



HAL
open science

Effets des Aires Marines Protégées sur la structure, la régulation et le potentiel de récupération des assemblages coralliens de Madagascar

Mahery Randrianarivo

► To cite this version:

Mahery Randrianarivo. Effets des Aires Marines Protégées sur la structure, la régulation et le potentiel de récupération des assemblages coralliens de Madagascar. Océanographie. Université de la Réunion; Institut halieutique et des sciences marines (Tuléar, Madagascar), 2023. Français. <NNT : 2023LARE0002>. <tel-04103188>

HAL Id: tel-04103188

<https://theses.hal.science/tel-04103188v1>

Submitted on 23 May 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire HAL, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

Université de La Réunion
E.D. Sciences Technologie Santé
UMR Ecologie marine TROPICALE des océans Pacifique et IndiEn (ENTROPIE)
Université de Toliara – Madagascar
E.D. Sciences Marines et Halieutiques
Institut Halieutique et des Sciences Marines (IHSM)

Thèse en co-tutelle

Présentée pour l'obtention du grade de Docteur :
Université de La Réunion, discipline : **Biologie marine**
Université de Toliara, discipline : **Océanologie appliquée**

Effets des Aires Marines Protégées sur la structure, la régulation et le potentiel de récupération des assemblages coralliens de Madagascar

Par **Mahery H. RANDRIANARIVO**

Soutenue le 10 mars 2023 à l'Université de La Réunion devant le jury composé de :

Pascale CHABANET	DR, Institut de Recherche pour le Développement	Présidente du Jury
Tarik MEZIANE	PR, Muséum National d'Histoire Naturelle	Rapporteur
David OBURA	CR, Coastal Oceans Research and Development Indian Ocean	Rapporteur
Karine POTHIN	Dir, Réserve Naturelle Marine de La Réunion	Examinatrice
Thierry LAVITRA	MCF, Université de Toliara	Examinateur
Lucie PENIN	MCF, Université de La Réunion	Co-encadrante de Thèse
Gildas TODINANAHAARY	MCF, Université de Toliara	Co-directeur de Thèse
Mehdi ADJEROUD	DR, Institut de Recherche pour le Développement	Directeur de Thèse

Comme la plupart des récifs coralliens à travers le monde, ceux de Madagascar ont été impactés par de nombreuses perturbations, d'origine naturelle et anthropique, dont la fréquence et l'intensité ont augmenté au cours des cinq dernières décennies. Ce déclin a considérablement réduit les biens et les services fournis par ces récifs coralliens aux populations humaines. Face à ce constat alarmant, de nombreuses initiatives ont été entreprises pour limiter l'impact de ces perturbations et augmenter la résilience de ces écosystèmes. Dans ce contexte, les Aires Marines Protégées (AMPs) sont un des outils de gestion et de conservation les plus largement utilisés. L'étude des récifs coralliens de Madagascar a débuté dans les années 1960, avec l'inventaire des communautés récifales de la région de Toliara (Tuléar). Par la suite, des travaux ont été menés sur la structuration spatiale et l'impact de certaines perturbations, comme les événements de blanchissement corallien. Mais ces études ont le plus souvent concerné un seul site (échelle locale) et ont été réalisées avec des méthodologies différentes, limitant ainsi les comparaisons entre régions (échelle régionale). Par ailleurs, les capacités de récupération et de résilience restent largement peu documentées à l'échelle régionale. Si l'effet positif des AMPs sur les petites pêcheries côtières a pu être mis en évidence, celui sur les communautés coralliennes n'a pas été rigoureusement abordé. C'est dans ce contexte que ce travail de recherche doctorale a été initié, avec pour objectif principal d'examiner l'effet des AMPs sur la structure spatiale, les processus de régulation et le potentiel de récupération des assemblages coralliens de Madagascar. L'approche multi-échelles, incluant les échelles locale et régionale, et multicritères, avec de nombreux descripteurs des assemblages coralliens, est une des originalités de ce travail.

