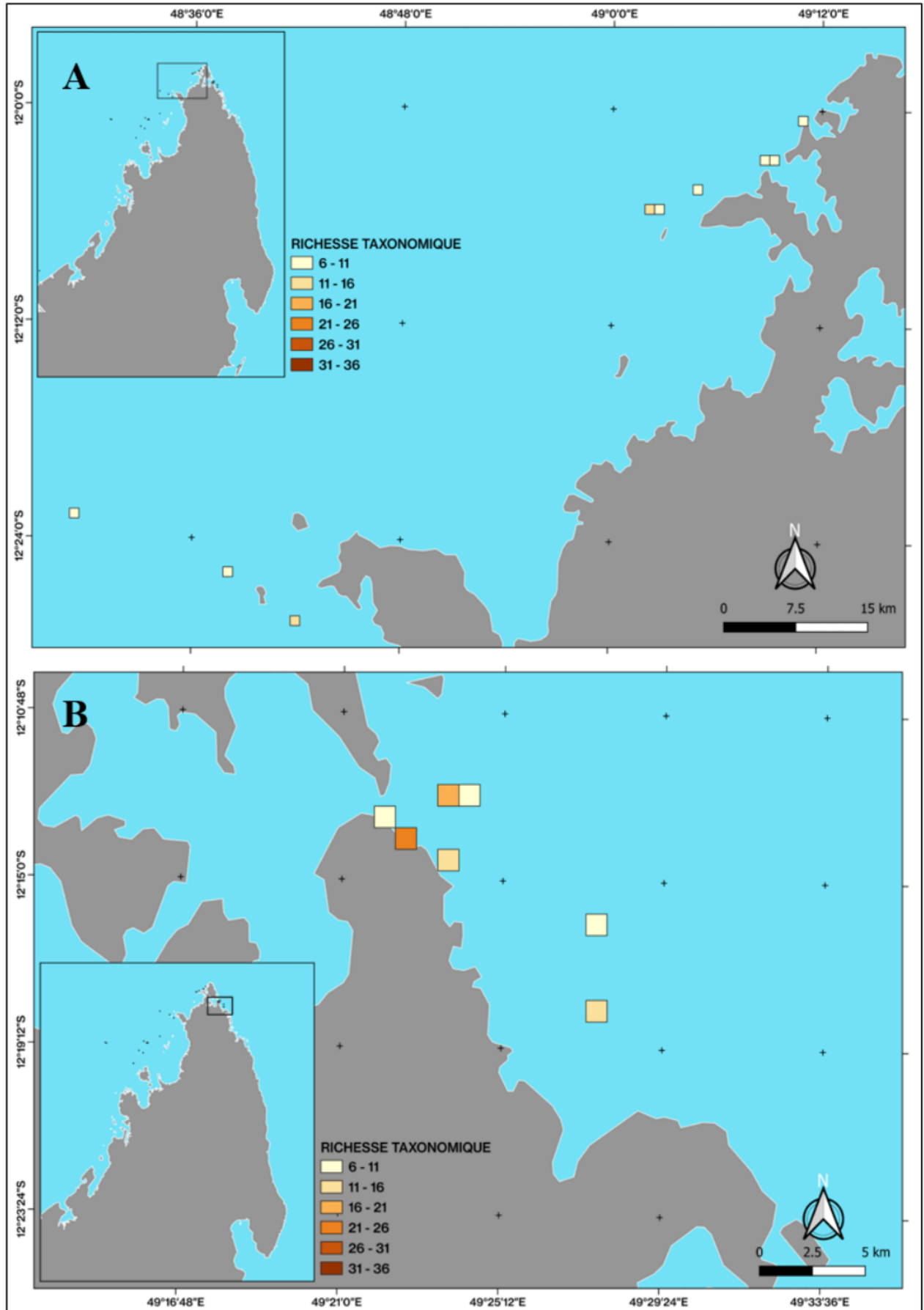
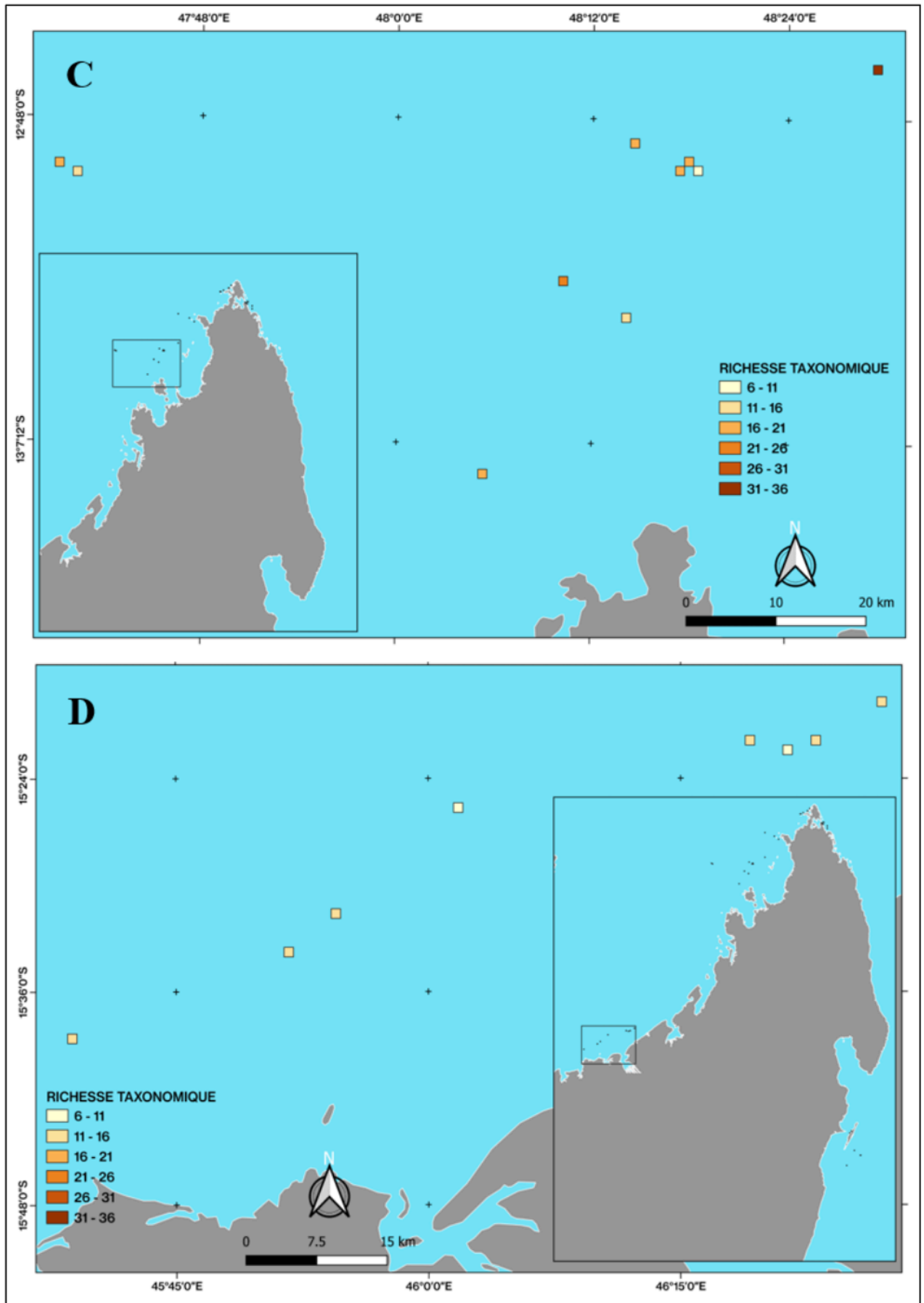


Figure 3.3 : Carte représentant la distribution de la richesse spécifique des éponges chacun des sites d'étude à la profondeur P1. A : Ambavanibe ; B : Antsiranana ; C : Voltigeur ; D : Mahajanga et E : Sainte Marie.

A la profondeur P2, la majorité des stations à Ambavanibe, Antsiranana et Sainte Marie présentent une richesse taxonomique faible, comprise entre 6 et 11 OTUs. Cela représente respectivement 80 %, 42,9 % et 66,7 %. A Mahajanga, 77,8 % des stations ont une richesse taxonomique comprise entre 11 et 16 OTUs. En revanche, à Voltigeur, une station montre la plus grande richesse taxonomique, avec 50% des stations ayant une richesse comprise entre 16 et 21 OTUs (Fig.3.4).





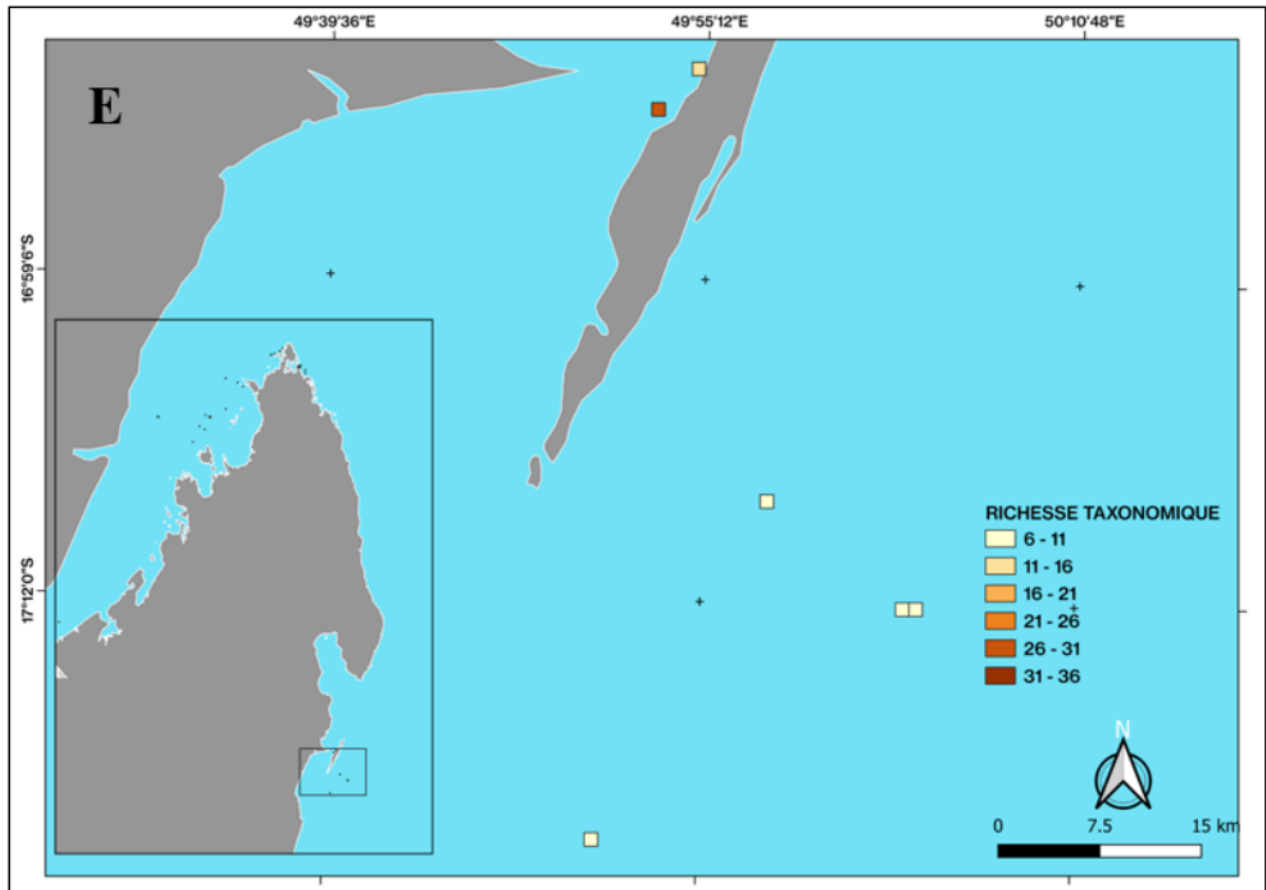


Figure 3.4 : Carte représentant la distribution de la richesse spécifique des éponges chacun des sites d'étude à la profondeur P2. A : Ambavanibe ; B : Antsiranana ; C : Voltigeur ; D : Mahajanga et E : Sainte Marie.

Le positionnement multidimensionnel (NMDS) montre que l'assemblage des éponges est très hétérogène spatialement. Le niveau de stress de 0,28 indique un ajustement modéré de la distance d'origine entre les échantillons et les distances dans l'espace NMDS. Deux groupes sont clairement définis, reflétant la dissimilarité entre les échantillons en fonction de la profondeur (Fig.3.5). De plus, l'analyse montre une interaction significative entre la profondeur et les sites, formant trois groupes distincts à la fois en P1 et en P2. Ces observations sont corroborées par les résultats de l'analyse de variance multivariée par permutation (PERMANOVA), qui révèle des effets significatifs de la profondeur ($R^2 = 0,05$; $p < 0,001$), du site ($R^2 = 0,14$; $p < 0,001$) et leur interaction ($R^2 = 0,06$; $p < 0,001$) sur la variation de la composition des éponges (Fig.3.5 ; Annexe 4).

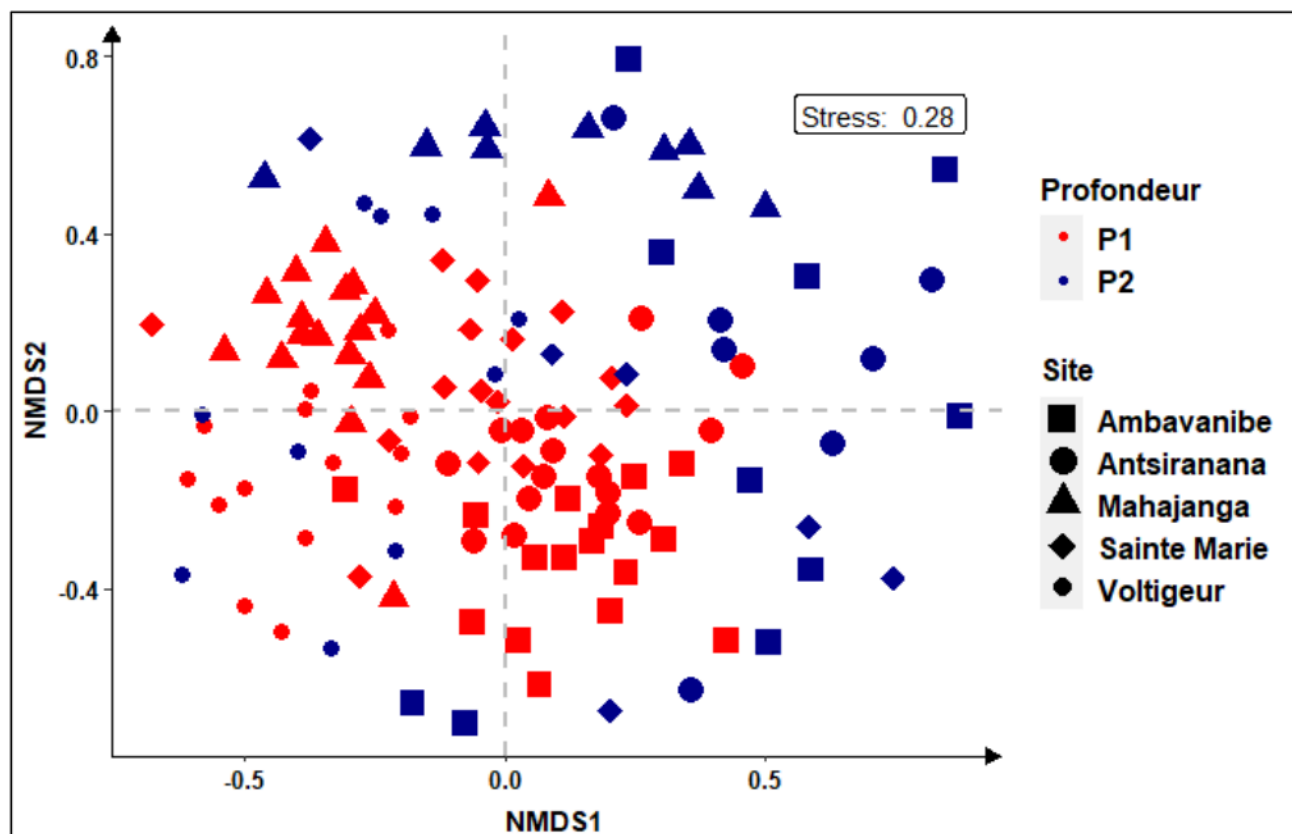


Figure 3.5 : Positionnement multidimensionnelle basée sur la matrice de dissimilarité créée à partir d'une analyse de similarité de Jaccard (données de présence-absence). La profondeur et les sites d'études sont les facteurs pris en compte

Les résultats de l'analyse de SIMPER révèlent que certaines OTUs d'éponges jouent un rôle plus important que d'autres dans la différenciation des profondeurs et sites d'échantillonnages, chaque OTU contribuant jusqu'à 2 %, à l'exception d'une contribution de 1,4 % observée entre Antsiranana et Sainte Marie (Tab.3.1).

Tableau 3.1 : Les espèces ayant la contribution moyenne la plus élevée et ayant une contribution significative par rapport aux dissimilarités au niveau de la profondeur et des sites

Dissimilarité	Espèces	Contribution moyenne	p
Ambavanibe - Antsiranana	<i>Phakellia sp1.</i>	0,016	0,005
	<i>Aplysilla sp3.</i>	0,016	0,003
	<i>Acanthella sp.</i>	0,015	0,001
	<i>Phakellia sp2.</i>	0,015	0,001
Ambavanibe - Mahajanga	<i>Leucetta primigenia</i>	0,019	0,001
	<i>Oceanapia sp3.</i>	0,018	0,001
	<i>Jaspis sp1.</i>	0,018	0,001
	<i>Phakellia sp2.</i>	0,016	0,001
	<i>Reniochalina sp.</i>	0,015	0,001
	<i>Verongiida sp2.</i>	0,015	0,003
	<i>Theonella sp1.</i>	0,015	0,003
Ambavanibe - Sainte Marie	<i>Haliclona (Halichoelona) sp1.</i>	0,016	0,001
	<i>Verongiida sp1.</i>	0,015	0,002
	<i>Phakellia sp2.</i>	0,015	0,001
	<i>Cymbastela sp.</i>	0,015	0,001
Ambavanibe - Voltigeur	<i>Stylissa carteri</i>	0,019	0,002
	<i>Theonella sp1.</i>	0,017	0,001
	<i>Phakellia sp2.</i>	0,015	0,002
	<i>Acanthella cavernosa</i>	0,015	0,001
Antsiranana -Mahajanga	<i>Phakellia sp1.</i>	0,019	0,001
	<i>Leucetta primigenia</i>	0,017	0,001
	<i>Aplysilla sp3.</i>	0,016	0,002
	<i>Acanthella sp.</i>	0,015	0,001
Antsiranana - Sainte Marie	<i>Haliclona (Halichoelona) sp1.</i>	0,014	0,01
	<i>Acanthella sp.</i>	0,014	0,003
	<i>Cymbastela sp.</i>	0,014	0,01
Antsiranana - Voltigeur	<i>Theonella sp1.</i>	0,015	0,005
Mahajanga - Sainte Marie	<i>Leucetta primigenia</i>	0,018	0,001
	<i>Haliclona (Halichoelona) sp1.</i>	0,016	0,001
Mahajanga - Voltigeur	<i>Leucetta primigenia</i>	0,017	0,001
	<i>Theonella sp1.</i>	0,016	0,001
Sainte Marie - Voltigeur	<i>Theonella sp1.</i>	0,016	0,003
P1-P2	<i>Stylissa carteri</i>	0,019	0,001
	<i>Xestospongia testudinaria</i>	0,017	0,001
	<i>Petrosia sp1.</i>	0,017	0,001
	<i>Oceanapia sp3.</i>	0,017	0,001
	<i>Phakellia sp1.</i>	0,015	0,005

3.4. Discussions

Au total, 278 OTUs d'éponges ont été identifiés sur l'ensemble des cinq sites d'étude à une profondeur variant de 20 à 60m. Cela suggère une diversité élevée en comparaison des études réalisées dans les régions Indo-Pacifique. En effet, en Indonésie, de Voogd et Cleary (2008) ont recensé 118 espèces dans la Baie de Jakarta et 141 espèces dans le Wakatobi Marine Park par Rovellini *et al.* (2019). De son côté, Thai en 2013 a recensé 299 espèces en Vietnam et Schönberg et Fromont (2012), 261 espèces dans l'Ouest de l'Australie. Des études ont été réalisées dans l'Est de l'Afrique et ont pu recenser 46 espèces au Kenya, 12 espèces dans le Sud de Mozambique et 92 dans le Nord de Mozambique (Barnes et Bell 2002).

Toutefois, les courbes d'accumulations de la richesse spécifique de chaque site au niveau des 2 profondeurs sont en forme semi-logarithmique (Ugland *et al.* 2003), cela suggère que de nouvelles espèces peuvent être encore observées à mesure que le nombre de collectes augmente. De plus, lorsqu'une courbe d'accumulations atteint un plateau, l'échantillonnage sur un site est considéré comme « suffisant », ce qui n'est pas le cas pour la présente étude. P1 affiche une plus grande richesse par rapport à P2. Cela peut être justifié par le fait que le nombre d'échantillonnage est beaucoup plus élevé en P1 que P2.

Les régions tropicales ont fait plus l'objet de recherche sur les éponges, en comparant avec les autres régions (Bell *et al.* 2020). Malgré cela, très peu d'études ont été réalisées dans l'Océan Indien (Bell *et al.* 2020). Toutefois, il est difficile de vraiment comparer les résultats actuels avec d'autres, puisque différents efforts d'échantillonnage et méthodes peuvent biaiser l'interprétation des résultats (Hooper et Ekins 2004). En effet, d'une part, la majorité de ces études sont à petite échelle ce qui peuvent expliquer leurs faibles diversités observées et d'autre part, c'est une mise à jour de cumul d'espèces, collecté à grande échelle mais durant plusieurs années et par plusieurs auteurs, comme le cas du Vietnam (Thai 2013).

L'ordre des Haplosclerida représente le plus grand nombre avec 84 espèces (30,22%) parmi les éponges recensées dans le Nord de Madagascar, dont les plus diversifiées sont le genre *Petrosia* et *Haliclona*. La première ayant une forme de croissance « Massive ». Sa forte présence (varie de 12 à 17 sur chaque site) peut être expliquée par le fait que les sites d'études offrent des ressources comme la nourriture en abondance et que les niveaux de perturbation sont faibles (Schönberg 2021). Cependant, certaines espèces ne semblent pas être fragiles et peuvent supporter des flux turbulents sans dommage (Bell et Barnes 2000a). Tandis que, la

forte présence du genre *Haliclona*, surtout au niveau d'Ambavanibe (8 OTUs) et de Voltigeur (10 OTUs), peut s'expliquer par la diversité morphologique et la forme de croissance très variées chez certaines espèces. Ce qui permet à ce genre d'occuper différents rôles fonctionnels (Bell et Smith 2004, Berman 2012). De plus, c'est un genre cosmopolite et largement répandu dans le monde (Berman 2012).

La méthode utilisée durant la présente étude pour la collecte de données est la présence/absence apparente. Elle permet de prendre en compte les espèces non-détectées durant l'étude, sachant que cette approche va servir de base de données pour la recherche sur les éponges marines à Madagascar. Toutefois, elle entrainera probablement une surestimation ou sous-estimation des distributions et de la richesse spécifique (Wulff 2012). Cette problématique s'ajoute avec l'approche par OTU, qui peut entrainer une possibilité de surestimation de la diversité. Malgré ses limitations, cette méthode est choisie en raison du coût élevé et de la complexité des analyses morphologiques traditionnelles basées sur les spicules et le squelette, qui exigent souvent un investissement considérable en termes de temps, sans garantir des identifications fiables (Ashok et al. 2018, Marlow et al. 2021, Schönberg 2021).

La profondeur ($R^2 = 0,05$; $p < 0,001$) et le site ($R^2 = 0,14$; $p < 0,001$) ont été identifiés comme des facteurs significatifs, indiquant que ces variables influencent la composition des éponges. De plus, l'interaction entre la profondeur et le site a également été trouvée significative ($R^2 = 0,06$; $p < 0,001$), suggérant ainsi que l'effet de la profondeur sur la composition des éponges peut varier selon le site. Ces résultats soulignent l'importance de tenir compte à la fois des facteurs de profondeurs et de sites lors d'une étude de la biodiversité des éponges. Ils fournissent des indications précieuses pour la gestion et la conservation des écosystèmes marins (Dayton 2003, Teder et al. 2007, de Voogd et Cleary 2007, Costello et al. 2010, Berman 2012, Bell 2017, Beaugrand 2023).

L'assemblage des éponges dans l'ensemble des 5 sites montre des différences significatives entre les deux classes de profondeurs (P1 et P2). La profondeur peut être un des facteurs environnementaux les plus importants pour estimer la distribution des éponges marine (Bell et Barnes 2000a, 2000b, González-Murcia et al. 2022). Deux caractéristiques sont à considérer avec la variation de la profondeur de l'eau : la pénétration de la lumière et le degré de perturbation physique dans l'eau (Wilkinson et Evans 1989, de Voogd et Van Soest 1999, Bridge et al. 2013, González-Murcia et al. 2022). Ces derniers diminuent avec la profondeur

(Frade et *al.* 2018), ce qui pourrait expliquer une richesse spécifique élevée au niveau de P1 par rapport à P2.

Il est clair que la distribution de l'assemblage des éponges est hautement hétérogène spatialement. Toutefois, cette variation n'est pas entièrement expliquée par l'ensemble des facteurs environnementaux qui pourraient jouer un rôle important dans la structuration de la communauté d'éponges (Teder et *al.* 2007). Les influences générales comprennent par exemple le type de substrat (Duckworth et *al.* 2008), les méthodes de reproduction et la capacité de dispersion (Uriz et *al.* 1998), des facteurs tels l'intensité lumineuse, l'hydrodynamisme et la teneur en sédiment (Schönberg 2021), la teneur en nutriments, la turbidité (Wilkinson et Cheshire 1989 ; Wilkinson et Evans 1989), mais aussi les interactions biologiques tels que la compétition et le recrutement.

La présente étude a fourni plusieurs informations sur la richesse spécifique des éponges dans le Nord de Madagascar mais a également fourni un document sur les caractéristiques de l'assemblage des éponges sur les 5 sites d'étude, à savoir Ambavanibe, Antsiranana, Sainte Marie et Voltigeur. Les différentes analyses ont montré que la richesse spécifique de la structure de l'assemblage des éponges a été influencée par la variation de la profondeur ainsi que par les sites d'études. Les informations concernant chaque individu récolté n'étant pas encore complètes, une mise à jour de la taxonomie de ces OTUs devraient faire l'objet d'une ou plusieurs études. De plus, la prise en compte des autres paramètres environnementaux permettra d'améliorer la connaissance sur la distribution des éponges à Madagascar. Les données acquises vont servir de base de données et fournir des informations préliminaires utiles pour des études futures sur la communauté des éponges mais aussi sur leur suivi bioécologique à Madagascar.

Chapitre 4 : Evaluation de la diversité des éponges dans le nord et à l'est de Madagascar : apport de la morphologie comme indicateur taxonomique



Chapter 4 : Evaluation de la diversité des éponges dans le nord de Madagascar : apport de la morphologie comme indicateur taxonomique

Résumé

Cette étude évalue la diversité morphologique et taxonomique des éponges marines dans le nord et l'est de Madagascar, régions encore peu documentées. Les éponges, essentielles aux écosystèmes récifaux, jouent un rôle écologique et socio-économique majeur. Cinq sites (Mahajanga, Voltigeur, Ambavanibe, Antsiranana et Sainte Marie) ont été échantillonnés à deux profondeurs, selon un protocole rigoureux d'identification morphologique et taxonomique (OTU). Au total, 2 344 individus ont été classés en 15 morphotypes. Les indices de diversité (Shannon et Simpson) indiquent des communautés équilibrées, avec une diversité plus élevée à faible profondeur. L'analyse statistique révèle des corrélations fortes et significatives entre les indicateurs morphologiques et taxonomiques. À la profondeur P1, la richesse taxonomique est corrélée à la richesse morphologique ($r = 0,725$; $p < 0,001$) et à la diversité morphologique ($r = 0,701$; $p < 0,001$). À la profondeur P2, ces corrélations sont encore plus marquées, atteignant $r = 0,789$ pour la diversité taxonomique et la richesse morphologique. Les régressions linéaires et logarithmiques expliquent jusqu'à 62,2 % de la variance ($R^2 = 0,622$), confirmant la valeur prédictive de la diversité morphologique. L'analyse NMDS et la PERMANOVA montrent une structuration spatiale des communautés selon les sites et les profondeurs. Certaines morphologies (pédonculée, tonneau, coupe) contribuent significativement aux dissimilarités observées. Ces résultats soulignent l'efficacité de l'approche morphologique comme outil rapide et économique pour le suivi écologique, et son potentiel dans les stratégies de conservation.

Mots-clés : Éponges marines, Diversité morphologique, Diversité taxonomique, OTU, Suivi écologique, Madagascar.

4.1. Introduction

Les éponges marines sont des éléments structurants des communautés benthiques récifales et jouent un rôle fondamental dans le fonctionnement des écosystèmes marins (Bell 2008). Elles influencent la composition et la répartition de la faune associée (Bell et Smith 2004), contribuent aux flux biogéochimiques par leur activité de filtration et entretiennent des interactions symbiotiques complexes (Pawlik 2011, Maldonado et *al.* 2012). Elles présentent également un fort intérêt socio-économique, notamment pour la recherche pharmaceutique, grâce à leurs métabolites bioactifs aux propriétés anticancéreuses et antimicrobiennes (Calcabrini et *al.* 2017).

En plus de leur importance écologique, les éponges abritent une diversité d'organismes, formant des réseaux d'interactions complexes qui influencent la dynamique des récifs coralliens (Pérez-Botello et *al.* 2023). Ces relations hôte-invité, qu'elles soient mutualistes, commensales ou parasitaires, dépendent de leur morphologie et de leur aire de répartition. Les formes volumineuses, comme les éponges en coupe ou massives, offrent un habitat plus structuré et favorisent davantage ces interactions (Schönberg 2021, Pérez-Botello et *al.* 2023). Inversement, les morphologies plus simples, comme les éponges encroûtantes ou érigées, hébergent une diversité moindre (Pérez-Botello et Simões 2021, Schönberg 2021). De plus, les espèces largement distribuées interagissent avec un plus grand nombre d'organismes, renforçant leur rôle structurant dans les récifs coralliens tropicaux (Galiana et *al.* 2018, Dallas et Jordano 2021).

Malgré leur rôle essentiel, les éponges sont souvent sous-représentées dans les études de suivi écologique en raison de leur diversité morphologique, de leur plasticité phénotypique et des défis méthodologiques liés à leur identification (Wulff 2006a, 2006b, Schönberg et Fromont 2012). Leur complexité structurale et les contraintes liées au travail de terrain rendent également leur étude difficile (Westinga et Hoetjes 1981, Koukouras et *al.* 1996, Wulff 2001, Pérez-Botello et Simões 2021). Cette lacune est particulièrement marquée dans les zones tropicales riches en biodiversité, comme l'océan Indien, qui abrite certains des écosystèmes marins les plus diversifiés au monde (Bell et Barnes 2001, Bell et Smith 2004).

Madagascar, reconnu pour son exceptionnelle biodiversité marine, reste encore peu étudié en matière de diversité et de dynamique des assemblages d'éponges. Les recherches menées dans le sud-ouest du pays, notamment à Toliara, ont permis de recenser 267 espèces

d'éponges réparties en trois classes et 23 ordres (Razafinampoinarivo et *al.* 2023). Cependant, bien que récentes, ces études s'appuient largement sur des inventaires historiques datant des années 1960-1970 et ne prennent pas en compte les évolutions potentielles des communautés d'éponges face aux pressions environnementales croissantes. De plus, les autres régions du pays, en particulier le nord et l'est, restent largement inexplorées.

L'exploration de nouvelles zones s'avère donc essentielle pour améliorer notre compréhension des éponges malgaches et identifier d'éventuelles espèces endémiques. Des recherches récentes sur le mont sous-marin Walters Shoal, au sud de Madagascar, ont révélé 11 nouvelles espèces d'éponges ainsi qu'une extension de l'aire de répartition d'*Ancorina corticata* (Payne et *al.* 2025), illustrant ainsi la richesse encore méconnue des éponges du sud-ouest de l'océan Indien. Ces découvertes soulignent l'importance d'une actualisation des connaissances sur la diversité des éponges dans les récifs coralliens malgaches, en particulier dans les régions sous-étudiées.

L'une des approches méthodologiques permettant d'évaluer rapidement la diversité des éponges consiste à se baser sur leurs formes de croissance (diversité morphologique). La morphologie externe des éponges est hautement variable et dépend à la fois de facteurs environnementaux (courants, sédimentation, lumière) et de leur appartenance taxonomique (Bell et Barnes 2001, Hooper et Van Soest 2002). Plusieurs études ont montré que certaines morphologies sont corrélées à des groupes taxonomiques spécifiques et que la diversité des formes de croissance peut être utilisée comme un indicateur indirect de la diversité taxonomique (Bell et Barnes 2001, Schönberg et Fromont 2012). Cette méthode, plus accessible que l'identification systématique basée sur la microstructure squelettique et la composition des spicules, pourrait offrir une approche rapide et économiquement viable pour le suivi écologique des récifs coralliens tropicaux.

Dans ce contexte, cette étude vise à combler ces lacunes en explorant la diversité morphologique et taxonomique des éponges dans le nord et l'est de Madagascar, des régions encore peu documentées. Elle cherche à évaluer si la diversité morphologique constitue un indicateur fiable de la diversité taxonomique. Une telle approche permettrait non seulement d'optimiser les efforts d'inventaire et de conservation, mais aussi de proposer une méthode applicable aux études futures sur la biodiversité des éponges. En mobilisant des méthodologies modernes et des analyses actualisées, cette étude ambitionne de renforcer les connaissances

scientifiques sur les éponges de Madagascar et d'apporter des éléments concrets pour leur conservation dans un contexte de changements environnementaux globaux.

4.2. Matériels et méthodes

4.2.1. Zone d'étude

La présente étude a été menée dans le nord de Madagascar, durant deux saisons distinctes. En saison chaude, les sites investigués étaient Voltigeur (5–15 novembre 2020), Antsiranana (13–25 janvier 2021) et Sainte Marie (1–12 mars 2021). En saison fraîche, les relevés ont été effectués à Ambavanibe (26 mai–6 juin 2021) et Mahajanga (17–27 juin 2021). Ces cinq sites se répartissent dans trois régions : Boeny, Diana et Analanjirofo.

Située au nord-est de Madagascar, la région Analanjirofo est bordée par les districts d'Antalaha (nord), Toamasina II (sud), Mandritsara (ouest) et l'Océan Indien (est). Elle présente un climat tropical chaud et humide, avec une pluviométrie moyenne de 2000 mm/an, fortement influencé par l'océan et les vents d'est (alizés), contrebalancés par la mousson de novembre à avril. Son littoral étroit (6 km de large, <50 m d'altitude) abrite le complexe forestier du Cap Masoala, riche en habitats et en biodiversité. La région est aussi régulièrement exposée aux cyclones (CREAM 2013).

Au nord, la région DIANA possède un littoral contrasté, encadré par la Sava à l'est, la Sofia au sud, le Canal du Mozambique à l'ouest et l'Océan Indien à l'est. Son relief varie entre deltas à l'ouest et dunes à l'est. Les précipitations annuelles varient de 990 mm (est) à 1 500 mm (ouest), avec des vents influencés par les alizés d'est/sud-est (CREAM 2013). Le plateau continental de la côte nord-ouest, riche en récifs coralliens, présente des eaux relativement claires malgré une turbidité variable, favorables à la pêche et aux activités nautiques (MAEP 2003).

La région BOENY, sur la côte nord-ouest, est bordée par Sofia (nord), Betsiboka (est), Melaky (sud) et le Canal du Mozambique (ouest). Elle connaît un climat tropical sec, marqué par une saison sèche de 7 mois (avril–octobre) et une saison humide de 5 mois (octobre–avril), avec une pluviométrie moyenne de 1 338,6 mm/an (CREAM 2013). Les vents dominants sont

l'alizé du sud-est (avril–septembre) et la mousson du nord-ouest (octobre–mars), auxquels s'ajoutent des vents secondaires tels que le Kosy, l'Avaraka et le Mantsaly (MEN 2021).

Au total, cinq sites ont été sélectionnés pour l'étude : Mahajanga, Voltigeur, Ambavanibe, Antsiranana et Sainte Marie. Chacun comporte entre 15 et 20 stations d'échantillonnage, réparties entre deux profondeurs (Fig.4.1 ; Annexe 2). Le choix des stations a été guidé par l'accessibilité, les conditions météorologiques, et les caractéristiques du fond marin, incluant la présence de tombants pour l'équipe profonde et de plateaux pour l'équipe travaillant en eaux moins profondes.

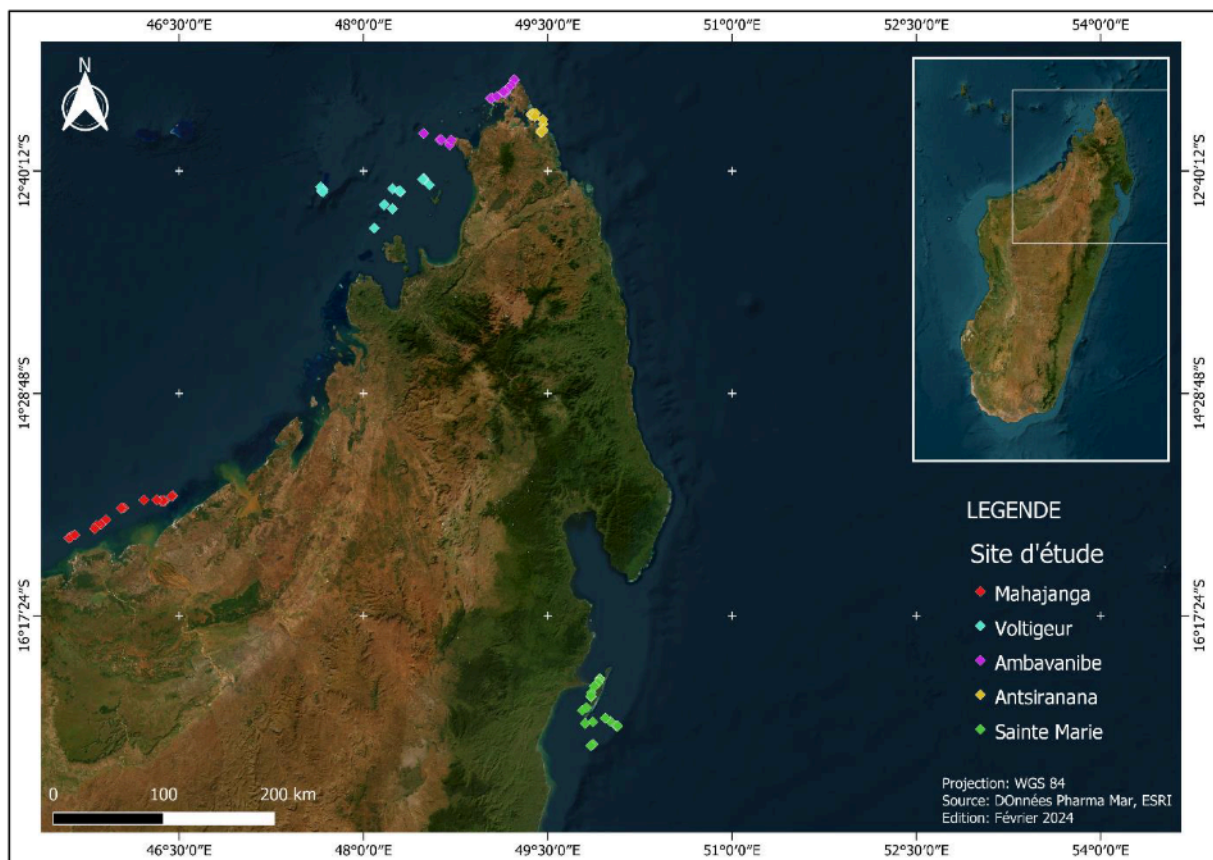


Figure 4.1 : Carte de la zone d'étude, montrant la partie Nord de Madagascar. Les points équivalent aux stations d'études, qui sont encadrés de la même couleur. Ces cadres représentent les sites d'études.

4.2.2. Stratégie d'échantillonnage

Pour réaliser cette étude, l'échantillonnage aléatoire stratifié a été utilisé. La méthode de prélèvement a été totalement manuelle et sélective en utilisant le système de scaphandre autonome. Les échantillons ont été collectés aléatoirement et qualitativement pour éviter au maximum les doublons. Deux équipes ont été formées dont la première, une équipe moins profonde (MP) travaillant à moins de 40m de profondeur et la deuxième, une équipe profonde

(P) au-delà de 40m.

L'équipe profonde a apporté trois bouteilles de plongée afin d'augmenter leur sécurité sous l'eau. Les deux bouteilles de secours contiennent respectivement de l'air et du Nitrox et seront surtout servir pendant la remontée des plongeurs. L'équipe moins profonde (<40m) utilise, en revanche, deux bouteilles, dont une pour leur sécurité. La durée moyenne de l'échantillonnage est d'environ 25 minutes pour l'équipe profonde et de 45 minutes pour l'équipe moins profonde.