Au total, 18 stations d'échantillonnages ont été réparties dans trois régions : Masoala au nord-est, Nosy-Be au nord-ouest et Salary Nord au sud-ouest. Dans chaque région, six stations ont été mises en place, trois dans des zones pêchées et trois dans des zones non pêchées d'AMP. Trois transect-couloirs de 10 m² (10 × 1 m) ont été prospectés à chaque station entre mars et octobre 2020, pour déterminer la composition taxonomique, la richesse générique, l'indice de diversité de Shannon, et l'abondance des colonies adultes et juvéniles (en distinguant les quatre principaux traits d'histoire de vie : compétitifs, généralistes, opportunistes, tolérants aux stress) de coraux scléactiniaires (et de l'hydrocoralliaire *Millepora*). Le pourcentage de recouvrement en corail, en macroalgues, turf et algues calcaires encroûtantes, a été estimé à l'aide de trois transects linéaires de 10 m de long, placés au centre des transect-couloirs. A chaque station, trois transect-couloirs de 250 m² (50 × 5 m) ont permis de quantifier la biomasse des poissons herbivores. La rugosité du substrat a été estimée visuellement en distinguant cinq catégories (0 = aucun relief, 5 = exceptionnellement complexe avec

de nombreuses grottes et surplombs). Le recouvrement en algues, la biomasse des poissons herbivores la rugosité, le niveau de protection (zones pêchées vs. AMPs), et la localisation géographique ont été retenus comme variables explicatives de la structure des assemblages coralliens. Les données de diversité, abondance, et recouvrement des assemblages coralliens, les données de recouvrement algal et de biomasse en poissons herbivores, couplées avec celles sur les stress thermiques (anomalies de température au cours des 40 dernières années), ont permis de calculer un Indice de Récupération (RI) à l'aide de la méthode TOPSIS (*Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution*).

Les résultats ont mis en évidence une forte hétérogénéité spatiale de tous les descripteurs des assemblages coralliens, aux échelles locale et/ou régionale. A Masoala, des abondances élevées, et notamment des taxa tolérants aux stress et compétitifs, comme *Acropora* et *Pocillopora*, ont été enregistrées. Les assemblages coralliens de Salary Nord sont caractérisés par des abondances plus faibles, notamment des taxa compétitifs. A Nosy-Be, une forte diversité, abondance et couverture corallienne, avec des valeurs entre 42 et 70%, a été enregistrée. Des modèles linéaires à effets mixtes ont montré que la structure spatiale des assemblages coralliens était principalement influencée par la biomasse en poissons herbivores, la rugosité du substrat, et la couverture en algues calcaires encroûtantes. Les résultats montrent également un effet positif des AMPs sur tous les descripteurs à l'exception de la composition taxonomique. Concernant les processus de régulation, nos résultats montrent que pour la plupart des genres dominants, la variation spatiale de la densité de colonies juvéniles et adultes est positivement corrélée, ce qui suggère la prépondérance d'un modèle de type « limitation par le recrutement », bien que quelques taxa semblent plutôt régulés par les événements post-fixation. A l'exception du genre *Porites*, la variation spatiale de la densité de juvéniles n'est pas influencée par les AMPs, alors qu'un tel effet a été mis en évidence pour les colonies adultes d'*Acropora*, *Montipora*, *Seriatopora* et *Porites*. Une forte variation du RI a été observée aux échelles locale et régionale, avec un potentiel de récupération des assemblages coralliens plus élevé à Masoala, probablement en lien avec des anomalies de températures moins fréquentes dans cette région, comparativement aux récifs de la côte ouest où ces anomalies sont plus fréquentes et la pression anthropique plus élevée. Les stations avec les plus fortes densités en coraux juvéniles ont généralement un RI plus important, suggérant que la capacité de récupération des assemblages coralliens est fortement liée au processus de recrutement. L'effet positif des AMPs sur le RI n'a été observé qu'à Nosy-Be, où la mise en réserve est la plus ancienne (1966) et les mesures de contrôle plus efficaces qu'aux AMPs de Masoala et Salary Nord.

L'ensemble des résultats plaide pour un renforcement des mesures de gestion et de conservation, avec des actions plus particulièrement focalisées sur la protection des processus de recrutement et des capacités de récupération des assemblages coralliens. Le contrôle de l'application

des mesures de protection est un aspect important, et la mise en place d'Aires Marines Gérées Localement (LMMAs, *locally managed marine areas*), qui a montré son efficacité pour gérer les ressources halieutiques, paraît être une solution bien adaptée pour les assemblages coralliens de Madagascar. Les mesures de protection doivent être maintenues dans le temps, dans la mesure où l'efficacité des AMPs augmente avec leur âge. Ce travail représente une base de référence contemporaine solide pour suivre l'évolution des assemblages coralliens, et pour aider les gestionnaires dans leur prise de décision pour une conservation efficace des récifs coralliens de Madagascar.

Mots clés : Récifs coralliens ; Coraux scléactiniaires ; Structure des communautés ; Régulation des populations ; Potentiel de récupération ; AMPs ; Madagascar.

Like most coral reefs around the world, those of Madagascar have been impacted by numerous natural and anthropogenic disturbances, which have increased in frequency and intensity over the past five decades. This decline has considerably reduced the goods and services provided by these coral reefs to human populations. Many initiatives have sought to address limiting the impact of these disturbances and increasing these ecosystems' resilience. In this context, Marine Protected Areas (MPAs) are one of the most widely used management and conservation tools. Studies on coral reefs in Madagascar began in the 1960s, with the inventory of reef communities in the Toliara (Tulear) region. Subsequent studies have focused on the spatial structure and the impact of disturbances such as coral bleaching events. However, these studies typically concern a single site and use different methodologies, thus limiting comparisons between the regions of Madagascar. Furthermore, recovery and resilience capacities remain largely undocumented at the regional scale. While there are demonstrated positive effects of MPAs on small-scale coastal fisheries, the effects on coral communities have not been rigorously addressed. In this context, this PhD research program was initiated to examine the effect of MPAs on the spatial structure, regulation processes, and recovery potential of coral assemblages in Madagascar. The multi-criteria and multi-scale approach, with numerous coral descriptors across site and regional scales, is one of the original features of this work.

A total of 18 sampling stations were distributed in three regions: Masoala in the northeast, Nosy-Be in the northwest, and Salary Nord in the southwest. In each region, six stations were established, three in fished areas and three in unfished areas (MPAs). Three randomly replicated belt-transects of 10 m² (10 × 1 m) were surveyed at each station between March and October 2020 to determine taxonomic composition, generic richness, Shannon diversity index, and colony abundance for juveniles and adults, distinguishing between the four main life history traits (competitive, generalist, opportunistic, stress tolerant). The percent cover of scleractinian corals (and the hydrocoral *Millepora*), macroalgae, turf algae, and crustose coralline algae (CCA) was estimated at each station using three line intercept transects (LIT) of 10 m, placed in the middle of the belt-transects. Biomass of herbivorous fishes was estimated at each station using underwater visual censuses on three belt-transects of 250 m² (50 × 5 m). We also estimated the substrate rugosity with a visual assessment of reef topography, graded from 0 (no vertical relief) to 5 (exceptionally complex with numerous caves and overhangs). Cover of algae, herbivorous fish biomass, rugosity, fishing protection level, and geographic location were recorded to estimate their potential influence on the spatial variation of coral assemblages ("explanatory variables"). Data on coral diversity, abundance and cover, algal cover and herbivorous fish biomass, coupled with those on thermal stress (temperature anomalies

over the last 40 years), allowed the calculation of a Recovery Index (RI) using the TOPSIS (Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution) method.

The results showed a strong spatial heterogeneity of all coral descriptors, at site and/or regional scales. At Masoala, high colony abundances were recorded, particularly of stress-tolerant and competitive taxa such as *Acropora* and *Pocillopora*. Coral assemblages at Salary Nord were characterized by lower abundances, especially of competitive taxa. At Nosy-Be, high diversity, abundance and coral cover (with values between 42 and 70%) were recorded. Linear mixed effects models showed that the spatial structure of coral assemblages was mainly influenced by herbivorous fish biomass, rugosity, and CCA cover. The results also showed a positive effect of MPAs on all descriptors except taxonomic composition. Concerning the regulation processes, we found that for most of the dominant genera, the spatial variation of juvenile and adult densities was positively correlated, potentially underscoring the "recruitment-limitation" regulation model, though other taxa seem to be regulated by post-settlement events instead. Except for *Porites*, spatial variation in juvenile density was not influenced by MPAs, whereas such an effect was found for adult colonies of *Acropora*, *Montipora*, *Seriatopora* and *Porites*. Strong variation in RI was observed at site and regional scales, with a higher potential for recovery at Masoala, probably related to less frequent temperature anomalies in this region, compared to the west coast where such anomalies are more frequent and anthropogenic pressure is higher. Stations with the highest densities of juvenile corals generally have greater RI, suggesting the important role of recruitment processes in the recovery of coral assemblages. A positive effect of MPAs on RI was recorded in Nosy-Be, which harbors the oldest unfished areas of Madagascar (since 1966), and where control measures are more effective compared to Masoala and Salary Nord.