4.2.3. Inventaire des macroorganismes

4.2.3.1. Protocole d'échantillonnage

Les échantillons d'éponges marines ont été prélevés puis répartis dans des cuves d'analyse, codifiés, photographiés et les caractéristiques de chaque individu ont été enregistrées. Ces informations ont été complétées avec la photographie sous-marine. Un fragment représentatif de chaque espèce récoltée a été séparé et introduit dans un flacon à vis en plastique contenant 25 ml de solution d'éthanol à 96%. Le reste de l'échantillon a été placé dans des sacs en plastique et congelé entre -30°C et -20°C pour le transport vers le laboratoire PharmaMar.

4.2.3.2. Méthode d'identification

L'identification des espèces d'éponges est souvent considérée comme difficile (Knowlton 2000, Schönberg et Beuck 2007, Schönberg 2021), et l'évaluation taxonomique complète accuse un retard par rapport à l'effort d'échantillonnage (Pitcher et *al.* 2007, Hooper et *al.* 2013, Schönberg 2021). De nombreuses études susmentionnées ont donc opté pour l'utilisation des Unités Taxonomiques Opérationnelles (OTU) pour distinguer les éponges sur le plan taxonomique dans le cadre d'une étude donnée, sans pour autant les identifier entièrement.

Les échantillons ont ainsi été regroupés en OTU, à l'exception de quelques spécimens connus et facilement identifiables. Le processus de classification de ces OTU s'appuie sur des photographies prise ultérieurement dans la région Indo-Pacifique, en utilisant également un guide d'identification tel que « The Sponge Guide, a picture guide to Caribbean sponges » (Zea et *al.* 2024), ainsi que sur la base de données de Pharma Mar. De plus, la morphologie des éponges a été classifiée d'après Schönberg 2021 (Tab.4.1) : encroûtant épaisse (EE), encroûtant

fine (EF), bioérosive (Bi), rampante (Ra), simple massive (SM), balle (Bl), composite massive (CM), Fistulaire (Fi), Coupe (Co), Tubulaire (Tu), Baril (Ba), laminaire (EL), palmée (PE), branchue (BE), sur tige (Pe), Amphore (Am).

Tableau 4.1 : Structure hiérarchique du système de classification des morphologies des éponges, subdivisée en 14 catégories, d'après Schönberg (2021), modifié par l'auteur

ENCROUTANTE		
1. Encroûtant sensu lato	1.1. Vrai encroûtant	1.1.2. Encroûtant mince
		1.1.1. Encroûtant épaisse
	1.2. Endolithique, bioérosive	
2. Rase, rampante		
MASSIVE		
3. Massive simple		
4. Massive globulaire, en boules		
5. Massive composite, en maille ou en amas denses		
6. Fistulaire, massive cryptique, endopsamique		
EN FORME DE COUPE		
7. Coupes	7.1. Coupes tubulaires	
	7.2. Coupe incomplètes, éventails enroulés	
	7.3. Coupe complète, à ouverture apicale large, vases	
8. Formes tubulaire, coupe étroite	8.1. Cheminées, tube proprements dits	
	8.2. Amphores, éponges en forme de sac, vessie	
9. Barils, coupe massives		
ERIGÉES		
10. Erigées unidimensionnelles, simples		
11. Erigées bidimensionnelles	11.1. Laminaire érigée, en éventail	
	11.2. Palmée érigée	
	11.3. Réticulée érigée	
12. Erigées tridimensionnelle, ramifiée		
13. Sur tige		
14. Carnivore		

4.2.4. Analyse de données

Les richesses et diversités (taxonomique et morphologique) moyennes ont été déterminées en utilisant le site et la profondeur comme sources de variation (Legendre et Legendre 2012, Borcard et *al.* 2018).

- Richesse taxonomique moyenne (RT) : la moyenne du nombre total d'espèces distinctes présentes dans un échantillon donné.
- Richesse morphologique moyenne (RM) : la moyenne du nombre total de morphotypes différents observés dans un échantillon donné.
- Indice de Shannon moyenne (H') : la moyenne qui mesure la diversité spécifique en tenant compte à la fois du nombre d'espèces et de leur abondance relative. Il est calculé selon la formule :

$$\bar{H}' = \frac{\sum H'_i}{n}$$

où H_i est l'indice de Shannon, S le nombre total d'espèces et p_i la proportion d'individus de l'espèce i

- Indice de Simpson (D) : la moyenne de la dominance d'une ou plusieurs espèces dans un écosystème. Il est donné par la formule :

$$\bar{D} = \frac{\sum D_i}{n}$$

où D varie entre 0 (diversité maximale) et 1 (domination totale d'une seule espèce).

Les relations entre les différentes variables de diversité et de richesse (taxonomique et morphologique) ont été évaluées à l'aide du calcul de la corrélation de Pearson (Cohen et al. 2003).

Formule du coefficient de corrélation de Pearson (r) :

$$r = \frac{\sum (X_i - \bar{X})(Y_i - \bar{Y})}{\sqrt{\sum (X_i - \bar{X})^2 \sum (Y_i - \bar{Y})^2}}$$

où : X_i et Y_i sont les valeurs observées des deux variables, r varie entre -1 et 1 :

$r = 1$: Corrélation positive parfaite (les deux variables augmentent ensemble),

$r = -1$: Corrélation négative parfaite (l'augmentation d'une variable correspond à une diminution de l'autre),

$r = 0$: Absence de corrélation linéaire.

La linéarité du modèle a été testée en vérifiant d'abord la normalité des résidus à l'aide des tests de Shapiro-Wilk, afin d'évaluer si les erreurs suivaient une distribution normale. Ensuite, l'hypothèse d'homoscédasticité a été examinée à l'aide du test de Breusch-Pagan, qui permet de déterminer si la variance des résidus est constante. Si la p-valeur obtenue était

supérieure à 0.05, l'hypothèse nulle d'homoscédasticité était retenue, validant ainsi l'utilisation d'un modèle linéaire. En revanche, si $p < 0.05$, cela indiquait que le modèle linéaire n'était pas adapté, nécessitant ainsi l'exploration de modèles alternatifs. Pour cette raison, plusieurs modèles non linéaires ont été testés, notamment le modèle polynomial (quadratique), le modèle exponentiel, le modèle logarithmique et le modèle sigmoïdal. La sélection du modèle le plus pertinent a été effectuée en comparant leurs critères d'information d'Akaike (AIC), où le modèle présentant la valeur d'AIC la plus faible était considéré comme le mieux adapté aux données (Burnham et Anderson 2002).

Afin de comparer les assemblages des éponges entre les sites et entre les profondeurs, une analyse de positionnement multidimensionnelle non-métrique ou Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) a été réalisée (Clarke 1993), basée sur la matrice de dissimilarité créée à partir d'une analyse de similarité de Jaccard (données de présence-absence) (Legendre et Legendre 2012 ; Borcard et al. 2018). Cette approche a permis de visualiser le schéma de la distribution spatiale (Kruskal 1964). L'analyse est complétée par une analyse de variance multivariée par permutation ou Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA), en utilisant la fonction « adonis », dans le but de déterminer s'il existait des différences significatives entre les sites et les profondeurs. Elle est aussi complétée par une analyse en pourcentage de dissimilarité ou Similarity Percentage (SIMPER). Cette dernière a été utilisée pour évaluer la contribution de différentes espèces à la dissimilarité entre les profondeurs et les sites étudiés. Le package utiliser pour ces analyses est « vegan » (Oksanen et al. 2022). L'ensemble des analyses a été réalisé avec le logiciel R.4.4.2 (R Core Team 2024).

4.3. Résultats

4.3.1. Variation spatiale de la diversité alpha des taxons et morphologie des éponges

Au total, 2 344 éponges ont été collectées sur les 5 sites d'étude (Ambavanibe, Antsiranana, Mahajanga, Sainte Marie et Voltigeur) à 2 profondeurs différentes (P1 et P2), regroupées en 278 OTUs et 15 formes de croissance. La majorité des OTUs ont été retrouvés sur tous les sites. L'ordre Haplosclerida est le plus représenté (84 OTUs), dominé par les genres *Petrosia* (20 OTUs) et *Haliclona* (15 OTUs). Il est suivi par l'ordre des Poecilosclerida (38 OTUs), dont *Clathria* (11 OTUs) est majoritaire. Les ordres Dictyoceratida (26 OTUs), des Tetractinellida (22 OTUs) et Axinellida (18 OTUs) sont également bien représentés, tandis que les autres ordres comptent moins de 10 OTUs (Cf. Chapitre 1 ; Annexe 3).

Tableau 4.2 : Variation de la richesse taxonomique(S), indice de Simpson (D) et indice de Shannon-Weiner (H') des taxons et la morphologie des éponges, entre les sites et les profondeurs

Sites	Profondeurs	Taxon des éponges			Morphologie des éponges		
		Richesse (S)	Indice de Simpson (D)	Indice de Shannon (H')	Richesse (S)	Indice de Simpson (D)	Indice de Shannon (H')
Ambavanibe	P1	16,58 ± 0,85	0,94 ± 0	2,78 ± 0,05	9 ± 0,32	0,89 ± 0	2,18 ± 0,04
Ambavanibe	P2	9,7 ± 0,82	0,89 ± 0,01	2,24 ± 0,09	5,7 ± 0,5	0,81 ± 0,02	1,7 ± 0,09
Antsiranana	P1	25,42 ± 2,87	0,95 ± 0,01	3,16 ± 0,12	10,5 ± 0,54	0,9 ± 0,01	2,33 ± 0,06
Antsiranana	P2	12,2 ± 1,17	0,91 ± 0,01	2,46 ± 0,09	7,6 ± 0,48	0,86 ± 0,01	2,01 ± 0,06
Mahajanga	P1	16 ± 0,95	0,93 ± 0	2,74 ± 0,06	8,94 ± 0,3	0,89 ± 0	2,18 ± 0,03
Mahajanga	P2	12,78 ± 0,6	0,92 ± 0	2,54 ± 0,05	7,44 ± 0,47	0,86 ± 0,01	1,99 ± 0,06
Sainte Marie	P1	19,88 ± 1,34	0,95 ± 0	2,95 ± 0,07	9,82 ± 0,42	0,89 ± 0,01	2,27 ± 0,05
Sainte Marie	P2	11,14 ± 1,32	0,9 ± 0,01	2,37 ± 0,12	7,29 ± 0,68	0,85 ± 0,01	1,96 ± 0,1
Voltigeur	P1	20,23 ± 1,45	0,95 ± 0,01	2,97 ± 0,09	9,46 ± 0,4	0,89 ± 0,01	2,24 ± 0,05
Voltigeur	P2	17,55 ± 1,14	0,94 ± 0	2,84 ± 0,07	8,73 ± 0,54	0,88 ± 0,01	2,15 ± 0,06

L'analyse des indices de diversité des éponges, tant taxonomiques que morphologiques, révèle des variations significatives entre les sites et les profondeurs. La richesse taxonomique (S) est maximale à Antsiranana (P1) ($25,42 \pm 2,87$ OTUs) et minimale à Ambavanibe (P2) ($9,7 \pm 0,82$ OTUs), tandis que la richesse morphologique (S) suit une tendance similaire avec des valeurs plus faibles ($10,5 \pm 0,54$ OTUs à Antsiranana P1 et $5,7 \pm 0,5$ OTUs à Ambavanibe P2) (Tab.1). Les indices de Simpson (D) et de Shannon (H') restent globalement élevés, indiquant des communautés équilibrées, avec des valeurs maximales pour les taxons à Antsiranana (P1), Sainte Marie (P1) et Voltigeur (P1) ($D = 0,95$) et des indices légèrement plus faibles pour la morphologie ($D = 0,8$ à $0,9$). L'indice de Shannon atteint $3,16 \pm 0,12$ pour les taxons à Antsiranana P1 et $2,33 \pm 0,06$ pour la morphologie. Une diminution générale de la diversité est observée avec la profondeur (P2), avec des sites comme Antsiranana et Sainte Marie affichant une plus grande diversité globale.

4.3.2. Corrélation entre les indicateurs (diversité alpha) taxonomiques et morphologiques

Les analyses de corrélation de Pearson et de régression (linéaire et logarithmique) réalisées à la profondeur P1 révèlent des relations statistiquement significatives entre les indicateurs taxonomiques et morphologiques. Une forte corrélation est observée entre la richesse taxonomique et la richesse morphologique ($r = 0,725$; $p < 0,001$), ainsi qu'entre la richesse taxonomique et la diversité morphologique ($r = 0,701$; $p < 0,001$), la diversité taxonomique et la diversité morphologique ($r = 0,751$; $p < 0,001$) et la diversité taxonomique et la richesse morphologique ($r = 0,758$; $p < 0,001$). Les modèles de régression linéaire confirment ces relations, expliquant entre 52,6% et 57,7% de la variance des variables dépendantes (R^2 variant de 0,526 à 0,577). Les modèles linéaires montrent une relation significative entre la richesse morphologique et la richesse taxonomique (LM, $\beta = 0,180$; SE = 0,019 ; $t = 9,179$; $p < 0,001$) ainsi qu'entre la richesse morphologique et la diversité taxonomique (LM, $\beta = 3,754$; SE = 0,371 ; $t = 10,119$; $p < 0,001$). Par ailleurs, les modèles logarithmiques révèlent une association significative entre la diversité morphologique et la richesse taxonomique (LM, $\beta = 0,414$; SE = 0,041 ; $t = 9,925$; $p < 0,001$) ainsi qu'entre la diversité morphologique et la diversité taxonomique (LM, $\beta = 1,196$; SE = 0,117 ; $t = 10,177$; $p < 0,001$), suggérant une relation non linéaire nécessitant une transformation logarithmique pour une meilleure modélisation (Fig.4.2, Annexe 5).

Chapitre 4 : Evaluation de la diversité des éponges dans le nord et à l'est de Madagascar : apport de la morphologie comme indicateur taxonomique

Les analyses de corrélation de Pearson et de régression linéaire réalisées à la profondeur P2 révèlent des relations significatives et robustes entre les variables taxonomiques (richesse et diversité) et morphologiques (richesse et diversité). Une forte corrélation est observée entre la richesse taxonomique et la richesse morphologique ($r = 0,782$; $p < 0,001$), ainsi qu'entre la richesse taxonomique et la diversité morphologique ($r = 0,753$; $p < 0,001$), la diversité taxonomique et la diversité morphologique ($r = 0,785$; $p < 0,001$) et la diversité taxonomique et la richesse morphologique ($r = 0,789$; $p < 0,001$), avec des intervalles de confiance à 95 % confirmant la robustesse de ces relations. Les modèles de régression linéaire confirment ces associations, expliquant entre 56,7 % et 62,2 % de la variance des variables dépendantes (R^2 variant de 0,567 à 0,622). Plus précisément, les modèles linéaires montrent des relations significatives entre la richesse morphologique et la richesse taxonomique (LM, $\beta = 0,3505$; SE = 0,041 ; $t = 8,404$; $p < 0,001$), la diversité morphologique et la richesse taxonomique (LM, $\beta = 0,048$; SE = 0,006 ; $t = 7,669$; $p < 0,001$), la richesse morphologique et la diversité taxonomique (LM, $\beta = 4,57$; SE = 0,531 ; $t = 8,603$; $p < 0,001$) et la diversité morphologique et la diversité taxonomique (LM, $\beta = 0,652$; SE = 0,076 ; $t = 8,496$; $p < 0,001$) (Fig.4.2, Annexe 5).

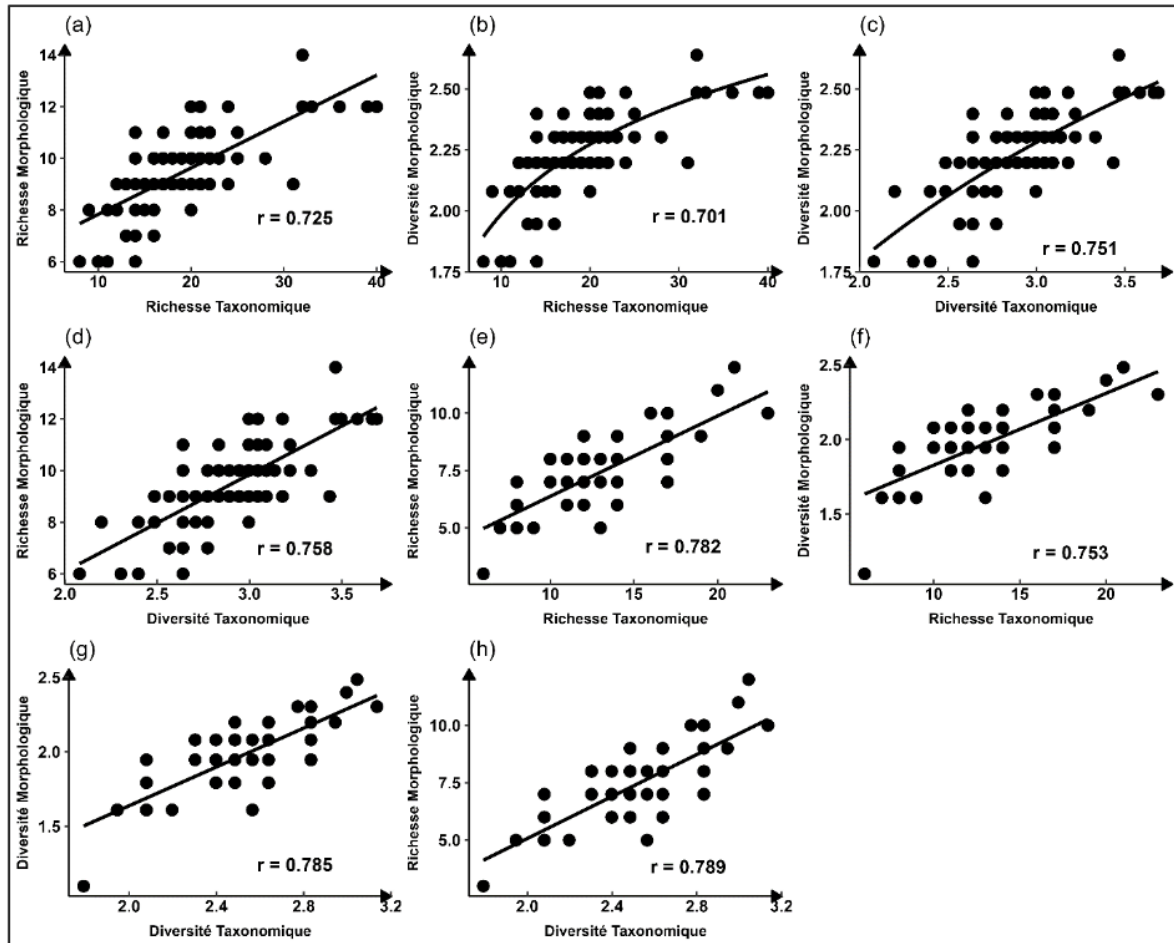


Figure 4.2 : Richesse et diversité morphologique par rapport à la richesse et diversité taxonomique avec la valeur du coefficient de corrélation de Pearson (r). P1 : (a) corrélation entre la richesse morphologique et richesse taxonomique, (b) corrélation entre la diversité morphologique et richesse taxonomique, (c) corrélation entre la diversité morphologique et diversité taxonomique, (d) corrélation entre la richesse morphologique et diversité taxonomique ; P2 : (e) corrélation entre la richesse morphologique et richesse taxonomique, (f) corrélation entre la diversité morphologique et richesse taxonomique, (g) corrélation entre la diversité morphologique et diversité taxonomique, (h) corrélation entre la richesse morphologique et diversité taxonomique.

4.3.3. Variation spatiale de la communauté des éponges par rapport à sa richesse morphologique

L'analyse de la NMDS (Fig.4.3), basée sur les données de la richesse morphologique, révèle une structuration hétérogène des communautés en fonction des sites et des profondeurs (PERMANOVA, $R^2(\text{Site}) = 0,09$, $R^2(\text{Profondeur}) = 0,12$; $p < 0,001$) (Fig.4.3, Annexe 4). Les sites et les profondeurs ont également une interaction significative (PERMANOVA, $R^2 = 0,043$; $p = 0,019$) (Annexe 4), la communauté des éponges varie selon le contexte environnemental spécifique

de chaque site et profondeur. L'analyse SIMPER identifie les morphologies contribuant le plus aux différences observées. Par exemple, pour la distinction entre Ambavanibe et Antsiranana, les espèces sur tige (Pe) (2,73%), en forme de Baril (Ba) (2,70%) et les encroûtant épaisses (EE) (2,55%) sont les plus discriminantes. Entre Ambavanibe et Mahajanga, les espèces en forme de Coupe (Co) (4,01%) et en forme d'Amphore (Am) (3,74%) dominent les différences. De même, Amphore (Am) (3,22%) et Coupe (Co) (2,90%) jouent un rôle clé entre Sainte-Marie et Voltigeur (Annexe 7). Ces variations inter-sites et inter-profondeurs suggèrent une influence combinée des facteurs environnementaux et écologiques, qui structurent les assemblages en fonction des habitats spécifiques.

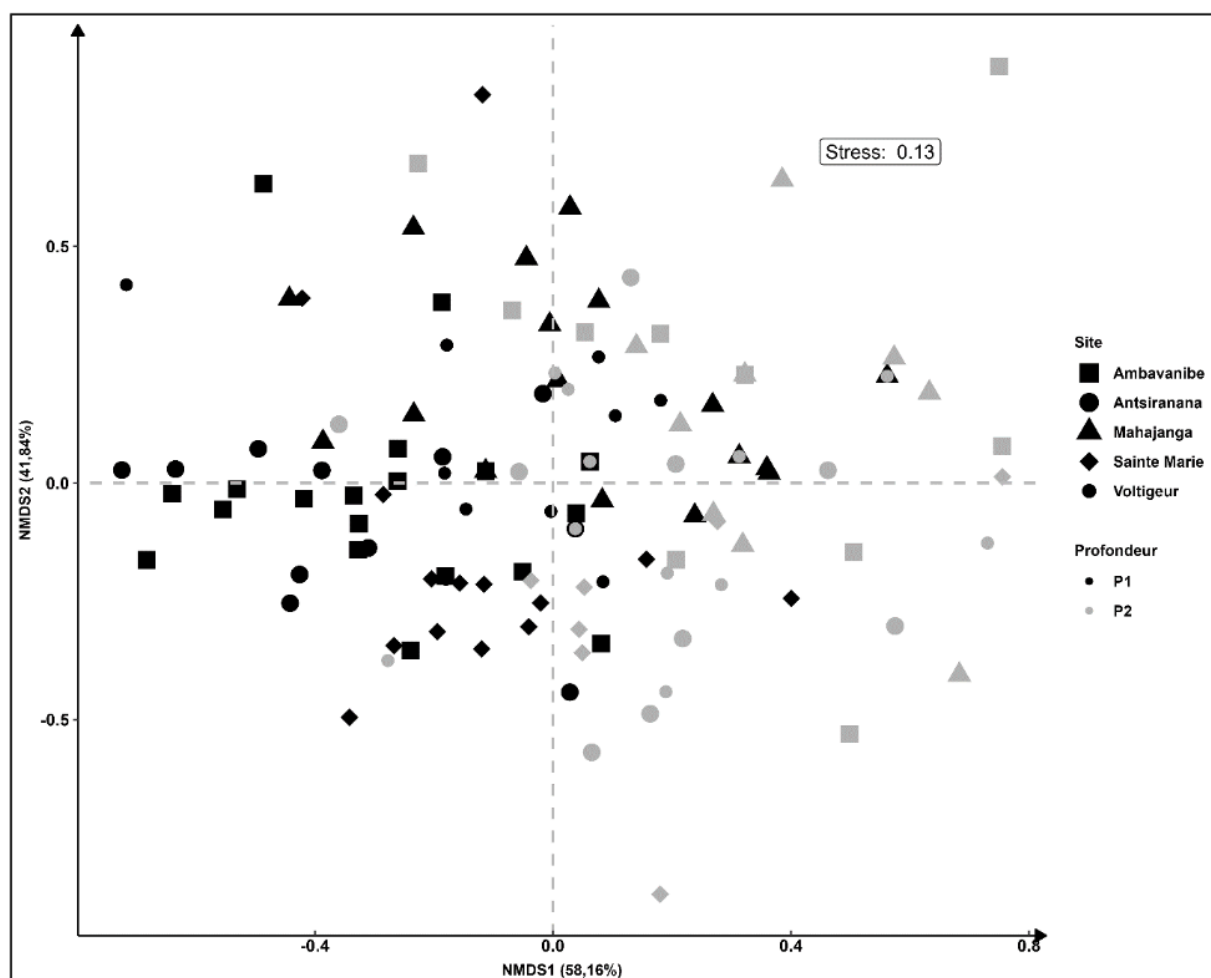


Figure 4.3 : Positionnement multidimensionnelle (NMDS) basée sur la matrice de dissimilarité créée à partir d'une analyse de similarité de Jaccard (données de présence-absence) de la richesse morphologique. La profondeur et les sites d'études sont les facteurs pris en compte.

4.4. Discussion

La corrélation positive observée dans cette étude entre la diversité taxonomique et morphologique des éponges ($r > 0,7$) confirme que les métriques morphologiques peuvent constituer un indicateur fiable de la diversité taxonomique. Ces résultats s'alignent avec les travaux de Bell et Barnes (2001) ainsi que de Hadi et *al.* (2015), qui ont démontré qu'une diversité morphologique accrue reflète souvent une richesse spécifique plus élevée. D'autres études, menées en milieux tropicaux ou tempérés, ont également mis en évidence des tendances similaires, bien que parfois moins marquées (Bell et *al.* 2006).

Cette relation est particulièrement pertinente dans les environnements où les méthodes traditionnelles d'identification des espèces nécessitent des efforts et des ressources considérables, notamment pour l'analyse des spicules en laboratoire (Knowlton 2000, Schönberg et Beuck 2007, Schönberg 2021). L'utilisation de la diversité morphologique réduit non seulement le temps et les coûts associés aux relevés, mais elle permet également d'inclure des observateurs non spécialisés dans les études de biodiversité, augmentant ainsi le potentiel de surveillance écologique à grande échelle. Ce constat est encourageant pour le suivi de la biodiversité : des méthodes basées sur les morphotypes (plus rapides sur le terrain) pourraient être employées pour surveiller les variations de diversité de manière économiquement efficace (Bell, 2007b), bien qu'elles ne remplacent pas l'identification taxonomique pour des études plus approfondies. Cependant, la force de cette relation peut varier selon les habitats et les groupes taxonomiques étudiés, ce qui souligne la nécessité de tester ces corrélations dans d'autres contextes géographiques et environnementaux (Grassle, 1989).

L'approche morphologique s'avère être un outil fiable pour l'analyse des assemblages d'éponges, comme le démontrent plusieurs études récentes. Morais et *al.* (2024) ont mis en évidence le rôle clé de la diversité morphologique dans la structuration des communautés benthiques le long des gradients de profondeur. Ils soulignent notamment que certaines morphologies, telles que les formes tubulaires et arborescentes, sont plus fréquentes dans les habitats mésophotiques, où elles optimisent la filtration des nutriments dans des environnements plus profonds et moins turbulents.

Bell et *al.* (2006) ont démontré que l'analyse des morphologies des éponges dans différents habitats sous-marins permet une surveillance efficace des variations des assemblages benthiques. Cette méthode, testée dans les aires marines protégées du Royaume-Uni, a permis de détecter des changements écologiques significatifs avec une précision équivalente à celle des méthodes taxonomiques traditionnelles.

L'assemblage des éponges diffère significativement entre les deux classes de profondeur (P1 et P2), ce qui corrobore les résultats obtenus par Schönberg et Fromont (2012), qui ont observé des différences marquées entre les communautés d'éponges de surface et celles des profondeurs sur la côte ouest de l'Australie. Toutefois, des études menées en mer Rouge montrent une tendance inverse, avec une augmentation de la diversité des éponges en profondeur (30-60 m) par rapport aux zones peu profondes (Rajman-Nagar et *al.* 2024). Un phénomène similaire a été observé dans les Caraïbes (Lesser et Slattery 2018), suggérant que ces divergences pourraient être liées aux contextes biogéographiques et écologiques. En effet, Lesser et Slattery (2018) expliquent que cette augmentation de la diversité en profondeur s'explique principalement par une diminution des prédateurs et une réduction de la compétition avec les coraux, qui déclinent avec la lumière. Par ailleurs, Maldonado et *al.* (2017) ont mis en évidence l'importance des substrats et des conditions hydrodynamiques dans la structuration des communautés d'éponges profondes. Ces résultats soulignent que la profondeur et les caractéristiques du substrat jouent un rôle déterminant dans la répartition des éponges et leur adaptation aux conditions environnementales.

L'analyse de la résilience des éponges face aux perturbations environnementales met en évidence une variabilité interspécifique significative. Bell et *al.* (2006) ont observé que certaines communautés d'éponges peuvent récupérer rapidement après un déclin, retrouvant ainsi leur composition initiale en un an seulement, tandis que d'autres montrent une plus grande sensibilité aux perturbations. Les modifications environnementales, telles que l'augmentation de la sédimentation et les changements des courants marins, peuvent entraîner des modifications durables dans la composition des assemblages d'éponges (Schönberg et Fromont 2012). Ces observations sont en accord avec les travaux de Morais et *al.* (2024), qui ont montré que la diversité bêta des éponges est plus importante dans les zones peu profondes en raison d'une plus grande variabilité environnementale.

Chapitre 4 : Evaluation de la diversité des éponges dans le nord et à l'est de Madagascar : apport de la morphologie comme indicateur taxonomique

L'intégration de la diversité morphologique dans les stratégies de conservation offre une alternative efficace aux méthodes taxonomiques traditionnelles. Bell et *al.* (2006) ont démontré que l'utilisation d'une approche morphologique pour le suivi des éponges dans les aires marines protégées permet d'obtenir des résultats fiables à moindre coût en termes de temps et de ressources. De plus, Fromont et *al.* (2016) ont souligné la nécessité d'améliorer les connaissances sur la biodiversité des éponges dans les régions sous-étudiées afin d'orienter plus efficacement les stratégies de gestion et de conservation. L'utilisation des OTUs (unités taxonomiques opérationnelles) et des méthodes basées sur la morphologie (formes de croissance) pourrait pallier le manque d'expertise taxonomique et accélérer la classification des espèces, un défi majeur relevé par plusieurs auteurs.

Cette étude confirme l'importance d'une approche morphologique pour l'analyse des assemblages d'éponges et leur suivi écologique. L'intégration de nouvelles connaissances sur l'influence des facteurs environnementaux, la dynamique des communautés et la résilience des espèces permet d'affiner les stratégies de conservation et de gestion des récifs coralliens. En s'appuyant sur les méthodologies validées par Bell et *al.* (2006), Schönberg et Fromont (2012) et Morais et *al.* (2024), il devient possible d'optimiser le suivi des écosystèmes récifaux et d'anticiper les impacts des changements environnementaux

Chapitre 5 : Spatial and temporal variability, and biodiversity explicative of marine sponge population assemblages.



Chapter 5 : Spatial and temporal variability, and biodiversity explicative of marine sponge population assemblages.

Abstract

Marine sponges play an essential role in coral reef ecosystems, yet their distribution and variability remain underexplored in Madagascar. This study investigates the spatial and temporal dynamics of sponge assemblages in Nosy Be Bay over three years (2020–2022). Sponge abundance, taxonomic richness, and percent cover were assessed across three stations (Heloise, Pirogue, and Gorgone) using photo-quadrat surveys and statistical modeling. Significant spatial variation was observed, with Pirogue exhibiting the highest sponge abundance (4.97 ± 0.6 individuals/m²) and taxonomic richness (2.73 ± 0.24 OTU/m²), whereas Gorgone had the lowest values. Benthic substrate composition strongly influenced sponge distribution, with hard coral cover positively correlated with sponge abundance ($p < 0.05$), while rubble had a significant negative effect ($p = 0.004$). No significant temporal variation in sponge assemblages was detected over the study period, suggesting relative stability. However, ongoing environmental stressors, including sedimentation and anthropogenic disturbances, could affect future trends. These findings highlight the ecological importance of sponges in reef dynamics and the need for targeted conservation strategies. Establishing long-term monitoring programs and strengthening marine protected areas will be crucial to preserving sponge biodiversity and ensuring the resilience of reef ecosystems in northwestern Madagascar.

Keywords: marine sponges, benthic communities, Nosy Be Bay, coral reef ecosystems, conservation, substrate influence, Madagascar

5.1. Introduction

Marine sponges (Porifera) perform essential ecological functions such as water filtration, nutrient regulation, and reef habitat structuring (Bell 2008, Maldonado et al. 2012). They also influence the dynamics of benthic communities by interacting with corals and macroalgae, often competing for space and resources (Diaz and Rützler 2001). Moreover, their exploitation for bioactive compounds contributes to the development of antibiotics, antivirals, and anticancer drugs (Sipkema et al. 2005). Some species are also harvested for natural products, supporting coastal economies (Pronzato and Manconi 2008). Finally, their filtering capacity enhances water quality, benefiting fisheries and aquaculture (Maldonado et al. 2010). Despite their acknowledged ecological importance, sponges remain significantly less studied, especially in the tropical coral reefs of the Indian Ocean, including those of Madagascar (Van Soest et al. 2012). In contrast, coral dynamics and their responses to environmental disturbances have been extensively documented, particularly regarding their vulnerability to anthropogenic and climatic stressors (Gochfeld et al. 2007).

Coral reefs are rapidly degrading due to climate change and human pressures, including rising temperatures, ocean acidification, nutrient enrichment, turbidity, sedimentation, and pollution (Dubinsky and Stambler 1996, Fabricius 2005, Kuntz et al. 2005, Harris et al. 2010, Hoegh-Guldberg et al. 2017, Hughes et al. 2017a, 2017b). These disturbances lead to coral bleaching, intensified cyclones, and structural changes in benthic communities, affecting species distribution (Guzman and Cortés 2007).

Among these changes, sponges, although understudied in Madagascar, are emerging as key organisms in reef evolution. Their response to environmental pressures varies depending on local and temporal conditions (Gochfeld et al. 2007), and several studies indicate an increase in their abundance, mainly due to reduced competition with corals (Aronson et al. 2002, McMurray et al. 2010, Colvard and Edmunds 2011, Schils 2012, Kelmo et al. 2013, 2014, Bell et al. 2015b, Bennett et al. 2017). Coral reefs are undergoing an ecological transition where corals, vulnerable to warming and ocean acidification, are gradually being replaced by more resilient organisms such as macroalgae and sponges (Bell et al. 2013, 2018). Maliao et al. (2008) observed an inverse relationship between coral cover and macroalgae/sponge cover in Florida Keys reefs, suggesting a

gradual shift towards their dominance. Furthermore, Farnham and Bell (2018) suggest that these reefs, dominated by non-coral organisms, could be more resilient to the effects of climate change.

In Madagascar, research on marine sponges has recently gained renewed interest. A study conducted in the Toliara region identified 267 sponge species belonging to 3 classes, 23 orders, and 68 families, demonstrating a notably high species richness compared to other tropical regions (Razafinampoinarivo *et al.* 2023). Furthermore, the study of Barnes and Bell (2002) revealed that sponge assemblages in southwestern Madagascar, particularly in Anakao, are strongly influenced by substrate type (soft and hard substrate) and exhibited diversity comparable to that observed in other areas of the western Indian Ocean. These findings confirm that Madagascar hosts an underexplored sponge biodiversity, requiring further investigation related to its spatiotemporal dynamics and role in marine ecosystems.

Thus, this study aims to analyze the spatiotemporal pattern of sponge community structure and their interactions with other benthic substrates, contribute to improved reef management and the development of conservation strategies tailored to the marine ecosystems of northwestern Madagascar. Specifically, we will (i) examine the spatiotemporal variability of taxonomic richness, diversity; (ii) analyze the spatiotemporal variability of community assemblage in terms of abundance and coverage and (iii) determine the factors driving the patterns of sponge community assemblages (including abundance, taxonomic diversity, and cover across various substrate gradients).

5.2. Materials and Methods

5.2.1. Field site

The study was conducted between 2020 and 2022 in the Bay of Nosy Be (13.436°S; 48.279°E; Fig.5.1), an area bordered by narrow fringing reefs (<1 km) (Randrianarivo 2022) and patch reef at depths ranging from 6 to 30 meters, on sedimentary substrates near the coast (Rasolomanana 2013). The climate is humid, with an average of 2000 mm of annual rainfall and an average temperature of 25°C (Randriamarolaza *et al.* 2022). Geostrophic currents show a closed circulation in the northern part of the Mozambique Channel, affecting the Nosy Be area (Rasolomanana 2013), while local currents are primarily influenced by tidal movements (Rasolomanana 2013). The southwest of Nosy Be, drained by small streams, is exposed to oblique swells and significant

sediment input, leading to beach erosion and sedimentation in bays and reef ecosystems. The region features a high diversity of marine habitats, including coral reefs, seagrass beds, and mangroves, supporting rich biodiversity (Crescini *et al.* 2022). However, chronic disturbances such as sedimentation and tourism activities have been impacting these ecosystems, particularly since the 1980s (Bruggemann *et al.* 2012, Maina *et al.* 2012, Ziegler *et al.* 2021). The three sampling stations, located at depths between 14 and 18 meters, are situated in reef areas exposed to human activities and frequently turbid waters (Fig.5.1). The selection of these stations considered the logistical and meteorological constraints. Samples were collected during transition seasons to capture interseasonal variability and assess the potential effects of climatic conditions on sponge communities.

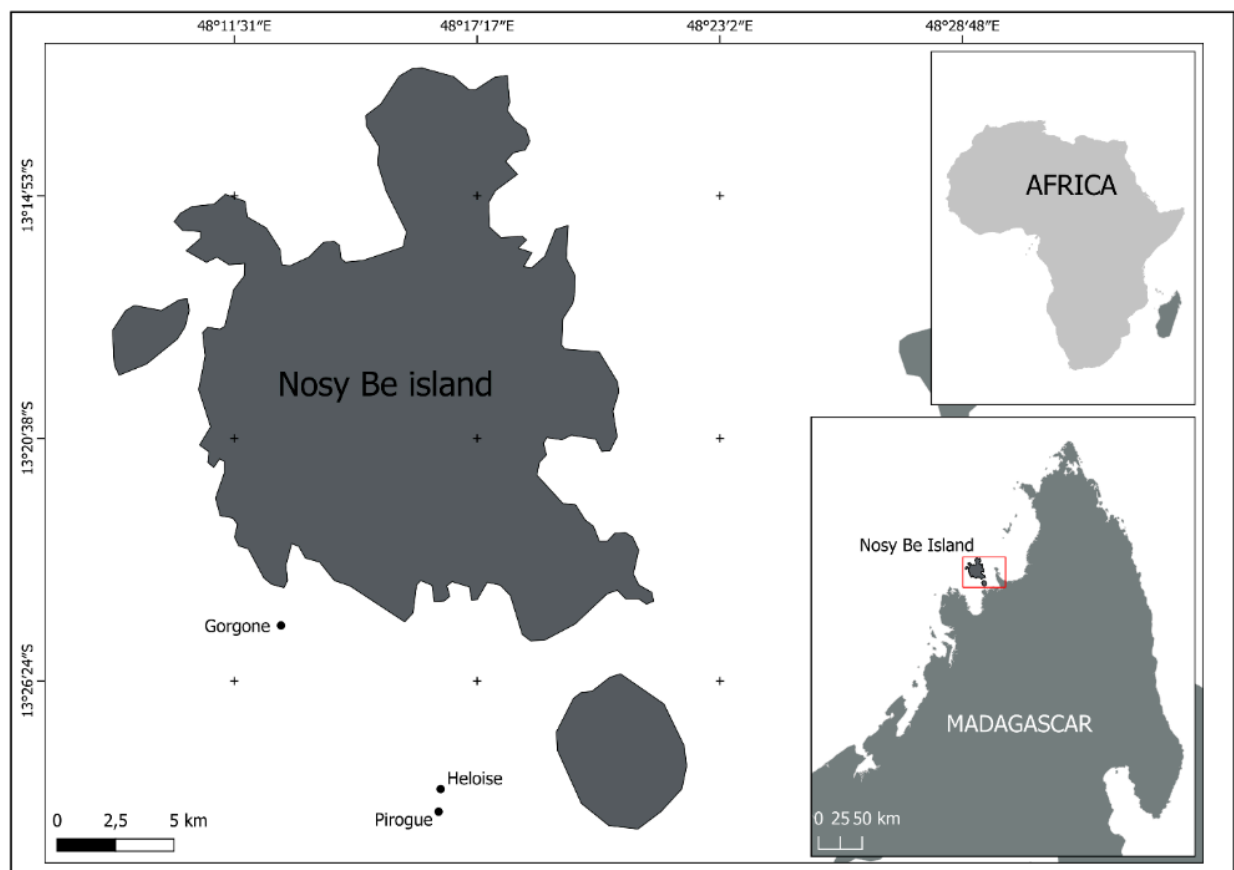


Figure 5.1 : Map of Nosy Be Bay, where three station at which sponge assemblages were sampled, during three-year survey.