Our results plead for a reinforcement of management and conservation measures, with actions focused on the protection during recruitment processes and of the recovery capacities of the coral assemblages. Important aspects include enforcement and the establishment of locally managed marine areas (LMMAs), which have proven effective in managing fisheries resources and appear to be a well-suited conservation action for coral assemblages in Madagascar. As the effectiveness of LMMAs increases with time, protection measures must be sustained. This work represents a solid contemporary baseline to assist researchers and managers in monitoring the evolution of coral assemblages and making effective conservation decisions for Madagascar's coral reefs.

Keywords: Coral reefs; Scleractinian corals; Community structure; Population regulation; Recovery potential; MPAs; Madagascar.

« *Ny fianarana no lova tsara indrindra* » ...

En la mémoire de *Juliette E. Rahanta Arisoa*

Remerciements

« *Tao-trano tsy hefa irery* », il n'était pas envisageable pour moi tout seul d'exécuter et d'achever cette thèse. Je tiens à exprimer mes sincères remerciements aux personnes et entités qui ont bien voulu contribuer et collaborer pour son bon déroulement.

Mes premiers mots de remerciements reviennent à mon directeur Mehdi Adjeroud et co-directeur Gildas Todinanahary, qui auront été formidables depuis le matin du 23 mars 2018 à Toliara, où l'on discutait du déroulement de mon stage de master et d'un éventuel montage d'un projet de thèse, jusqu'au moment où j'écris ces lignes. Merci Mehdi d'avoir été présent et du dévouement que tu as exprimé pour que je puisse franchir toutes les étapes de cette thèse. Aux moments où tu as su élever la voix contre moi quand il fallait, aux moments où à part la thèse on a partagé des moments conviviaux. Merci Gildas d'avoir servi de modèle pour le jeune étudiant que j'étais de poursuivre mon parcours jusqu'au doctorat. Merci de m'avoir permis de dispenser quelques heures de TP et TD à des étudiants de l'IHSM. Je remercie également Lucie Penin d'avoir co-encadré cette thèse. Merci pour ton soutien sur les dimensions scientifiques de la thèse et sur mes démarches administratives lors de mes séjours à La Réunion, lorsque j'avais utilisé votre boîte aux lettres, lorsque j'avais eu une entorse au genou. Merci de la confiance totale que vous m'avez accordée.

Je remercie la région Réunion et l'Union Européenne, dans le cadre de leur programme opérationnel européen INTERREG V 2014-2020, ainsi que le LMI-MIKAROKA (IHSM-IRD-CNRO), qui ont respectivement assuré le financement de la thèse et les travaux de terrain, et sans qui la réalisation de la thèse n'aurait pas été possible.

Je tiens à remercier les rapporteurs, Messieurs David Obura et Tarik Meziane, et les examinateurs, Mesdames Pascale Chabanet et Karine Pothin, et Monsieur Thierry Lavitra, d'avoir bien voulu évaluer ce manuscrit.

Je remercie également les membres du comité de suivi de thèse : Madame Maggy Nugues, et Messieurs Thierry Lavitra, Frédéric Ramahatratra, Lionel Bigot et François Guilhaumon, pour les précieuses discussions à chaque début d'année d'inscription qui ont renforcé les réflexions scientifiques de ce travail. Et un grand merci à François pour m'avoir accompagné lors des analyses statistiques des données.

Mes très sincères remerciements à Madame Irène Rasoamananto (directrice de l'IHSM), Monsieur Jamal Mahafina (ancien directeur de l'IHSM), Monsieur Edouard Mara (directeur de l'école doctorale SMH de l'Université de Toliara), Monsieur Matthieu LeCorre (directeur de l'UMR ENTROPIE) et Madame Claude-Anne Gauthier (ancienne représentante de l'IRD à Madagascar) d'avoir facilité et appuyé les démarches administratives, comme lors de mes inscriptions, demandes de permis de recherche, demandes de visa, etc.

Je suis reconnaissant envers le Centre National de Recherche Océanographique, Madagascar National Park et Wildlife Conservation Society qui ont généreusement offert leur appui technique et logistique pour les travaux de terrain.

Il me tient à cœur de remercier mes professeurs à l'IHSM (du L1 au M1) et à l'Université de La Réunion (lors de mon M2) pour les connaissances et valeurs transmises.

Je remercie Rado Botosoamananto, qui après m'avoir appris beaucoup de choses lors de mon Master, a partagé encore et encore les hauts et les bas rencontrés durant ces 5 années à travailler en synergie.