5.2.2. Sampling collection

The cover of the main substrate categories was assessed using the photo-quadrat method (Kohler and Gill 2006). Between 2020 and 2022, images were captured with an underwater camera (Olympus Tough TG-6) attached to a 1 m² PVC quadrat frame to ensure that the entire substrate category area of the seafloor was covered in each image (Fig.5.2A). Ten consecutive 1 m² photo-quadrats were placed adjacent to the line, and this procedure was repeated three times, resulting in a total sampling area of 30 m² (10 x 1 m² x 3) at each station. In total, 360 m² were sampled for both substratum and sponge cover. Each image was then uploaded to the Coral Point Count with Excel Extensions software (CPCe 4.1; Kohler and Gill 2006; Fig.5.2B) for substrate composition analysis. On each image, 100 random points were used to quantify the abundance and percent cover of major benthic categories: hard corals, dead corals, soft corals, macroalgae, sponges and abiotic substrates (rubble, and sand). Additionally, photos of the sponges were taken within each quadrat to assist in Operational Taxonomic Unit (OTU) identification. Sponge identification was conducted using resources as described by Ackers *et al.* (2007), in several regions of the world, and by Zea *et al.*, 2024, in a picture guide of Caribbean sponges, also the "Pharma Mar" database.

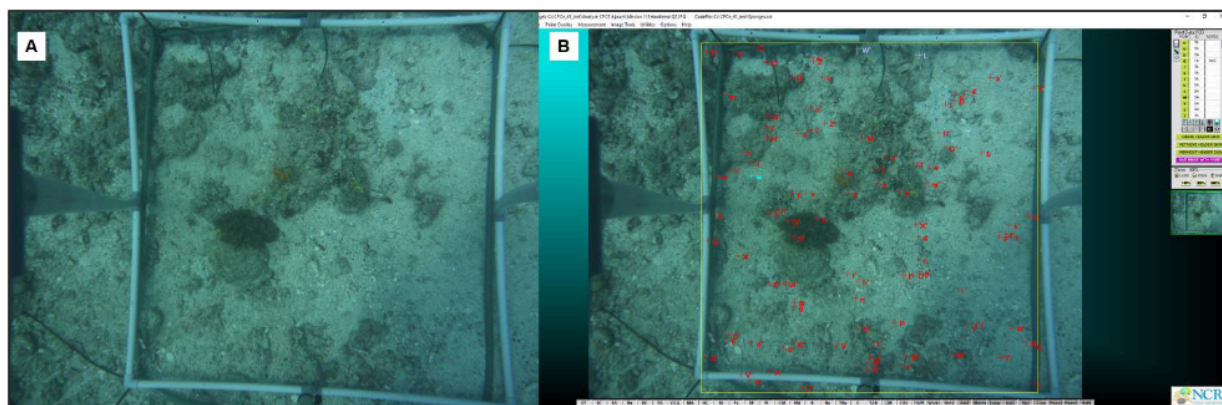


Figure 5.2 : Illustration of the data collection method using photo-quadrat (A) and the analysis method with CPCE software (B).

5.2.3. Data analysis

All the statistical analysis and plotting were performed with R version 4.4.2 (R Core Team 2024). Several statistical methods were used to analyze the spatio-temporal variations of the sponge community, as well as to assess differences in percent of substrate cover, taxonomic richness, diversity and abundance. A set of tests and models, including linear regression analyses, multiple

comparisons adjusted by Tukey, and ordination approaches such as NMDS with Bray-Curtis distances, were employed to detect the factors influencing the distribution and composition of sponge communities across years and stations.

Tableau 5.1 : Statistical analysis of sponge data based on years and stations variations

Analysis Step	Fix factors	Method and Model	Details	References
Spatial and Temporal Variations	Years and Stations	Generalized Linear Model (GLM), and pairwise	Percent of benthic categories: "quasibinomial" distribution	Bates et <i>al.</i> 2003
			Abundance: "negative binomial" distribution	
			Taxonomic richness: "poisson" distribution	
Diversity Variability	Years and Stations	Linear Model (LM), and pairwise	Linear regression with Shannon-Weiner index	Bates et <i>al.</i> 2003
Pairwise Comparisons	Years and Stations	Statistical testing	Multiple comparison, adjust with Tukey	Field et <i>al.</i> 2014
Ordination Analysis	Years and Stations	Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS), with Bray-Curtis distances	Visualization of spatial and temporal distribution of sponge abundance and cover	Clarke and Warwick 2001; Legendre and Legendre 2012; Borcard et <i>al.</i> 2018
Significance Testing	Years and Stations	PERMANOVA test	Assessment of spatio-temporal distributions	Anderson 2017

Identification of Discriminating Species	Stations	SIMPER test	Detection of species contributing to significant differences	Clarke and Warwick 2001
Variance Estimation	Years and Stations	Linear Model (LM)	Explanation of variations in sponge abundance, cover, and species richness	Bates et al. 2003
Model averaging	Years and Stations	Adjusted Akaike Information Criterion (AICc), 'dredge' function,	Selection of the most parsimonious fixed effects combinations (Annexe 15) Model averaging with $\Delta < 2$ considered as best models	Burnham and Anderson 2002

5.3. Results

5.3.1. Pattern of benthic substrate cover

Overall, benthic substrate was dominated by abiotic categories, including rubble ($43.15 \pm 3.15\%$), and sand ($31.71 \pm 2.74\%$) (Fig.5.3). Rubble and sand cover demonstrated significant variation across the three stations over the monitoring period (GLM, all $p < 0.001$). For rubble, values ranged from $18.20 \pm 5.92\%$ at Heloise in 2021 to $80.30 \pm 4.79\%$ at Gorgone in 2022. Sand cover showed a similar pattern, varying from $3.30 \pm 1.81\%$ at Gorgone in 2022 to $58 \pm 7.50\%$ at Heloise in 2021. The living benthic community was primarily dominated by soft corals ($11.2 \pm 2.06\%$ in Gorgone, $1.8 \pm 0.54\%$ in Heloise, and $11.83 \pm 3.04\%$ in Pirogue) and hard corals ($4.3 \pm 1.23\%$ in Gorgone, $13.97 \pm 3.02\%$ in Heloise, and $6.13 \pm 2.18\%$ in Pirogue; Fig.5.3). The analysis reveals significant variation in stations on soft corals and hard corals cover (GLM, all $p < 0.001$) but no significant in temporal variation (GLM, all $p > 0.05$) (Annexe 8).

Sponge cover remained generally low, with an overall mean of $5.80 \pm 0.59\%$ ($M \pm SE$). Spatially, sponge cover was highest at Pirogue ($8.6 \pm 1.23\%$) and lowest at Gorgone ($2 \pm 0.39\%$). This is corroborated by the linear analysis, which revealed significant spatial variability in sponge cover

(GLM, $\chi^2(2) = 41.64$, $p < 0.001$), but no significant differences were found across years (GLM, $\chi^2(2) = 3.12$, $p = 0.211$) or their interaction (GLM, $\chi^2(4) = 6.79$, $p = 0.148$). The Pirogue station contributed significantly to the spatial pattern (GLM, $\beta = 0.944$, SE = 0.411, $t = 2.298$, $p = 0.024$). Furthermore, interactions were significant in 2021 at Heloise (GLM, $\beta = 1.519$, SE = 0.736, $t = 2.064$, $p = 0.042$) and 2021 at Pirogue (GLM, $\beta = 1.426$, SE = 0.709, $t = 2.010$, $p = 0.048$) (Annexe 9). Dead corals were recorded at Gorgone during 2020 and 2021, and cover values were relatively low (<1%, Fig.5.3). Comparisons among years and stations did not reveal significant differences (GLM, all $p > 0.05$). Cover of macroalgae was also low at during survey (<1%), with highest value recorded at Pirogue ($0.8 \pm 0.7\%$) in 2020 (Fig.3), whereas significant variation was recorded among years (GLM, $\chi^2(2) = 6.3$, $p = 0.043$) and no significant at stations (GLM, $\chi^2(2) = 2.98$, $p = 0.23$). Percent cover of CCA (<1%), was significantly different among years (GLM, $\chi^2(2) = 16.51$, $p < 0.001$) and stations (GLM, $\chi^2(2) = 33.81$, $p < 0.001$), with highest values recorded at Gorgone ($0.6 \pm 0.4\%$) in 2020 (Fig.5.3).

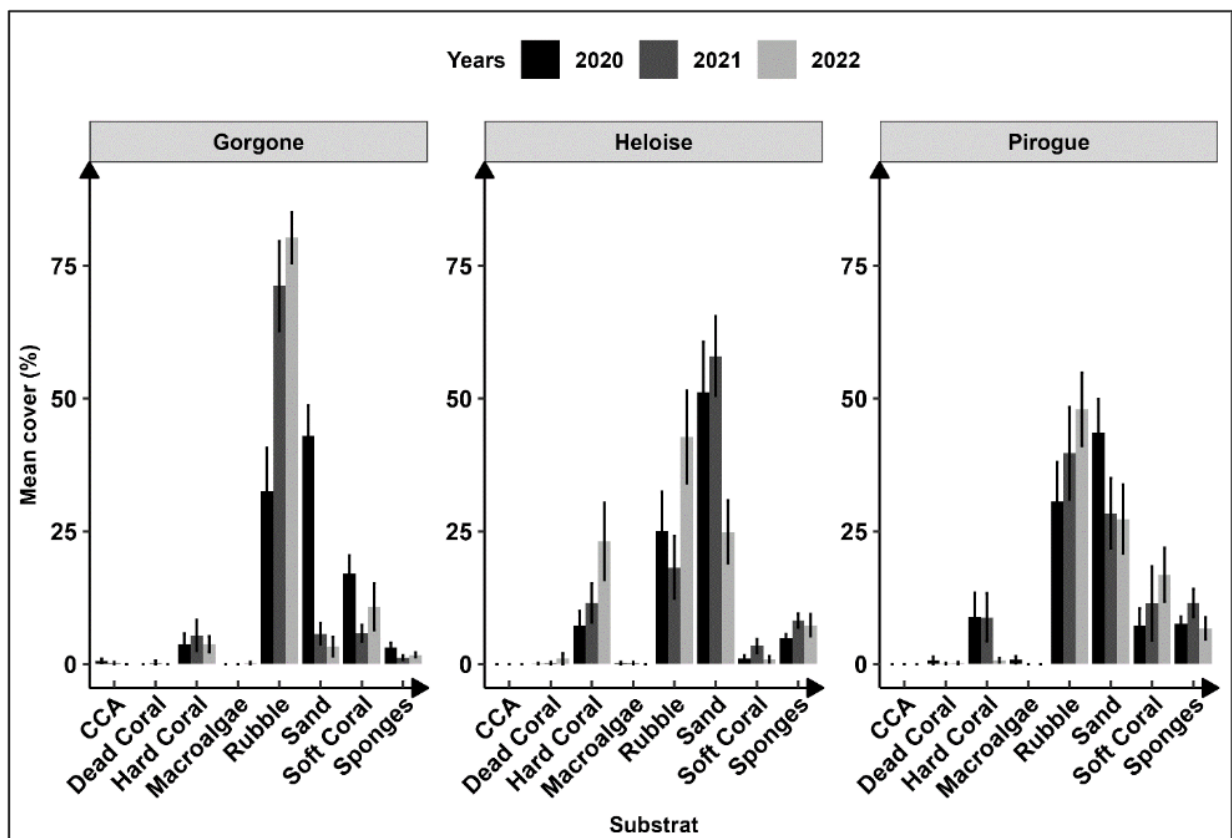


Figure 5.3 : Overall mean percentage of substratum cover across three stations (Heloise, Pirogue, and Gorgone) in the Bay of Nosy Be Island, during a three-year survey.

5.3.2. Spatial and temporal variation in abundance and alpha-diversity of sponge

Over the three years sampling period (2020-2022), 271 sponges were identified to the lowest possible taxonomic level. The taxa identified belong to 26 OTUs from 15 families, 10 orders and two classes. Our finding revealed a significant variability in abundance (GLM.nb, $\chi^2(2) = 46.93$, $p < 0.001$), taxonomic richness (GLM, $\chi^2(2) = 29.55$, $p < 0.001$) between stations and Shannon-Weiner diversity index between stations (LM, $F(2, 81) = 15.39$, $p < 0.001$) and years (LM, $F(2, 81) = 3.89$, $p < 0.05$) of monitoring. Pirogue shows a particularly significant effect, with a significant increase in both abundance (GLM.nb, $\beta = 1.099$, $SE = 0.336$, $z = 3.271$, $p < 0.001$), and taxonomic richness (GLM, $\beta = 0.961$, $SE = 0.326$, $z = 2.948$, $p < 0.001$), compared to Station Gorgone (Fig.5.4; Annexe 9).

Tableau 5.2 : Abundance (N), Taxonomic richness(S) and Shannon-Weiner Index (H'), between each Stations and Years

Stations	Years	Abundance ($N \pm SE$)	Richness ($S \pm SE$)	Shannon index ($H' \pm SE$)
Gorgone	2020	1.7 ± 0.37	1.3 ± 0.21	0.27 ± 0.11
	2021	0.9 ± 0.31	0.8 ± 0.25	0.13 ± 0.09
	2022	1.2 ± 0.36	0.7 ± 0.15	0 ± 0
Heloise	2020	2.1 ± 0.53	1.9 ± 0.43	0.54 ± 0.17
	2021	3.8 ± 0.98	2.8 ± 0.36	0.93 ± 0.13
	2022	2.5 ± 0.7	2.2 ± 0.63	0.58 ± 0.22
Pirogue	2020	5.1 ± 0.72	3.4 ± 0.37	1.06 ± 0.09
	2021	6 ± 1.29	2.9 ± 0.41	0.87 ± 0.16
	2022	3.8 ± 1.04	1.9 ± 0.38	0.51 ± 0.15

Except for an increase in abundance at Heloise in 2021 ($p = 0.028$, 3.8 ± 0.98 individuals/m²; Tab.5.2, Fig.5.4), the effect of year on abundance remains consistent across the different stations (Fig.4). The analysis affirmed no significant temporal and interaction (between years and stations) effect on abundance (GLM.nb, $\chi^2(4) = 5.54$, $p > 0.05$) and taxonomic richness (GLM, $\chi^2(4) = 4.61$, $p > 0.05$) (Annexe 10). In contrast, Gorgone exhibited low diversity throughout the study period, with a marked decline in 2022, where the Shannon-Weiner index reached 0 (Tab.5.2), indicating an unequal distribution of individuals among species. This is corroborated by the presence of only

three OTUs (*Acanthella cavernosa*, *Petrosia sp4.*, and *Petrosia sp10.*) and the absence of all others, thereby limiting the community's effective diversity. Overall, across the three stations and three years of monitoring, four OTUs dominate more than 40% of the total abundance: *Pseudoceratina sp1.* ($18.41 \pm 2.96\%$), *Dendroceratida sp1.* ($8.06 \pm 2.62\%$), *Callyspongia sp1.* ($6.93 \pm 2.17\%$), and *Amphimedon sp.* ($6.07 \pm 1.79\%$) (Annexe 11). However, the sponge community assemblage also includes some rare OTUs, with nine exhibiting a dominance of less than 1% each.

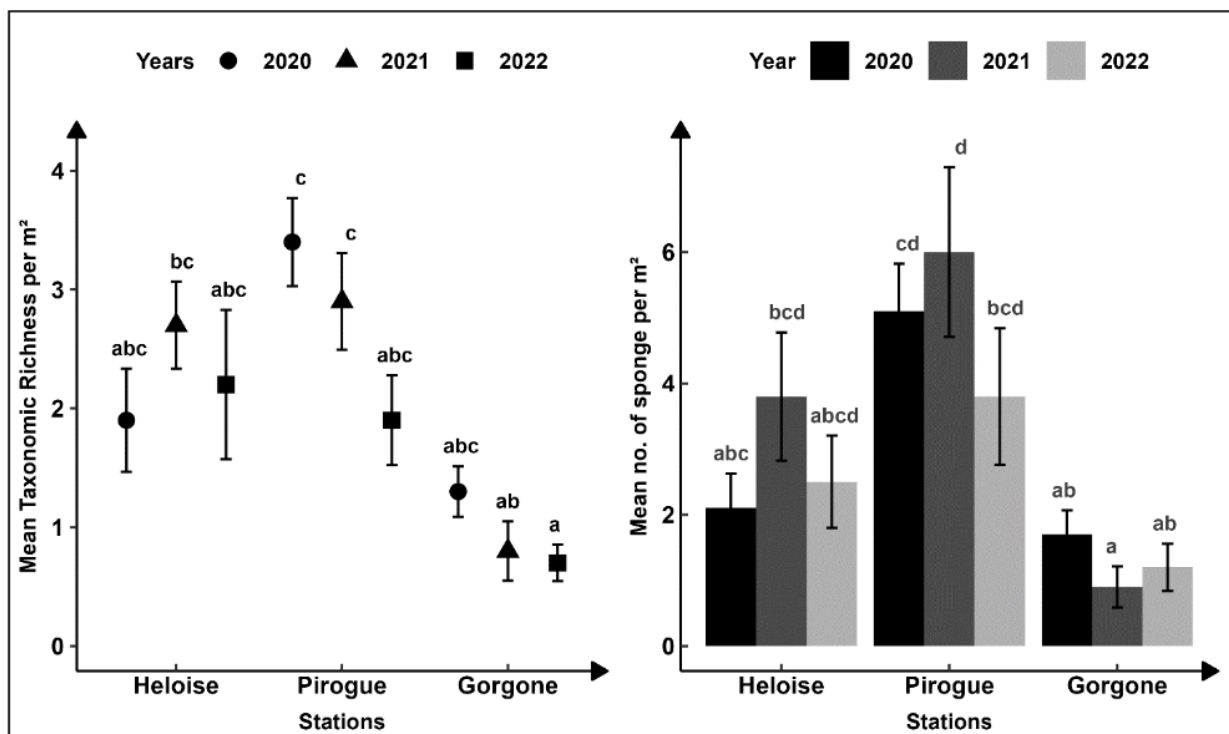


Figure 5.4 : Spatial and temporal variation in taxon richness and abundance of sponge at the three stations during the three years of monitoring. The y-axis represents the values of the mean \pm standard error of the mean.

5.3.3. Spatial and temporal dynamics in sponge assemblage

The structure of the sponge assemblage, based on abundance, exhibits spatial variations (Fig.5.5). The NMDS analysis reveals a clear spatial segregation of assemblages, with distinct species such as *Pseudoceratina sp1.*, *Amphimedon sp.*, *Hexadella sp.*, and *Petrosia sp4.* (Fig.5.5). While temporal fluctuations influence community composition, they do not lead to major shifts in the overall assemblage structure. This is supported by the PERMANOVA test, which indicates a significant spatial effect ($R^2 = 0.61$, $p = 0.003$) but a non-significant temporal effect ($R^2 = 0.12$, p

= 0.52) (Annexe 14), suggesting that spatial differentiation among stations is more pronounced than year-to-year variations. SIMPER analysis further identifies *Pseudoceratina sp1*. (contributing 12.4% to dissimilarity between Gorgone and Heloise, 36.4% between Gorgone and Pirogue, and 31.8% between Heloise and Pirogue), *Hexadella sp.* (22.2% between Gorgone and Heloise, 5.92% between Heloise and Pirogue), and *Amphimedon sp.* (15.7% between Gorgone and Pirogue, 12.5% between Heloise and Pirogue) as the main OTUs driving to this dissimilarity (Annexe 12).

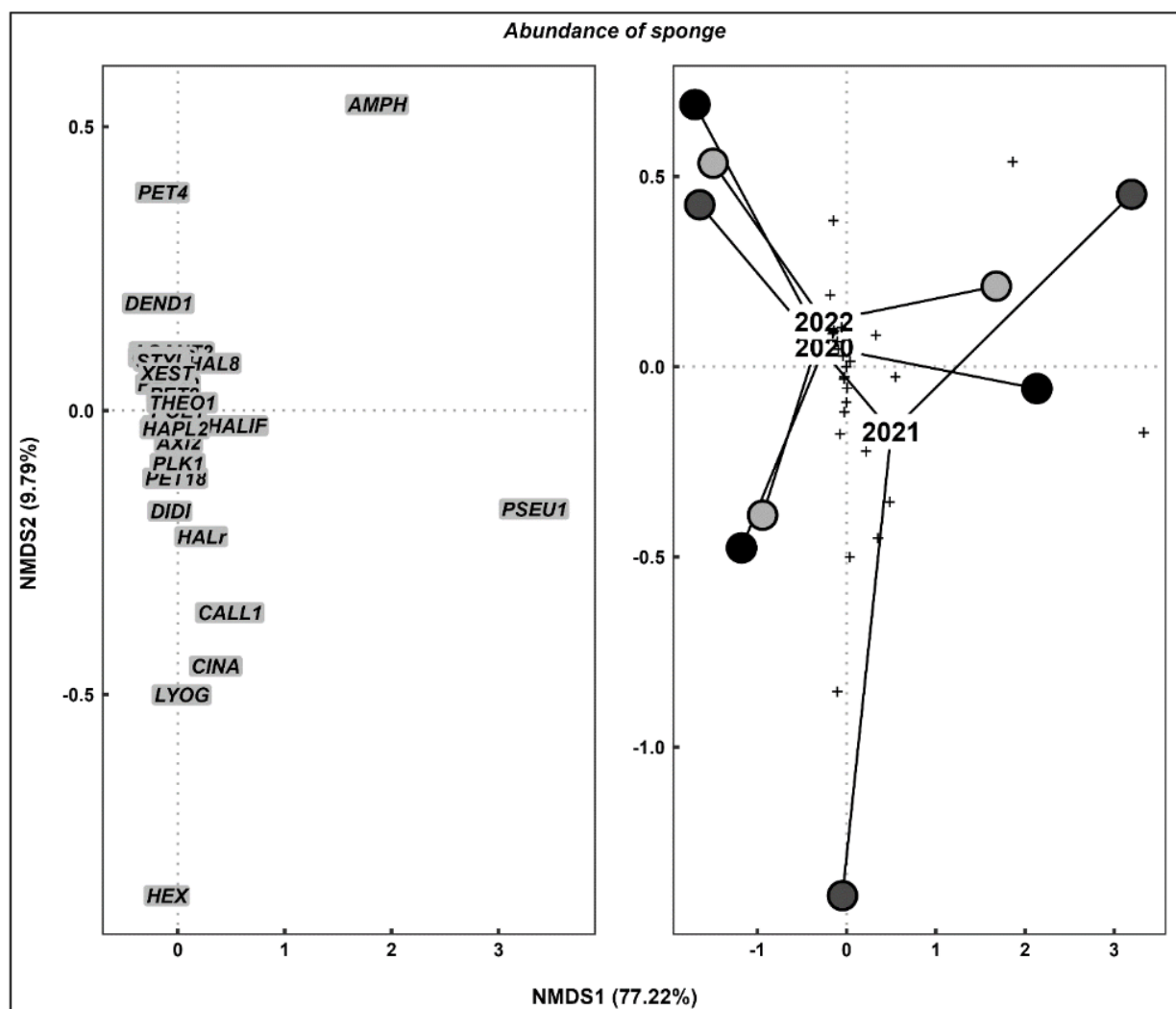


Figure 5.5 : Non-multidimensional positioning (nMDS), based on the Bray-Curtis dissimilarity index, showing the spatial and temporal variation in abundance of sponge assemblages at the three stations over the three periods (2020, 2021, 2022).

The composition of the sponge assemblage, based on their percentage cover, highlights the heterogeneous spatial distribution (Fig.5.6). The NMDS reveals that some species (*Pseudoceratina*

sp1., *Amphimedon sp.*, *Liosina granularis*, and *Petrosia sp4.*) are more distant, whereas others are clustered at the center of the figure, indicating a shared dissimilarity across years and monitoring stations. Station-related factors influence changes in sponge community composition, while years do not. This is corroborated by the PERMANOVA test, which shows a significant spatial effect ($R^2 = 0.56$, $p = 0.004$) but no significant temporal effect ($R^2 = 0.19$, $p = 0.18$). SIMPER analysis identifies *Pseudoceratina sp1.* (32.4% between Gorgone and Heloise, 41.7% between Gorgone and Pirogue, 32.5% between Heloise and Pirogue) and *Amphimedon sp.* (54.5% between Gorgone and Pirogue, 44.8% between Heloise and Pirogue) as the main OTUs contributing to the dissimilarities between stations (Annexe 13).

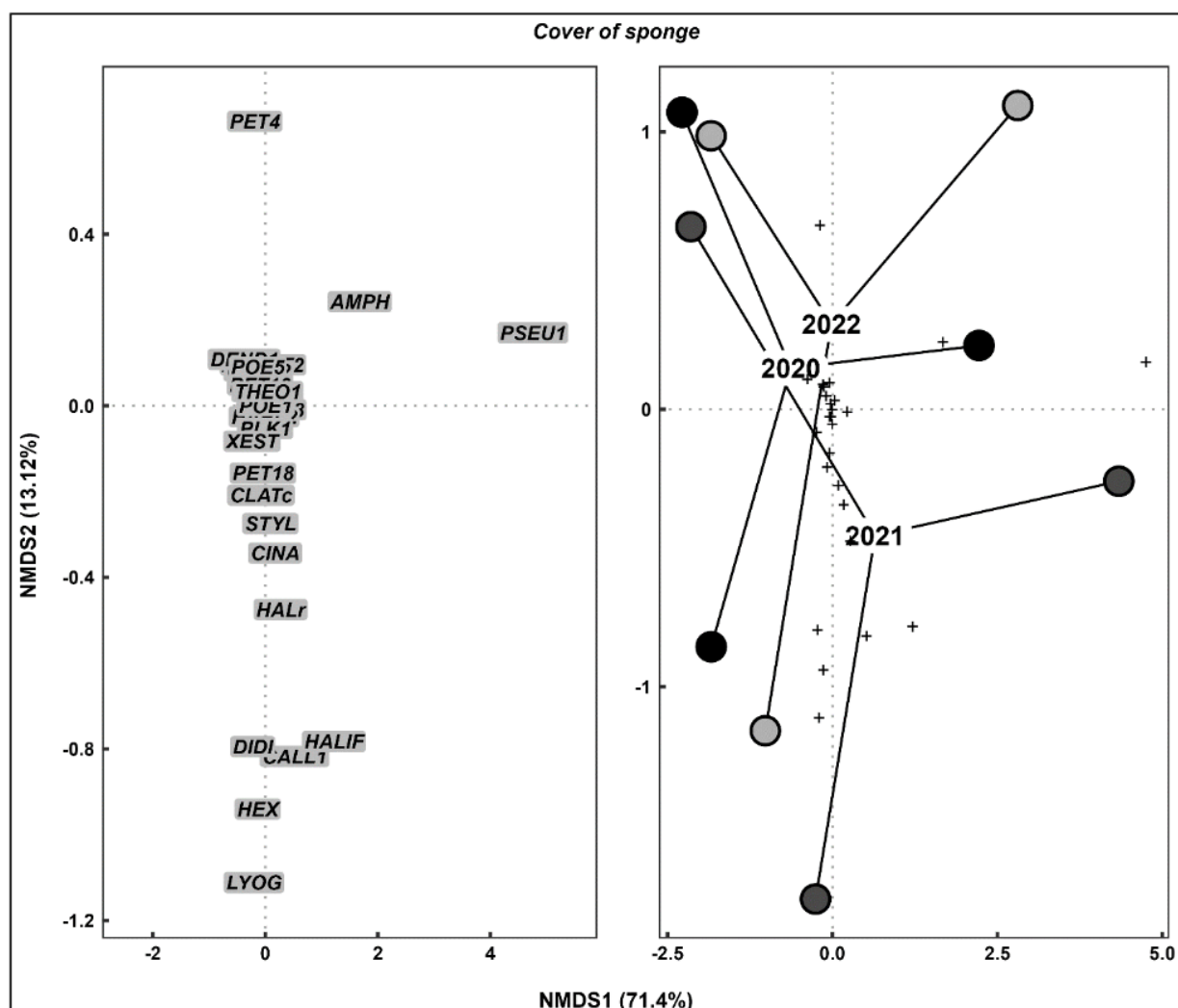


Figure 5.6 : Non-metric multidimensional positioning (nMDS), based on the Bray-Curtis dissimilarity index, showing the spatial and temporal variation in cover of sponge assemblages at the three stations over the three periods (2020, 2021, 2022).

5.4.4. Effect of benthic substrate on sponge assemblages

The model averaging approach was applied to assess the influence of Abundance, Taxonomic richness, and Percent cover using a multiple linear model (LM) with predictor variables: Crustose Coralline Algae (CCA), Dead Coral, Hard Coral, Macroalgae, Other, Rubble, Sand, and Soft Coral. Five models were selected for sponge abundance and taxonomic richness, while seven were chosen for sponge cover. The analysis revealed that Rubble (Ru) exhibited a marginally negative effect on abundance (Model averaging, $\beta = -0.658$, $SE = 0.392$, $z = 1.667$, $p = 0.094$), while Sand, CCA, and Hard Coral showed no significant effect ($p > 0.05$) (Fig.5.7, Annexe 16). For taxonomic richness, Rubble (Ru) was a significant negative predictor (Model averaging, $\beta = -0.438$, $SE = 0.152$, $z = 2.879$, $p = 0.004$), whereas Sand (Sa) had a significant positive effect (Model averaging, $\beta = 0.368$, $SE = 0.149$, $z = 2.466$, $p = 0.014$), with other substrates remaining non-significant (all $p > 0.05$) (Fig.5.7, Annexe 16). Regarding percentage cover, Hard Coral (HC) had a significant positive effect (Model averaging, $\beta = 1.099$, $SE = 0.336$, $z = 2.037$, $p = 0.042$), while Rubble (Ru) showed a near-significant negative effect (Model averaging, $\beta = -1.738$, $SE = 0.889$, $z = 1.955$, $p = 0.051$), and Soft Coral (SC) exhibited a marginally non-significant negative trend (Model averaging, $\beta = -1.03$, $SE = 0.61$, $z = 1.692$, $p = 0.091$). Other predictors did not significantly influence any of the response variables ($p > 0.05$) (Fig.5.7, Annexe 16).

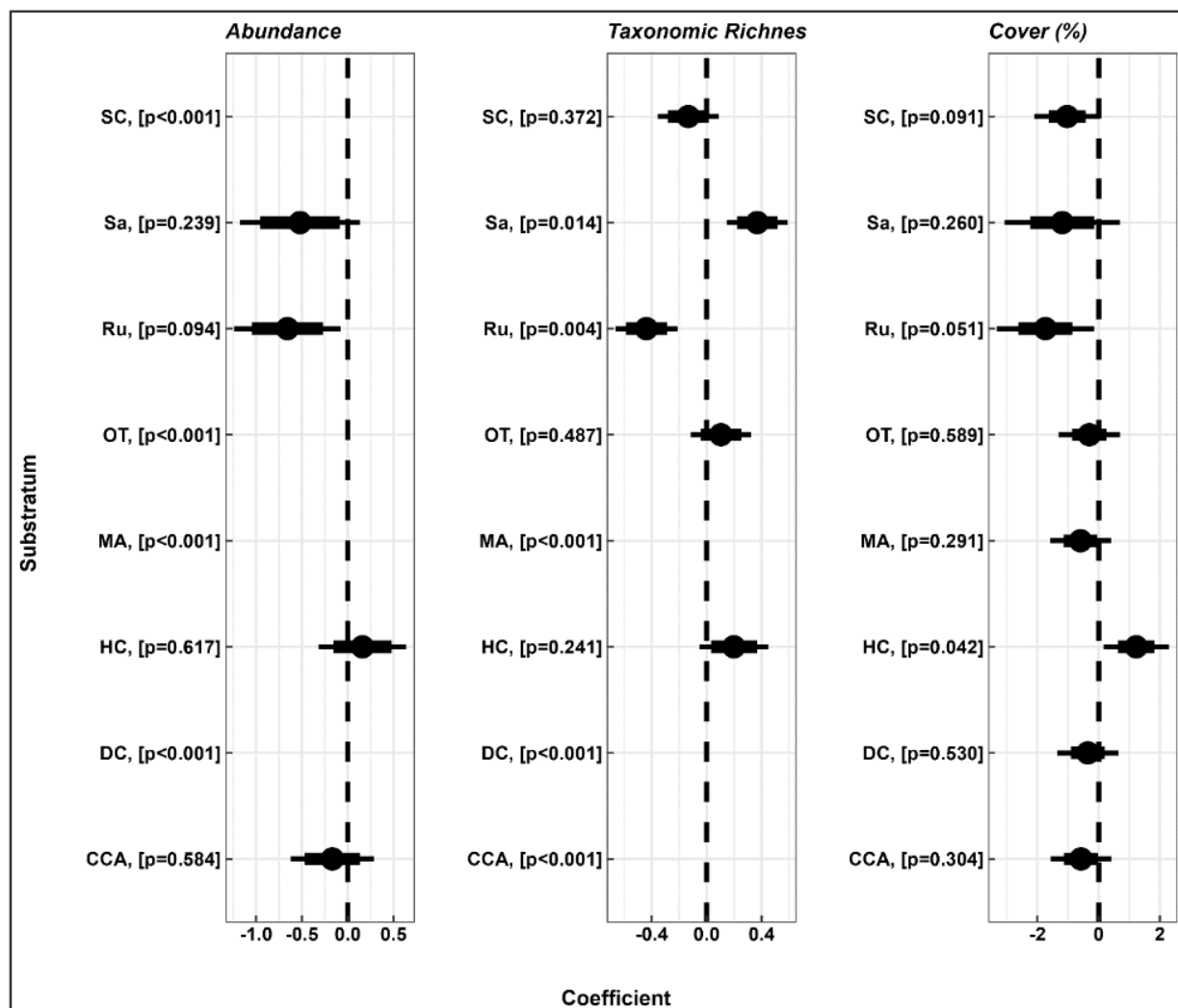


Figure 5.7 : Mean effects of benthic substrates (CCA : Crustose Coralline Algae, DC : Dead Coral, HC : Hard Coral, MA : Macroalgae, OT : Other, Ru : Rubble, Sa : Sand and SC : Soft Coral) on the abundance, taxonomic richness and cover of sponge. Values were standardized as effect sizes, circles represent mean parameter estimates, thick lines represent standard error and thin line represent confidence intervals 95%.

5.4. Discussion

The results of our study reveal significant spatial variability in the distribution of marine sponges in Nosy Be Bay, with marked differences between the Heloise, Pirogue, and Gorgone stations. Our observations align with those made in other tropical regions, where sponge assemblages are strongly influenced by local factors such as geomorphology, substrate type, and site orientation (Barnes and Bell 2002, Bell *et al.* 2015a).

5.4.1. Spatial and temporal variability of sponge abundance, taxonomic richness, and percent cover

The study of sponge diversity in Nosy Be reveals a relatively low taxonomic richness, with 26 OTUs distributed across 15 families and 10 orders. This diversity is lower than that observed in other tropical reefs, such as Lough Hyne (77 species; Bell and Barnes 2000a), Wakatobi (100 species; Bell and Smith 2004), the Derawan Islands (168 species; de Voogd *et al.* 2009), Carrie Bow Cay (51 species; Villamizar *et al.* 2013), Timor-Leste (33 species; Farnham and Bell 2018), and Bocas del Toro (51 species; Gochfeld *et al.* 2007). These differences may be attributed to environmental variations, sampling methodologies, and local pressures. For example, de Voogd *et al.* (2009) highlighted the influence of river proximity and water clarity on species richness, while Gochfeld *et al.* (2007) demonstrated a reduction in diversity in areas affected by pollution and sedimentation.

Sponge abundance in Nosy Be varies between stations and is particularly high on unstable substrates such as coral debris and sand. This distribution differs from that observed in other reefs: in Wakatobi, sponges are more frequently found on vertical substrates (Bell and Smith 2004), while in the Derawan Islands, they thrive in areas influenced by riverine inputs (De Voogd *et al.* 2009). At Carrie Bow Cay, distribution is homogeneous but varies according to reef topography (Villamizar *et al.* 2013), whereas in Timor-Leste, Farnham and Bell (2018) identified marked heterogeneity over short distances (~100 m).

The percentage of sponge cover in Nosy Be (~5.8%, with a maximum of 8.6% at Pirogue) varies between stations and remains lower than that observed in some tropical reefs, such as Wakatobi (~45%; Bell and Smith 2004) and Timor-Leste (~29%; Farnham and Bell 2018). However, it is comparable to that of the Derawan Islands (~5.37%; de Voogd *et al.* 2009) and Bocas del Toro (~6.5%; Gochfeld *et al.* 2007) and higher than in some sites like Carrie Bow Cay (~2.63% to 4.61%; Villamizar *et al.* 2013).

Several factors may explain this limited coverage. Competition with corals and macroalgae, as well as substrate dynamics, play a crucial role in structuring sponge communities. Additionally, sedimentation and water clarity significantly influence their distribution (de Voogd *et al.* 2009). Bell and Smith (2004) also observed that areas with high sponge cover exhibited a high abundance

of fragmented species, while Villamizar et al. (2013) emphasized the impact of tropical storms and rocky substrates. Finally, sponge-dominated reefs, as observed by Farnham and Bell (2018), tend to have higher diversity than transitional reefs.

5.4.2. Influence of environmental parameters on sponge assemblage

Live coral percent cover appears to influence sponge distribution. A positive correlation was observed between sponge coverage and that of Hard Corals (Model averaging, $\beta = 1.099$, SE = 0.336, $z = 2.037$, $p = 0.042$), suggesting that certain sponge species can coexist with corals and benefit from their structure for settlement. However, this relationship is altered in environments where hard corals are highly dominant, such as at Heloise, where their strong presence may inhibit sponge establishment through spatial competition or chemical defense (Schönberg and Wilkinson 2001). This phenomenon has also been observed in other coral reefs, notably in the Mediterranean, where dead coral substrates and reef structures provide key habitats for sponges (Santín et al. 2021).

Our analyses also show that non-living substrates, such as rubble and sand, strongly influence sponge abundance, taxonomic richness, and percent cover. These non-living substrates occupy approximately 70% of the available space, which appears to significantly limit sponge development. Rubble exerts a significant negative effect on taxonomic richness (Model averaging, $\beta = -0.438$, SE = 0.152, $z = 2.879$, $p = 0.004$) and sponge cover (Model averaging, $\beta = -1.738$, SE = 0.889, $z = 1.955$, $p = 0.051$). This substrate instability could hinder sponge attachment and recruitment, as observed in several studies on benthic habitat colonization (Maldonado and Young 1996, Bell and Smith 2004, Schläppy et al. 2007, Bell et al. 2013, Pawlik et al. 2016). Indeed, sponge larvae rely on stable substrates for attachment and development, and habitats dominated by mobile particles tend to limit their establishment (Maldonado 2006).

In contrast, sand appears to play a more complex role: although generally perceived as an unsuitable substrate, our results indicate a moderately positive relationship between sandy coverage and OTU richness (Model averaging, $\beta = 0.368$, SE = 0.149, $z = 2.466$, $p = 0.014$). This trend can be explained by the ability of certain sponge species to develop filamentous or rhizomatous structures to anchor themselves in these soft environments (Cerrano et al. 2007). The

resilience of benthic communities to substrate variations thus strongly depends on species morphological adaptations and their ability to colonize unstable surfaces (Wulff 2017).

Moreover, the variability of these unstable substrates (coral debris and sand) among the studied stations could also explain the observed differences in sponge abundance, taxonomic richness, and diversity. Gorgone station, subjected to high sediment input, shows lower values, confirming that the accumulation of suspended particles can limit sponge recruitment and survival (Maldonado and Uriz 1999, McMurray *et al.* 2015). In comparison, Heloise, characterized by moderate pressure, displays intermediate values, reflecting a balance between disturbances and ecological resilience (Adjeroud *et al.* 2009, Roberts *et al.* 2017). Finally, Pirogue, benefiting from greater environmental stability, exhibits high values of sponge abundance, richness, and diversity, aligning with Connell's (1978) hypothesis, which states that low variability in abiotic conditions promotes the colonization and maintenance of high biodiversity (Bellwood and Hughes 2001).

Symbiotic and competitive relationships between sponges and other sessile benthic organisms also influence their distribution (Calcinai *et al.* 2013, Rovellini *et al.* 2019). Our results indicate cohabitation between sponges and soft corals, particularly at Pirogue, where soft coral coverage ($11.83 \pm 3.03\%$) is correlated with the highest sponge abundance. However, on a broader scale, we observed an inverse trend where an increase in soft coral coverage is associated with a decrease in sponge coverage (Model averaging, $\beta = -1.03$, $SE = 0.61$, $z = 1.692$, $p = 0.091$). This relationship can be attributed to competition for space and resources, a phenomenon well documented in the literature (Bell *et al.* 2013, 2018, Pawlik *et al.* 2016). Indeed, certain sponge species can hinder coral recruitment by rapidly occupying available substrates, a process observed in declining reefs where sponges gradually replace corals as the dominant organism (González-Murcia *et al.* 2023). It is plausible that similar mechanisms apply to soft corals, especially since some studies suggest that heterotrophic sponges benefit from dissolved organic carbon (DOC) fluxes and nutrients released by other benthic organisms (de Goeij *et al.* 2013, Pawlik *et al.* 2016, Rix *et al.* 2016), which could further enhance their competitiveness (Freeman and Easson 2016).

Our results suggest that human activities, particularly tourism and port operations, could alter environmental quality and influence sponge distribution. Increased turbidity and nutrient inputs encourage certain opportunistic species to the detriment of more sensitive benthic organisms (Maldonado 2006, Pawlik *et al.* 2016, Wulff 2017). Although no direct correlation between water

quality and sponge distribution has been analyzed, these effects could manifest over the long term and warrant further investigation.

Hard substrates, such as dead corals, serve as preferred supports, providing a stable habitat and protection against currents and sediment disturbances (Diaz and Rützler 2001, Wulff 2001, 2012). Although present in low proportions in our results (<1%), these are key substrates for bioeroding species, which accelerate coral reef degradation by dissolving the calcium carbonate in their skeletons (Schönberg and Suwa 2007, Schönberg 2015, González-Murcia *et al.* 2023). This process is exacerbated by anthropogenic stress, which weakens corals and facilitates their colonization by sponges (Bell *et al.* 2013, Pawlik *et al.* 2013).

The influence of spongivory on sponge assemblages remains understudied in our region, in contrast to Caribbean reefs, where it constitutes a major structuring factor (Pawlik *et al.* 2018). A debate persists regarding the relative impact of food resource availability (bottom-up control) (Lesser and Slattery 2013, Slattery and Lesser 2015) versus predation (top-down control) (Wulff 2006a, Loh and Pawlik 2012, Pawlik *et al.* 2013, 2015, Wulff 2017). Further studies are needed to assess the role of spongivores in Nosy Be, although predation alone does not seem sufficient to explain the observed spatial and temporal variations.

5.4.3. Ecological Transition and Conservation Implications

Sponges play a major ecological role in coral reefs by ensuring water filtration (de Goeij *et al.* 2008), stabilizing substrates, recycling nutrients (Bell 2008, Maldonado *et al.* 2012), and interacting with other benthic organisms and predators (Wulff 2006a). These functions vary depending on sponge abundance (Rovellini *et al.* 2019) and have significant implications for resource management and conservation, particularly if certain species become dominant in the future (Bell *et al.* 2013).

However, coral degradation, exacerbated by climate change and anthropogenic pressures, alters the composition of benthic communities and promotes the proliferation of certain sponges (Gochfeld *et al.* 2007, McMurray *et al.* 2010). Several studies highlight that climate change and human activities accelerate the transformation of reef ecosystems, favoring the expansion of sponge populations at the expense of corals (Norström *et al.* 2009, Kelmo *et al.* 2013, Pawlik *et al.* 2016,

Perry et al. 2018). This phenomenon is further reinforced by the adaptive capacity of certain sponges, allowing them to better withstand environmental variations compared to corals (Carballo and Bell 2017).

Over the three years of monitoring, interannual variations in sponge abundance, taxonomic richness, and percentage cover remained limited ($p > 0.05$). This temporal stability contrasts with several studies demonstrating that sponge assemblages remain relatively constant over multiple years despite seasonal disturbances (Bell 2008, Knapp et al. 2016). However, this apparent stability does not exclude underlying ecological transformations: certain species may become dominant, thereby altering the structure of reef ecosystems (Bell 2008). Long-term monitoring often reveals declines within sponge assemblages. For example, Wulff (2006b) reported a 51% decrease in sponge species richness on a reef in Panama after 14 years of monitoring. Similarly, Rovellini et al. (2019) observed a gradual reduction in sponge diversity in the Indo-Pacific over approximately seven years, often due to non-sudden disturbances such as cyanobacterial proliferation. The scarcity of long-term studies on sponge dynamics and ecology highlights the need for continuous and regular monitoring of assemblages. Such monitoring would help anticipate changes in these ecosystems and refine the understanding of the impacts of environmental shifts.

In response to these disruptions, the implementation of appropriate conservation strategies is essential. The establishment of marine protected areas appears to be an effective solution for preserving habitats favorable to sponges while limiting the impacts of fishing and coastal activities (McClanahan et al. 2006). However, the effectiveness of these measures relies on local governance that actively involves coastal communities in the management of marine resources (Cinner and Aswani 2007, Cinner et al. 2009). Finally, rigorous ecological monitoring remains indispensable for anticipating reef evolution and adjusting management strategies to environmental changes (McClanahan et al. 2012, Bell et al. 2018).

This study highlights the significant spatial variability in sponge distribution in Nosy Be Bay, influenced by substrate type, hydrodynamics, and human activities. While sponge assemblages appear temporally stable, long-term shifts driven by environmental disturbances and reef degradation remain a concern. To ensure the sustainability of these ecosystems, it is essential to implement long-term monitoring programs, strengthen marine protected areas, and regulate human activities that impact water quality. Engaging local communities in conservation efforts through

awareness campaigns and capacity-building initiatives will enhance the effectiveness of these measures. Additionally, integrating sponge conservation into climate adaptation strategies and exploring their potential role in reef restoration could further support ecosystem resilience. By adopting these approaches, we can better protect sponge diversity and reef health in northwestern Madagascar, ensuring their ecological and socio-economic benefits for future generations.

Chapitre 6 : Analyse de la distribution de l'abondance et de la fréquence de taille des éponges à méso-échelle dans la Baie de Nosy be.



Chapter 6 : Analyse de la distribution de l'abondance et de la fréquence de taille des éponges à méso-échelle dans la Baie de Nosy be.

Résumé

Une étude de la distribution spatio-temporelle de l'abondance et des tailles des éponges dans la baie de Nosy Be, au nord-ouest de Madagascar a été réalisée entre 2020 et 2022. Les éponges, organismes filtreurs essentiels, jouent un rôle clé dans les écosystèmes récifaux en recyclant les nutriments et en servant d'habitat pour d'autres espèces. Pourtant, leurs dynamiques restent peu documentées à Madagascar. Trois stations (Gorgone, Heloise et Pirogue) ont été échantillonnées à l'aide de transects de 10 m². Au total, 2 113 éponges, réparties en 90 OTUs, ont été recensées. Les résultats montrent une variation significative de l'abondance selon les stations et les années. La station Pirogue affiche la plus forte densité, notamment pour les espèces *Amphimedon sp.* et *Pseudoceratina sp1.*, toutes deux majoritairement présentes sur ce site. Toutefois, ces deux espèces ne présentent pas de variation significative entre les années. Concernant la taille, la majorité des individus appartient à la plus petite classe ([25–500[cm²), représentant 94 % des effectifs. Aucune différence significative de distribution des tailles n'a été observée selon les stations ni les années. Cette prédominance des petites tailles pourrait être liée à la nature meuble des substrats (débris coralliens), favorisant des mécanismes de régénération comme la fragmentation plutôt que le recrutement larvaire. Ces résultats suggèrent une stabilité écologique locale et soulignent l'importance de la nature du substrat dans la structuration des communautés d'éponges. L'étude constitue une base pour des recherches futures intégrant des paramètres environnementaux plus fins.

Mots clés : Dynamique spatio-temporelle, Eponge Marine, Méso-écologie, Fréquence de taille, Madagascar

6.1. Introduction

Les communautés benthiques présentent une variabilité considérable en ce qui concerne leur diversité et leur composition, observée à la fois au sein des récifs individuels, entre les récifs adjacents et à différentes échelles temporelles (Wilkinson et Cheshire 1989, Hooper et Kennedy 2002, Brandt et *al.* 2024). Cette hétérogénéité résulte de l'interaction complexe de facteurs physiques, biologiques et anthropiques qui régissent la distribution et l'abondance des espèces benthiques (Wilkinson et Cheshire 1989, Cleary et *al.* 2014, Puccinelli et *al.* 2024). Parmi ces divers organismes, les éponges font partie intégrante des écosystèmes marins et peuvent dominer des habitats spécifiques en termes de biomasse et de richesse en espèces (Johan et *al.* 2024, Kandler 2024).

En tant qu'organismes filtreurs, les éponges constituent un lien essentiel entre les écosystèmes benthiques et pélagiques en permettant le transfert de matière et d'énergie (Reiswig 1971, Pile et *al.* 1996, Duckworth et *al.* 2006). Elles participent également au recyclage des nutriments (Aulia et *al.* 2021, Harris 2022), en contribuant à la reminéralisation de la matière organique et en favorisant l'enrichissement du substrat marin. Leur structure tridimensionnelle complexe offre des habitats essentiels à de nombreuses espèces benthiques, renforçant ainsi la biodiversité des récifs (Evans-Illidge et Battershill 2010, Chin et *al.* 2020). Toutefois, leur distribution et leur structure de taille sont influencées par plusieurs facteurs environnementaux et biologiques, tels que la nature du substrat, la dynamique des courants, la profondeur (Wilkinson et Cheshire, 1989 ; Wilkinson et Evans 1989, Adjeroud 1997, Bell et Barnes 2000b, Ávila et *al.* 2015, Wilborn et *al.* 2018), la dispersion et le recrutement larvaire (Maldonado et Young 1996), la prédation (Dunlap et Pawlik 1996, Wulff 2012), ainsi que l'intensité lumineuse (Wilkinson et Cheshire 1989, Wilkinson et Evans 1989, Gruppuso et *al.* 2024).

Les caractéristiques démographiques des populations, telles que la distribution des tailles, révèlent une forte variabilité dans la manière dont les éponges réagissent aux conditions du micro-environnement (Evans-Illidge et Battershill 2010, Wahab 2010). Cette variabilité est particulièrement marquée à des échelles spatiales localisées (Duckworth et Wolff 2007, Duckworth et *al.* 2008, 2009), où l'influence combinée des processus physiques, biologiques et anthropiques façonne la structure des populations et leur croissance (Turon et *al.* 1998, Bell et *al.* 2002, Evans-

Illidge et Battershill 2010). Par exemple, des courants marins forts peuvent favoriser la croissance de certaines espèces en améliorant l'apport en particules alimentaires (Duckworth et Battershill 2003). Toutefois, pour les espèces plus fragiles, ces mêmes courants peuvent provoquer des dommages mécaniques et limiter leur développement (Bell et Barnes, 2000a, Trautman et al. 2000, Wilborn et al. 2018). De plus, le changement climatique affecte les propriétés physico-chimiques de la colonne d'eau, notamment la température et la salinité, modifiant ainsi la niche écologique des éponges et augmentant leur vulnérabilité à l'extinction locale (Kazanidis et al. 2019).

Malgré leur importance écologique, les études quantitatives sur la dynamique des populations d'éponges à Madagascar restent limitées, en particulier dans la baie de Nosy Be. Dans cette perspective, cette étude vise à quantifier l'abondance et la distribution des tailles d'éponges à l'échelle méso-écologique et à examiner leurs variations spatio-temporelles. Plus spécifiquement, nous cherchons à identifier les variations interannuelles et inter-stations influençant ces dynamiques. L'acquisition de ces connaissances constituera une première approche pour comprendre la structure des populations d'éponges dans les récifs coralliens malgaches et fournira des éléments essentiels à l'évaluation de leur rôle écologique ainsi qu'aux pressions qu'elles subissent.

6.2. Matériels et Méthodes

6.2.1. Site d'étude

L'étude a été menée entre 2020 et 2022 dans la baie de Nosy Be (13.436°S ; 48.279°E ; Fig.6.1), une zone bordée de récifs frangeants étroits (<1 km) (Randrianarivo 2022) et de récifs en patch situés entre 6 et 30 mètres de profondeur, sur des substrats sédimentaires côtiers (Rasolomanana 2013). Le climat est humide, avec une pluviométrie annuelle moyenne de 2 000 mm et une température moyenne de 25°C (Randriamarolaza et al. 2021). Les courants géostrophiques du nord du canal du Mozambique génèrent une circulation fermée influençant Nosy Be, tandis que les courants locaux sont surtout régis par les marées (Rasolomanana 2013). La côte sud-ouest, traversée par de petits cours d'eau, est exposée aux houles obliques et aux apports sédimentaires, provoquant l'érosion des plages et l'accumulation de sédiments dans les baies et récifs. La région abrite une grande diversité d'habitats marins (récifs coralliens, herbiers, mangroves), soutenant une biodiversité riche (Crescini et al. 2022). Toutefois, ces écosystèmes

sont affectés par la sédimentation et le tourisme, dont l'impact s'est accru depuis les années 1980 (Bruggemann et al. 2012, Maina et al. 2012, Ziegler et al. 2021).

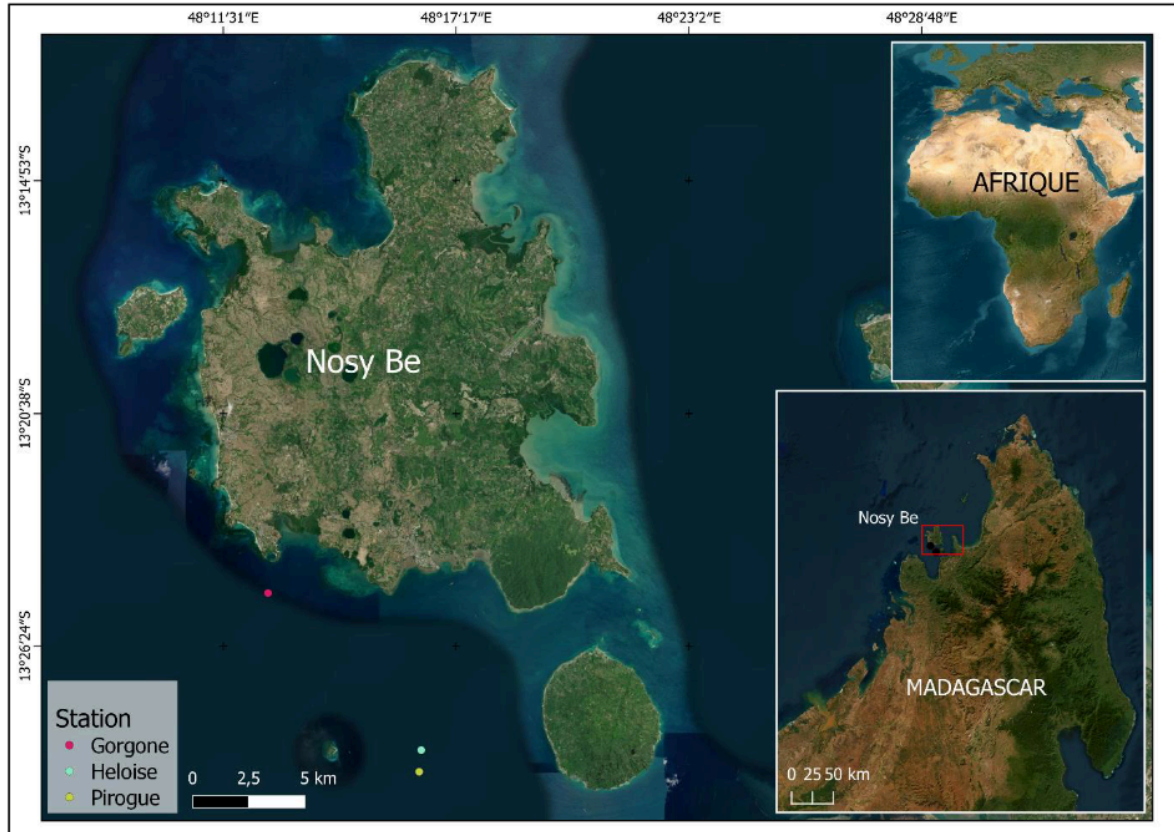


Figure 6.1 : Carte de la baie de Nosy Be, indiquant les stations d'échantillonnage

6.2.2. Echantillonnage

Trois stations (Gorgone, Heloise et Pirogue) ont été suivies afin de collecter des données sur l'abondance et la fréquence des tailles des éponges (Fig.1). Sur chacune d'elles, trois transects permanents de 10 m² ont été déployés à une profondeur comprise entre 14 et 18 m. Chaque transect a été espacé de 10 m afin de garantir leur indépendance. Pour chaque transect, les plongeurs ont quantifié et pris des photos de chaque individu afin de procéder à leur identification ultérieurement à terre. Ils ont également mesuré la longueur et la largeur de chaque éponge le long du transect, sur une distance de 0,5 m de part et d'autre de l'axe du transect. La surface de chaque individu a ensuite été calculée à partir de ces mesures et classée en quatre catégories de taille ([25 - 500[cm², [500 - 1000[cm², [1000 - 2000[cm², [2000 - 4000[cm²). Les relevés ont été réalisés en novembre 2020, juillet 2021 et mai 2022.

6.2.3. Traitement de données

Toutes les analyses statistiques et les représentations graphiques ont été réalisées avec R version 4.4.2 (R Core Team, 2024). Le modèle linéaire (LM) a été utilisé pour examiner les différences d'abondance des éponges entre les stations et les années, aussi bien pour l'ensemble des éponges que pour les espèces majeures. Les données d'abondance ont été transformées en $\log(x + 1)$ afin de respecter les hypothèses de la variance (Faraway 2014). Les distributions de fréquence des tailles ont été analysées à l'aide de tests de contingence de Fisher (Fisher's exact test) afin d'examiner la variation des tailles entre les stations et les années (Kabakoff 2011).

6.3. Résultats

6.3.1. Variation spatio-temporelle de l'abondance

Au total, 2 113 éponges, regroupées en 90 OTUs, ont été observées sur les trois stations durant trois années de suivi. Comme dans l'étude à micro-échelle (Cf. Chapitre 5), l'abondance des éponges varie significativement selon les stations (LM, $F(2,18) = 16,92$; $p < 0,001$) (Annexe 19). L'abondance est plus élevée à Pirogue ($144,67 \pm 26,81$ individus/10m²) qu'à Gorgone ($37,78 \pm 7,4$ individus/10m²) (LM, $\beta = 1,298$; SE = 0,382 ; $t = 3,396$; $p = 0,003$) (Fig.6.2, Annexe 17, Annexe 20).

Contrairement à l'échantillonnage à micro-échelle (Cf. Chapitre 5), l'abondance varie également significativement selon les années (LM, $F(2,18) = 4,19$; $p = 0,032$) (Annexe 19). En 2021, elle est la plus élevée ($93,11 \pm 28,8$ individus/10m²) comparée à 2020 ($50,22 \pm 13,47$ individus/10m²) (Annexe 18). En revanche, aucune interaction significative entre les années et les stations n'a été détectée (LM, $F(4,18) = 2,33$; $p = 0,095$) (Annexe 19).

Deux OTUs dominants, *Amphimedon sp.* et *Pseudoceratina sp1.*, représentent 42.4 % des individus. *Amphimedon sp.* varie significativement entre les stations (LM, $F(1,7) = 6,13$; $p = 0,043$), étant plus abondant à Pirogue ($81,43 \pm 22,02$ individus/10m²) et absent sur Héloïse (Annexe 19), mais son abondance ne varie pas selon les années ni leurs interactions (LM, $p > 0,05$) (Fig.6.2, Annexe 19).

De même, *Pseudoceratina sp1.* présente une variation significative entre les stations (LM, $F(2,30) = 4,36, p = 0,02$), mais pas selon les années ni leurs interactions (LM, $p > 0,05$) (Fig.6.2, Annexe 19). Son abondance est plus élevée à Pirogue ($13,5 \pm 3,64$ individus/10m²) qu'à Gorgone ($2,67 \pm 0,92$ individus/10m²).

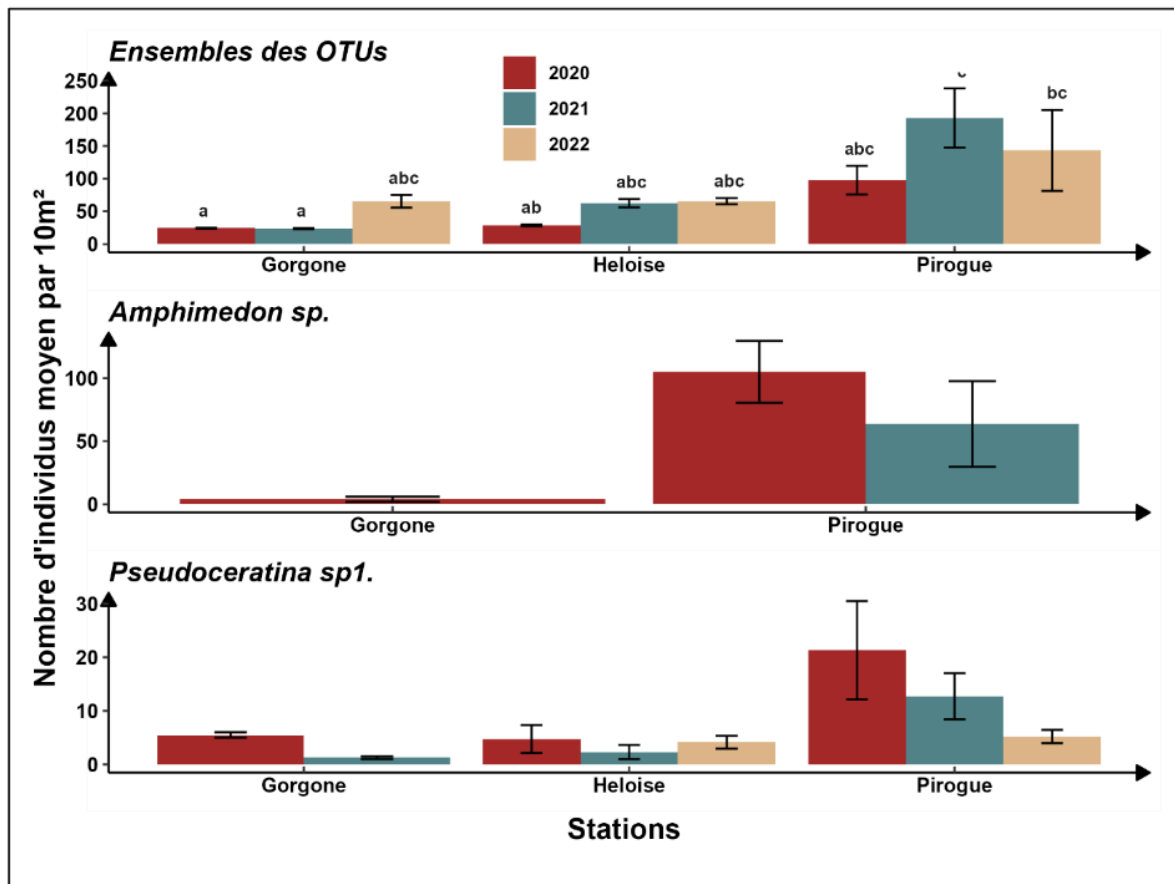


Figure 6.2 : Abondance moyenne de tous les OTUs d'éponges selon les stations et les années de suivis. L'abondance moyenne des OTUs majeurs (*Amphimedon sp.* et *Pseudoceratina sp1.*) est aussi indiquée.

6.3.2. Variation spatio-temporelle de la fréquence de taille

Les distributions de la fréquence de taille des éponges (Fig.6.3) ont été statistiquement analysées dans l'ensemble des OTUs collectés, ainsi que pour *Pseudoceratina sp1.* et *Stylissa carteri*. Les tests exacts de Fisher ont déterminé que la distribution des fréquences de taille ne variait pas entre les années ($p > 0,05$) et qu'elle était répartie de manière similaire entre les stations ($p > 0,05$) pour l'ensemble des OTUs. *Pseudoceratina sp1.* et *Stylissa carteri* suivent la même tendance, avec une distribution homogène (années et stations, $p > 0,05$). Les éponges appartenant

à la classe de taille [25 - 500[cm² dominant largement, représentant environ 94 % de toutes les stations au cours des années de suivi (Fig.6.3).

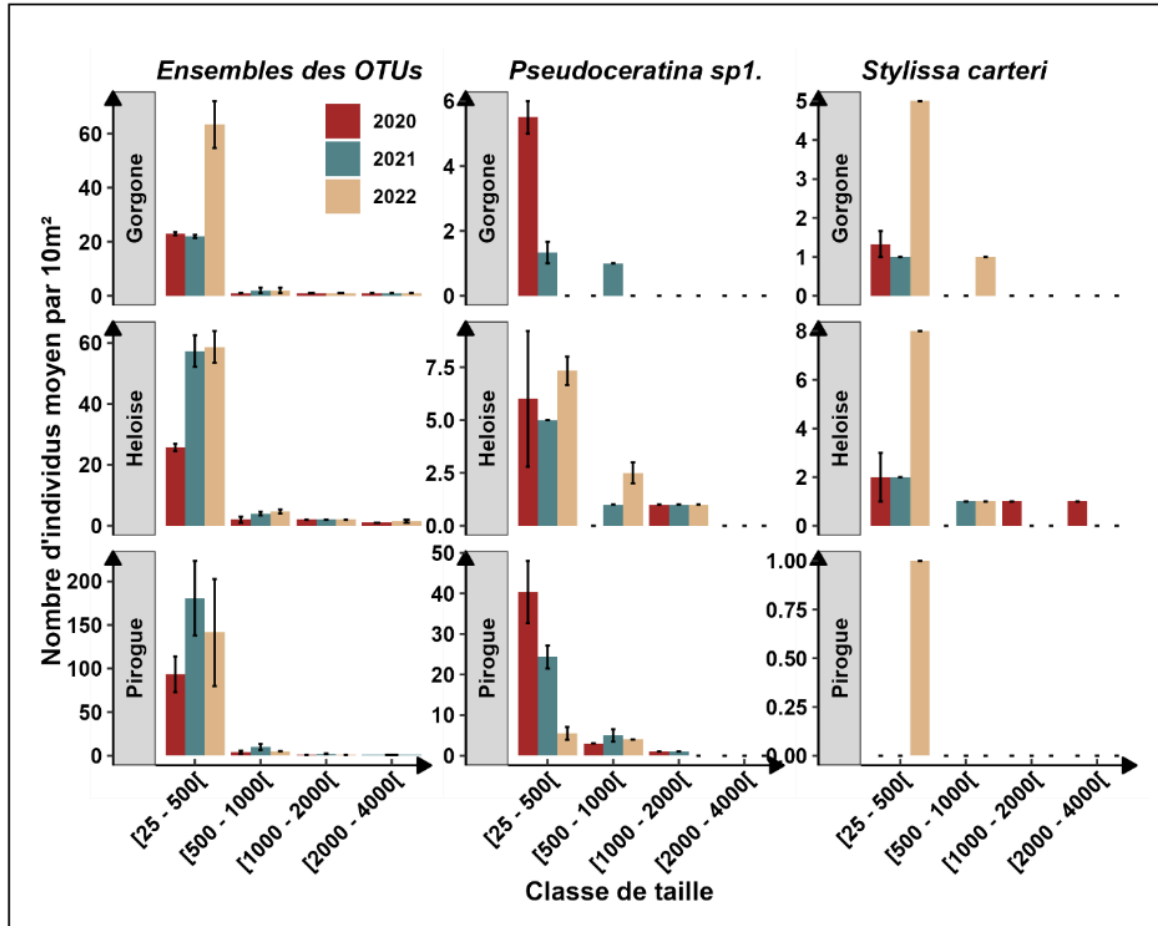


Figure 6.3 : Distribution de la fréquence de taille de l'ensembles des OTUs, de *Pseudoceratina sp1.* et de *Stylissa carteri*, selon les années et les stations de suivi.

6.4. Discussion

6.4.1. Variation spatio-temporelle de l'abondance

L'abondance et la distribution des éponges dans la baie de Nosy Be ont significativement varié en fonction des stations et des années de suivi. Cependant, les OTUs majeurs, notamment *Amphimedon sp.* et *Pseudoceratina sp1.*, présentaient une hétérogénéité marquée entre les stations, tandis que leur variation interannuelle restait relativement stable.

Ces variations spatio-temporelles pourraient être influencées par divers facteurs environnementaux et biologiques, bien que ceux-ci n'aient pas été directement mesurés dans cette

étude. L'analyse des substrats benthiques (Cf. Chapitre 5) montre que la composition du substrat joue un rôle clé dans la distribution des éponges. En effet, la couverture corallienne vivante est positivement corrélée avec l'abondance des éponges ($p < 0,05$), tandis que la présence de substrats meubles, tels que les débris coralliens et le sable, a un effet négatif significatif sur leur diversité et leur couverture ($p = 0,004$) (Cf. Chapitre 5). Ces résultats confirment que la structure du fond marin est un facteur déterminant dans la répartition des éponges, comme cela a été observé dans d'autres études (Duckworth 2016, Rovellini et al. 2019). Par ailleurs, l'étude de Van Duyl et al. (2018) met en évidence l'influence des dynamiques hydrologiques sur la disponibilité en nutriments, un facteur qui pourrait également jouer un rôle dans la variabilité spatiale des communautés d'éponges à Nosy Be.

Sur le plan temporel, la stabilité relative de l'abondance des OTUs majeurs (*Amphimedon sp.* et *Pseudoceratina sp1.*) contraste avec les variations plus marquées rapportées dans d'autres régions. Berman (2012) a montré que les assemblages d'éponges peuvent varier de manière significative selon les saisons et les années, souvent en réponse aux fluctuations des conditions abiotiques locales. Toutefois, nos résultats confirment qu'aucune variation temporelle significative n'a été observée au sein des stations étudiées (LM, $p > 0,05$), suggérant une relative stabilité de *Amphimedon sp.* et *Pseudoceratina sp1.* durant la période d'étude. Cette observation est cohérente avec d'autres études ayant démontré que certaines espèces d'éponges peuvent maintenir leur abondance même en présence de pressions environnementales modérées (Knapp et al. 2016).

Les stations ne présentent pas toutes la même dynamique écologique. Par exemple, la station Pirogue ($144,67 \pm 26,81$ individus/10m²) montre une abondance significativement plus élevée que Gorgone ($37,78 \pm 7,4$ individus/10m²), qui enregistre les valeurs les plus faibles. Cette disparité pourrait être liée à des différences locales en matière de stabilité du substrat, de l'exposition aux courants et des interactions benthiques, comme cela a été suggéré par Mercurio et al. (2021).

Bien que nous n'ayons pas collecté de données sur la qualité de l'eau ou d'autres paramètres physico-chimiques, il est probable que les variations observées soient en partie liées aux interactions entre la dynamique des courants, la disponibilité en nutriments et les interactions biotiques au sein de ces communautés. Des études complémentaires intégrant des mesures environnementales précises (température, précipitations, nutriments) seraient essentielles pour

mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à cette dynamique et anticiper d'éventuels changements à long terme.

6.4.2. Variation spatio-temporelle de la fréquence de taille

La distribution de taille des éponges n'a montré aucune variation significative entre les stations ($p > 0,05$) ni au cours des années étudiées ($p > 0,05$). Cette tendance est également observée chez *Pseudoceratina sp1.* et *Stylissa carteri*, dont la distribution demeure homogène ($p > 0,05$). Contrairement à certaines études mettant en évidence des fluctuations saisonnières de la taille des éponges en réponse aux variations environnementales (Di Camillo et al. 2012), nos résultats révèlent une stabilité interannuelle de la distribution des tailles. Cette absence de variations significatives pourrait être attribuée à des conditions environnementales relativement constantes dans notre site d'étude ou à une faible sensibilité des OTUs d'éponges aux fluctuations annuelles des facteurs abiotiques.

L'analyse spatiale des fréquences de taille met en évidence une distribution homogène entre les stations, contrastant avec d'autres études ayant rapporté une forte hétérogénéité spatiale des tailles d'éponges en fonction des conditions locales (Duckworth et al. 2009). Cependant, certaines recherches ont montré que les facteurs climatiques et environnementaux à grande échelle peuvent affecter les communautés d'éponges en modifiant leur croissance et leur reproduction (Bell et al. 2017, Mueller et al. 2023). L'absence de ces effets dans notre zone d'étude suggère que les conditions locales restent stables sur le plan écologique, atténuant ainsi l'impact des variations externes.

Nos analyses révèlent également une prédominance des éponges de petite taille (25 - 500 cm²). Cette tendance a été observée par Evans-Illidge et Battershill (2010), qui l'ont attribuée à la présence de substrats instables. Nos résultats confirment cette hypothèse, puisque les débris coralliens représentent environ 45% des substrats benthiques dans la Baie de Nosy Be (Cf. Chapitre 5). En accord avec Wulff (2013), cette abondance de petites tailles pourrait résulter d'un mécanisme de récupération après perturbation, où la fragmentation favorise le maintien des populations malgré des conditions fluctuantes.

Une telle distribution des tailles suggère que les modes de reproduction jouent un rôle clé dans la structuration des populations. En particulier, la reproduction sexuée (larvaire) semble prévaloir sur la reproduction asexuée (fragmentation) (Evans-Illidge et Battershill 2010). Cependant, certaines études ont montré que la fragmentation et le recrutement larvaire peuvent coexister selon l'environnement et les dynamiques de compétition pour l'espace (Wulff, 2013). De plus, l'absence de variations saisonnières marquées, contrairement à ce qui a été observé dans certaines régions tropicales (Nugraha et *al.* 2020), pourrait suggérer une adaptation locale des espèces étudiées à des conditions environnementales plus stables.

Par ailleurs, une analyse approfondie des paramètres environnementaux permettrait d'identifier les facteurs sous-jacents à cette homogénéité apparente et d'évaluer la contribution relative des différents modes de reproduction.

Chapitre 7 : Discussion Générale et Perspectives



Chapter 7 : Discussion Générale et Perspectives

7.1. Rappel des objectifs et de la problématique

Cette étude s'inscrit dans un contexte de déficit de connaissances scientifiques sur les éponges marines à Madagascar, notamment en termes de diversité, de structure de populations et de distribution spatio-temporelle. En tant que composants essentiels des écosystèmes récifaux, les éponges jouent des rôles écologiques et fonctionnels majeurs, notamment dans la filtration de l'eau, le recyclage des nutriments, la structuration des communautés benthiques et les interactions symbiotiques complexes (Aerts et Van Soest, 1997, Bell et Barnes 2003, Bell 2008, Maldonado et al. 2012, de Goeij et al. 2013, Chin et al. 2020, Aulia et al. 2021, Harris 2022). Elles participent aussi au maintien de la résilience des récifs face aux perturbations, et certaines études les identifient comme des "organismes gagnants" dans un contexte de changement climatique (Bell et al. 2013, Farnham et Bell 2018).

Pourtant, à Madagascar, les données sur la diversité et la distribution des éponges restent fragmentaires et largement concentrées sur les côtes sud et sud-ouest, notamment autour de Toliara (Razafinampoinarivo et al. 2023), tandis que le nord et l'est de l'île demeurent très peu explorés. Ce manque de données limite non seulement la compréhension de leur écologie, mais également leur prise en compte dans les politiques de conservation marine.

D'où l'intérêt de cette recherche afin de combler ces lacunes par une approche multidimensionnelle portant sur l'étude qualitative (Chapitre 3), la diversité morpho-taxonomique (Chapitre 4), la dynamique spatiale et temporelle ainsi que les interactions écologiques des communautés d'éponges marines dans le nord et l'est de Madagascar (Chapitre 5 et 6). Cette démarche vise à fournir une base scientifique pour les suivis écologiques, la conservation et la valorisation durable de ces ressources marines encore peu connues.

7.2. Diversité taxonomique des éponges dans le nord de Madagascar

Une évaluation idéale de la biodiversité côtière requiert un échantillonnage couvrant divers habitats, réparti de manière régulière le long du littoral et à différentes profondeurs, idéalement réalisé par des taxonomistes spécialisés en éponges. Cependant, cette approche reste difficile à

mettre en œuvre à Madagascar, comme ailleurs, en raison du manque de spécialistes (Bradford-Grieve 2008) et des ressources importantes qu'elle nécessite en temps et en budget (Ashok et *al.* 2018, Marlow et *al.* 2021). Une alternative efficace, utilisée dans cette étude (Chapitres 3 et 4) ainsi que dans d'autres travaux régionaux, consiste à collecter des données de présence/absence au niveau des genres ou des OTU (Hooper et *al.* 2002, Terlizzi et *al.* 2003, 2009, Berman 2012). Cette approche, plus rapide et moins coûteuse que l'identification au niveau spécifique, est d'autant plus pertinente lorsque de nombreuses espèces restent à décrire, permet d'étendre la couverture spatiale (Balmford et *al.* 1996). De plus, plusieurs études ont montré que les données au niveau des genres ou des familles reflètent de manière fiable les tendances régionales de diversité, comme en Méditerranée (Voultsiadou 2009, Xavier 2009), en Indonésie (de Voogd et Cleary 2008) et en Nouvelle-Zélande (Berman, 2012).

Dans le Chapitre 3, nous avons en effet appliqué cette méthode, qui nous a permis de déterminer la richesse taxonomique des éponges dans le nord et l'est de Madagascar. Nos résultats placent la région parmi les zones tropicales les plus diversifiées. En comparaison avec d'autres régions tropicales, cette richesse taxonomique est comparable à celle observée dans plusieurs études antérieures. Par exemple, Schönberg et Fromont (2012) ainsi que Wooster et *al.* (2019) ont respectivement recensé 261 espèces en Mer Rouge et 261 morpho-espèces en Australie occidentale (Tab.7.1). De même, en Indonésie, Putra et *al.* (2023) ont observé entre 150 et 300 espèces selon les régions échantillonnées (Tab.7.1). La forte diversité rapportée en Indonésie peut être attribuée à l'accumulation de données provenant de plusieurs études menées sur plusieurs années.

Notre inventaire à l'échelle régionale, bien que limité temporellement, repose sur une méthodologie homogène et standardisée, constituant ainsi une base scientifique récente et robuste pour le nord et l'est de Madagascar. Les résultats obtenus sont également comparables à ceux de Razafinampoinarivo et *al.* (2023), qui ont identifié 267 espèces dans le sud-ouest de Madagascar.

À l'échelle locale (Chapitre 5), dans la baie de Nosy Be, avec une approche micro-écologique (photo-quadrats), nos résultats sont similaires à ceux observés dans d'autres zones de l'Indo-Pacifique : 33 OTUs à Timor-Leste (Farnham et Bell 2018), 26 espèces au Mozambique (Calcinai et *al.* 2020) et 28 morpho-espèces à Singapour (Lim et *al.* 2023) (Tab.7.1). Toutefois, cette diversité locale reste relativement faible par rapport aux 100 espèces signalées à Sulawesi, Indonésie (Bell et Smith 2004) et aux 78 OTUs identifiés à Walters Shoal, sur le Madagascar Ridge

(Payne 2015) (Tab.7.1). Par rapport à la variation temporelle, nos résultats sont semblables à ceux observés à Palmyra Atoll, Pacifique Centrale (Knapp et *al.* 2016), sur la même durée de suivi (3 années). Cependant, largement inférieur aux 141 morphoespèces recensées par Rovellini et *al.* (2019) sur une période de 13 ans

Tableau 7.1 : Synthèse des travaux comparatifs sur les éponges dans l'ouest e l'océan Indien ainsi que dans la région Indo-Pacifique

Nombre d'espèces / OTU / MOTU	Echelle spatiale	Zone d'étude	Auteurs
130 espèces, 70 genres	Régionale	Afrique de l'Est (Kenya, Mozambique, Madagascar)	Barnes et Bell 2002
267 espèces	Régionale	Toliara, Sud-Ouest Madagascar	Razafinampoinarivo et <i>al.</i> 2023
118 espèces 64 genres, 36 familles	Régionale	Iles Seribu / Baie de Jakarta, Indonésie	de Voogd et Cleary 2008
261 morphoespèces	Régionale	Carnarvon Shelf, Ningaloo Reef, Australie occidentale	Schönberg et Fromont 2012
388 espèces	Régionale	Côte ouest de la mer de Chine méridionale (Singapour à Taiwan)	Lim et <i>al.</i> 2016
261 espèces	Régionale	Mer Rouge (principalement Golfe d'Aqaba)	Wooster et <i>al.</i> 2019
102 MOTUs	Régionale	Polynésie française et centrale	Galitz et <i>al.</i> 2023
~ 300 espèces	Régionale	Sumatra, Indonésie	Putra et <i>al.</i> 2023
~ 250 espèces	Régionale	Java et Bali, Indonésie	Putra et <i>al.</i> 2023
~ 150 espèces	Régionale	Sulawesi, Indonésie	Putra et <i>al.</i> 2023
~ 200 espèces	Régionale	Papouasie, Indonésie	Putra et <i>al.</i> 2023
278 OTUs	Régionale	Madagascar	présente étude
100 espèces	Locale	Wakatobi, Sulawesi, Indonésie	Bell et Smith 2004
51 espèces	Locale	Bocas del Toro, Panama	Gochfeld et <i>al.</i> 2007
51 espèces	Locale	Carrie Bow Cay, Belize	Villamizar et <i>al.</i> 2013
78 OTUs	Locale (mont sous-marin)	Walters Shoal, océan Indien occidental, Mada Ridge	Payne 2015
24 espèces	Locale	Palmyra Atoll, Pacifique Centrale	Knapp et <i>al.</i> 2016
33 OTUs	Locale	Jaco Island, Timor-Leste	Farnham et Bell 2018
141 morphoespèces	Locale	Récifs coralliens intertidaux de l'Indonésie	Rovellini et <i>al.</i> 2019
26 espèces (dont 4 nouvelles)	Locale	Ponta do Ouro, Mozambique	Calcinai et <i>al.</i> 2020

28 morphoespèces	Locale	Récifs coralliens intertidaux de Singapour	Lim et <i>al.</i> 2023
9 espèces	Locale	Iles Andaman, Inde	Pereira 2023
26 OTUs	Locale	Madagascar	présente étude

7.3. Apport de la diversité morphologique comme indicateur taxonomique

Bien que leur diversité soit connue, les éponges demeurent souvent sous-représentées dans les programmes de suivi écologique. Cette sous-représentation s'explique par leur grande diversité morphologique, leur plasticité phénotypique et les difficultés méthodologiques liées à leur identification (Wulff 2006a, 2006b, Schönberg et Fromont 2012). Leur structure complexe et les contraintes du travail de terrain compliquent également leur étude (Westinga et Hoetjes 1981, Koukouras et *al.* 1996, Wulff 2001, Pérez-Botello et Simões 2021). Cette lacune est d'autant plus marquée dans les régions tropicales à forte biodiversité, comme l'océan Indien, qui abrite certains des écosystèmes marins les plus riches au monde (Bell et Barnes 2001, Bell et Smith 2004).