Merci aux personnes qui m'ont aidé à collecter les données poissons et anomalies de température : Andry, Jacques, Johanès et Max. Aussi, aux responsables de centre de plongée, techniciens et marins qui nous ont accompagné sur le terrain : Fred et Etienne (Salary Bay Diving à Salary Nord) ; Rachide, Hambabe et Julandio (CNRO et MNP à Nosy-Be), Rivo, Angelin et Dédé (MNP à Masoala).

Un immense merci à ma femme et mes filles pour leur soutien infaillible et de m'avoir donné la force et motivation chaque jour pour que je puisse achever cette thèse. Également, à mes parents et mes sœurs qui m'ont éduqué et épaulé.

Misaotra ary mankasitraka anareo rehetra!

Cette thèse a été réalisée en cotutelle entre l'Université de La Réunion, Ecole Doctorale 542 Sciences Technologie et Santé, et l'Université de Toliara, Madagascar, Ecole Doctorale Sciences Marines et Halieutique. L'encadrement a été conjointement assuré par Mehdi Adjeroud (Institut de Recherche pour le Développement, IRD, UMR ENTROPIE), directeur, Gildas Todinanahary (Institut Halieutique et des Sciences Marines, IHSM), co-directeur, et Lucie Penin (Université de La Réunion, UMR ENTROPIE), co-encadrante de cette thèse. Les laboratoires qui m'ont accueilli sont l'Institut Halieutique et des Sciences Marines (IHSM) à Toliara, où j'ai passé 75% du temps, et l'UMR ENTROPIE à La Réunion, où j'ai passé les 25% restants.

Ce travail de recherche doctorale s'inscrit dans le cadre d'une collaboration entre l'UMR ENTROPIE et l'IHSM, qui a commencé en 2004 et qui s'est poursuivi dans le contexte de la Jeune Equipe Associée à l'IRD (JEAI) ACOM (Aquaculture et gestion des écosystèmes Coralliens à Madagascar) entre 2016 et 2019, et du Laboratoire Mixte International (LMI) Mikaroka (Observatoire de la biodiversité marine côtière et de ses usages à Madagascar) depuis 2020. Ce LMI regroupe l'IHSM, l'IRD (UMR ENTROPIE et UMR MARBEC), et le Centre National de Recherche Océanographique (CNRO).

Avant cette thèse, j'ai réalisé mon Master à l'Université de la Réunion (Master BEST-ALI) grâce à une bourse d'excellence de l'Ambassade de France à Madagascar. Mon stage de Master, qui a porté sur la variabilité spatiale du recrutement corallien dans les récifs de la région de Toliara, s'est déroulé au sein de l'IHSM et de l'UMR ENTROPIE, sous la direction de Gildas Todinanahary, Lucie Penin et Mehdi Adjeroud.

J'ai pu réaliser cette thèse grâce à une bourse doctorale de la Région Réunion et de l'Union Européenne – Fonds européen de développement régional (FEDER), dans le cadre du programme opérationnel européen INTERREG V 2014-2020 (convention DIREDD/20181193). Les travaux de recherche ont été assurés grâce aux financements de l'IRD et de l'IHSM, notamment dans le cadre du LMI Mikaroka.

Pour les travaux sur le terrain, un permis de recherche (n°75/20/MEDD/SG/DGEF/DGNRE du 6 mars 2020) a été octroyé par le Ministère de l'Environnement et du Développement Durable, avec l'approbation des gestionnaires des parcs marins, notamment Madagascar National Park (pour les AMPs de Lokobe, Masoala et Nosy Tanihely) et l'association Soariake et Wildlife Conservation

Society (pour l'AMP Soariake à Salary Nord). Les gestionnaires et membres de ces associations, ainsi que le personnel du CNRO ont apporté un appui technique et logistique aux opérations de terrain, notamment dans la sélection et l'accès aux stations d'échantillonnage.

J'ai collecté toutes les données sur les assemblages coralliens, et les caractéristiques des habitats (pourcentage de recouvrement des différentes catégories de substrat, rugosité). Les données sur les assemblages de poissons ont été collectées par Andriamanjato Razakandriny, et Johanès Tsilavonarivo de l'IHSM, et Phillippe Jacques du CNRO, et les données sur les anomalies de températures par Max Gasimadova de l'IHSM. J'ai réalisé l'ensemble des analyses statistiques des données, avec l'appui et les conseils de François Guilhaumon (IRD UMR ENTROPIE, La Réunion).