La diversité morphologique des éponges constitue un bon indicateur de leur diversité spécifique, comme l'ont démontré plusieurs études (Bell et Barnes 2001 et 2002, Bell et *al.* 2006, Bell 2007b, Hadi et *al.* 2015, Schönberg 2021). Dans le Chapitre 4 de cette thèse, nous avons vérifié cette relation dans le nord et l'est de Madagascar, en comparant la richesse et la diversité taxonomique des éponges à leur diversité morphologique. Les résultats ont révélé une forte corrélation ($r > 0,7$), confirmant les conclusions de Bell et Barnes (2001) sur la pertinence de cette approche comme outil de substitution pour estimer la biodiversité des éponges. Cette méthode présente l'avantage d'être accessible et adaptée aux suivis à grande échelle ou à long terme, pouvant être réalisés par des techniciens ou des volontaires non spécialistes dans le cadre de dispositifs participatifs (Bell et *al.* 2006, Bell 2007b, Schönberg 2021). Elle offre donc un levier intéressant pour renforcer les efforts de surveillance de la biodiversité des éponges, notamment à Madagascar, où ces organismes restent encore peu étudiés.

Par ailleurs, l'analyse morphologique des éponges est également utilisée comme outil de diagnostic écologique (Bell 2007a, Schönberg 2021). Même si cette thèse ne traite pas directement des fonctions écologiques associées à ces formes, il est reconnu que certaines morphologies, notamment les formes encroûtantes, jouent un rôle clé dans la consolidation des récifs coralliens (Wulff et Buss 1979), en occupant de vastes surfaces (Bell et Smith 2004) et en stabilisant le

substrat entre les colonies coralliennes. De plus, les morphologies tridimensionnelles influencent fortement les régimes d'écoulement à proximité du benthos, facilitant ainsi la circulation de l'eau (Leys et al. 2011, de Goeij et al. 2017, Asadzadeh et al. 2020). Les éponges, en tant que compétiteurs spatiaux dominants (Bell et Barnes 2003, Bell et al. 2010, Helber et al. 2018), participent à la structuration de l'habitat benthique. Toutefois, bien qu'elles puissent envahir les coraux (Aerts et Van Soest 1997), leur sensibilité aux perturbations physiques limite leur domination dans certains contextes (Wulff 1995, 2001).

7.4. Communauté, dynamique et structuration de la population des éponges

La plupart des études se focalisent soit sur la variation spatiale, soit sur la variation temporelle, sans prendre en compte les effets potentiels de leur interaction. Une variation spatiale pure se manifeste par un gradient d'abondance et/ou de diversité entre les sites, sans évolution au cours du temps. À l'inverse, une variation temporelle pure se traduit par des fluctuations au fil du temps, indépendamment de la localisation spatiale. Lorsque les variations spatiales et temporelles évoluent de manière indépendante, les deux types de dynamiques peuvent être observés simultanément à travers l'ensemble des sites et des périodes étudiés (Berman 2012).

Pour la présente étude, les stations analysées présentent une mosaïque d'assemblages d'éponges hétérogènes, tant sur le plan taxonomique que morphologique, mais aussi en termes de diversité, d'abondance et de structure de taille (Chapitres 5 et 6). Toutefois, ces assemblages ne montrent pas de variation temporelle marquée au cours des trois années de suivi (Chapitre 5). À l'inverse, dans le Chapitre 6, une variation spatio-temporelle claire a été observée : les changements dans le temps et l'espace ont généré une mosaïque dynamique dans la structure des communautés, à la fois entre les stations et au fil du temps. Cette différence entre les deux cas d'étude pourrait s'expliquer par la variation des méthodes employées et des échelles écologiques considérées.

Les éponges sont généralement reconnues pour leur faible capacité de dispersion larvaire, en raison de la courte durée de leur phase planctonique et de leurs capacités limitées de déplacement actif, que ce soit par nage ou par reptation (Maldonado 2006, Mariani et al. 2006). À petite échelle, la reproduction asexuée, comme le bourgeonnement observé chez *Tethya spp.* ou la fission/fusion chez les espèces encroûtantes, joue un rôle structurant, les nouveaux individus demeurant à proximité immédiate de l'éponge mère (Corriero et al. 1996, Blanquer et al. 2009, Berman 2012).

Cependant, les résultats présentés dans cette thèse révèlent une distribution étendue des communautés d'éponges, aussi bien sur le plan géographique (Chapitres 3, 5 et 6) qu'en profondeur (0 à 60 m) (Chapitre 3). Cette structuration spatiale est également appuyée par la dynamique de population observée, marquée par la prédominance d'individus de petite taille (25 à 500 cm²), tandis que les très grandes éponges sont rares. Ces éléments suggèrent que la colonisation des stations échantillonnées pourrait résulter non seulement de la dispersion locale, mais aussi de l'arrivée de larves ou de fragments provenant d'autres zones.

Les schémas biogéographiques des éponges sont comparables à ceux d'autres groupes marins, leur répartition étant principalement influencée par des facteurs géographiques à grande échelle, tels que l'histoire tectonique, ainsi que par des facteurs physico-chimiques comme la température de l'eau, les apports continentaux ou encore les barrières océaniques profondes (Van Soest 1994). Des mécanismes de dispersion à longue distance peuvent également intervenir, notamment par transport passif sur d'autres organismes (radeaux biologiques) (Barnes et Fraser 2003), ou via les eaux de ballast et les coques des navires, ce qui expliquerait la détection précoce de certaines espèces invasives dans les zones portuaires (Coles et *al.* 1997, Hutchings et *al.* 2002).

L'identification des facteurs qui influencent la répartition des espèces constitue une question centrale en écologie. Dans un contexte où la majorité des écosystèmes est soumise à l'intensification des pressions anthropiques et aux effets du changement climatique, il devient crucial de comprendre comment ces perturbations affectent les espèces ayant des rôles fonctionnels majeurs (Carballo et *al.* 1996, Bell 2007a, Powell 2013). La distribution des éponges est connue pour dépendre de divers facteurs abiotiques et biotiques (Carballo et Bell, 2017). Toutefois, évaluer l'importance relative de ces facteurs reste essentiel pour anticiper quelles pressions sont les plus susceptibles de modifier la composition des assemblages d'éponges. En l'absence de données environnementales détaillées, cette étude n'a pu qu'estimer indirectement l'influence de ces facteurs sur la distribution observée.

Parmi les facteurs biologiques potentiels, la compétition spatiale a souvent été évoquée comme un déterminant important de la répartition des éponges (de Voogd et *al.* 2004, Gonzalez-Rivero et *al.* 2011, Powell 2013). Dans le Chapitre 5, une corrélation a été observée entre le pourcentage de recouvrement des éponges et celui des coraux durs. Toutefois, elle est négative pour l'abondance et la richesse taxonomique des éponges, suggérant une relation complexe entre

ces groupes. Fait notable, aucune association significative n'a été observée entre l'abondance ou la richesse en espèces d'éponges et la couverture algale. En revanche, le pourcentage de recouvrement des éponges était négativement corrélé à la couverture des algues et des coraux mous.

Ces résultats suggèrent que les populations d'éponges dans la baie de Nosy Be ne semblent pas directement affectées par la compétition spatiale. Au contraire, les zones à forte couverture de coraux durs pourraient également offrir des conditions favorables à l'installation des éponges. Une explication plausible serait que la complexité structurale plus élevée dans ces zones augmente la disponibilité de microhabitats, notamment les faces inférieures ou les bases des colonies coralliennes, favorisant l'implantation des éponges (Loh et Pawlik 2012).

Parmi les facteurs abiotiques analysés dans cette étude (Chapitre 5), la proportion de substrats instables tels que les débris coralliens et le sable s'est révélée fortement associée à la variabilité de l'abondance des éponges, de leur richesse taxonomique et du pourcentage de couverture. La sédimentation est déjà reconnue pour ses effets néfastes sur de nombreux invertébrés benthiques des récifs (Rogers 1990), et les résultats obtenus suggèrent qu'il serait pertinent de mener des études expérimentales complémentaires afin de déterminer si ces substrats instables ou les processus de sédimentation sont les causes directes des variations observées, ou s'ils ne constituent que des facteurs corrélés.

Parmi les pistes à approfondir, il conviendrait d'examiner les interactions entre la sédimentation (ou les substrats meubles) et d'autres paramètres environnementaux, tels que l'intensité lumineuse, le débit hydrodynamique ou encore l'inclinaison du substrat. Il serait également utile de caractériser plus finement les sédiments, notamment en analysant leur granulométrie ou le ratio entre matière organique et matière minérale, car ces éléments peuvent moduler considérablement leurs effets sur la faune benthique (Fabricius 2005). Enfin, les variations saisonnières des taux de dépôt de sédiments mériteraient d'être quantifiées, ces fluctuations pouvant influencer la dynamique et la résilience des assemblages d'éponges (Carballo et *al.* 2008).

7.5. Implication pour la gestion et suivi écologique

Les résultats de cette étude apportent des éléments essentiels à la compréhension de la biodiversité des éponges récifales et ouvrent des perspectives concrètes pour leur meilleure

intégration dans les stratégies de conservation marine. Dans un contexte de déclin généralisé des écosystèmes côtiers tropicaux, en particulier les récifs coralliens, les données générées, qu'elles soient taxonomiques ou issues d'approches morphologiques, constituent des outils pertinents pour renforcer les efforts de suivi écologique, de gestion adaptative et de conservation participative, notamment dans des régions encore peu documentées comme Madagascar.

Les éponges jouent un rôle écologique majeur en tant qu'ingénieures d'écosystèmes. Leur capacité à filtrer l'eau, à recycler les nutriments et à structurer les habitats en fait des éléments clés du bon fonctionnement des récifs coralliens. Leur diversité et leur connectivité sont également essentielles pour assurer la résilience des communautés benthiques face aux pressions anthropiques croissantes (Patova et *al.* 2025). À ce titre, des stratégies de gestion ciblées, telles que la création de zones de conservation dédiées aux éponges, devraient être envisagées pour limiter les impacts liés à la pêche, à la pollution ou à l'aménagement côtier.

Les processus physiques et biologiques influencent conjointement la variabilité spatio-temporelle de la diversité spécifique et fonctionnelle des éponges, notamment à travers leurs morphologies (Bell 2007a). Comprendre ces interactions est essentiel pour orienter les politiques de conservation et garantir le maintien des fonctions écosystémiques. Il est donc particulièrement important d'identifier les facteurs qui influencent la distribution des espèces d'éponges à l'échelle locale, où se concentrent généralement les efforts de gestion (Bell 2007a).

Par ailleurs, bien que les éponges présentent un fort potentiel en tant que bioindicateurs de l'état de santé des récifs, des défis demeurent. La standardisation des méthodologies de suivi, la représentativité des données collectées et la prise en compte de la durabilité des populations suivies restent à améliorer. Dans des contextes de faible capacité technique ou financière, comme à Madagascar, l'usage combiné d'approches morphologiques accessibles, de barcodage moléculaire et de bases de données en ligne permet de proposer des solutions concrètes et adaptées. L'implication de la population locale et des éco-volontariats dans les suivis serait aussi un atout pour augmenter l'effort d'échantillonnage des suivis écologiques. La recherche continue et les avancées technologiques seront toutefois indispensables pour renforcer l'efficacité, la précision et la portée des stratégies de surveillance basées sur les éponges.

7.6. Limites de l'études et perspectives de recherche

Malgré les apports méthodologiques et les résultats obtenus, cette étude présente plusieurs limites qu'il convient de souligner. L'approche employée, reposant sur l'identification morphologique et la reconnaissance visuelle des unités taxonomiques opérationnelles (OTU), bien qu'adaptée au contexte malgache, demeure partielle. Elle ne permet pas d'atteindre une résolution taxonomique fine, en particulier pour les espèces cryptiques ou morphologiquement proches. L'absence d'analyses génétiques limite également la validation des OTU identifiées et la détection de nouvelles espèces potentiellement présentes.

À Madagascar, comme dans de nombreuses régions tropicales, l'intégration des éponges dans les stratégies de suivi écologique et les programmes de conservation se heurte à des contraintes structurelles : pénurie de spécialistes en taxonomie, financement insuffisant, et accès limité aux outils de diagnostic avancés (Bradford-Grieve 2008, Ashok et *al.* 2018, Marlow et *al.* 2021). Ces obstacles contribuent à la sous-estimation persistante de la diversité réelle des éponges, déjà documentée dans la littérature (Hooper et *al.* 2002, Manconi et Pronzato 2008, Wulff 2012).

Par ailleurs, bien que certaines espèces d'éponges soient reconnues comme bioindicatrices de la santé récifale telles que *Phorbas sp.*, *Xestospongia spp.* ou *Terpios hoshinota* leur utilisation reste encore ponctuelle et peu standardisée à l'échelle régionale ou mondiale (McGrath 2018, Dennis et Senthilnathan 2023, Johan et *al.* 2024). De même, les communautés microbiennes associées aux éponges, sensibles à des perturbations comme l'acidification, le réchauffement ou la pollution, représentent un indicateur prometteur mais encore sous-exploité (Hill et Sacristán-Soriano 2017, Kandler, 2024). La surveillance de ces communautés nécessiterait le développement d'approches transdisciplinaires mêlant écologie, microbiologie et biogéochimie.

Des outils récents offrent des leviers pour renforcer les capacités d'identification et de suivi. La « World Porifera Database » (de Voogd et *al.* 2025) constitue une ressource taxonomique actualisée essentielle. Les projets de barcoding moléculaire, tels que le « Sponge Barcoding Project », permettent une identification plus rapide et fiable des espèces, tout en facilitant la découverte d'espèces cryptiques et l'analyse des schémas biogéographiques (Wörheide et Erpenbeck 2007, Pöppe et *al.* 2010, Galitz et *al.* 2023). Toutefois, ces approches ne peuvent se substituer entièrement aux méthodes traditionnelles. Une démarche intégrée combinant analyses

morphologiques, génétiques et écologiques demeure indispensable pour produire des données robustes et exploitables à des fins de conservation (Schindel et Miller 2005, Vicente et *al.* 2021).

D'un point de vue méthodologique, cette thèse a également mis en lumière l'importance de considérer les dimensions spatiales et temporelles dans l'étude des assemblages benthiques. Les résultats issus des Chapitres 3, 5 et 6 montrent que les variations spatiales et temporelles structurent fortement les communautés. Toutefois, les données collectées restent limitées à quelques années. Pour renforcer la détection des tendances écologiques, il est nécessaire de mettre en place des suivis à long terme (au-delà de dix ans), intégrant des variables environnementales et biologiques. Ces séries temporelles longues permettraient d'identifier des signaux faibles, de mieux anticiper les effets du changement global, et de construire des plans de gestion adaptatifs et fondés scientifiquement (White et *al.* 2010, Berman 2012).

Les avancées technologiques récentes, telles que l'ADN environnemental (eDNA), la photogrammétrie 3D ou l'utilisation de structures autonomes de suivi (ARMS), ouvrent de nouvelles perspectives pour améliorer le suivi des populations d'éponges (Vicente et *al.* 2021, Rovellini et *al.* 2023, Corral-Lou et *al.* 2024). Combinées à un renforcement des compétences locales et à une meilleure structuration des réseaux de recherche, ces innovations technologiques pourraient considérablement renforcer la capacité à surveiller la biodiversité benthique et à positionner les éponges comme indicateurs clés de l'état de santé des récifs coralliens.

Par ailleurs, la génétique des populations représente actuellement l'approche la plus largement utilisée pour estimer la dispersion et la connectivité dans les populations marines (Hellberg 2007). Elle repose sur la comparaison des fréquences alléliques ou génotypiques à différentes échelles spatiales (Hedgcock 2010). L'étude de Ratsimbazafy et Kochzius (2018), menée dans l'ouest de l'océan Indien (Kenya, Tanzanie, sud du Mozambique et Madagascar), illustre de manière concrète l'efficacité de cette méthode pour caractériser les dynamiques des populations marines. L'application de ces approches à l'étude des éponges à Madagascar représenterait ainsi un axe de recherche pertinent à explorer dans les années à venir.

Référence bibliographique

Référence bibliographique

A

01. Abdul Wahab MA 2010. Reproduction and early life history processes of the tropical sponge *Coscinoderma matthewsi*. BSc (Hons) Thesis, James Cook University, Townsville, Australia, 77 pp.
02. Ackers RG, Moss D, Picton BE, Stone SMK, Morrow CC 2007. Sponges of the British Isles (“SPONGE V”): A Colour Guide and Working Document. Marine Conservation Society, Ulster Museum, Belfast.
03. Adjeroud M 1997. Factors influencing spatial patterns on coral reefs around Moorea, French Polynesia. *Marine Ecology Progress Series*, 159: 105–119. <https://doi.org/10.3354/meps159105>
04. Adjeroud M, Michonneau F, Edmunds PJ, Chancerelle Y, De Loma TL, Penin L, Thibaut L, Vidal-Dupiol J, Salvat B, Galzin R 2009. Recurrent disturbances, recovery trajectories, and resilience of coral assemblages on a South Central Pacific reef. *Coral Reefs* 28: 775–780. <http://dx.doi.org/10.1007/s00338-009-0515-7>
05. Aerts L, van Soest RWM 1997. Quantification of sponge/coral interactions in physically stressed reef community, NE Colombia. *Marine Ecology Progress Series*, 148:125–134. <https://doi.org/10.3354/meps148125>
06. Agostini S, Fujimura H, Hayashi H, Fujita K 2016. Mitochondrial electron transport activity and metabolism of experimentally bleached hermatypic corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 475: 100–107. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.11.012>
07. Ahamada S, Bigot L, Bijoux J, Maharavo J, Meunier S, Moyne-Picard M, Paupiah N 2002. Status of coral reefs in the south west Indian Ocean island node: Comoros, Madagascar, Mauritius, Reunion and Seychelles. In: Wilkinson C (ed.), *Status of the coral reefs of the world*. Townsville, Australia: Australian Institute of Marine Science. pp 79–100.
08. Alvarez B, Frings PJ, Clymans W, Fontorbe G, Conley DJ 2017. Assessing the potential of sponges (Porifera) as indicators of ocean dissolved Si concentrations. *Frontiers in Marine Science*, 4: 373. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00373>

09. Andréfouët S, Guillaume MMM, Delval A, Rasoamanendrika FMA, Blanchot J, Bruggemann JH 2013. Fifty years of changes in reef flat habitats of the Grand Récif of Toliara (SW Madagascar) and the impact of gleaning. *Coral Reefs* 32: 757–768. <http://dx.doi.org/10.1007/s00338-013-1026-0>
10. Anderson MJ 2017. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). In: Kenett RS, Longford NT, Piegorsch WW, Ruggeri F (eds), *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online* (1st edn). Wiley. pp 1–15. <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841>
11. Andersson JEC 2007. The recreational cost of coral bleaching — A stated and revealed preference study of international tourists. *Ecological Economics* 62: 704–715. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolecon.2006.09.001>
12. Angot M 1950. Aspect physique et étude ichtyologique du récif de Soalara. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar. Série A : Biologie Animale* 4: 455–462.
13. Aronson RB, Precht WF 2000. Herbivory and algal dynamics on the coral reef at Discovery Bay, Jamaica. *Limnology and Oceanography*, 45(1): 251–255. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.1.0251>
14. Aronson RB, Precht WF, Toscano MA, Koltes KH 2002. The 1998 bleaching event and its aftermath on a coral reef in Belize. *Marine Biology*, 141(3): 435–447. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0842-5>
15. Asadzadeh SS, Kiorboe T, Larsen PS, Leys SP, Yahel G, Walther JH 2020. Hydrodynamics of sponge pumps and evolution of the sponge body plan. *eLife*, 9: e61012. <https://doi.org/10.7554/eLife.61012>
16. Ashok AM, Schönberg CHL, Raj KD, Bhoopathi M, Bharath MS, Patterson EJK 2018. A sponge of the *Cliona viridis* complex invades and excavates corals of the Gulf of Mannar, south-eastern India. *Marine and Freshwater Research*, 69(6): 874. <https://doi.org/10.1071/MF17247>
17. Aulia ED, Hadi TA, Utama RS 2021. Sponge community (Porifera) in coral reef ecosystem in Sabang, Aceh Province, Indonesia. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 22(6): 647–658. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d220647>

18. Avila E, Avila-García AK, Cruz-Barraza JA 2015. Temporal and small-scale spatial variations in abundance and biomass of seagrass-dwelling sponges in a tropical estuarine system. *Marine Ecology*, 36: 623–636. <https://doi.org/10.1111/maec.12171>
19. Ayling AL 1983. Growth and regeneration rates in thinly encrusting demospongiae from temperate waters. *Biological Bulletin*, 165: 434-352. <https://doi.org/10.2307/1541200>

B

20. Baird AH, Marshall P 2002. Mortality, growth and reproduction in scleractinian corals following bleaching on the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series* 237: 133–141. <http://dx.doi.org/10.3354/meps237133>
21. Baird AH, Bhagooli R, Ralph PJ, Takahashi S 2009. Coral bleaching: the role of the host. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 16–20. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.09.005>
22. Baker AC, Glynn PW, Riegl B 2008. Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 80(4): 435–471. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.09.003>
23. Balmford A, Green MJB et Murray MG 1996. Using higher-taxon richness as a surrogate for species richness .1. Regional tests. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 263, 1267-1274. <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0186>
24. Ban SS, Graham NAJ, Connolly SR 2014. Evidence for multiple stressor interactions and effects on coral reefs. *Global Change Biology*, 20(3): 681–697. <https://doi.org/10.1111/gcb.12453>
25. Banin E, Israely T, Fine M, Loya Y, Rosenberg E 2001. Role of endosymbiotic zooxanthellae and coral mucus in the adhesion of the coral-bleaching pathogen *Vibrio shiloi* to its host. *FEMS Microbiology Letters* 199: 33–37. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2001.tb10647.x>
26. Battistini R 1961. Description geomorphologique de Nosy Be, du delta du Sambirano et de la baie d'Ampasindava. Institut Scientifique de Madagascar, série F, Tome 3. pp. 122-343.
27. Battistini R 1996. Paléogéographie et variété des milieux naturels à Madagascar et dans les îles voisines : quelques données de base pour l'étude biogéographique de la "région malgache". In W. R. Lourenço (Ed.), *Biogéographie de Madagascar* (pp. 1–17). ORSTOM Éditions, Paris.

28. Barnes DKA 1999. High diversity of tropical intertidal zone sponges in temperature, salinity and current extremes. *African Journal of Ecology*, 37: 424–434. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.1999.00197.x>
29. Barnes DKA, Bell JJ 2002. Coastal sponge communities of the West Indian Ocean: taxonomic affinities, richness and diversity. *African Journal of Ecology*, 40(4): 337–349. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.2002.00387.x>
30. Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S 2003. lme4: Linear Mixed-Effects Models using ‘Eigen’ and S4. 1.1-36.
31. Beaugrand G 2023. Towards an understanding of large-scale biodiversity patterns on land and in the sea. *Biology*, 12(3): 339. <https://doi.org/10.3390/biology12030339>
32. Becerro MA, Uriz MJ, Maldonado M, Turon X (eds) 2012. *Advances in Sponge Science: Phylogeny, Systematics, Ecology*. Amsterdam: Academic Press. Volume 61, 451 pp
33. Beck MW, Losada IJ, Menéndez P, Reguero BG, Díaz-Simal P, Fernández F 2018. The global flood protection savings provided by coral reefs. *Nature Communications*, 9(1): 2186. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04568-z>
34. Bell JJ, Barnes DKA 2000a. A sponge diversity centre within a marine ‘island’. In: Jones MB, Azevedo JMN, Neto AI, Costa AC, Frias Martins AM (eds), *Island, Ocean and Deep-Sea Biology*. Dordrecht: Springer Netherlands, pp 55–64. https://doi.org/10.1007/978-94-017-1982-7_6
35. Bell JJ, Barnes DKA 2000b. The influences of bathymetry and flow regime upon the morphology of sublittoral sponge communities. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80(4): 707–718. <https://doi.org/10.1017/S0025315400002538>
36. Bell JJ, Barnes DKA 2001. Sponge morphological diversity: a qualitative predictor of species diversity? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 11(2): 109–121. <http://dx.doi.org/10.1002/aqc.436>
37. Bell JJ, Barnes DKA 2002. Modelling sponge species diversity using a morphological predictor: A tropical test of a temperate model. *Journal for Nature Conservation*, 10(2):109–119. <https://doi.org/10.1078/1617-1381-00005>

38. Bell JJ, Barnes DKA, Turner JR 2002. The importance of micro and macro morphological variation in the adaptation of a sublittoral demosponge to current extremes. *Marine Biology*, 140: 75–81. <https://doi.org/10.1007/s002270100665>
39. Bell JJ, Barnes DKA (2003) Effect of Disturbance on Assemblages: An Example Using Porifera. *Biological Bulletin*, 205: 144-159. <http://www.biolbull.org/cgi/content/full/205/2/144>
40. Bell JJ, Smith D 2004. Ecology of sponge assemblages (Porifera) in the Wakatobi region, south-east Sulawesi, Indonesia: richness and abundance. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84(3): 581–591. <https://doi.org/10.1017/S0025315404009580h>
41. Bell JJ, Burton M, Bullimore B, Newman PB, Lock K 2006. Morphological monitoring of subtidal sponge assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 311: 79–91. <https://doi.org/10.3354/meps311079>
42. Bell JJ 2007a. Contrasting patterns of species and functional composition of coral reef sponge assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 339: 73–81. <https://doi.org/10.3354/meps339073>
43. Bell JJ 2007b. The use of volunteers for conducting sponge biodiversity assessments and monitoring using a morphological approach on Indo-Pacific coral reefs. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 17(2): 133–145. <https://doi.org/10.1002/aqc.789>
44. Bell JJ 2008. The functional roles of marine sponges. *Estuar Coast Shelf Sci* 79:341–353. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2008.05.002>
45. Bell JJ, Carballo JL 2008. Patterns of sponge biodiversity and abundance across different biogeographic regions. *Marine Biology*, 155(6): 563–570. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-1036-6>
46. Bell JJ, Berman J, Jones T, Hepburn LJ 2010. Variability in the spatial association patterns of sponge assemblages in response to environmental heterogeneity. *Marine Biology*, 157: 2503–2509. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1514-5>
47. Bell JJ, Davy SK, Jones T, Taylor MW, Webster NS 2013. Could some coral reefs become sponge reefs as our climate changes? *Glob Chang Biol* 19:2613–2624. <https://doi.org/10.1111/gcb.12212>

48. Bell JJ, McGrath E, Biggerstaff A, Bates T, Bennett H, Marlow J, Shaffer M 2015a. Sediment impacts on marine sponges. *Marine Pollution Bulletin* 94: 5–13. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.03.030>
49. Bell JJ, McGrath E, Biggerstaff A, Bates T, Cárdenas CA, Bennett H 2015b. Global conservation status of sponges. *Conservation Biology*, 29(1): 42–53. <https://doi.org/10.1111/cobi.12447>
50. Bell JJ, Biggerstaff A, Bates T, Bennett H, Marlow J, McGrath E, Shaffer M 2017. Sponge monitoring: Moving beyond diversity and abundance measures. *Ecological Indicators*, 78: 470–488. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.03.001>
51. Bell JJ, Bennett HM, Rovellini A, Webster NS 2018. Sponges to Be Winners under Near-Future Climate Scenarios. *BioScience* 68: 955–968. <https://doi.org/10.1093/biosci/biy142>
52. Bell JJ, McGrath E, Kandler NM, Marlow J, Beepat SS, Bachtiar R, Shaffer MR, et al. 2020. Interocean patterns in shallow water sponge assemblage structure and function. *Biological Reviews*, 95(6): 1720–1758. <https://doi.org/10.1111/brv.12637>
53. Bellwood DR, Hughes TP 2001. Regional-Scale Assembly Rules and Biodiversity of Coral Reefs. *Science* 292: 1532–1535. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1058635>
54. Bennett HM, Altenrath C, Woods L, Davy SK, Webster NS, Bell JJ 2017. Interactive effects of temperature and PCO₂ on sponges: from the cradle to the grave. *Global Change Biology*, 23(5): 2031–2046. <https://doi.org/10.1111/gcb.13474>
55. Bergquist PR 1978. *Sponges*. University of California Press.
56. Berman J, Bell J 2010. Spatial variability of sponge assemblages on the Wellington South Coast, New Zealand. *The Open Marine Biology Journal*, 4(1). <https://doi.org/10.2174/1874450801004010012>
57. Berman J 2012. Patterns of temporal and spatial variability of sponge assemblages. PhD Thesis, Victoria University of Wellington, New Zealand.
58. Blanquer A, Uriz M et Caujapé-Castells J 2009. Small-scale spatial genetic structure in *Scopalina lophyropoda*, an encrusting sponge with philopatric larval dispersal and frequent fission and fusion events. *Marine Ecology Progress Series*, 380, 95-102. <http://dx.doi.org/10.3354/meps07931>
59. Blunt JW, Copp BR, Hu WP, Munro MHG, Northcote PT, Prinsep MR 2009. Marine natural products. *Natural Product Reports*, 26: 170–244. <https://doi.org/10.1039/B805113P>

60. Borcard D, Gillet F, Legendre P 2018. Numerical Ecology with R. Use R! Cham: Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2>
61. Botosoamananto RL, Todinanahary G, Razakandriny A, Randrianarivo M, Penin L, Adjeroud M 2021. Spatial Patterns of Coral Community Structure in the Toliara Region of Southwest Madagascar and Implications for Conservation and Management. *Diversity* 13: 486. <https://doi.org/10.3390/d13100486>
62. Botosoamananto RL 2023. Structure et régulation des assemblages de coraux scléactiniaires dans la région de Toliara, sud-ouest de Madagascar. Thèse de doctorat, Université de Toliara & Université de La Réunion, 279 p.
63. Botosoamananto RL, Todinanahary G, Gasimandova LM, Randrianarivo M, Guilhaumon F, Penin L, Adjeroud M 2024. Coral recruitment in the Toliara region of southwest Madagascar: Spatio-temporal variability and implications for reef conservation. *Marine Ecology n/a*: e12794. <https://doi.org/10.1111/maec.12794>
64. Bradford-Grieve J 2008. Absence of government leadership is damaging the health of systematics and taxonomy in the UK. *New Zealand Science Review*, 65, 84-88.
65. Brandt S, Karenyi N, Atkinson L 2024. Benthic taxonomic and functional diversity change across a depth gradient in the Southern Benguela Shelf ecoregion. *Marine Pollution Bulletin*, 117023. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2024.117023>
66. Bridge TCL, Hoey AS, Campbell SJ, Muttaqin E, Rudi E, Fadli N, Baird AH 2013. Total hard coral cover and *Acropora* cover for each transect pre-bleaching (2009) and post-bleaching (2011). F1000Research. <https://doi.org/10.6084/M9.FIGSHARE.777781>
67. Bruggemann H, Rodier M, Guillaume M, Andréfouët S, Arfi R, Cinner J, Pichon M, Ramahatratra F, Rasoamanendrika F, Zinke J 2012. Wicked Social-Ecological Problems Forcing Unprecedented Change on the Latitudinal Margins of Coral Reefs: the Case of Southwest Madagascar. *Ecology and Society* 17. <http://dx.doi.org/10.5751/ES-05300-170447>
68. Burke LM 2011. Reefs at risk revisited. Washington, DC: World Resources Institute.
69. Burnham KP, Anderson DR. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd ed. New York: Springer-Verlag. 488 pp. <https://doi.org/10.1007/b97636>

C

70. Calcabrini C, Catanzaro E, Bishayee A, Turrini E, Fimognari C 2017. Marine sponge natural products with anticancer potential: an updated review. *Marine Drugs* 15(10): 310. <https://doi.org/10.3390/md15100310>
71. Calcinai B, Bavestrello G, Bertolino M, Pica D, Wagner D, Cerrano C 2013. Sponges associated with octocorals in the Indo-Pacific, with the description of four new species. *Zootaxa*, 3617(1): 1–61. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3617.1.1>
72. Calcinai B, Belfiore G, Pica D, Torsani F, Palma M, Cerrano C 2020. Porifera from Ponta do Ouro (Mozambique). *European Journal of Taxonomy*, 698: 1–56. <https://doi.org/10.5852/ejt.2020.698>
73. Carballo JL, Naranjo SA, García-Gómez JC 1996. Use of marine sponges as stress indicators in marine ecosystems at Algeciras Bay (southern Iberian Peninsula). *Marine Ecology Progress Series*, 135: 109–122. <https://doi.org/10.3354/meps135109>
74. Carballo JL 2006. Effect of natural sedimentation on the structure of tropical sponge assemblages. *Écoscience*, 13: 119–130. [http://dx.doi.org/10.2980/1195-6860\(2006\)13\[119:EONSOT\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.2980/1195-6860(2006)13[119:EONSOT]2.0.CO;2)
75. Carballo JL, Vega C, Cruz-Barraza JA, Yáñez B, Nava H, Ávila E, Wilson M 2008. Short- and long-term patterns of sponge diversity on a rocky tropical coast: evidence of large-scale structuring factors. *Marine Ecology*, 29(2): 216-236. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2008.00228.x>
76. Carballo JL, Bautista E, Nava H, Cruz-Barraza JA, Chavez JA 2012. Boring sponges, an increasing threat for coral reefs affected by bleaching events. *Ecology and Evolution*, 2(7): 877–886. <https://doi.org/10.1002/ece3.452>
77. Carballo JL, Bell JJ (eds) 2017. *Climate Change, Ocean Acidification and Sponges: Impacts Across Multiple Levels of Organization*. Springer International Publishing, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-59008-0>
78. Carter AL, Gilchrist H, Dexter KG, Gardner CJ, Gough C, Roccliffe S, Wilson AMW 2022. Cyclone Impacts on Coral Reef Communities in Southwest Madagascar. *Frontiers in Marine Science* 9: 753325. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.753325>
79. Cerrano C, Calcinai B, Di Camillo CG, Valisano L, Bavestrello G 2007. How and why do sponges incorporate foreign material? Strategies in Porifera. In: Custódio MR, Hajdu E,

- Lôbo-Hajdu G, Muricy G (eds), *Porifera Research: Biodiversity, Innovation and Sustainability*, pp. 239–246. Rio de Janeiro: Museu Nacional.
80. Chagas C, Barros F, Cavalcanti FF 2020. Temporal variation in the recruitment of calcareous sponges (Porifera, Calcarea) in Todos os Santos Bay, tropical Brazilian coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 100: 1063–1070. <https://doi.org/10.1017/S0025315420001095>
81. Chand S, Subrahmanyam C 2003. Rifting between India and Madagascar: mechanism and isostasy. *Earth and Planetary Science Letters*, 210: 317–332. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(03\)00094-3](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(03)00094-3)
82. Chapman P, Di Marco SF, Davis RE, Coward AC 2003. Flow at intermediate depths around Madagascar based on ALACE float trajectories. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 50: 1957–1986. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(03\)00040-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(03)00040-7)
83. Chen Z, Wu L, Qiu B, Sun S, Jia F 2014. Seasonal variation of the South Equatorial Current bifurcation off Madagascar. *Journal of Physical Oceanography*, 44: 618–631. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-13-0147.1>
84. Chin YY, Prince J, Kendrick G, Abdul Wahab MA 2020. Sponges in shallow tropical and temperate reefs are important habitats for marine invertebrate biodiversity. *Marine Biology*, 167: 164. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03771-1>
85. Cinner JE, Aswani S 2007. Integrating customary management into marine conservation. *Biological Conservation*, 140(3–4): 201–216. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.08.008>
86. Cinner JE, McClanahan TR, Daw TM, Graham NAJ, Maina J, Wilson SK, Hughes TP 2009. Toward institutions for community-based management of inshore marine resources in the Western Indian Ocean. *Marine Policy*, 33(3): 489–496. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2008.11.001>
87. Clarke KR 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1): 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
88. Clarke A 2001. Benthic organisms and environmental variability in Antarctica: responses to seasonal, decadal and long-term change. *Ocean and Polar Research*, 23: 433–440.
89. Clarke KR, Warwick RM 2001. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2nd Edition. PRIMER-E.

90. Clausade M, Nicole G-B, Picard J, Pichon M, Roman ML, Thomassin B, Vasseur P, Vivien M, Weydert P 1971. Coral reef morphology in the vicinity of Tulear (Madagascar): Contribution to a coral reef terminology. *Téthys* 2: 1–74.
91. Cleary DFR, Renema W, Hoeksema BW, Wolstenholme J, Tuti Y, de Voogd NJ 2014. Coral reefs next to a major conurbation: A study of temporal change (1985-2011) in coral cover and composition in the reefs of Jakarta, Indonesia. *Marine Ecology Progress Series*, 501: 89–104. <https://doi.org/10.3354/meps10678>
92. Coles SL, de Felice RC, Eldredge LG et Carlton JT 1997. Biodiversity of marine communities in Pearl Harbor, Oahu, Hawaii with observations on introduced marine species. Bishop Museum of Technology Reports, 10.
93. Colvard N, Edmunds PJ 2011. Decadal-scale changes in abundance of non-scleractinian invertebrates on a Caribbean coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 397: 153–160. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.11.015>
94. Connell JH 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs: High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science* 199: 1302–1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
95. Cooke A 2012. Madagascar: a guide to marine biodiversity. RESOLVE (ed.). Antananarivo, Madagascar: Wildlife Conservation Society.
96. Corral-Lou A, Ramón-Laca A, Alcaraz L, Cassidy R, Taboada S, Mariani S, Mercado B, Vicente M, Pérez-Ruzafa Á, Gallego R, Riesgo A 2024. Spatial and seasonal biodiversity variation in a large Mediterranean lagoon using environmental DNA metabarcoding through sponge tissue collection. bioRxiv, preprint. <https://doi.org/10.1101/2024.10.17.618912>
97. Corriero G, Sara M et Vaccaro P 1996. Sexual and asexual reproduction in two species of *Tethya* (Porifera, Demospongiae) from a Mediterranean coastal lagoon. *Marine Biology*, 126, 175-181. <https://doi.org/10.1186/s40850-022-00142-9>
98. Costello MJ, Coll M, Danovaro R, Halpin P, Ojaveer H, Miloslavich P 2010. A Census of Marine Biodiversity Knowledge, Resources, and Future Challenges. *PLoS ONE*, 5(8): e12110. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012110>
99. CREAM 2013. Monographie Région Analanjirofo. Centre de Recherches, d'Études et d'Appui à l'Analyse Économique à Madagascar, Antananarivo.

100. CREAM 2013. Monographie Région Boeny. Centre de Recherches, d'Études et d'Appui à l'Analyse Économique à Madagascar, Antananarivo.
101. CREAM 2013. Monographie Région Diana. Centre de Recherches, d'Études et d'Appui à l'Analyse Économique à Madagascar, Antananarivo.
102. Crescini G, Healy T, Mampionona Z, Pallmer C, Ramasy F and Schanderl V 2022. Evaluation Environnementale et Sociale Stratégique (EESS)- Nosy Be, Madagascar. Rapport pour le projet Poles Integres de Croissance et Corridors 2 (PIC2). Swisscontact et AQUATERE, Document de la Banque Mondiale. Madagascar

D

103. Dallas TA, Jordano P 2021. Species-area and network-area relationships in host–helminth interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1944): 20203143. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.3143>
104. Darah I, Lim CL, Nurul-Aili Z, Nor-Afifah S, Shaida-Fariza S 2011. Effects of methanolic extract of a soft sponge, *Haliclona* sp. on bacterial cells: structural degeneration study. *International Journal of Comprehensive Pharmacy*, 2: 1–6.
105. Dayton PK 2003. The Importance of the Natural Sciences to Conservation: (An American Society of Naturalists Symposium Paper). *The American Naturalist*, 162(1): 1–13. <https://doi.org/10.1086/376572>
106. de Goeij J, Van Den Berg H, Van Oostveen M, Epping E, Van Duyl F 2008. Major bulk dissolved organic carbon (DOC) removal by encrusting coral reef cavity sponges. *Marine Ecology Progress Series* 357: 139–151. <https://doi.org/10.3354/meps07403>
107. de Goeij JM, Van Oevelen D, Vermeij MJA, Osinga R, Middelburg JJ, de Goeij AFPM, Admiraal W 2013. Surviving in a Marine Desert: The Sponge Loop Retains Resources Within Coral Reefs. *Science* 342: 108–110. <https://doi.org/10.1126/science.1241981>
108. de Goeij JM, Lesser MP, Pawlik JR 2017. Nutrient Fluxes and Ecological Functions of Coral Reef Sponges in a Changing Ocean. In: Carballo JL, Bell JJ (eds.), *Climate Change, Ocean Acidification and Sponges*, Springer, pp. 373–410. https://doi.org/10.1007/978-3-319-59008-0_8
109. de Voogd NJ, Van Soest RWM 1999. Cross-shelf distribution of Southwest Sulawesi reef sponges. *Memoirs of the Queensland Museum*, 44: 147–154.