Dans ce manuscrit de thèse, le lecteur trouvera six chapitres. Le premier chapitre présente le contexte et la problématique scientifique autour des récifs coralliens et de leur résilience, des coraux scléactiniaires, et des aires marines protégées, avec un focus particulier sur ces questions à Madagascar. Ce premier chapitre détaille également les objectifs de ce travail de recherche doctorale. Le deuxième chapitre présente la stratégie d'échantillonnage qui a été retenue pour collecter et analyser les données, notamment la sélection des régions et des stations d'échantillonnage, les techniques d'échantillonnage, les descripteurs des assemblages coralliens et les variables explicatives, ainsi que les analyses statistiques des données. Les principaux résultats de cette thèse sont présentés sous forme d'articles scientifiques dans des journaux internationaux à comité de lecture. Le troisième chapitre, qui a fait l'objet d'un article publié, porte sur l'analyse spatiale multi-échelles des assemblages coralliens, de l'influence de quelques facteurs environnementaux, et de l'effet des Aires Marines Protégées (AMPs). Le quatrième chapitre, qui a été récemment révisé, s'intéresse aux mécanismes de régulation des populations coralliennes, en examinant la relation entre l'abondance des colonies juvéniles et adultes, et à l'effet des AMPs sur ces mécanismes. Le cinquième chapitre, qui a été soumis récemment, porte sur l'évaluation du potentiel de récupération des assemblages coralliens, grâce à un indice multicritères calculé par la méthode TOPSIS (*Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution*) et de l'effet des AMPs sur ce potentiel. Le sixième chapitre comprend une discussion générale sur l'ensemble des chapitres 3 à 5, et propose des perspectives à ce travail de thèse. Une bibliographie, comprenant l'ensemble des références citées dans tous les chapitres de ce manuscrit, et des annexes, regroupant les données brutes et d'autres informations complémentaires viennent clore ce manuscrit.



Observatoire international
de la biodiversité marine côtière
et de ses usages à Madagascar

Chapitre 1 : INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Contexte et problématique scientifique	1
1.1.1 L'écosystème récifal	1
1.1.2 Les coraux scléactiniaires	3
1.1.3 Résilience des récifs coralliens	6
1.1.4 Les aires marines protégées	9
1.2 Les récifs coralliens de Madagascar	11
1.2.1 Généralités sur les récifs coralliens de Madagascar	11
1.2.2 Les aires marines protégées de Madagascar	12
1.2.3 Les études sur les récifs coralliens et coraux à Madagascar	13
1.3 Objectifs généraux et questions scientifiques du programme de recherche doctorale	14
Chapitre 2 : MATÉRIEL ET MÉTHODES	18
2.1 Contexte géographique	18
2.2 Description des régions et des AMPs étudiées	19
2.2.1 Masoala et le Parc Marin de Masoala	20
2.2.2 Nosy-Be et les Parcs Marins de Lokobe et de Nosy Tanihely	20
2.2.3 Salary Nord et l'Aire Marine Protégée de Soariaka	21
2.3 Description des stations d'échantillonnage	22
2.4 Techniques d'échantillonnage	23
2.4.1 Descripteurs coralliens	23
2.4.2 Variables explicatives	25
2.4.2.1 Organismes benthiques autres que les coraux	25
2.4.2.2 Communautés ichtyologiques	25
2.4.2.3 Rugosité	25
2.4.2.4 Anomalies de température	26
2.5 Structure et analyse statistique des données	26
Chapitre 3 : BASE DE RÉFÉRENCE CONTEMPORAINE DES ASSEMBLAGES CORALLIENS DE MADAGASCAR : DES RÉCIFS AVEC UNE FORTE DIVERSITÉ, ABONDANCE ET FONCTIONS ASSOCIÉES AUX AIRES MARINES PROTÉGÉES	28
3.1 Introduction	30
3.2 Materials and methods	33
3.3 Results	37
3.4 Discussion	44
3.5 Conclusions and perspectives	49
Chapitre 4 : EFFETS DES RÉSERVES MARINES SUR L'ABONDANCE DES CORAUX JUVÉNILES ET ADULTES A MADAGASCAR, ET IMPLICATION POUR LA RÉGULATION DES POPULATIONS	51
4.1 Introduction	53
4.2 Materials and methods	57
4.3 Results	59