110. de Voogd NJ, Becking LE, Hoeksema BW, Noor A, van Soest RWM 2004. Sponge interactions with spatial competitors in the Spermonde Archipelago. *Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici della Università di Genova*, 68: 253–261.
111. de Voogd NJ, Cleary DFR, Hoeksema BW, Noor A, Van Soest RWM 2006. Sponge beta diversity in the Spermonde Archipelago, SW Sulawesi, Indonesia. *Marine Ecology Progress Series*, 309: 131–142. <http://dx.doi.org/10.3354/meps309131>
112. de Voogd NJ, Cleary DFR 2007. Relating species traits to environmental variables in Indonesian coral reef sponge assemblages. *Marine and Freshwater Research*, 58(3): 240–248. <https://doi.org/10.1071/MF06125>
113. de Voogd NJ, Cleary DFR 2008. An analysis of sponge diversity and distribution at three taxonomic levels in the Thousand Islands/Jakarta Bay reef complex, West Java, Indonesia. *Marine Ecology*, 29(2): 205–215. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2008.00238.x>
114. de Voogd N, Becking L, Cleary D 2009. Sponge community composition in the Derawan Islands, NE Kalimantan, Indonesia. *Marine Ecology Progress Series* 396: 169–180.
115. de Voogd NJ, Alvarez B, Boury-Esnault N, Cárdenas P, Díaz MC, Dohrmann M, Downey R, Goodwin C, Hajdu E, Hooper JNA, Kelly M, Klautau M, Lim SC, Manconi R, Morrow C, Pinheiro U, Pisera AB, Ríos P, Rützler K, Schönberg CHL, Turner T, Vacelet J, Van Soest RWM, Xavier J 2024. World Porifera Database. Accessed at <https://www.marinespecies.org/porifera> on 2024-03-12. <https://doi.org/10.14284/359>
116. de Voogd NJ, Alvarez B, Boury-Esnault N, Cárdenas P, Díaz MC, Dohrmann M, Downey R, Goodwin C, Hajdu E, Hooper JNA, Kelly M, Klautau M, Lim SC, Manconi R, Morrow C, Pinheiro U, Pisera AB, Ríos P, Rützler K, Schönberg C, Turner T, Vacelet J, van Soest RWM, Xavier J 2025. World Porifera Database. Accessed at <https://www.marinespecies.org/porifera> on 2025-03-29. <https://doi:10.14284/359>
117. Dennis A, Senthilnathan L 2023. Monitoring of coral-killing sponge (*Terpios hoshinota*) caused rapid coral tissue loss assessment through environmental parameters in the Palk Bay. *Regional Studies in Marine Science*, 66: 103137. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2023.103137>
118. Diaz CM, Rutzler K 2001. Sponges : an essential component of caribbean coral reefs. *Bull Mar Sci* 69:535–546.

119. Done TJ 1992. Effects of tropical cyclone waves on ecological and geomorphological structures on the Great Barrier Reef. *Continental Shelf Research*, 12(7–8): 859–872. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(92\)90048-O](https://doi.org/10.1016/0278-4343(92)90048-O)
120. Dubinsky Z, Stambler N 1996. Marine pollution and coral reefs. *Global Change Biology* 2: 511–526. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1996.tb00064.x>
121. Duckworth AR 2003. Effect of wound size on the growth and regeneration of two temperate subtidal sponges. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 287: 139-153. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00552-X](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00552-X)
122. Duckworth AR, Battershill CN 2003. Sponge aquaculture for the production of biologically active metabolites: the influence of farming protocols and environment. *Aquaculture*, 221: 311–329. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00070-X](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00070-X)
123. Duckworth AR, Battershill CN, Schiel DR 2004. Effects of depth and water flow on growth, survival and bioactivity of two temperate sponges cultured in different seasons. *Aquaculture*, 242: 237–250. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.08.046>
124. Duckworth AR, Brück WM, Janda KE, Pitts TP, McCarthy PJ 2006. Retention efficiencies of the coral reef sponges *Aplysina lacunosa*, *Callyspongia vaginalis* and *Niphates digitalis* determined by Coulter counter and plate culture analysis. *Marine Biology Research*, 2: 243–248. <https://doi.org/10.1080/17451000600781775>
125. Duckworth AR, Wolff C 2007. Patterns of abundance and size of Dictyoceratid sponges among neighbouring islands in central Torres Strait, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 2007, 58, 204–212. <https://doi.org/10.1071/MF06104>
126. Duckworth AR, Wolff C, Evans-Illidge E, Whalan S, Lui S 2008. Spatial variability in community structure of Dictyoceratida sponges across Torres Strait, Australia. *Continental Shelf Research*, 28(16): 2168–2173. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2008.03.024>
127. Duckworth AR, Wolff CW, Luter H 2009. Patterns of abundance and size across varying spatial scales for the coral reef sponge *Coscinoderma matthewsi*. *Marine Ecology Progress Series*, 396: 27–33. <https://doi.org/10.3354/meps08301>
128. Duckworth AR 2016. Substrate type affects the abundance and size of a coral-reef sponge between depths. *Marine and Freshwater Research*, 67: 246–255. <https://doi.org/10.1071/MF14308>

129. Dunlap M, Pawlik JR 1996. Video-monitored predation by Caribbean reef fishes on an array of mangrove and reef sponges. *Marine Biology*, 126: 117–123. <https://doi.org/10.1007/BF00571383>

E

130. Eddy TD, Lam VWY, Reygondeau G, Cisneros-Montemayor AM, Greer K, Palomares MLD, Bruno JF, Ota Y, Cheung WWL 2021. Global decline in capacity of coral reefs to provide ecosystem services. *One Earth*, 4(9): 1278–1285. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.08.016>
131. Ellis J 1765. On the nature and formation of sponges, *Phil Trans*, 39: 145-147.
132. Ellis JI, Jamil T, Anlauf H, Coker DJ, Curdia J, Hewitt J, Jones BH, Krokos G, Kürten B, Hariprasad D, Roth F, Carvalho S, Hoteit I 2019. Multiple stressor effects on coral reef ecosystems. *Global Change Biology*, 25(12): 4123–4138. <https://doi.org/10.1111/gcb.14819>
133. Evans-Illidge EA, Battershill CN 2010. Ecological role and potential value of sponges to Torres Strait. Final Report to the Marine and Tropical Sciences Research Facility, Australian Institute of Marine Science, 103 pp

F

134. Fabricius KE 2005. Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. *Marine Pollution Bulletin*, 50: 125–146. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.11.028>
135. Faraway JJ 2014. *Linear Models with R*. Chapman & Hall/CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 286 pp Kabakoff RI 2011. *R in Action: Data analysis and graphics with R*. Manning Publications, Shelter Island, NY, USA, 431 pp.
136. Farnham ES, Bell JJ 2018. Spatial variation in a shallow-water sponge-dominated reef in Timor-Leste (East Timor). *Pacific Science*, 72(2): 233–244. <https://doi.org/10.2984/72.2.5>
137. Field A, Miles J, Field Z 2014. *Discovering statistics using R (Repr edn)*. Los Angeles, CA, USA: Sage. http://dx.doi.org/10.1111/insr.12011_21

138. Frade PR, Bongaerts P, Englebert N, Rogers A, Gonzalez-Rivero M, Hoegh-Guldberg O 2018. Deep reefs of the Great Barrier Reef offer limited thermal refuge during mass coral bleaching. *Nature Communications*, 9: 3447. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05741-0>
139. Freeman CJ, Easson CG 2016. Sponge distribution and the presence of photosymbionts in Moorea, French Polynesia. *PeerJ* 4: e1816. <https://doi.org/10.7717/peerj.1816>
140. Fromont J, Abdul Wahab MA, Gomez O, Ekins M, Grol M, Hooper JNA 2016. Patterns of sponge biodiversity in the Pilbara, Northwestern Australia. *Diversity* 8(4): 21. <https://doi.org/10.3390/d8040021>

G

141. Galiana N, Lurgi M, Claramunt-López B, Fortin M-J, Leroux S, Cazelles K, Gravel D, Montoya JM 2018. The spatial scaling of species interaction networks. *Nature Ecology & Evolution*, 2(5): 782–790. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0517-3>
142. Galitz A, Ekins M, Folcher E, Büttner G, Hall K, Hooper JNA, Reddy MM, Schätzle S, Thomas OP, Wörheide G, Petek S, Debitus C, Erpenbeck D 2023. Poriferans rift apart: molecular demosponge biodiversity in Central and French Polynesia and comparison with adjacent marine provinces of the Central Indo-Pacific. *Biodiversity and Conservation*, 32: 2469–2494. <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02613-y>
143. Ganguly B 1960. The differentiating capacity of dissociated sponges cells. *Development Genes and Evolution*, 152: 22-34.
144. Gazave E, Lapébie P, Renard E, Vacelet J, Rocher C, Ereskovsky A, Lavrov DV, Borchiellini C 2010. Molecular phylogeny restores the supra-generic subdivision of homoscleromorph sponges (Porifera, Demospongiae). *PLoS ONE* 5: e14290. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014290>
145. Gochfeld DJ, Schloder C, Thacker RW 2007. Sponge community structure and disease prevalence on coral reefs in Bocas del Toro, Panama. *Porifera Research: Biodiversity, Innovation and Sustainability*. pp 335–344.
146. González-Murcia S, Coppock A, Ekins M, Battershill CN, Jones GP 2022. Effects of exposure, depth and aspect on sponge communities on a coral reef. *Marine Ecology Progress Series*, 685: 111–126. <https://doi.org/10.3354/meps13981>

147. González-Murcia S, Ekins M, Bridge TCL, Battershill CN, Jones GP 2023. Substratum selection in coral reef sponges and their interactions with other benthic organisms. *Coral Reefs* 42: 427–442. <https://doi.org/10.1007/s00338-023-02350-2>
148. González-Rivero M, Yakob L, Mumby PJ 2011. The role of sponge competition on coral reef alternative steady states. *Ecological Modelling*, 222(11): 1847-1853. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.03.020>
149. Grant RE 1826. Observations and experiments on the structure and functions of the sponge. *Edinburgh New Philosophical Journal*, 14: 336-341.
150. Grassle JF 1989. Species diversity in deep-sea communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 4(1), 12–15. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90007-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90007-4)
151. Gray JS, Ugland KI, Lamshead J 2004a. Species accumulation and species area curves — a comment on Scheiner (2003). *Global Ecology and Biogeography*, 13(5): 473–476. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00114.x>
152. Gray JS, Ugland KI, Lamshead J 2004b. On species accumulation and species–area curves. *Global Ecology and Biogeography*, 13(6): 567–568. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00138.x>
153. Gruppuso L, Tiziano B, Moriondo M 2024. Environmental factors affecting the distribution of Spongillidae (Porifera) in an artificial channel (north-western Italy). *Limnetica*, 44: 13. <https://doi.org/10.23818/limn.44.13>
154. Guilcher A 1954. Les récifs coralliens du Nord-Ouest de Madagascar. *Bulletin de l'Association de Géographes Français* 31: 147–156.
155. Guzman HM, Cortés J 2007. Reef recovery 20 years after the 1982–1983 El Niño massive mortality. *Marine Biology* 151: 401–411. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0495-x>

H

156. Hadi TA, Hadiyanto, Budiyanto A, Wentao N, Suharsono 2015. The morphological and species diversity of sponges in coral reef ecosystem in the Lembah Strait, Bitung. *Marine Research in Indonesia*, 40(2): 61–72.
157. Harris A 2007. “To live with the Sea” Development of the Velondriake Community - Managed Protected Area Network, Southwest Madagascar. *Madagascar Conservation & Development* 2: 43–49. <http://dx.doi.org/10.4314/mcd.v2i1.44129>

158. Harris A, Manahira G, Sheppard A, Gough C, Sheppard C 2010. Demise of Madagascar's once great barrier reef – change in coral reef condition over 40 years. *Atoll Research Bulletin*, 574: 1–16. <http://dx.doi.org/10.5479/si.00775630.574.16>
159. Harris BJ 2022. The distribution and feeding ecology of temperate marine sponges through shallow and mesophotic habitats. PhD Thesis, Victoria University of Wellington, New Zealand
160. Hedgecock D 2010. Determining parentage and relatedness from genetic markers sheds light on patterns of marine larval dispersal. *Mol Ecol* 19:845–847. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2010.04525.x>
161. Helber SB, Hoeijmakers DJJ, Muhando CA, Rohde S, Schupp PJ 2018. Sponge chemical defenses are a possible mechanism for increasing sponge abundance on reefs in Zanzibar. *PLoS ONE*, 13(6): e0197617. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0197617>
162. Hellberg ME 2007. Footprints on water: the genetic wake of dispersal among reefs. *Coral Reefs* 26:463–473. <https://doi.org/10.1007/s00338-007-0205-2>
163. Henkel TP, Pawlik JR 2005. Habitat use by sponge-dwelling brittlestars. *Mar Biol* 146:301–313. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-004-1448-x>
164. Hentschel U, Usher KM, Taylor MW 2006. Marine sponges as microbial fermenters. *FEMS Microbiology Ecology*, 55: 167–177. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2005.00046.x>
165. Hill MS, Sacristán-Soriano O 2017. Molecular and functional ecology of sponges and their microbial symbionts. In: Carballo JL, Bell JJ (eds), *Climate Change, Ocean Acidification and Sponges*. Springer, pp. 105–132. https://doi.org/10.1007/978-3-319-59008-0_5
166. Hochmuth T, Piel J 2009. Polyketide synthases of bacterial symbionts in sponges – Evolution-based applications in natural products research. *Phytochemistry*, 70: 1841–1849. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.04.010>
167. Hoegh-Guldberg O, Poloczanska ES, Skirving W, Dove S 2017. Coral Reef Ecosystems under Climate Change and Ocean Acidification. *Frontiers in Marine Science* 4: 158. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00158>
168. Hogg M, Tendal O, Conway K, Pomponi S, Van Soest R, Gutt J, Krautter M, Roberts J 2010. Deep-sea sponge grounds: reservoirs of biodiversity. *Clinical and Experimental Allergy*, 32: Supplement.

169. Holland P 1634. The Historie of the World, commonly called the Naturall Historie of C. Plinius Secundus. Translated into English by Philemon Holland. Printed by Adam Islip, London. Available online (accessed 14/04/13). <http://penelope.uchicago.edu/holland/index.html>
170. Hoppe WF (1988) Growth, regeneration and predation in three species of large coral reef sponges. Marine Ecology Progress Series, 50: 117-125.
171. Hooper JNA, Kennedy JA 2002. Small-scale patterns of sponge biodiversity (Porifera) on Sunshine Coast reefs, eastern Australia. Invertebrate Systematics, 16: 637–653. <http://dx.doi.org/10.1071/IS02015>
172. Hooper JNA, Kennedy JA et Quinn RJ 2002. Biodiversity 'hotspots', patterns of richness, endemism, and taxonomic affinities of tropical Australian sponges (Porifera). Biodiversity and Conservation, 11, 851-885. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1015370312077>
173. Hooper JNA, Van Soest RWM (eds) 2002. Systema Porifera: A guide to the classification of sponges. Volumes 1 et 2. New York: Springer.
174. Hooper JNA, Ekins M 2004. Collation and validation of museum collection databases related to the distribution of marine sponges in Northern Australia. South Brisbane: Queensland Museum.
175. Hooper JNA, Hall KA, Ekins M, Erpenbeck D, Wörheide G, Jolley-Rogers G 2013. Managing and sharing the escalating number of sponge “unknowns”: The SpongeMaps Project. Integrative and Comparative Biology, 53(3): 473–481. <https://doi.org/10.1093/icb/ict038>
176. Huang Z, Brooke B, Li J 2011. Performance of predictive models in marine benthic environments based on predictions of sponge distribution on the Australian continental shelf. Ecological Informatics, 6(3–4): 205–216. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2011.01.001>
177. Hughes T 1994. Catastrophes, phase-shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. Science 265:1547–1551. <https://doi.org/10.1126/science.265.5178.1547>
178. Hughes TP 1996. Demographic approaches to community dynamics: a coral reef example. Ecology, 77: 2256–2260. <https://doi.org/10.2307/2265718>

179. Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Grosberg R, et al. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301(5635): 929–933. <https://doi.org/10.1126/science.1085046>
180. Hughes TP, Barnes ML, Bellwood DR, Cinner JE, Cumming GS, Jackson JBC, Kleypas J, Van De Leemput IA, Lough JM, Morrison TH, et al. 2017a. Coral reefs in the Anthropocene. *Nature* 546: 82–90. <https://doi.org/10.1038/nature22901>
181. Hughes TP, Kerry JT, Álvarez-Noriega M, Álvarez-Romero JG, Anderson KD, Baird AH, Babcock RC, Beger M, Bellwood DR, Berkelmans R, et al. 2017b. Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature* 543: 373–377. <https://doi.org/10.1038/nature21707>
182. Hutchings PA, Hilliard RW et Coles SL 2002. Species introductions and potential for marine pest invasions into tropical marine communities, with special reference to the Indo-Pacific. *Pacific Science*, 56, 223–233. <http://dx.doi.org/10.1353/psc.2002.0017>

I

183. INSTAT 2021. Etat et structure de la population à Madagascar – Résultats du troisième recensement général de la population et de l’habitat (RGPH-3). Institut National de la Statistique (INSTAT), Madagascar, 135 p. <https://www.instat.mg/publication/etat-et-structure-de-la-population/>

J

184. Jiménez E, Ribes M 2007. Sponges as a source of dissolved inorganic nitrogen: nitrification mediated by temperate sponges. *Limnol Oceanogr* 52:948–958. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.3.0948>
185. Johan O, de Voogd N J, Budianto A, Peters S, Aljbour SM, Kunzmann A 2024. Epizoic yellow sponge (Poecilosclerida, Demospongiae) expansion on living Scleractinian corals in Bintan, Riau Archipelago, Indonesia. *Marine Ecology*. <https://doi.org/10.1111/maec.12796>

K

186. Kandler NM 2024. Climate change impacts on tropical sponges and associated microbial communities. PhD Thesis, Victoria University of Wellington, New Zealand.
187. Kazanidis G, Vad J, Henry L-A, Neat F, Berx B, Georgoulas K, Roberts JM 2019. Distribution of deep-sea sponge aggregations in an area of multisectoral activities and changing oceanic conditions. *Frontiers in Marine Science*, 6: 163. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00163>
188. Kelmo F, Bell JJ, Attrill MJ 2013. Tolerance of sponge assemblages to temperature anomalies: Resilience and proliferation of sponges following the 1997–8 El-Niño Southern Oscillation. *PLoS ONE*, 8(10): e76441. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076441>
189. Kelmo F, Bell JJ, Moraes SS, Gomes RCT, Mariano-Neto E, Attrill MJ 2014. Differential responses of emergent intertidal coral reef fauna to a large-scale El-Niño Southern Oscillation event: Sponge and coral resilience. *PLoS ONE*, 9(3): e93209. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093209>
190. Kersken D, Göcke C, Brandt A, Lejzerowicz F, Schwabe E, Seefeldt MA, Veit-Köhler G, Janussen D 2014. The infauna of three widely distributed sponge species (Hexactinellida and Demospongiae) from the deep Ekström Shelf in the Weddell Sea, Antarctica. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 108:101–112. <http://dx.doi.org/10.13140/2.1.1267.7121>
191. Knapp ISS, Williams GJ, Bell JJ 2016. Temporal dynamics and persistence of sponge assemblages in a Central Pacific atoll lagoon. *Marine Ecology* 37: 1147–1153. <https://doi.org/10.1111/maec.12303>
192. Knowlton N 2000. Molecular genetic analyses of species boundaries in the sea. In: Solé-Cava AM, Russo CAM, Thorpe JP (eds), *Marine Genetics*. Dordrecht: Springer Netherlands, pp 73–90. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2184-4_8
193. 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. *Computers & Geosciences* 32: 1259–1269. <https://doi.org/10.1016/j.cageo.2005.11.009>
194. Koopmans M, Martens D, Wijffels RH 2010. Growth efficiency and carbon balance for the sponge *Haliclona oculata*. *Mar Biotechnol* 12:340–349. <https://doi.org/10.1007/s10126-009-9228-8>

195. Koukouras A, Russo A, Voultziadou-Koukoura E, Arvanitidis C, Stefanidou D 1996. Macrofauna associated with sponge species of different morphology. *Marine Ecology* 17(4): 569–582. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1996.tb00418.x>
196. Kruskal JB 1964. Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method. *Psychometrika*, 29(2): 115–129. <https://doi.org/10.1007/BF02289694>
197. Kuntz N, Kline D, Sandin S, Rohwer F 2005. Pathologies and mortality rates caused by organic carbon and nutrient stressors in three Caribbean coral species. *Marine Ecology Progress Series* 294. <https://doi.org/10.3354/meps294173>

L

198. FAO 2018 : Consulté le 24 février 2024. [https://www.fao.org/interactive/state-of-fisheries-aquaculture/2018/fr/#:~:text=La%20production%20totale%20se%20d%C3%A9composait,6%20millions%20d'USD\).](https://www.fao.org/interactive/state-of-fisheries-aquaculture/2018/fr/#:~:text=La%20production%20totale%20se%20d%C3%A9composait,6%20millions%20d'USD).)
199. Legendre P, Legendre L 2012. Numerical ecology. 3rd English edition. *Developments in Environmental Modelling*, Vol. 24. Amsterdam: Elsevier.
200. Lesser MP, Slattery M 2013. Ecology of Caribbean sponges: Are top-down or bottom-up processes more important? *PLoS ONE*, 8(11): e79799. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079799>
201. Lesser MP, Slattery M 2018. Sponge density increases with depth throughout the Caribbean. *Ecosphere*, 9(12): e02525. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2525>
202. Lévi C 1956. Spongiaires des côtes de Madagascar. *Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar*. (A) 10: 1-23.
203. Leys SP, Yahel G, Reidenbach MA, Tunnicliffe V, Shavit U, Reiswig HM 2011. The Sponge Pump: The Role of Current Induced Flow in the Design of the Sponge Body Plan. *PLoS ONE*, 6(12): e27787. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027787>
204. Likens GE 1989. *Long Term Studies in Ecology*. Springer-Verlag, New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7358-6>
205. Lim SF, Tan LT, Goh BPL 2023. Distribution and abundance of intertidal sponge (Porifera) communities in coral reefs of Singapore. *Ocean Science Journal*, 58: 30. <https://doi.org/10.1007/s12601-023-00123-0>

206. Loh T, Pawlik J 2012. Friend or foe? No evidence that association with the sponge *Mycale laevis* provides a benefit to corals of the genus *Montastraea*. Marine Ecology Progress Series 465: 111–117. <http://dx.doi.org/10.3354/meps09904>
207. Love GD, Grosjean E, Stalvies C, Fike DA, Grotzinger JP, Bradley AS, Kelly AE, Bhatia M, Meredith W, Snape CE, Bowring SA, Condon DJ, Summons RE 2009. Fossil steroids record the appearance of Demospongiae during the Cryogenian period. Nature, 457: 718–721. <https://doi.org/10.1038/nature07673>
208. Łukowiak M, Van Soest R, Klautau M, Pérez T, Pisera A, Tabachnick K 2022. The terminology of sponge spicules. Journal of Morphology 283: 1–29. <https://doi.org/10.1002/jmor.21520>

M

209. MAEP 2003. Monographie de la Région du Diana. Ministère de l’Agriculture, de l’Élevage et de la Pêche, Unité de Politique de Développement Rural (UPDR), 250p.
210. Maharavo J 2009. Amélioration des connaissances sur les récifs coralliens de Madagascar. Habilitation à Diriger Des Recherches, University of Toliara, Toliara, Madagascar.
211. Maina J, de Moel H, Vermaat JE, Bruggemann JH, Guillaume MMM, Grove CA, Madin JS, Mertz-Kraus R, Zinke J 2012. Linking coral river runoff proxies with climate variability, hydrology and land-use in Madagascar catchments. Marine Pollution Bulletin 64: 2047–2059. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.06.027>
212. Maina J, de Moel H, Zinke J, Madin J, McClanahan T, Vermaat JE 2013. Human deforestation outweighs future climate change impacts of sedimentation on coral reefs. Nature Communications 4: 1986. <https://doi.org/10.1038/ncomms2986>
213. Maldonado M, Young CM 1996. Effects of physical factors on larval behavior, settlement and recruitment of four tropical demosponges. Marine Ecology Progress Series, 138: 169–180. <https://doi.org/10.3354/meps138169>
214. Maldonado M, Uriz M 1999. An experimental approach to the ecological significance of microhabitat-scale movement in an encrusting sponge. Marine Ecology Progress Series 185: 239–255. <http://dx.doi.org/10.3354/meps185239>
215. Maldonado M 2006. The ecology of the sponge larva. Canadian Journal of Zoology 84: 175–194. <http://dx.doi.org/10.1139/Z05-177>

216. Maldonado M, Zhang X, Cao X, Xue L, Cao H, Zhang W 2010. Selective feeding by sponges on pathogenic microbes: a reassessment of potential for abatement of microbial pollution. *Marine Ecology Progress Series* 403: 75–89. <http://dx.doi.org/10.3354/meps08411>
217. Maldonado M, Ribes M, Van Duyl FC 2012. Nutrient fluxes through sponges: biology, budgets, and ecological implications. *Advances in Marine Biology* 62: 113–182. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-394283-8.00003-5>
218. Maldonado M, Aguilar R, Bannister RJ, Bell JJ, Conway KW, Dayton PK, Díaz C, Gutt J, Kelly M, Kenchington ELR, Leys SP, Pomponi SA, Rapp HT, Rützler K, Tendal OS, Vacelet J, Young CM 2017. Sponge grounds as key marine habitats: a synthetic review of types, structure, functional roles, and conservation concerns. In: Rossi S, Bramanti L, Gori A, Orejas C (eds), *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots*. Springer, Cham. pp 145–183. https://doi.org/10.1007/978-3-319-21012-4_24
219. Maliao RJ, Turingan RG, Lin J 2008. Phase-shift in coral reef communities in the Florida Keys National Marine Sanctuary (FKNMS), USA. *Marine Biology*, 154(5): 841–853. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-0977-0>
220. Manconi R et Pronzato R 2008. Global diversity of sponges (Porifera: Spongillina) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 27-33. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9000-x>
221. Mariani S, Uriz MJ, Turon et Alcoverro T 2006. Dispersal strategies in sponge larvae: integrating the life history of larvae and the hydrologic component. *Oecologia*, 149, 174-184. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0429-9>
222. Marlow J, Schönberg CHL, Davy SK, Haris A, Jompa J, Bell JJ 2019. Bioeroding sponge assemblages: The importance of substrate availability and sediment. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99(2): 343–358. <https://doi.org/10.1017/S0025315418000164>
223. Marlow J, Bell JJ, Shaffer M, Haris A, Schönberg CHL 2021. Bioeroding sponge species from the Wakatobi region of southeast Sulawesi, Indonesia. *Zootaxa*, 4996(1): 1–48. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4996.1.1>
224. McClanahan TR, Marnane MJ, Cinner JE, Kiene WE 2006. A Comparison of Marine Protected Areas and Alternative Approaches to Coral-Reef Management. *Current Biology* 16: 1408–1413. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.05.062>

225. McClanahan TR, Donner SD, Maynard JA, MacNeil MA, Graham NAJ, Maina J, Baker AC, Alemu I. JB, Beger M, Campbell SJ, et al. 2012. Prioritizing Key Resilience Indicators to Support Coral Reef Management in a Changing Climate. PLoS ONE 7: e42884. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042884>
226. McGrath EC 2018. Demography and impacts of habitat degradation on the giant barrel sponge *Xestospongia* spp. in the Indo-Pacific. PhD Thesis, Victoria University of Wellington, New Zealand, 201 pp.
227. McKenna S, Allen G, McKenna SA, Allen GR 2003. A Rapid Marine Biodiversity Assessment of the Coral Reefs of Northwest Madagascar. Conservation International, Washington, DC: Bulletin of the Rapid Assessment Program.
228. McMurray SE, Henkel TP, Pawlik JR 2010. Demographics of increasing populations of the giant barrel sponge *Xestospongia muta* in the Florida Keys. Ecology, 91(2): 560–570. <https://doi.org/10.1890/08-2060.1>
229. McMurray SE, Finelli CM, Pawlik JR 2015. Population dynamics of giant barrel sponges on Florida coral reefs. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 473: 73–80. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2015.08.007>
230. MEN 2021. Plan de Gestion Environnementale et Sociale (PGES), Installation des points d'eau, Région Boeny. Ministère de l'Éducation Nationale, 105p.
231. Mercurio M, Pierri C, Cardone F, Corriero G 2021. Temporal and spatial variations of *Geodia cydonium* (Jameson) (Porifera, Demospongiae) in the Mediterranean confined environments. Diversity, 13: 615. <https://doi.org/10.3390/d13120615>
232. Moberg F, Folke C 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. Ecological Economics 29: 215–233. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00009-9](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00009-9)
233. Morais J, Cordeiro IL, Medeiros APM, Santos GG, Santos BA 2024. Exploring depth-related patterns of sponge diversity and abundance in marginal reefs. Ecology and Evolution, 14: e11643. <https://doi.org/10.1002/ece3.11643>
234. Mueller JS, Grammel PJ, Bill N, Rohde S, Schupp PJ 2023. Mass mortality event of the giant barrel sponge *Xestospongia* sp.: population dynamics and size distribution in Koh Phangan, Gulf of Thailand. PeerJ, 11: e16561. <https://doi.org/10.7717/peerj.16561>

N

235. Nadon MO, Griffiths D, Doherty E, Harris A 2009. The Status of Coral Reefs in the Remote Region of Andavadoaka, Southwest Madagascar. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 6: 207–218. <https://doi.org/10.4314/wiojms.v6i2.48244>
236. Norström AV, Nyström M, Lokrantz J, Folke C 2009. Alternative states on coral reefs: Beyond coral–macroalgal phase shifts. *Marine Ecology Progress Series*, 376: 295–306. <https://doi.org/10.3354/meps07815>
237. Nyström M, Folke C, Moberg F 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(10): 413–417. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01948-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01948-0)

O

238. Obura D 2011. Corals of northeast Madagascar. In: Obura DO, Di Carlo G, Rabearisoa A, Oliver T (eds), *A Rapid Marine Biodiversity Assessment of the coral reefs of northeast Madagascar* (61 vol.). Conservation International. Arlington, VA: RAP Bulletin of Biological Assessment. pp 17–28.
239. Obura D, Gudka M, Rabi F, Gian S, Bijoux J, Freed S, Maharavo J, Mwaura J, Porter S, Sola E 2017. Coral reef status report for the Western Indian Ocean (2017). *Global Coral Reef Monitoring Network /International Coral Reef Initiative*. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.2.20642.07366>
240. Oksanen J, Simpson GL, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O’Hara RB, et al. 2022. *Vegan : Community Ecology Package*. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>

P

241. Patova A, Ribeiro PA, Murillo FJ, Riesgo A, Taboada S, Pomponi SA, Rapp HT, Kenchington E, Xavier JR 2025. Population genomics and connectivity of *Vazella pourtalesii* sponge grounds of the northwest Atlantic with conservation implications of deep sea vulnerable marine ecosystems. *Scientific Reports*, 15:1540. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-82462-z>

242. Paul V, Ritson-Williams R 2008. Marine Chemical Ecology. *Nat Prod Rep* 25(4):662-95.
<https://doi.org/10.1039/b702742g>
243. Pawlik JR 1992. Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 30: 273–335.
244. Pawlik JR 2011. The chemical ecology of sponges on Caribbean reefs: natural products shape natural systems. *BioScience* 61(11): 888–898.
<https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.11.8>
245. Pawlik JR, Loh T-L, McMurray SE, Finelli CM 2013. Sponge Communities on Caribbean Coral Reefs Are Structured by Factors That Are Top-Down, Not Bottom-Up. *PLoS ONE* 8: e62573. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062573>
246. Pawlik JR, McMurray S, Erwin P, Zea S 2015. A review of evidence for food limitation of sponges on Caribbean reefs. *Marine Ecology Progress Series* 519: 265–283.
<http://dx.doi.org/10.3354/meps11093>
247. Pawlik JR, Burkepile DE, Thurber RV 2016. A Vicious Circle? Altered Carbon and Nutrient Cycling May Explain the Low Resilience of Caribbean Coral Reefs. *BioScience* 66: 470–476. <https://doi.org/10.1093/biosci/biw047>
248. Pawlik JR, Loh T-L, McMurray SE 2018. A review of bottom-up vs. top-down control of sponges on Caribbean fore-reefs: what’s old, what’s new, and future directions. *PeerJ* 6: e4343. <https://doi.org/10.7717/peerj.4343>
249. Payne RP 2015. Taxonomy and diversity of the sponge fauna from Walters Shoal, a shallow seamount in the Western Indian Ocean region. MSc Thesis, Department of Biodiversity and Conservation Biology, University of the Western Cape, South Africa.
<https://www.researchgate.net/publication/316220893>
250. Payne RP, Samaai T, Janson L, Kerwath SE, Gibbons MJ 2025. Eleven new heteroscleromorph Demospongiae (Porifera), and a new record of the tetractinellid *Ancorina corticata*, from Walters Shoal, a shallow seamount on the Madagascar Ridge in the South West Indian Ocean (SWIO). *Zootaxa*, 5575(1): 1–56.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5575.1.1>
251. Pereira P, Raghunathan C 2023. Descriptions of poorly known marine sponges (Phylum Porifera) from the Andaman Islands, India with notes on their ecology. *Records of the*

- Zoological Survey of India, 123 (Special Issue 2): 1–808. <https://www.researchgate.net/publication/372252265>
252. Perez T, Longet D, Schembri T, Rebouillon P, Vacelet J 2005. Effects of 12 years' operation of a sewage treatment plant on trace metal occurrence within a Mediterranean commercial sponge (*Spongia officinalis*, Demospongiae). *Marine Pollution Bulletin*, 50: 301–309. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.11.001>
253. Pérez-Botello AM, Simões N 2021. Sponge-dwelling fauna: a review of known species from the Northwest Tropical Atlantic coral reefs. *Biodiversity Data Journal* 9: e63372. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e63372>
254. Pérez-Botello AM, Galiana N, Simões N 2023. Geographic range size and species morphology determines the organization of sponge host–guest interaction networks across tropical coral reefs. *PeerJ* 11: e16381. <https://doi.org/10.7717/peerj.16381>
255. Perry CT, Alvarez-Filip L, Graham NAJ, Mumby PJ, Wilson SK, Kench PS, Manzello DP, Morgan KM, Slangen ABA, Thomson DP, et al. 2018. Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level. *Nature* 558: 396–400. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0194-z>
256. Peterson B, Chester C, Jochem F, Fourqurean J 2006. Potential role of sponge communities in controlling phytoplankton blooms in Florida Bay. *Mar Ecol Prog Ser* 328:93–103. <http://dx.doi.org/10.3354/meps328093>
257. Piel J 2004. Metabolites from symbiotic bacteria. *Natural Product Reports*, 21: 519–538. <https://doi.org/10.1039/B310175B>
258. Pile AJ, Patterson MR, Witman JD 1996. In situ grazing on plankton <10 µm by the boreal sponge *Mycale lingua*. *Marine Ecology Progress Series*, 141: 95–102. <https://doi.org/10.3354/meps141095>
259. Pichon M 1964. Contribution à l'étude de l'écologie et des méthodes de pêche des Palinuridae dans la région de Nosy-Bé (Madagascar).
260. Pichon M 1972. The Coral Reefs of Madagascar. In: Battistini R, Richard-Vindard G (eds), *Biogeography and Ecology in Madagascar*. Dordrecht: Springer Netherlands. pp 367–410.
261. Pichon M 1978. Recherches sur les peuplements à dominance d'anthozoaires dans les récifs coralliens de Tulear. *Atoll Research Bulletin* 222: 1–447.

262. Pile AJ, Patterson MR, Savarese M, Chernykh VI, Fialkov VA 1997. Trophic effects of sponge feeding within Lake Baikal's littoral zone. 2. Sponge abundance, diet, feeding efficiency, and carbon flux. *Limnol Oceanogr* 42:178–184. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.1.0178>
263. Pitcher CR, Haywood M, Hooper J, Coles R, Bartlett C, Browne M, Cannard T, et al. 2007. Mapping and characterisation of key biotic & physical attributes of the Torres Strait ecosystem: CRC-TS task number T2.1 final report. Cleveland, Qld: CSIRO Marine and Atmospheric Research.
264. Pöppe J, Sutcliffe P, Hooper JNA, Wörheide G et Erpenbeck D 2010. CO I Barcoding Reveals New Clades and Radiation Patterns of Indo-Pacific Sponges of the Family Irciniidae (Demospongiae: Dictyoceratida). *PLoS ONE*, 5, e9950. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009950>
265. Powell A 2013. The impacts of predation and habitat degradation on coral reef sponges. Victoria Univ Wellingt PhD Thesis.
266. Pronzato R, Manconi R 2008. Mediterranean commercial sponges: over 5000 years of natural history and cultural heritage. *Marine Ecology* 29: 146–166. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2008.00235.x>
267. Puccinelli E, Logston R, Russo CS, Ansoerge IJ, von der Meden CEO. 2024. Short-term temporal variability in offshore benthic biodiversity across hydrographic regions at a sub-Antarctic archipelago. *Marine Biology*. <https://doi.org/10.1007/s00227-024-04406-5>
268. Putra SA, Ambo-Rappe R, Jompa J, de Voogd NJ 2023. Two centuries of sponges (phylum Porifera) taxonomic studies in Indonesia (1820–2021): checklist and bibliography. *Zootaxa*, 5298(1): 1–74. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5298.1.1>

R

269. Raijman-Nagar L, Haber M, Levy R, Ilan M 2024. Depth and site differences in sponge abundance and community composition in the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Frontiers in Marine Science*, 11: 1370089. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1370089>
270. Ramanantsoa JD, Penven P, Raj RP, Renault L, Ponsoni L, Ostrowski M, Dilmahamod AF, Rouault M 2021. Where and how the East Madagascar Current retroflexion originates?