4.4	Discussion	65
-----	------------	----

Chapitre 5 : POTENTIEL DE RÉCUPÉRATION DES RÉCIFS CORALLIENS A MADAGASCAR ET EFFETS DES AIRES MARINES PROTÉGÉES

70

5.1	Introduction	72
5.2	Materials and methods	74
5.3	Results	77
5.4	Discussion	81
5.5	Conclusion and recommendations	85

Chapitre 6 : DISCUSSION GÉNÉRALE

87

6.1	Caractéristiques générales des assemblages coralliens	87
6.2	Effets des facteurs environnementaux sur la variabilité des assemblages coralliens	90
6.3	Régulation des populations coralliennes	91
6.4	Effets des aires marines protégées sur les assemblages coralliens	92
6.5	Conclusion générale et perspectives	95

BIBLIOGRAPHIE

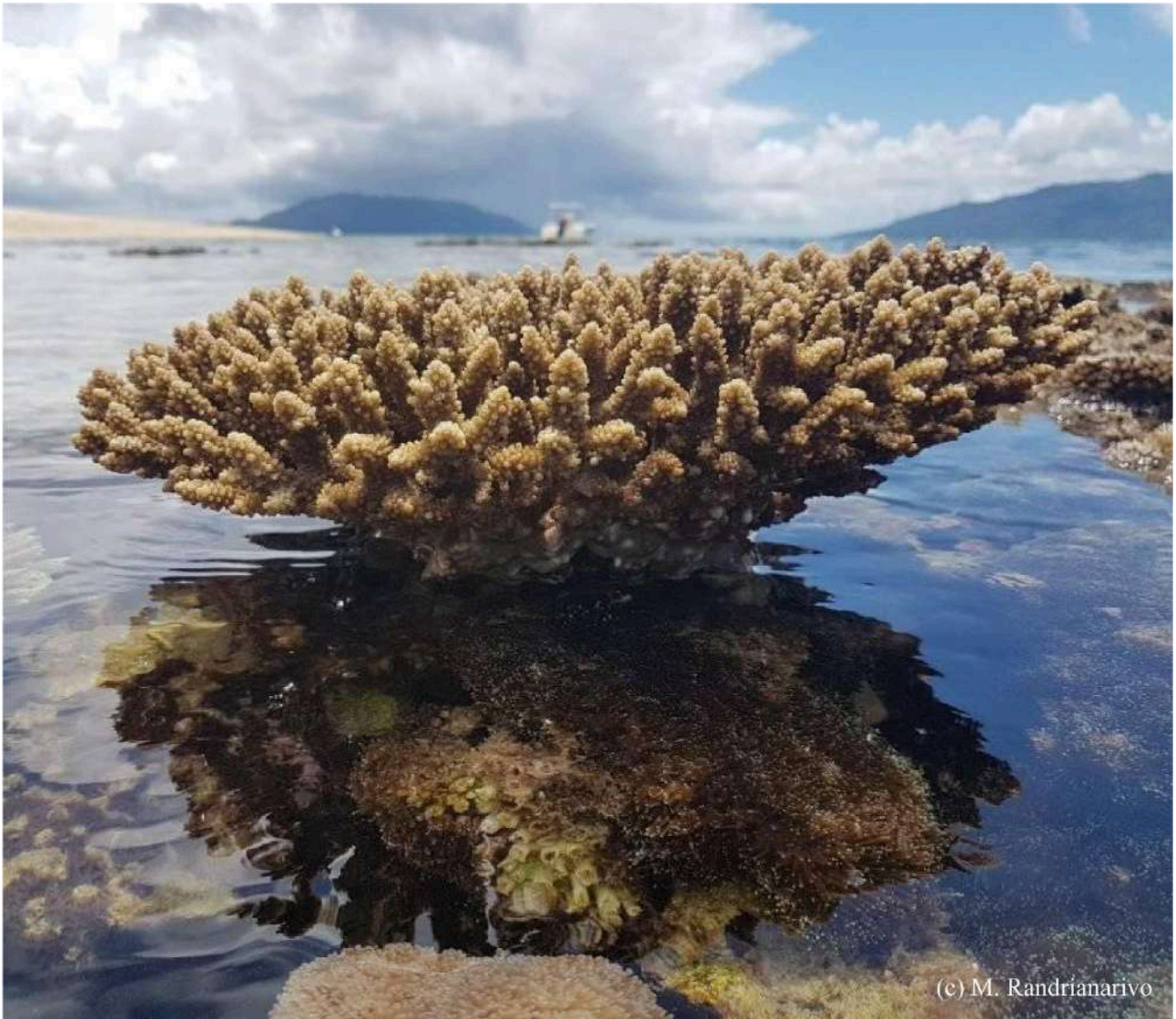
98

ANNEXES

133

Chapitre 1 :

INTRODUCTION GÉNÉRALE



Chapitre 1 : INTRODUCTION GENERALE

1.1 Contexte et problématique scientifique

1.1.1 L'écosystème récifal

Le récif corallien est un écosystème marin tropical ou subtropical d'eau peu profonde, à structure tridimensionnelle, où cohabitent plusieurs communautés dominées par des coraux et d'autres organismes à structures calcaires (Sorokin 1995 ; Dubinsky et Stambler 2011).