- Journal of Geophysical Research: Oceans, 126: e2020JC016203.
<https://doi.org/10.1029/2020JC016203>
271. Ramanantsoa JD, Penven P, Krug M, Gula J, Rouault M 2018. Uncovering a new current: the Southwest Madagascar Coastal Current. *Geophysical Research Letters*, 45: 1930–1938. <https://doi.org/10.1002/2017GL075900>
272. Randriamarolaza LYA, Aguilar E, Skrynyk O, Vicente-Serrano SM, Domínguez-Castro F 2022. Indices for daily temperature and precipitation in Madagascar, based on quality-controlled and homogenized data, 1950–2018. *International Journal of Climatology* 42: 265–288. <https://doi.org/10.1002/joc.7243>
273. Randrianarivo MH 2022. Effets des Aires Marines Protégées sur la structure, la régulation et le potentiel de récupération des assemblages coralliens de Madagascar. PhD thesis, University of La Reunion and University of Toliara, Madagascar.
274. Randrianarivo M, Guilhaumon F, Tsilavonarivo J, Razakandrainy A, Philippe J, Botosoamananto RL, Penin L, Todinanahary G, Adjeroud M 2022. A contemporary baseline of Madagascar’s coral assemblages: Reefs with high coral diversity, abundance, and function associated with marine protected areas. *PLOS ONE* 17: e0275017. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0275017>
275. Rasoamanendrika FA 2014. Dynamique des populations des macroalgues dominantes du grand récif de toliara en référence au récif de nosy ve (sud-ouest de madagascar) suite au processus de dégradation environnementale. PhD Thesis, University of Toliara, Toliara, Madagascar.
276. Rasolomanana H 2013. Etude d’impact Environnementale et Sociale ; Travaux d’urgence : Projet Nosy Be et Debarcadère d’Ankify. Projet Poles Intégrés de Croissance (PIC), Crédit 4399-MAG, E1118v20.
277. Ratsimbazafy H, Kochzius M 2018. Restricted gene flow among western Indian Ocean populations of the mangrove whelk *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767) (Caenogastropoda: Potamididae). *Journal of Molluscan Studies*, 84: 1–7. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyy001>
278. Razafinampoinarivo Aro, Pérez T, Boury-Esnault N, Ranivoarivelo L, Fauvelot C 2023. A checklist of the southwestern Madagascar sponge fauna with taxonomic updates based on

- the current systematics. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 21: 109–129. <https://doi.org/10.4314/wiojms.v21i2.10>
279. Reiswig HM 1971. Particle feeding in natural populations of three marine demosponges. *Biol Bull* 141:568–591. <https://doi.org/10.2307/1540270>
280. Renard E, Gazave E, Fierro-Constain L, Schenkelaars Q, Borchiellini C, Ereskovsky AV 2013. Porifera (Sponges): Recent Knowledge and New Perspectives. *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0001582.pub2>
281. Ribeiro SM, Omena EP, Muricy G 2003. Macrofauna associated to *Mycale microsigmatosa* (Porifera, Demospongiae) in Rio de Janeiro State, SE Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57: 951-959. [http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00425-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00425-0)
282. Ribes M, Coma R, Atkinson MJ, Kinzie III RA 2003. Particle removal by coral reef communities: Picoplankton is a major source of nitrogen. *Marine Ecology Progress Series*, 257: 13–23. <https://doi.org/10.3354/meps257013>
283. Riisgard HU, Larsen PS 1995. Filter-feeding in marine macro-invertebrates: pump characteristics, modelling and energy cost. *Biol Rev Camb Philos Soc* 70:67–106. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1995.tb01440.x>
284. Rivera H, Chan A, Luu V 2020. Coral reefs are critical for our food supply, tourism, and ocean health. We can protect them from climate change. *MIT Science Policy Review*, 1: 18–33. <https://doi.org/10.38105/spr.7vn798jnsk>
285. Rix L, de Goeij JM, Mueller CE, Struck U, Middelburg JJ, Van Duyl FC, Al-Horani FA, Wild C, Naumann MS, Van Oevelen D 2016. Coral mucus fuels the sponge loop in warm- and cold-water coral reef ecosystems. *Scientific Reports* 6: 18715. <http://dx.doi.org/10.1038/srep18715>
286. Roberts CM, O’Leary BC, McCauley DJ, Cury PM, Duarte CM, Lubchenco J, Pauly D, Sáenz-Arroyo A, Sumaila UR, Wilson RW, et al. 2017. Marine reserves can mitigate and promote adaptation to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 6167–6175. <https://doi.org/10.1073/pnas.1701262114>
287. Rogers CS 1990. Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine ecology progress series*, 62(1): 185-202. <http://dx.doi.org/10.3354/meps062185>

288. Rovellini A, Dunn MR, Fulton EA, Webster NS, Smith DJ, Jompa J, Haris A, Berman J, Bell JJ 2019. Decadal variability in sponge abundance and biodiversity on an Indo-Pacific coral reef. *Marine Ecology Progress Series*, 620: 63–76. <https://doi.org/10.3354/meps12968>
289. Rovellini A, Fulton EA, Haris A, Bell JJ, et al. 2023. Reduced small-scale structural complexity on sponge-dominated areas of Indo-Pacific coral reefs. *Marine Environmental Research*, 199: 106254. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.106254>
290. Rützler K 2002. Impact of crustose clionid sponges on Caribbean reef corals. *Acta Geológica Hispánica*, 37(1): 61–72.
291. Rützler K 2004. Sponges on coral reefs: A community shaped by competitive cooperation. *Bulletin of Marine Science*, 75(2): 527–544.
292. R Core Team. 2024. R: A language and environment for statistical computing. Version 4.4.2. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <https://www.R-project.org/>

S

293. Santavy DL, Willenz P, Colwell RR 1990. Phenotypic study of bacteria associated with the Caribbean sclerosponge, *Ceratoporella nicholsoni*. *Applied and Environmental Microbiology*, 56: 1750–1762. <https://doi.org/10.1128/aem.56.6.1750-1762.1990>
294. Santín A, Grinyó J, Uriz MJ, Lo Iacono C, Gili JM, Puig P 2021. Mediterranean Coral Provinces as a Sponge Diversity Reservoir: Is There a Mediterranean Cold-Water Coral Sponge Fauna? *Frontiers in Marine Science* 8: 662899. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.662899>
295. Schils T 2012. Episodic eruptions of volcanic ash trigger a reversible cascade of nuisance species outbreaks in pristine coral habitats. *PLoS ONE*, 7(10): e46639. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046639>
296. Schindel DE et Miller SE 2005. DNA barcoding a useful tool for taxonomists. *Nature*, 435. <https://doi.org/10.1038/435017b>
297. Schläppy M-L, Hoffmann F, Roy H, Wijffels RH, Mendola D, Sidri M, De Beer D 2007. Oxygen dynamics and flow patterns of *Dysidea avara* (Porifera: Demospongiae). *Journal*

- of the Marine Biological Association of the United Kingdom 87: 1677–1682.
<https://doi.org/10.1017/S0025315407058146>
298. Schönberg CHL, Wilkinson CR 2001. Induced colonization of corals by a clionid bioeroding sponge. *Coral Reefs* 20: 69–76. <https://doi.org/10.1007/s003380100143>
299. Schönberg CHL, Suwa R 2007. Why bioeroding sponges may be better hosts for symbiotic dinoflagellates than many corals.
300. Schönberg CHL, Beuck L 2007. Where Topsent went wrong: *Aka infesta* a.k.a. *Aka labyrinthica* (Demospongiae: Phloeodictyidae) and implications for other *Aka* spp. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(6): 1459–1476.
<https://doi.org/10.1017/S0025315407058249>
301. Schönberg CHL, Fromont J 2012. Sponge gardens of Ningaloo Reef (Carnarvon Shelf, Western Australia) are biodiversity hotspots. *Hydrobiologia*, 687(1): 143–161.
<https://doi.org/10.1007/s10750-011-0863-5>
302. Schönberg CHL 2015. Monitoring Bioeroding Sponges: Using Rubble, Quadrat, or Intercept Surveys? *The Biological Bulletin* 228: 137–155.
<https://doi.org/10.1086/bblv228n2p137>
303. Schönberg CHL 2021. No taxonomy needed: Sponge functional morphologies inform about environmental conditions. *Ecological Indicators*, 129: 107806.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107806>
304. Schuster A, Canfield DE 2025. Decoding Demosponge Diversity: Bayesian Analysis of Biodiversity, Extinction Events and Environmental Influences throughout the Phanerozoic. bioRxiv preprint. <https://doi.org/10.1101/2025.01.24.634792>
305. Sipkema D, Franssen MCR, Osinga R, Tramper J, Wijffels RH 2005. Marine Sponges as Pharmacy. *Marine Biotechnology* 7: 142. <https://doi.org/10.1007/s10126-004-0405-5>
306. Slattery M, Lesser MP 2015. Trophic ecology of sponges from shallow to mesophotic depths (3 to 150 m): Comment on Pawlik et al. (2015). *Marine Ecology Progress Series* 527: 275–279. <http://dx.doi.org/10.3354/meps11307>
307. Spalding M, Fox H, Allen G, Davidson N, Ferdaña Z 2007. Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf Areas. *Bio Sci* 57: 573–583.
<https://doi.org/10.1641/B570707>

308. Spalding M, Burke L, Wood SA, Ashpole J, Hutchison J, Zu Ermgassen P 2017. Mapping the global value and distribution of coral reef tourism. *Marine Policy*, 82: 104–113. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2017.05.014>
309. Strehlow BW, Pineda M-C, Duckworth A, Kendrick GA, Renton M, Abdul Wahab MA, Webster NS, Clode PL 2017. Sediment tolerance mechanisms identified in sponges using advanced imaging techniques. *PeerJ*, 5: e3904. <https://doi.org/10.7717/peerj.3904>.
310. Swallow JC, Fieux M, Schott F 1988. The boundary currents east and north of Madagascar: 1. Geostrophic currents and transports. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 93(C5): 4951–4962. <https://doi.org/10.1029/jc093ic05p04951>
311. Sully S, Burkepile DE, Donovan MK, Hodgson G, van Woesik R 2019. A global analysis of coral bleaching over the past two decades. *Nature Communications* 10: 1264. <https://www.nature.com/articles/s41467-019-09238-2>

T

312. Taylor MW, Radax R, Steger D, Wagner M 2007. Sponge-associated microorganisms: evolution, ecology, and biotechnological potential. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 71: 295–347. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00040-06>
313. Teder T, Moora M, Roosalu E, Zobel K, Pärtel M, Kõljalg U, Zobel M 2007. Monitoring of biological diversity: A common-ground approach. *Conservation Biology*, 21(2): 313–317. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00575.x>
314. Terlizzi A, Anderson MJ, Bevilacqua S, Fraschetti S, Włodarska-Kowalczyk M et Ellingsen KE 2009. Beta diversity and taxonomic sufficiency: Do higher-level taxa reflect heterogeneity in species composition? *Diversity and Distributions*, 15, 450-458. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00551.x>
315. Terlizzi A, Bevilacqua S, Fraschetti S et Boero F 2003. Taxonomic sufficiency and the increasing insufficiency of taxonomic expertise. *Marine Pollution Bulletin*, 46, 556-561. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(03\)00066-3](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(03)00066-3)
316. Thacker RW, Hill AL, Hill MS, Redmond NE, Collins AG, Morrow CC, Spicer L, Carmack CA, Zappe ME, Pohlmann D, Hall C, Diaz MC, Bangalore PV, Fiore CL, Hedblom M, Häussermann V, Hajdu E, Lôbo-Hajdu G, Kelly M, Mohan PC, Thakur NL, Pantile R, Peixoto FG, Ríos P, Duran S, Lavrov DV 2014. The Porifera Ontology (PORO):

- enhancing sponge systematics with an ontology. *Journal of Biomedical Semantics* 5: 1–12. <https://doi.org/10.1186/2041-1480-5-39>
317. Thai Q 2013. A review of the diversity of sponges (Porifera) in Vietnam. Unpublished report or thesis.
318. Thirukanthan CS, Azra MN, Lananan F, Sara' G, Grinfelde I, Rudovica V, Vincevica-Gaile Z, Burlakovs J 2023. The evolution of coral reef under changing climate: a scientometric review. *Animals*, 13(5): 949. <https://doi.org/10.3390/ani13050949>
319. Thomas PA 1976. The History of Spongology of the Indian Ocean, *J Mar Biol Assoc India*, 18 (3) 610-625.
320. Tkachenko KS 2017. Coral reefs in the face of ecological threats of the 21st century. *Biology Bulletin Reviews*, 7(1): 64–83. <https://doi.org/10.1134/S2079086416050091>
321. Torres YR, Berlinck RGS, Nascimento GGF, Fortier SC, Pessoa C, Moraes MO, Costa-Lotuf LV 2002. Antibacterial activity against resistant bacteria and cytotoxicity of four alkaloid toxins isolated from marine sponge *Arenosclera brasiliensis*. *Toxicon*, 40: 885–891. [https://doi.org/10.1016/s0041-0101\(01\)00286-0](https://doi.org/10.1016/s0041-0101(01)00286-0)
322. Trautman DA, Hinde R, Borowitzka MA 2000. Population dynamics of an association between a coral reef sponge and a red macroalga. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 244: 87–105. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00131-8](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00131-8)
323. Trefault N 2024. Editorial: Impact of anthropogenic stressors on marine sponge holobiomes. *Frontiers in Microbiology*, 15: 1533416. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1533416>.
324. Turon X, Tarjuelo I, Uriz MJ 1998. Growth dynamics and mortality of the encrusting sponge *Crambe crambe* (Poecilosclerida) in contrasting habitats: correlation with population structure and investment in defence. *Functional Ecology*, 12: 631–639; <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00225.x>
325. Tuttle LJ, Johnson C, Kolinski S, Minton D, Donahue MJ 2020. How does sediment exposure affect corals? A systematic review protocol. *Environmental Evidence* 9: 17. <http://dx.doi.org/10.1186/s13750-020-00200-0>
326. Tuttle LJ, Donahue MJ 2022. Effects of sediment exposure on corals: A systematic review of experimental studies. *Environmental Evidence*, 11(1): 4. <https://doi.org/10.1186/s13750-022-00256-0>

U

327. Ugland KI, Gray JS, Ellingsen KE 2003. The species–accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology*, 72(5): 888–897.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00748.x>
328. Uriz MJ, Maldonado M, Turon X, Martí R 1998. How do reproductive output, larval behaviour, and recruitment contribute to adult spatial patterns in Mediterranean encrusting sponges? *Marine Ecology Progress Series*, 167: 137–148.
<https://doi.org/10.3354/meps167137>

V

329. Vacelet J, Vasseur P 1965. Spongiaires des grottes et surplombs des récifs de Tuléar (Madagascar). *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* 2-4:71-123.
330. Vacelet J 1967a. Description d'éponges Pharétronides actuelles des tunnels obscurs sous-récifaux de Tuléar (Madagascar). *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, (Fascicule hors-série) Supplément 6: 37-62.
331. Vacelet J 1967b. Quelques éponges Pharétronides et 'Silico-calcaires' de grottes sous-marines obscures. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* 42: 121-132.
332. Vacelet J, Vasseur P 1971. Éponges des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar). *Téthys Supplément* 1: 51-126.
333. Vacelet J, Vasseur P, Lévi C 1976. Spongiaires de la pente externe des récifs coralliens de Tuléar (Sud-Ouest de Madagascar). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (A, Zoologie)* 49: 1-116.
334. Vacelet J, Vasseur P 1977. Sponge distribution in coral reefs and related areas in the vicinity of Tulear (Madagascar). *Proceedings of the Third International Coral Reef Symposium* : 113-117.
335. Vacelet J, Donadey C 1977. Electron-microscope study of association between some sponges and bacteria. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 30: 301–314.
[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(77\)90038-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(77)90038-7)

336. van Duyl FC, Mueller B, Meesters EH 2018. Spatio–temporal variation in stable isotope signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of sponges on the Saba Bank. *PeerJ*, 6: e5460. <https://doi.org/10.7717/peerj.5460>
337. Vargas S, Schuster A, Sacher K, Büttner G, Schätzle S, Erpenbeck D, Wörheide G 2012. Barcoding sponges: an overview based on comprehensive sampling. *PLoS ONE* 7: e39345. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039345>
338. van Soest RWM 1994. Demosponge distribution patterns. *Sponge in time and space; Biology, Chemistry, Paleontology* (ed. by R.W.M.V. Soest, T.G. Van Kempen and J.C. Braekman), pp. 213-223. A.A. Balkema, Rotterdam.
339. van Soest RWM, Boury-Esnault N, Vacelet J, Dohrmann M, Erpenbeck D, de Voogd NJ, Santodomingo N, Vanhoorne B, Kelly M, Hooper JNA 2012. Global diversity of sponges (Porifera). *PLoS ONE*, 7(4): e35105. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035105>
340. Vasseur P 1997. Écosystèmes côtiers en danger dans la région de Tuléar. *Analyse des agressions humaines et problèmes de gestion. Îles et Archipels* 23: 97–120.
341. Vicente J, Webb MK, Paulay G, Rakchai W, Timmers MA, Jury CP, Bahr K, Toonen RJ 2021. Unveiling hidden sponge biodiversity within the Hawaiian reef cryptofauna. *Coral Reefs*, 40: 1259–1274. <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02109-7>
342. Villamizar E, Díaz MC, Rützler K, De Nóbrega R 2013. Biodiversity, ecological structure, and change in the sponge community of different geomorphological zones of the barrier fore reef at Carrie Bow Cay, Belize. *Marine Ecology* 35: 425–435. <https://doi.org/10.1111/maec.12099>
343. Voultziadou E 2009. Reevaluating sponge diversity and distribution in the Mediterranean Sea. *Hydrobiologia*, 628, 1-12. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-009-9725-9>

W

344. Waldman AD 2019. Spatial and temporal trends in the *Xestospongia muta* (giant barrel sponge) population on the Southeast Florida Reef Tract. MSc Thesis, Nova Southeastern University, 88 pp. https://nsuworks.nova.edu/occ_stueta/514
345. Wang M 2024. Analysis of unbearable pressures on the Great Barrier Reef ecosystem. *Transactions on Environment, Energy and Earth Sciences*, 3. <https://doi.org/10.5281/zenodo.10695760>

346. Webster NS, Taylor MW 2012. Marine sponges and their microbial symbionts: love and other relationships. *Environ Microbiol* 14:335–346. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2011.02460.x>
347. Westinga E, Hoetjes PC 1981. The intrasponge fauna of *Sphaciospongia vesparia* (Porifera, Demospongiae) at Curaçao and bonaire. *Mar. Biol.* **62**, 139–150. <https://doi.org/10.1007/BF00388176>
348. White EP, Ernest SKM, Adler PB, Hurlbert AH, Lyons SK 2010. Integrating spatial and temporal approaches to understanding species richness. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365: 3633–3643. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2010.0280>
349. Wilborn R, Rooper CN, Goddard P, Li L, Williams K, Towler R 2018. The potential effects of substrate type, currents, depth, and fishing pressure on distribution, abundance, diversity, and height of cold-water corals and sponges in temperate marine waters. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3492-9>
350. Wilkinson CR, Cheshire AC 1989. Patterns in the distribution of sponge populations across the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 8(3): 127–134. <https://doi.org/10.1007/BF003382683>
351. Wilkinson CR, Evans E 1989. Sponge distribution across Davies Reef, Great Barrier Reef, relative to location, depth, and water movement. *Coral Reefs*, 8: 1–7. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00304685>
352. Woodhead AJ, Hicks CC, Norström AV, Williams GJ, Graham NAJ 2019. Coral reef ecosystem services in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33(6): 1023–1034. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13331>
353. Wooster MK, Voigt O, Erpenbeck D, Wörheide G, Berumen ML 2019. Sponges of the Red Sea. In: Voolstra CR, Berumen ML (eds), *Coral Reefs of the Red Sea. Coral Reefs of the World 11*. Springer, pp. 91–112. https://doi.org/10.1007/978-3-030-05802-9_6
354. Wörheide G et Erpenbeck D 2007. DNA taxonomy of sponges - progress and perspectives. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87, 1629–1633. <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315407058274>
355. Wörheide G, Dohrmann M, Erpenbeck D, Larroux C, Maldonado M, Voigt O, Borchiellini C, Lavrov DV 2012. Deep Phylogeny and Evolution of Sponges (Phylum Porifera).

- Advances in Marine Biology (61 vol.). Elsevier. pp 1–78. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387787-1.00007-6>
356. Wulff JL, Buss LW 1979. Do sponges help hold coral reefs together? *Nature*, 281: 474–475.
357. Wulff JL 1994. Sponge feeding by Caribbean angelfishes, trunkfishes, and filefishes. In: Van Soest RWM, Van Kempen TG, Braekman JC (eds). *Sponge in Time and Space: Biology, Chemistry, Paleontology*, pp. 265–271. A.A. Balkema, Rotterdam.
358. Wulff, J.L. 1995. Effects of a hurricane on survival and orientation of large erect coral reef sponges. *Coral Reefs*, 14: 55–61.
359. Wulff JL 1997. Parrotfish predation on cryptic sponges of Caribbean coral reefs. *Marine Biology*, 129: 41–52. <http://dx.doi.org/10.1007/s002270050144>
360. Wulff JL 2000. Sponge predators may determine differences in sponge fauna between two sets of mangrove cays, Belize Barrier Reef. *Atoll Research Bulletin*, 477: 251–263. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.477>
361. Wulff J 2001. Assessing and monitoring coral reef sponges: Why and how? *Bulletin of Marine Science*, 69(2): 831–846.
362. Wulff JL 2006a. Ecological interactions of marine sponges. *Canadian Journal of Zoology* 84: 146–166. <http://dx.doi.org/10.1139/Z06-019>
363. Wulff JL 2006b. Rapid diversity and abundance decline in a Caribbean coral reef sponge community. *Biological Conservation* 127: 167–176. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.08.007>
364. Wulff J 2012. Ecological interactions and the distribution, abundance, and diversity of sponges. *Marine Biology*, 61: 273–329. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387787-1.00003>
365. Wulff JL 2013. Recovery of sponges after extreme mortality events: morphological and taxonomic patterns in regeneration versus recruitment. *Integrative and Comparative Biology*, 53: 512–523. <https://doi.org/10.1093/icb/ict059>
366. Wulff J 2016. Sponge Contributions to the Geology and Biology of Reefs: Past, Present, and Future. In: Hubbard DK, Rogers CS, Lipps JH, Stanley, GD (eds), *Coral Reefs at the Crossroads* (6 vol.). Dordrecht: Springer Netherlands. pp 103–126.

367. Wulff J 2017. Bottom-up and top-down controls on coral reef sponges: disentangling within-habitat and between-habitat processes. *Ecology* 98: 1130–1139. <https://doi.org/10.1002/ecy.1754>
368. Wulff JL 2020. Targeted predator defenses of sponges shape community organization and tropical marine ecosystem function. *Ecological Monographs*, in press. <https://doi.org/10.1002/ECM.1438>

X

369. Xavier J 2009. Biodiversity and phylogeography of Northeast Atlantic and Mediterranean sponges. PhD thesis, University of Amsterdam, Amsterdam.

Z

370. Zea S, Henkel TP, Pawlik JR 2024. *The Sponge Guide: A picture guide to Caribbean sponges*. 4th Edition. Available at: www.spongeguide.org (Accessed 12 March 2024)
371. Ziegler JA, Diamant S, Pierce SJ, Bennett R, Kiszka JJ 2021. Economic Value and Public Perceptions of Whale Shark Tourism in Nosy Be, Madagascar. *Tourism in Marine Environments* 16: 167–182. <http://dx.doi.org/10.3727/154427321X16223819324721>

ANNEXES

Annexes

Annexe 1 : Publications et contributions

Le chapitre 3 est publié à l'*Akademia Malagasy*, le chapitre 5 est soumis à l'*African Journal of Marine Science* tandis que les chapitres 4 et 6 sont en cours de préparation pour être soumis à publication.

Chapitre 3 :

Collecte de données : l'équipe de l'école Doctorale (Gasimandova LM, Benatrehina AJ, Holongoe N), Horcajadas SB (Pharmamar), l'équipe plongeur (Eric, Fidy, Patrick, Joseph, Bernardin (†))

Analyses : Gasimandova LM avec l'orientation de Botosoamananto RL (statistiques)
Ranaivoson BNJ (cartographies)

Rédaction et révision : Gasimandova LM, révisé par MARA ER, Lavitra T, Horcajadas SB, Botosoamananto RL

Publication : Gasimandova LM, Botosoamananto RL, Lavitra T, Ranaivoson BNJ, Horcajadas SB, Mara ER

Chapitre 4 :

Collecte de données : l'équipe de l'école Doctorale (Gasimandova LM, Benatrehina AJ, Holongoe N), Horcajadas SB (Pharmamar), l'équipe plongeur (Eric, Fidy, Patrick, Joseph, Bernardin (†))

Analyses : Gasimandova LM avec l'orientation de Botosoamananto RL (statistiques)

Rédaction et révision : Gasimandova LM, révisé par Mara ER, Lavitra T, Horcajadas SB, Botosoamananto RL

Chapitre 5 :

Collecte de données : Gasimandova LM, Tsimbazafihery JP, Andriambololoniaina TF, Andriambololoniaina FV, Raharonirina AF, l'équipe CNRO (Dolin et Jeff)

Analyses : Gasimandova LM avec l'orientation de Botosoamananto RL (statistiques)

Rédaction et révision : Gasimandova LM, révisé par Mara ER, Lavitra T, Horcajadas SB, Botosoamananto RL, Jaonalison H

Chapitre 6 :

Collecte de données : Gasimandova LM, Tsimbazafihery JP, Andriambololoniaina TF, Andriambololoniaina FV, Raharonirina AF, l'équipe CNRO (Dolin et Jeff)

Analyses : Gasimandova LM avec l'orientation de Botsoamananto RL (statistiques)

Rédaction et révision : Gasimandova LM, révisé par Mara ER, Lavitra T, Botsoamananto RL

Annexe 2 : La liste et coordonnées des sites et stations échantillonnés dans le nord et est de Madagascar

Sites	Stations	Profondeurs	Latitude	Longitude
Ambavanibe	AB1_MP	P1	-12.09343	49.03422
Ambavanibe	AB1_P	P2	-12.09343	49.03422
Ambavanibe	AB10_MP	P1	-12.09148	49.04768
Ambavanibe	AB10_p	P2	-12.09148	49.04768
Ambavanibe	AB11	P1	-12.09205	49.04365
Ambavanibe	AB12_MP	P1	-12.07782	49.0858
Ambavanibe	AB12_P	P2	-12.07782	49.0858
Ambavanibe	AB13_MP	P1	-12.04702	49.15452
Ambavanibe	AB13_P	P2	-12.04702	49.15452
Ambavanibe	AB14	P1	-12.04805	49.15858
Ambavanibe	AB15_MP	P1	-12.37877	48.49135
Ambavanibe	AB15_P	P2	-12.37877	48.49135
Ambavanibe	AB16_MP	P1	-12.42913	48.62195
Ambavanibe	AB16_P	P2	-12.43122	48.63513
Ambavanibe	AB17	P1	-12.4477	48.7005
Ambavanibe	AB18_MP	P1	-12.47173	48.70202
Ambavanibe	AB18_P	P2	-12.47173	48.70202
Ambavanibe	AB19	P1	-12.4328	48.71708
Ambavanibe	AB2_MP	P1	-11.94355	49.23308
Ambavanibe	AB2_P	P2	-11.94073	49.22668
Ambavanibe	AB3	P1	-11.99807	49.19072
Ambavanibe	AB4	P1	-11.98615	49.204
Ambavanibe	AB5	P1	-11.98615	49.204
Ambavanibe	AB6_MP	P1	-12.00678	49.18295
Ambavanibe	AB6_P	P2	-12.00678	49.18295
Ambavanibe	AB7	P1	-12.0373	49.15867
Ambavanibe	AB8_MP	P1	-12.04623	49.14422
Ambavanibe	AB8_P	P2	-12.04587	49.14448
Ambavanibe	AB9	P1	-12.03865	49.14112
Antsiranana	DG1	P2	-12.22855	49.37345
Antsiranana	DG10_MP	P1	-12.30192	49.4636
Antsiranana	DG10_P	P2	-12.30192	49.4636
Antsiranana	DG11_MP	P1	-12.26688	49.46053
Antsiranana	DG11_P	P2	-12.26688	49.46053
Antsiranana	DG12	P1	-12.35108	49.44698
Antsiranana	DG13_MP	P1	-12.36825	49.44335

Antsiranana	DG13_P	P1	-12.37082	49.44937
Antsiranana	DG14	P1	-12.34945	49.46472
Antsiranana	DG15_MP	P1	-12.36503	49.45375
Antsiranana	DG15_P	P1	-12.36505	49.45377
Antsiranana	DG16_MP	P1	-12.23125	49.36737
Antsiranana	DG16_P	P2	-12.23058	49.37605
Antsiranana	DG18_MP	P1	-12.22313	49.36382
Antsiranana	DG18_P	P2	-12.22313	49.36382
Antsiranana	DG3	P1	-12.2182	49.39957
Antsiranana	DG4	P2	-12.2182	49.39957
Antsiranana	DG5_MP	P1	-12.21093	49.37915
Antsiranana	DG5_P	P1	-12.21403	49.38398
Antsiranana	DG6_MP	P1	-12.22757	49.37915
Antsiranana	DG6_P	P2	-12.22757	49.37915
Antsiranana	DG7_MP	P1	-12.21417	49.40377
Antsiranana	DG7_P	P2	-12.21417	49.40377
Antsiranana	DG8_MP	P1	-12.2409	49.39678
Antsiranana	DG8_P	P2	-12.2409	49.39678
Mahajanga	MJ1_MP	P1	-15.52457	45.90325
Mahajanga	MJ1_P	P2	-15.52305	45.90425
Mahajanga	MJ10_MP	P1	-15.36925	46.35478
Mahajanga	MJ10_P	P2	-15.36938	46.35447
Mahajanga	MJ11	P1	-15.36793	46.35932
Mahajanga	MJ12_MP	P1	-15.36908	46.38308
Mahajanga	MJ12_P	P2	-15.36832	46.38215
Mahajanga	MJ13	P1	-15.36588	46.36992
Mahajanga	MJ14_MP	P1	-15.32868	46.44837
Mahajanga	MJ14_P	P2	-15.32765	46.44968
Mahajanga	MJ15	P1	-15.3309	46.44155
Mahajanga	MJ16_MP	P1	-15.36013	46.31787
Mahajanga	MJ16_P	P2	-15.36013	46.31787
Mahajanga	MJ17	P1	-15.36112	46.2157
Mahajanga	MJ18_MP	P1	-15.42343	46.04988
Mahajanga	MJ18_P	P2	-15.42907	46.02995
Mahajanga	MJ19	P1	-15.42822	46.02998
Mahajanga	MJ3_MP	P1	-15.55888	45.86403
Mahajanga	MJ3_P	P2	-15.55888	45.86403
Mahajanga	MJ4	P1	-15.56977	45.82883
Mahajanga	MJ5_MP	P1	-15.66923	45.6049
Mahajanga	MJ5_P	P2	-15.66923	45.6049
Mahajanga	MJ6	P1	-15.6582	45.62565
Mahajanga	MJ7_MP	P1	-15.6467	45.65102
Mahajanga	MJ7_P	P2	-15.6467	45.65102

Mahajanga	MJ9	P1	-15.59465	45.81337
Sainte Marie	SM1	P1	-16.96368	49.85267
Sainte Marie	SM10	P1	-16.9287	49.85572
Sainte Marie	SM11	P1	-17.0736	49.78227
Sainte Marie	SM12	P1	-17.05042	49.81612
Sainte Marie	SM13	P2	-16.87008	49.88658
Sainte Marie	SM14	P1	-16.87003	49.88767
Sainte Marie	SM15	P1	-16.81387	49.92525
Sainte Marie	SM16	P1	-16.82172	49.92337
Sainte Marie	SM17_MP	P1	-16.84313	49.9162
Sainte Marie	SM17_P	P2	-16.84313	49.9162
Sainte Marie	SM18	P1	-16.85082	49.91042
Sainte Marie	SM19_P	P2	-16.87207	49.8851
Sainte Marie	SM2	P2	-17.20333	50.06142
Sainte Marie	SM20	P1	-16.87827	49.8797
Sainte Marie	SM3_MP	P1	-17.20247	50.06428
Sainte Marie	SM3_P	P2	-17.20125	50.0708
Sainte Marie	SM4	P1	-17.16205	50.01038
Sainte Marie	SM5_MP	P1	-17.34912	49.86962
Sainte Marie	SM5_P	P2	-17.36075	49.85155
Sainte Marie	SM6	P1	-17.16655	49.86825
Sainte Marie	SM7_MP	P1	-17.13608	49.96995
Sainte Marie	SM7_P	P2	-17.13608	49.96995
Sainte Marie	SM8	P1	-17.18087	49.806
Sainte Marie	SM9	P1	-16.95383	49.85258
Voltigeur	VT1	P1	-12.83412	47.67445
Voltigeur	VT10_MP	P1	-12.84533	48.29763
Voltigeur	VT10_P	P2	-12.85317	48.30497
Voltigeur	VT11_MP	P1	-12.85325	48.30467
Voltigeur	VT11_P	P2	-12.84688	48.28748
Voltigeur	VT12_MP	P1	-12.828	48.23867
Voltigeur	VT12_P	P2	-12.828	48.23867
Voltigeur	VT13_MP	P1	-12.95665	48.17173
Voltigeur	VT13_P	P2	-12.95973	48.16723
Voltigeur	VT14_MP	P1	-12.99097	48.23735
Voltigeur	VT14_P	P2	-12.99318	48.2369
Voltigeur	VT16_MP	P1	-13.14847	48.09027
Voltigeur	VT16_P	P2	-13.14945	48.0896
Voltigeur	VT2_MP	P1	-12.845	47.65683
Voltigeur	VT2_P	P2	-12.84523	47.65683
Voltigeur	VT3_MP	P1	-12.81428	47.653
Voltigeur	VT3_P	P2	-12.85447	47.67318
Voltigeur	VT5_MP	P1	-12.75232	48.49285

Voltigeur	VT5_P	P2	-12.74947	48.49423
Voltigeur	VT6	P1	-12.74278	48.4916
Voltigeur	VT7	P2	-12.74973	48.4873
Voltigeur	VT8_MP	P1	-12.75138	48.48157
Voltigeur	VT8_P	P1	-12.79793	48.53813
Voltigeur	VT9_MP	P1	-12.84722	48.28845
Voltigeur	VT9_P	P2	-12.84505	48.29847

Annexe 3 : Inventaire des OTUs collectés dans le nord et est de Madagascar

Classe	OTUs	Formes de croissance
Calcarea	<i>Grantessa sp.</i>	Amphore (Am)
Calcarea	<i>Guancha sp.</i>	Palmée érigée (PE)
Calcarea	<i>Leucetta chagosensis</i>	Composite massive (CM)
Calcarea	<i>Leucetta primigenia</i>	Composite massive (CM)
Calcarea	<i>Leucetta sp1.</i>	Composite massive (CM)
Calcarea	<i>Leucettidae sp2.</i>	Composite massive (CM)
Calcarea	<i>Leuconia sp.</i>	Amphore (Am)
Calcarea	<i>Leucosolenia sp.</i>	Amphore (Am)
Calcarea	<i>Levinella prolifera</i>	Amphore (Am)
Demospongiae	<i>Aaptos sp1.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Acanthella cavernosa</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Acanthella sp.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Agelas dispar</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Agelas sp1.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Agelas sp2.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Aiolochoxia sp.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Amphimedon sp1.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Amphimedon sp2.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Ancorinidae sp1.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Ancorinidae sp2.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Aplysilla sp1.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Aplysilla sp2.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Aplysilla sp3.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Aplysilla sp4.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Astrophorina sp1.</i>	Amphore (Am)
Demospongiae	<i>Astrophorina sp2.</i>	Amphore (Am)
Demospongiae	<i>Aulospongius involutus</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Aulospongius sp.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Axinellidae sp1.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Axinellidae sp2.</i>	Palmée érigée (PE)
Demospongiae	<i>Axinellidae sp3.</i>	Palmée érigée (PE)
Demospongiae	<i>Axinellidae sp4.</i>	Laminaire érigée (EL)

Demospongiae	<i>Axinellidae sp5.</i>	Palmée érigée (PE)
Demospongiae	<i>Axinellidae sp6.</i>	Palmée érigée (PE)
Demospongiae	<i>Axinellidae sp7.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Cacospongia sp1.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Cacospongia sp2.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Cacospongia sp3.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Callyspongia (Cladochalina) sp1.</i>	Tubulaire (Tu)
Demospongiae	<i>Callyspongia (Cladochalina) sp2.</i>	Tubulaire (Tu)
Demospongiae	<i>Callyspongia (Euplacella) sp.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Callyspongia sp1.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Callyspongia sp2.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Callyspongia sp3.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Callyspongia sp4.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Callyspongia sp5.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Callyspongia sp6.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Callyspongia sp7.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Callyspongia vaginalis</i>	Coupe (Co)
Demospongiae	<i>Cervicornia sp.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Cinachyra sp.</i>	Boule (Bl)
Demospongiae	<i>Cinachyrella sp.</i>	Boule (Bl)
Demospongiae	<i>Ciocalypta sp.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Clathria (Clathriopsamma) sp.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Clathria (Clathriopsamma) sp.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Clathria (Thalysias) sp.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Clathria sp1.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Clathria sp2.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Clathria sp3.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Clathria sp4.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Clathria sp5.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Clathria sp6.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Clathria sp7.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Clathria sp8.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Clathria sp9.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Clionaidae sp1.</i>	Coupe (Co)
Demospongiae	<i>Clionaidae sp2.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Clionaidae sp3.</i>	Bioérosive (Bi)
Demospongiae	<i>Coelocarteria sp1.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Coelocarteria sp2.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Coelocarteria sp3.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Coscinoderma sp.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Crambeidae sp1.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Crambeidae sp2.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Crambeidae sp3.</i>	Encroûtant mince (EF)

Demospongiae	<i>Cribrochalina sp1.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Cribrochalina sp2.</i>	Tubulaire (Tu)
Demospongiae	<i>Cribrochalina sp3.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Cymbastela sp.</i>	Coupe (Co)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp1.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp11.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp12.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp13.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp14.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp15.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp16.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp17.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp18.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp19.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp2.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp20.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp3.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp4.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp5.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp6.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp7.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp8.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Demospongiae sp9.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Dendrilla sp1.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Dendroceratida sp1.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Dictyoceratida sp1.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Dictyoceratida sp2.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Dictyoceratida sp3.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Dictyoceratida sp4.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Dictyodendrillidae sp.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Dictyonellidae sp1.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Dictyonellidae sp2.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Dictyonellidae sp3.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Dictyonellidae sp4.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Didiscus oxeatus</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Dragmacidon sp.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Dysidea herbaceae</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Dysidea sp1.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Dysidea sp2.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Dysidea sp3.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Dysidea sp4.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Echinochalina (Protophlitaspongia) sp.</i>	Palmée érigée (PE)
Demospongiae	<i>Gelliodes sp.</i>	Rampante (Ra)

Demospongiae	<i>Halichondridae sp1.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Halichondridae sp2.</i>	Tubulaire (Tu)
Demospongiae	<i>Haliclona (Gellius) sp.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Haliclona (Halichoelona) sp1.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Haliclona (Halichoelona) sp2.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Haliclona (Reniera) osiris</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Haliclona (Reniera) sp.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Haliclona fascigera</i>	Tubulaire (Tu)
Demospongiae	<i>Haliclona sp1.</i>	Tubulaire (Tu)
Demospongiae	<i>Haliclona sp2.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Haliclona sp3.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Haliclona sp4.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Haliclona sp5.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Haliclona sp6.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Haliclona sp7.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Haliclona sp8.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Haliclona sp9.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Halisarca sp.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp1.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp10.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp11.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp12.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp13.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp14.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp16.</i>	Sur tige (Pe)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp2.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp3.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp4.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp5.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp6.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp7.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp8.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Haplosclerida sp9.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Hemiassterella complicata</i>	Coupe (Co)
Demospongiae	<i>Hexadella sp.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Homophymia sp1.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Hyrrios sp.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Ianthellidae sp1.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Ianthellidae sp2.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Iotrochota sp1.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Iotrochota sp2.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Iotrochota sp3.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Ircinia sp1.</i>	Composite massive (CM)

Demospongiae	<i>Ircinia sp2.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Ircinia sp3.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Ircinia sp4.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Ircinia sp5.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Jaspis sp1.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Jaspis sp2.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Lamellodysidea sp.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Liosina granularis</i>	Tubulaire (Tu)
Demospongiae	<i>Liosina paradoxa</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Microcionidae sp1.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Microcionidae sp2.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Microcionidae sp3.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Mycale sp1.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Mycale sp2.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Mycale sp3.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Mycale sp4.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Mycale sp5.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Myrmeکیدerma sp1.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Myrmeکیدerma sp2.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Myxilla sp.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Neamphius sp.</i>	Boule (Bl)
Demospongiae	<i>Neopeltidae sp.</i>	Sur tige (Pe)
Demospongiae	<i>Neopetrosia sp1.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Neopetrosia sp2.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Neopetrosia sp3.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Neopetrosia sp4.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Neopetrosia sp5.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Niphates sp1.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Niphates sp2.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Niphates sp3.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Niphates sp4.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Oceanapia sp1.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Oceanapia sp2.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Oceanapia sp3.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Oceanapia sp4.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Oceanapia sp5.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Petrosia (Strongylophora) sp.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Petrosia ficiformis</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Petrosia sp1.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Petrosia sp10.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Petrosia sp11.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Petrosia sp12.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Petrosia sp13.</i>	Composite massive (CM)

Demospongiae	<i>Petrosia sp14.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Petrosia sp15.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Petrosia sp16.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Petrosia sp17.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Petrosia sp18.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Petrosia sp2.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Petrosia sp3.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Petrosia sp4.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Petrosia sp5.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Petrosia sp6.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Petrosia sp7.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Petrosia sp8.</i>	Simple massive (SM)
Demospongiae	<i>Petrosia sp9.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Phakellia sp1.</i>	Tubulaire (Tu)
Demospongiae	<i>Phakellia sp2.</i>	Tubulaire (Tu)
Demospongiae	<i>Phakellia sp3.</i>	Tubulaire (Tu)
Demospongiae	<i>Phorbasp.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Demospongiae	<i>Phyllospongia sp1.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Phyllospongia sp2.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Phyllospongia sp3.</i>	Coupe (Co)
Demospongiae	<i>Poecilosclerida sp1.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Poecilosclerida sp2.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Poecilosclerida sp3.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Poecilosclerida sp4.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Poecilosclerida sp5.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Poecilosclerida sp6.</i>	Encroûtant mince (EF)
Demospongiae	<i>Poecilosclerida sp7.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Polymastia sp.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Pseudoceratina sp1.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Pseudoceratina sp2.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Pseudoceratina sp3.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Ptilocaulis sp1.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Ptilocaulis sp2.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Raspailia (Parasyringella) sp.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Reniochalina sp.</i>	Tubulaire (Tu)
Demospongiae	<i>Rhabdastrella sp.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Rhabderemia sp.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Sarcotargus sp1.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Sarcotargus sp2.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Sarcotargus sp3.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Scleritoderma sp1.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Scleritoderma sp2.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Scopalinidae sp.</i>	Composite massive (CM)

Demospongiae	<i>Siphonodictyon sp1.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Siphonodictyon sp2.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Sphaciospongia sp.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Spirastrella sp.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Spirastrellidae sp.</i>	Fistulaire (Fi)
Demospongiae	<i>Stylissa carteri</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Stylissa sp1.</i>	Laminaire érigée (EL)
Demospongiae	<i>Tethya sp.</i>	Boule (Bl)
Demospongiae	<i>Tetractinellida sp1.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Tetractinellida sp2.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Tetractinellida sp3.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Tetractinellida sp4.</i>	Composite massive (CM)
Demospongiae	<i>Tetractinellida sp5.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Theonella sp1.</i>	Amphore (Am)
Demospongiae	<i>Theonella sp2.</i>	Amphore (Am)
Demospongiae	<i>Theonella sp3.</i>	Amphore (Am)
Demospongiae	<i>Verongiida sp1.</i>	Erigée tridimensionnelle (BE)
Demospongiae	<i>Verongiida sp2.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Verongiida sp3.</i>	Rampante (Ra)
Demospongiae	<i>Xestospongia testudinaria</i>	Baril (Ba)
Homoscleromorpha	<i>Oscarella sp.</i>	Encroûtant mince (EF)
Homoscleromorpha	<i>Plakina sp1.</i>	Encroûtant mince (EF)
Homoscleromorpha	<i>Plakina sp2.</i>	Encroûtant mince (EF)
Homoscleromorpha	<i>Plakina sp3.</i>	Encroûtant mince (EF)
Homoscleromorpha	<i>Plakinidae sp1.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Homoscleromorpha	<i>Plakinidae sp2.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Homoscleromorpha	<i>Plakinidae sp3.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Homoscleromorpha	<i>Plakinidae sp4.</i>	Encroûtant mince (EF)
Homoscleromorpha	<i>Plakortis sp1.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Homoscleromorpha	<i>Plakortis sp2.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Homoscleromorpha	<i>Plakortis sp3.</i>	Encroûtant épaisse (EE)
Homoscleromorpha	<i>Plakortis sp4.</i>	Encroûtant épaisse (EE)

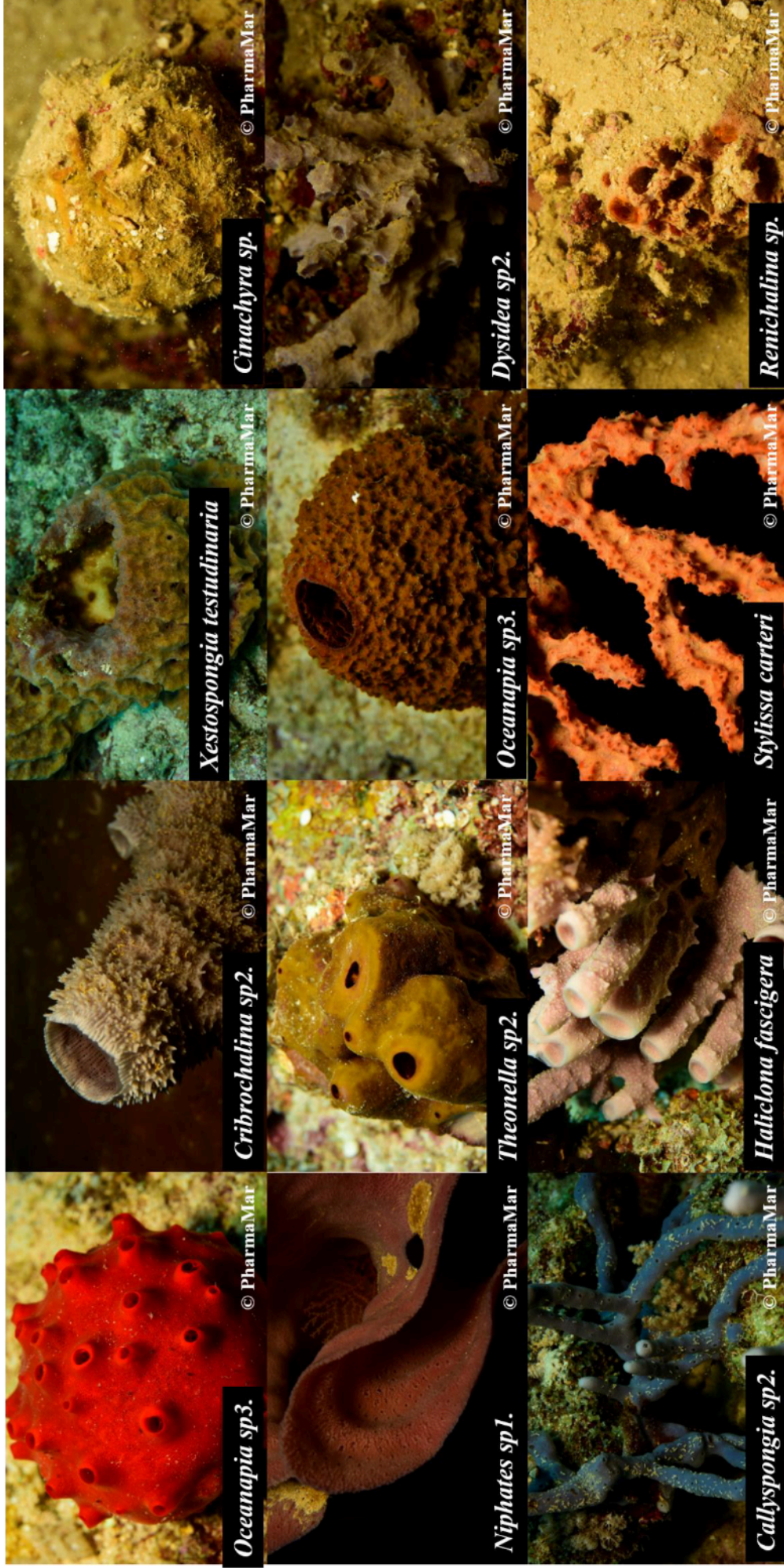
Annexe 4 : Résultats de l'analyse PERMANOVA sur la distribution de la richesse taxonomique et richesse morphologique (Chapitre 3 et 4)

	Sources de variation	Df	Sum Sqs	R ²	F	Pr(>F)
Richesse taxonomique	Profondeur	1	2.036	0.04543	6.7562	0.001
	Site	4	6.402	0.14283	5.3107	0.001
	Profondeur:Site	4	2.63	0.05867	2.1813	0.001
	Residual	112	33.756	0.75307		
Richesse morphologique	Profondeur	1	1.2255	0.09005	13.8683	0.001
	Site	4	1.6301	0.11978	4.6117	0.001
	Profondeur:Site	4	0.5915	0.04346	1.6735	0.02
	Residual	115	10.1623	0.74671		

Annexe 5 : Résultats de la régression linéaire et non linéaire entre les variables taxonomique et morphologique. RT : richesse taxonomique, Ind : diversité taxonomique

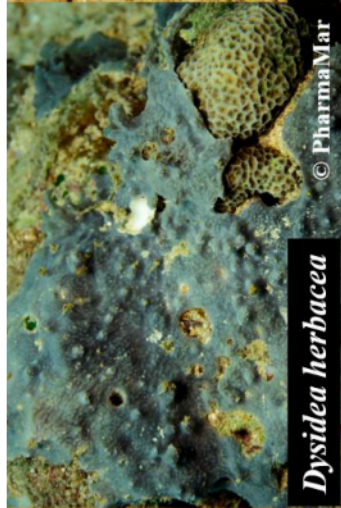
	Prédicteur	Estimate (β)	Std. Error	t value	Pr(> t)
P1	Richesse morphologique				
	Intercept	6.03426	0.39507	15.274	2.00E-16
	RT	0.17972	0.01958	9.179	6.05E-14
	Richesse morphologique				
	Intercept	-1.414	1.083	-1.306	0.195
	Ind	3.754	0.371	10.119	9.90E-01
	Diversité morphologique				
	Intercept	1.03389	0.12162	8.501	1.21E-12
	log(RT)	0.41369	0.04168	9.925	2.30E-15
	Diversité morphologique				
Intercept	0.9674	0.1251	7.732	3.58E-11	
log(Ind)	1.1961	0.1175	10.177	7.70E-16	
P2	Richesse morphologique				
	Intercept	2.8717	0.5634	5.097	6.66E-06
	RT	0.3505	0.0417	8.404	8.98E-11
	Richesse morphologique				
	Intercept	-4.0655	1.3415	-3.031	0.00404
	Ind	4.5701	0.5312	8.603	4.65E-11
	Diversité morphologique				
	Intercept	1.343809	0.085177	15.777	2.00E-16
	RT	0.048347	0.006305	7.669	1.05E-09
	Diversité morphologique				
Intercept	0.33401	0.19365	1.725	9.14E-02	
Ind	0.65153	0.07669	8.496	6.62E-11	

Annexe 6 : Quelques illustrations des OTUs collectés





© PharmaMar



© PharmaMar



© PharmaMar



© PharmaMar



© PharmaMar



© PharmaMar



© PharmaMar



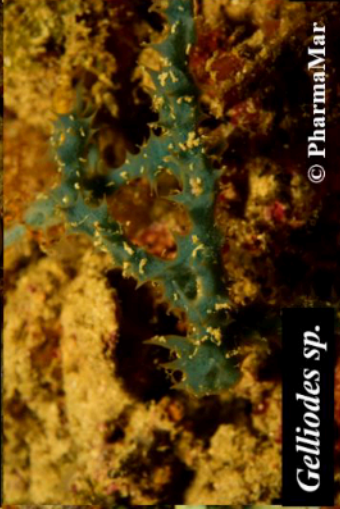
© PharmaMar



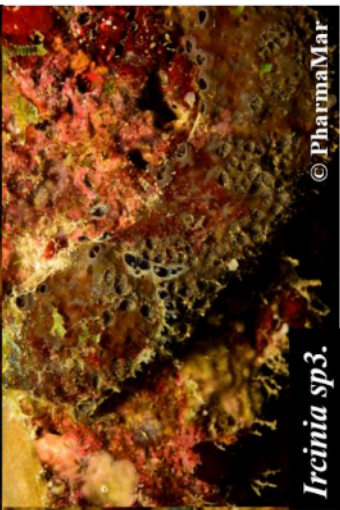
© PharmaMar



© PharmaMar



© PharmaMar



© PharmaMar

Annexe 7 : Résultats de l'analyse de SIMPER de la richesse morphologique ayant la contribution moyenne la plus élevée par profondeur et par contraste (Chapitre 4)

Espèce	Average	Ratio	Cusum	p	Contraste	Profondeur
PE	0.03	1.05	0.98	0.042	Ambavanibe_Antsiranana	P1
Co	0.04	1.53	0.72	0.001	Ambavanibe_Mahajanga	P1
Ba	0.03	0.99	0.22	0.352	Ambavanibe_Sainte Marie	P1
Am	0.03	1.19	0.13	0.009	Ambavanibe_Voltigeur	P1
Co	0.04	1.64	0.73	0.001	Antsiranana_Mahajanga	P1
PE	0.03	1.21	0.97	0.008	Antsiranana_Sainte Marie	P1
PE	0.03	1.47	1.00	0.001	Antsiranana_Voltigeur	P1
Am	0.04	1.53	0.14	0.001	Mahajanga_Sainte Marie	P1
Tu	0.03	1.03	1.00	0.004	Mahajanga_Voltigeur	P1
Am	0.03	1.27	0.14	0.01	Sainte Marie_Voltigeur	P1
BE	0.05	1.36	0.35	0.005	Ambavanibe_Antsiranana	P2
EF	0.04	1.04	0.85	0.056	Ambavanibe_Mahajanga	P2
BE	0.05	1.48	0.35	0.001	Ambavanibe_Sainte Marie	P2
BE	0.05	1.61	0.37	0.002	Ambavanibe_Voltigeur	P2
BE	0.04	1.05	0.33	0.198	Antsiranana_Mahajanga	P2
Co	0.04	1.02	0.69	0.066	Antsiranana_Sainte Marie	P2
Am	0.05	1.58	0.14	0.002	Antsiranana_Voltigeur	P2
BE	0.04	1.06	0.32	0.203	Mahajanga_Sainte Marie	P2
Am	0.04	1.14	0.12	0.029	Mahajanga_Voltigeur	P2
Am	0.04	1.35	0.14	0.006	Sainte Marie_Voltigeur	P2

Annexe 8 : Résultats des analyses statistiques (GLM) des différents pourcentages de recouvrement des substrats benthique entre les années, les stations et leurs interactions dans la Baie de Nosy Be (Chapitre 5)

<i>Prédicteurs</i>	Débris coralliens			Sable		
	<i>Odds Ratios</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>	<i>Odds Ratios</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	0.48	0.23 – 0.93	0.036	0.75	0.43 – 1.29	0.307
Années [2021]	5.13	1.97 – 14.23	0.001	0.08	0.02 – 0.25	<0.001
Années [2022]	8.47	3.07 – 25.77	<0.001	0.05	0.01 – 0.18	<0.001
Station [Heloise]	0.69	0.25 – 1.89	0.474	1.39	0.65 – 3.00	0.396
Station [Pirogue]	0.92	0.34 – 2.45	0.867	1.02	0.48 – 2.21	0.95
Années [2021] × Station [Heloise]	0.13	0.03 – 0.56	0.007	16.43	4.08 – 85.20	<0.001
Années [2022] × Station [Heloise]	0.27	0.06 – 1.11	0.071	6.99	1.39 – 59.54	0.033
Années [2021] × Station [Pirogue]	0.29	0.07 – 1.13	0.076	6.4	1.54 – 33.69	0.016
Années [2022] × Station [Pirogue]	0.25	0.06 – 1.00	0.052	10.74	2.15 – 91.28	0.009
	Coraux mous			Coraux durs		
(Intercept)	0.2	0.11 – 0.37	<0.001	0.04	0.01 – 0.12	<0.001
Années [2021]	0.3	0.08 – 0.91	0.044	1.45	0.27 – 9.13	0.667
Années [2022]	0.59	0.21 – 1.54	0.289	0.97	0.14 – 6.69	0.976
Station [Heloise]	0.05	0.00 – 0.33	0.014	1.99	0.43 – 11.95	0.394
Station [Pirogue]	0.38	0.12 – 1.09	0.085	2.47	0.57 – 14.41	0.249
Années [2021] × Station [Heloise]	10.53	0.79 – 434.04	0.103	1.14	0.13 – 9.19	0.9
Années [2022] × Station [Heloise]	1.38	0.02 – 73.05	0.855	3.92	0.44 – 36.54	0.208
Années [2021] × Station [Pirogue]	5.44	1.10 – 30.80	0.044	0.68	0.08 – 5.42	0.719
Années [2022] × Station [Pirogue]	4.34	1.04 – 19.85	0.049	0.07	0.00 – 1.55	0.152
	Eponge			Macroalgue		
(Intercept)	0.03	0.02 – 0.06	<0.001	0	0.00 – 0.00	0.996
Années [2021]	0.38	0.09 – 1.25	0.134	1	0.00 – 2.215*10 ¹⁹²	1
Années [2022]	0.54	0.16 – 1.62	0.285	93499104.8	0.00 – NA	0.997
Station [Heloise]	1.61	0.69 – 3.97	0.28	93499104.8	0.00 – NA	0.997
Station [Pirogue]	2.57	1.19 – 6.06	0.022	376258494	0.00 – NA	0.997
Années [2021] × Station [Heloise]	4.57	1.15 – 22.01	0.039	1	0.00 – 3.858*10 ¹⁶⁰	1
Années [2022] × Station [Heloise]	2.83	0.77 – 11.43	0.125	0	NA – Inf	0.996
Années [2021] × Station [Pirogue]	4.16	1.11 – 19.19	0.044	0	0.00 – 1.484*10 ⁹⁸	0.998
Années [2022] × Station [Pirogue]	1.62	0.45 – 6.32	0.469	0	NA – 7.766*10 ²¹⁹	0.996

	Coraux morts			CCA		
(Intercept)	0	0.00 – 0.00	0.993	0.01	0.00 – 0.01	<0.001
Années [2021]	18999629.6	0.00 – NA	0.995	0.33	0.09 – 0.97	0.062
Années [2022]	1	0.00 – 7.387*10 ⁷⁷	1	0	NA – 1.282×10 ¹⁶³	0.997
Station [Heloise]	6320530.76	0.00 – NA	0.995	0	NA – 1.339×10 ¹⁶²	0.997
Station [Pirogue]	44511049	0.00 – NA	0.995	0	NA – 1.282×10 ¹⁵⁷	0.997
Années [2021] × Station [Heloise]	0	NA – 6.753*10 ⁹⁵	0.995	3.01	0.00 – 8.2262*10 ¹⁰⁰	1
Années [2022] × Station [Heloise]	10.09	0.00 – 5.754*10 ⁸⁰	0.999	765539051	0.00 – 1.774×10 ¹⁵⁰	0.998
Années [2021] × Station [Pirogue]	0	NA – 4.332*10 ¹¹⁷	0.994	3.01	0.00 – 8.226×10 ¹⁰ 0	1
Années [2022] × Station [Pirogue]	0.28	0.00 – 2.287*10 ⁵⁹	1	765539051	0.00 – 1.546×10 ¹³⁸	0.998
Observations	90			90		

Annexe 9 : Résultats de l'analyse des modèles linéaires du pourcentage de recouvrement (GLM), de la richesse taxonomique (GLM) et de l'abondance (GLM.nb) des éponges par rapport aux années et stations de suivi (Chapitre 5)

Pourcentage de recouvrement				
Prédicteurs	Estimate (β)	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-3.4423	0.3439	-10.01	8.12E-16
Années2021	-0.9685	0.6464	-1.498	0.138
Années2022	-0.6151	0.5752	-1.069	0.2881
StationHeloise	0.4766	0.441	1.081	0.2831
StationPirogue	0.9443	0.4109	2.298	0.0241
Années2021:StationHeloise	1.5187	0.7357	2.064	0.0422
Années2022:StationHeloise	1.0393	0.6779	1.533	0.1291
Années2021:StationPirogue	1.4258	0.7095	2.01	0.0478
Années2022:StationPirogue	0.4794	0.662	0.724	0.4711
Richesse taxonomique				
	Estimate (β)	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0.26236	0.27735	0.946	0.3442
Années2021	-0.48551	0.44936	-1.08	0.2799
Années2022	-0.61904	0.46881	-1.32	0.1867
StationHeloise	0.37949	0.35994	1.054	0.2917
StationPirogue	0.96141	0.32609	2.948	0.0032
Années2021:StationHeloise	0.83691	0.53999	1.55	0.1212
Années2022:StationHeloise	0.76564	0.5638	1.358	0.1745
Années2021:StationPirogue	0.32644	0.51557	0.633	0.5266
Années2022:StationPirogue	0.03712	0.54938	0.068	0.9461
Abondance				
	Estimate (β)	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0.53063	0.27571	1.925	0.05428
Années2021	-0.63599	0.45202	-1.407	0.15943
Années2022	-0.34831	0.42017	-0.829	0.40713
StationHeloise	0.21131	0.37528	0.563	0.57338
StationPirogue	1.09861	0.33589	3.271	0.00107
Années2021:StationHeloise	1.22905	0.55915	2.198	0.02794
Années2022:StationHeloise	0.52266	0.5464	0.957	0.3388
Années2021:StationPirogue	0.79851	0.52439	1.523	0.12783
Années2022:StationPirogue	0.05407	0.50681	0.107	0.91504

Annexe 10 : Résultats de la variation spatio-temporelle globale de la richesse taxonomique et de l'abondance

Prédicteurs	Richesse taxonomique			Abondance		
	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)
Années	3.3978	2	0.1829	2.95	2	0.2288
Station	29.5495	2	<0.001	46.929	2	<0.001
Années:Station	4.6063	4	0.3301	5.544	4	0.2359

Annexe 11 : Contribution relative de l'abondance des éponges dans la Baie de Nosy Be (Chapitre 5)

OTUs	N	Contribution	sd	se	ci
<i>Acanthella cavernosa</i>	90	1.481	11.074	1.167	2.319
<i>Amphimedon sp.</i>	90	6.070	17.023	1.794	3.565
<i>Axinellidae sp2.</i>	90	0.633	3.902	0.411	0.817
<i>Callyspongia sp1.</i>	90	6.933	20.621	2.174	4.319
<i>Callyspongia sp2.</i>	90	3.704	18.322	1.931	3.837
<i>Callyspongia sp4.</i>	90	0.185	1.757	0.185	0.368
<i>Cinachyra sp.</i>	90	4.776	11.842	1.248	2.480
<i>Clathria (Clathriopsamma) sp.</i>	90	0.370	3.514	0.370	0.736
<i>Dendroceratida sp1.</i>	90	8.056	24.810	2.615	5.196
<i>Didiscus sp.</i>	90	2.028	11.939	1.258	2.501
<i>Haliclona sp8.</i>	90	0.702	3.341	0.352	0.700
<i>Haliclona fascigera</i>	90	4.790	15.503	1.634	3.247
<i>Haliclona (Reniera) sp.</i>	90	2.890	9.720	1.025	2.036
<i>Haplosclerida sp2.</i>	90	0.185	1.757	0.185	0.368
<i>Hexadella sp.</i>	90	3.612	14.321	1.510	2.999
<i>Liosina granularis</i>	90	4.375	15.069	1.588	3.156
<i>Petrosia sp10.</i>	90	3.981	18.454	1.945	3.865
<i>Petrosia sp18.</i>	90	0.529	3.807	0.401	0.797
<i>Petrosia sp2.</i>	90	0.556	5.270	0.556	1.104
<i>Petrosia sp4.</i>	90	4.684	18.966	1.999	3.972
<i>Plakinidae sp1.</i>	90	0.370	3.514	0.370	0.736
<i>Poecilosclerida sp5.</i>	90	1.667	7.920	0.835	1.659
<i>Pseudoceratida sp1.</i>	90	18.418	28.100	2.962	5.885
<i>Stylissa carteri</i>	90	5.116	18.481	1.948	3.871
<i>Theonella sp1.</i>	90	0.556	5.270	0.556	1.104
<i>Xestospongia sp.</i>	90	1.111	7.821	0.824	1.638

Annexe 12 : Résultats de l'analyse de SIMPER de l'abondance des éponges par rapport aux différentes stations (Chapitre 5)

Espèce	average	sd	ratio	cusum	p	Contraste
<i>Acanthella cavernosa</i>	0.025	0.038	0.655	0.847	0.429	Gorgone_Heloise
<i>Axinellidae sp2.</i>	0.018	0.027	0.663	0.934	0.090	Gorgone_Heloise
<i>Callyspongia sp1.</i>	0.063	0.013	4.990	0.534	0.008	Gorgone_Heloise
<i>Callyspongia sp2.</i>	0.021	0.018	1.179	0.871	0.208	Gorgone_Heloise
<i>Callyspongia sp4.</i>	0.009	0.014	0.663	0.962	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Cinachyra sp.</i>	0.072	0.016	4.636	0.394	0.002	Gorgone_Heloise
<i>Clathria (Clathriopsamma) sp.</i>	0.009	0.013	0.663	0.993	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Dendroceratida sp1.</i>	0.050	0.040	1.244	0.656	0.159	Gorgone_Heloise
<i>Didiscus sp.</i>	0.034	0.016	2.154	0.782	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Haliclona (Reniera) sp.</i>	0.060	0.041	1.452	0.601	0.005	Gorgone_Heloise
<i>Haliclona fascigera</i>	0.034	0.016	2.154	0.819	0.345	Gorgone_Heloise
<i>Haplosclerida sp2.</i>	0.009	0.014	0.663	0.973	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Hexadella sp.</i>	0.088	0.056	1.575	0.222	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Liosina granularis</i>	0.082	0.050	1.624	0.313	0.004	Gorgone_Heloise
<i>Petrosia sp10.</i>	0.036	0.047	0.758	0.744	0.387	Gorgone_Heloise
<i>Petrosia sp18.</i>	0.015	0.012	1.275	0.952	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Petrosia sp2.</i>	0.009	0.014	0.653	0.983	0.368	Gorgone_Heloise
<i>Petrosia sp4.</i>	0.063	0.049	1.284	0.464	0.080	Gorgone_Heloise
<i>Plakinidae sp1.</i>	0.006	0.010	0.665	1.000	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Poecilosclerida sp5.</i>	0.021	0.017	1.203	0.894	0.223	Gorgone_Heloise
<i>Pseudoceratida sp1.</i>	0.111	0.064	1.744	0.124	0.989	Gorgone_Heloise
<i>Stylissa carteri</i>	0.043	0.039	1.094	0.704	0.260	Gorgone_Heloise
<i>Xestospongia sp.</i>	0.018	0.019	0.972	0.915	0.255	Gorgone_Heloise
<i>Pseudoceratida sp1.</i>	0.335	0.038	8.730	0.364	0.001	Gorgone_Pirogue
<i>Ampimedon sp.</i>	0.157	0.049	3.206	0.534	0.001	Gorgone_Pirogue
<i>Callyspongia sp1.</i>	0.062	0.018	3.522	0.601	0.012	Gorgone_Pirogue
<i>Haliclona fascigera</i>	0.051	0.023	2.181	0.657	0.008	Gorgone_Pirogue
<i>Cinachyra sp.</i>	0.049	0.024	2.068	0.710	0.100	Gorgone_Pirogue
<i>Petrosia sp4.</i>	0.035	0.035	1.012	0.749	0.670	Gorgone_Pirogue
<i>Dendroceratida sp1.</i>	0.034	0.030	1.157	0.786	0.586	Gorgone_Pirogue
<i>Stylissa carteri</i>	0.031	0.027	1.143	0.819	0.591	Gorgone_Pirogue
<i>Haliclona sp8.</i>	0.024	0.019	1.298	0.846	0.001	Gorgone_Pirogue
<i>Petrosia sp10.</i>	0.024	0.030	0.797	0.872	0.656	Gorgone_Pirogue
<i>Haliclona (Reniera) sp.</i>	0.024	0.025	0.963	0.898	0.756	Gorgone_Pirogue
<i>Acanthella cavernosa</i>	0.019	0.022	0.837	0.918	0.632	Gorgone_Pirogue
<i>Callyspongia sp2.</i>	0.016	0.014	1.170	0.936	0.532	Gorgone_Pirogue
<i>Poecilosclerida sp5.</i>	0.016	0.014	1.170	0.953	0.523	Gorgone_Pirogue
<i>Liosina granularis</i>	0.015	0.012	1.208	0.969	0.921	Gorgone_Pirogue
<i>Xestospongia sp.</i>	0.010	0.016	0.656	0.980	0.654	Gorgone_Pirogue
<i>Theonella sp1.</i>	0.007	0.010	0.665	0.988	0.001	Gorgone_Pirogue

<i>Petrosia sp2.</i>	0.006	0.009	0.653	0.994	0.634	Gorgone_Pirogue
<i>Axinellidae sp2.</i>	0.005	0.008	0.665	1.000	0.647	Gorgone_Pirogue
<i>Pseudoceratida sp1.</i>	0.203	0.065	3.136	0.318	0.162	Heloise_Pirogue
<i>Ampimedon sp.</i>	0.125	0.044	2.859	0.515	0.018	Heloise_Pirogue
<i>Hexadella sp.</i>	0.049	0.035	1.405	0.592	0.361	Heloise_Pirogue
<i>Liosina granularis</i>	0.034	0.026	1.323	0.646	0.629	Heloise_Pirogue
<i>Haliclona fascigera</i>	0.027	0.018	1.513	0.688	0.769	Heloise_Pirogue
<i>Haliclona (Reniera) sp.</i>	0.024	0.021	1.131	0.726	0.775	Heloise_Pirogue
<i>Petrosia sp4.</i>	0.020	0.031	0.662	0.758	0.943	Heloise_Pirogue
<i>Haliclona sp8.</i>	0.020	0.015	1.283	0.789	0.143	Heloise_Pirogue
<i>Didiscus sp.</i>	0.018	0.008	2.250	0.817	0.223	Heloise_Pirogue
<i>Cinachyra sp.</i>	0.017	0.013	1.306	0.844	0.997	Heloise_Pirogue
<i>Callyspongia sp1.</i>	0.017	0.013	1.300	0.871	0.991	Heloise_Pirogue
<i>Stylissa carteri</i>	0.011	0.010	1.048	0.887	0.984	Heloise_Pirogue
<i>Axinellidae sp2.</i>	0.010	0.012	0.890	0.904	0.667	Heloise_Pirogue
<i>Petrosia sp18.</i>	0.008	0.007	1.289	0.917	0.249	Heloise_Pirogue
<i>Dendroceratida sp1.</i>	0.006	0.007	0.831	0.927	0.999	Heloise_Pirogue
<i>Petrosia sp10.</i>	0.006	0.007	0.833	0.935	0.861	Heloise_Pirogue
<i>Theonella sp1.</i>	0.005	0.008	0.662	0.943	0.426	Heloise_Pirogue
<i>Callyspongia sp4.</i>	0.005	0.007	0.658	0.951	0.640	Heloise_Pirogue
<i>Haplosclerida sp2.</i>	0.005	0.007	0.658	0.958	0.640	Heloise_Pirogue
<i>Poecilosclerida sp5.</i>	0.005	0.007	0.658	0.966	0.980	Heloise_Pirogue
<i>Callyspongia sp2.</i>	0.005	0.007	0.658	0.973	0.979	Heloise_Pirogue
<i>Clathria (Clathriopsamma) sp.</i>	0.005	0.007	0.658	0.980	0.658	Heloise_Pirogue
<i>Xestospongia sp.</i>	0.005	0.007	0.658	0.987	0.915	Heloise_Pirogue
<i>Acanthella cavernosa</i>	0.004	0.006	0.663	0.994	0.805	Heloise_Pirogue
<i>Plakinidae sp1.</i>	0.004	0.006	0.661	1.000	0.628	Heloise_Pirogue

Annexe 13 : Résultats de l'analyse de SIMPER du pourcentage de couverture des éponges par rapport aux différentes stations (Chapitre 5)

Espèce	average	sd	ratio	cusum	p	Contraste
<i>Liosina granularis</i>	0.118	0.081	1.456	0.133	0.004	Gorgone_Heloise
<i>Callyspongia sp1.</i>	0.091	0.010	8.760	0.236	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Pseudoceratina sp1.</i>	0.079	0.056	1.399	0.324	0.993	Gorgone_Heloise
<i>Haliclona fascigera</i>	0.075	0.050	1.489	0.408	0.176	Gorgone_Heloise
<i>Didiscus sp.</i>	0.074	0.029	2.552	0.491	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Hexadella sp.</i>	0.069	0.055	1.253	0.569	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Petrosia sp4.</i>	0.055	0.044	1.257	0.631	0.238	Gorgone_Heloise
<i>Cinachyra sp.</i>	0.050	0.030	1.633	0.687	0.008	Gorgone_Heloise
<i>Haliclona (Reniera) sp.</i>	0.045	0.028	1.597	0.737	0.015	Gorgone_Heloise
<i>Dendroceratida sp1.</i>	0.041	0.031	1.336	0.783	0.345	Gorgone_Heloise
<i>Stylissa carteri</i>	0.034	0.030	1.145	0.821	0.442	Gorgone_Heloise
<i>Xestospongia sp.</i>	0.032	0.035	0.901	0.857	0.219	Gorgone_Heloise
<i>Petrosia sp10.</i>	0.022	0.027	0.811	0.882	0.494	Gorgone_Heloise
<i>Clathria (Clathriopsamma) sp.</i>	0.022	0.033	0.663	0.906	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Petrosia sp18.</i>	0.014	0.015	0.972	0.922	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Callyspongia sp2.</i>	0.013	0.013	1.039	0.937	0.440	Gorgone_Heloise
<i>Axinellidae sp2.</i>	0.013	0.015	0.905	0.952	0.350	Gorgone_Heloise
<i>Poecilosclerida sp5.</i>	0.013	0.012	1.119	0.967	0.445	Gorgone_Heloise
<i>Acanthella cavernosa</i>	0.012	0.019	0.651	0.980	0.544	Gorgone_Heloise
<i>Callyspongia sp4.</i>	0.005	0.007	0.661	0.986	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Haplosclerida sp2.</i>	0.005	0.007	0.661	0.991	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Petrosia sp2.</i>	0.004	0.007	0.649	0.996	0.496	Gorgone_Heloise
<i>Plakinidae sp1.</i>	0.003	0.005	0.664	1.000	0.001	Gorgone_Heloise
<i>Pseudoceratina sp1.</i>	0.382	0.070	5.481	0.417	0.001	Gorgone_Pirogue
<i>Amphimedon sp.</i>	0.118	0.022	5.349	0.545	0.001	Gorgone_Pirogue
<i>Haliclona fascigera</i>	0.088	0.058	1.517	0.641	0.061	Gorgone_Pirogue
<i>Callyspongia sp1.</i>	0.060	0.006	10.875	0.707	0.066	Gorgone_Pirogue
<i>Petrosia sp4.</i>	0.040	0.034	1.184	0.751	0.537	Gorgone_Pirogue
<i>Cinachyra sp.</i>	0.034	0.023	1.484	0.788	0.183	Gorgone_Pirogue
<i>Dendroceratida sp1.</i>	0.032	0.028	1.149	0.823	0.590	Gorgone_Pirogue
<i>Stylissa carteri</i>	0.026	0.028	0.917	0.852	0.654	Gorgone_Pirogue
<i>Haliclona (Reniera) sp.</i>	0.021	0.024	0.874	0.875	0.792	Gorgone_Pirogue
<i>Petrosia sp10.</i>	0.018	0.023	0.787	0.894	0.631	Gorgone_Pirogue
<i>Liosina granularis</i>	0.016	0.014	1.121	0.911	0.930	Gorgone_Pirogue
<i>Xestospongia sp.</i>	0.015	0.023	0.654	0.927	0.870	Gorgone_Pirogue
<i>Haliclona sp8.</i>	0.014	0.011	1.322	0.943	0.001	Gorgone_Pirogue
<i>Callyspongia sp2.</i>	0.012	0.012	1.041	0.957	0.494	Gorgone_Pirogue
<i>Poecilosclerida sp5.</i>	0.012	0.012	1.041	0.970	0.462	Gorgone_Pirogue
<i>Acanthella cavernosa</i>	0.011	0.013	0.865	0.982	0.587	Gorgone_Pirogue
<i>Axinellidae sp2.</i>	0.009	0.011	0.819	0.992	0.794	Gorgone_Pirogue

<i>Theonella sp1.</i>	0.004	0.006	0.663	0.996	0.001	Gorgone_Pirogue
<i>Petrosia sp2.</i>	0.004	0.005	0.649	1.000	0.615	Gorgone_Pirogue
<i>Pseudoceratina sp1.</i>	0.214	0.068	3.132	0.325	0.193	Heloise_Pirogue
<i>Amphimedon sp.</i>	0.081	0.020	4.045	0.448	0.029	Heloise_Pirogue
<i>Liosina granularis</i>	0.057	0.042	1.361	0.533	0.411	Heloise_Pirogue
<i>Haliclona fascigera</i>	0.049	0.035	1.396	0.607	0.866	Heloise_Pirogue
<i>Didiscus sp.</i>	0.043	0.019	2.283	0.673	0.148	Heloise_Pirogue
<i>Hexadella sp.</i>	0.041	0.035	1.193	0.735	0.332	Heloise_Pirogue
<i>Haliclona (Reniera) sp.</i>	0.022	0.015	1.477	0.768	0.703	Heloise_Pirogue
<i>Stylissa carteri</i>	0.019	0.014	1.388	0.797	0.907	Heloise_Pirogue
<i>Dendroceratida sp1.</i>	0.016	0.020	0.794	0.820	0.948	Heloise_Pirogue
<i>Petrosia sp4.</i>	0.015	0.023	0.661	0.843	0.950	Heloise_Pirogue
<i>Xestospongia sp.</i>	0.015	0.023	0.659	0.866	0.855	Heloise_Pirogue
<i>Callyspongia sp1.</i>	0.014	0.011	1.236	0.887	0.990	Heloise_Pirogue
<i>Cinachyra sp.</i>	0.014	0.013	1.065	0.907	0.979	Heloise_Pirogue
<i>Clathria (Clathriopsamma) sp.</i>	0.013	0.019	0.659	0.927	0.629	Heloise_Pirogue
<i>Haliclona sp8.</i>	0.010	0.008	1.306	0.942	0.166	Heloise_Pirogue
<i>Petrosia sp18.</i>	0.008	0.009	0.975	0.955	0.460	Heloise_Pirogue
<i>Axinellidae sp2.</i>	0.008	0.009	0.945	0.967	0.840	Heloise_Pirogue
<i>Petrosia sp10.</i>	0.005	0.005	0.967	0.975	0.895	Heloise_Pirogue
<i>Callyspongia sp4.</i>	0.003	0.004	0.657	0.979	0.599	Heloise_Pirogue
<i>Haplosclerida sp2.</i>	0.003	0.004	0.657	0.983	0.599	Heloise_Pirogue
<i>Poecilosclerida sp5.</i>	0.003	0.004	0.657	0.986	0.967	Heloise_Pirogue
<i>Theonella sp1.</i>	0.002	0.004	0.661	0.990	0.529	Heloise_Pirogue
<i>Acanthella cavernosa</i>	0.002	0.004	0.661	0.994	0.872	Heloise_Pirogue
<i>Callyspongia sp2.</i>	0.002	0.003	0.659	0.997	0.975	Heloise_Pirogue
<i>Plakinidae sp1.</i>	0.002	0.003	0.660	1.000	0.654	Heloise_Pirogue

Annexe 14 : Résultats de l'analyse PERMANOVA sur la distribution de l'abondance et du pourcentage de recouvrement des éponges par rapport aux stations et les années de suivi (Chapitre 5)

		Df	Sum Sqs	R2	F	Pr(>F)
Abondance	Années	2	0.295	0.124	0.933	0.516
	Stations	2	1.452	0.610	4.596	0.002
	Résiduel	4	0.632	0.266		
Pourcentage de recouvrement	Années	2	0.454	0.186	1.474	0.177
	Stations	2	1.368	0.561	4.437	0.001
	Résiduel	4	0.617	0.253		

Annexe 15 : Sélection du modèle le plus parcimonieux basé avec $\Delta < 2$

	CCA	DC	HC	MA	OT	Ru	Sa	SC	DF	LogLik	AICc	delta	weight
Pourcentage de recouvrement			1.249			-1.463			4.00	-274.76	558.00	0.00	0.26
			1.224	-0.592		-1.503			5.00	-274.17	559.00	1.05	0.16
	-0.576		1.258			-1.488			5.00	-274.20	559.10	1.11	0.15
			1.071			-3.264	-1.739	-1.028	5.00	-274.44	559.60	1.61	0.12
			1.261			-1.950	-0.592		5.00	-274.53	559.80	1.78	0.11
Richesse taxonomique		-0.354	1.260			-1.450			5.00	-274.55	559.80	1.82	0.11
			1.260		-0.305	-1.482			5.00	-274.61	559.90	1.93	0.10
						-0.445			3.00	-155.89	318.10	0.00	0.35
						-0.463		-0.134	4.00	-155.47	319.40	1.35	0.18
			0.135			-0.402			4.00	-155.49	319.50	1.41	0.18
Abondance			0.278		0.104	-0.437			4.00	-155.63	319.70	1.68	0.15
							0.368		4.00	-155.72	319.90	1.85	0.14
						-0.558			3.00	-220.35	447.00	0.00	0.34
						-0.936	-0.520		4.00	-219.62	447.70	0.73	0.23
	-0.167								2.00	-222.08	448.30	1.33	0.17
					-0.567			4.00	-220.19	448.80	1.87	0.13	
		0.161			-0.507			4.00	-220.22	448.90	1.93	0.13	

Annexe 16 : Résultats des analyses du modèle linéaire (LM) de l'abondance, de la richesse taxonomique ainsi que le pourcentage de recouvrement par rapport aux différents substrats benthiques

Pourcentage de recouvrement					
Variables	Estimate (β)	Se	adj.se	z-value	Pr(> z)
Hard Coral	1.227	0.594	0.602	2.037	0.042
Rubble	-1.738	0.882	0.889	1.955	0.051
Macroalgae	-0.592	0.553	0.561	1.055	0.291
CCA	-0.576	0.553	0.561	1.028	0.304
Sable	-1.190	1.045	1.056	1.127	0.260
Soft Coral	-1.028	0.599	0.607	1.692	0.091
Dead Coral	-0.354	0.555	0.563	0.628	0.530
Other	-0.305	0.556	0.564	0.540	0.589
Richesse taxonomique					
Rubble	-0.438	0.150	0.152	2.879	0.004
Soft Coral	-0.134	0.148	0.150	0.892	0.372
Hard Coral	0.198	0.167	0.169	1.173	0.241
Other	0.104	0.147	0.150	0.695	0.487
Sable	0.368	0.147	0.149	2.466	0.014
Abondance					
Rubble	-0.658	0.388	0.392	1.677	0.094
Sable	-0.520	0.436	0.442	1.176	0.239
CCA	-0.167	0.302	0.306	0.547	0.584
Hard Coral	0.161	0.318	0.322	0.500	0.617

Annexe 17 : Résultats de l'analyse du modèle linéaire de l'abondance (LM) des éponges par rapport aux années et stations de suivi (Chapitre 6)

	Estimate (β)	Std.Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	3.231	0.270	11.955	0.000
Years2021	-0.027	0.382	-0.071	0.944
Years2022	0.939	0.382	2.457	0.024
StationsHeloise	0.157	0.382	0.411	0.686
StationsPirogue	1.298	0.382	3.396	0.003
Years2021:StationsHeloise	0.782	0.541	1.446	0.165
Years2022:StationsHeloise	-0.133	0.541	-0.246	0.809
Years2021:StationsPirogue	0.713	0.541	1.318	0.204
Years2022:StationsPirogue	-0.857	0.541	-1.585	0.130

Annexe 18 : Résultats de la variation de l'abondance de l'ensemble des OTU ainsi que les OTUs majeurs par rapport aux années de suivi

	Années	Abondance	sd	se	ci
Ensemble des OTU	2020	50.22	40.42	13.47	31.07
	2021	93.11	86.39	28.80	66.41
	2022	91.44	66.84	22.28	51.38
<i>Amphimedon sp.</i>	2021	54.50	61.56	25.13	64.61
	2022	63.75	67.90	33.95	108.04
<i>Pseudoceratina sp1.</i>	2020	13.17	17.60	5.08	11.18
	2021	7.21	9.69	2.59	5.59
	2022	4.58	2.91	0.84	1.85

Annexe 19 : Résultats de l'analyse du modèle linéaire globale de l'abondance de l'ensemble des OTU ainsi que les OTUs majeurs

		Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
Ensemble des OTU	Années	1.836	2	4.1882	0.0321
	Stations	7.4154	2	16.9156	7.35E-05
	Années:Stations	2.0428	4	2.33	0.09523
	Résiduels	3.9454	18		
<i>Amphimedon sp.</i>	Années	2917	1	1.1682	0.3156
	Stations	15302	1	6.128	0.04249
	Années:Stations	0			
	Résiduels	17479	7		
<i>Pseudoceratina sp1.</i>	Années	1.3288	2	0.8453	0.43942
	Stations	6.8611	2	4.3644	0.02169
	Années:Stations	1.8783	3	0.7965	0.50551
	Résiduels	23.5809	30		

Annexe 20 : Résultats de la variation de l'abondance de l'ensemble des OTU ainsi que les OTUs majeurs par rapport aux stations de suivi

	Stations	Abondance	sd	se	ci
Ensemble des OTU	Gorgone	37.78	22.33	7.44	17.16
	Heloise	52.33	19.09	6.36	14.68
	Pirogue	144.67	80.43	26.81	61.82
<i>Amphimedon sp.</i>	Gorgone	4.00	3.46	2.00	8.61
	Pirogue	81.43	58.27	22.02	53.89
<i>Pseudoceratina sp1.</i>	Gorgone	2.67	2.25	0.92	2.36
	Heloise	3.93	3.52	0.94	2.03
	Pirogue	13.50	15.44	3.64	7.68