Les récifs coralliens sont souvent comparés aux forêts tropicales, car ils sont les deux écosystèmes tropicaux les plus productifs et qui concentrent le plus d'organismes vivants sur terre (Reaka-Kudla 1997 ; Knowlton et al. 2010). Étant principalement limités aux eaux côtières intertropicales, l'étendue des récifs coralliens est étonnamment faible (Figure 1.1). Ils couvrent actuellement environ 284 300 km², qui se répartissent à 92,4% dans la région Indo-Pacifique et 7,6% dans l'Atlantique et les Caraïbes (Spalding et al. 2001). Même s'ils ne représentent que 0,1% de la surface des océans, les récifs abritent 25% des espèces marines, dont la plupart ne sont pas encore décrites (Reaka-Kudla 1997). On estime qu'environ 4 000 espèces de poissons (Choat et Bellwood 1991), 700 espèces de coraux constructeurs (Hoeksema et Cairns 2022), et 165 000 espèces d'autres invertébrés (Ruppert et al. 2004), sont inféodés aux récifs coralliens. La production de carbone organique des récifs peut atteindre 1 à 5 kg.m⁻².an⁻¹, soit environ 100 fois plus que dans les eaux tropicales libres (Hatcher 1990 ; Sorokin 1995).

Les biens et services écosystémiques fournis par les récifs coralliens contribuent de façon non négligeable à l'économie et au bien-être de la population mondiale, et particulièrement celle des pays intertropicaux. Chaque année, ces services sont évalués à plus de 350 000 \$ par hectare de récif (De Groot et al. 2012). Notons que plus de 850 millions de personnes issues de plus de 100 pays vivent à proximité et dépendent de ces récifs (Burke et al. 2012 ; Kittinger et al. 2012 ; Woodhead et al. 2019). Par ailleurs, 26 % du littoral de ces pays bénéficient d'une certaine protection et, sur des périodes décennales, quelque 5,3 millions de personnes et 109 milliards de dollars de PIB sont protégés par les récifs coralliens (Ferrario et al. 2014 ; Beck et al. 2018 ; Burke et Spalding 2022). Il s'avère que l'économie d'une trentaine de petits états insulaires dépendent exclusivement des ressources et des activités liées à ces récifs (Wilkinson et Salvat 2012). Quelques 6 millions de personnes, dont la plupart dans les pays en voie de développement, dépendent de la pêche récifale pour leur subsistance (Cinner 2014). En effet, ce secteur représente jusqu'à plus de 25% des prises totales de poissons dans ces pays

(Jameson et al. 1995 ; Pauly et Zeller 2014), garantissant à la population une source importante de protéines, de lipides et d'oligo-éléments (Kawarazuka et Béné 2010). Par ailleurs, le tourisme lié aux récifs tient un rôle majeur dans l'économie d'au moins 94 pays (Spalding et al. 2017). Enfin, les récifs coralliens représentent une valeur patrimoniale, culturelle et spirituelle pour de nombreuses populations (Moberg et Folke 1999 ; Costanza et al. 2014).

Les récifs coralliens sont apparus pour la première fois à l'ère Mésozoïque, il y a environ 225 millions d'années (Stanley 2003). Les récifs actuels les plus anciens peuvent avoir jusqu'à 2,5 millions d'années (Veron 1995). Durant cette longue période, les récifs ont connu des phases de déclin, liées en grande partie aux oscillations climatiques, et de phases d'expansion, mais ont maintenu leur rôle fonctionnel (Kinzie et Buddemeier 1996). Au cours des dernières décennies, cette image de robustesse ou de stabilité a été mise à mal. En effet, l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des perturbations d'origine naturelle et anthropique survenu dans l'Anthropocène compromet le maintien de nombreux organismes récifaux (Hughes et al. 2018a ; Williams et al. 2019 ; Nordborg et al. 2020 ; Andrello et al. 2022). Les espèces sténoèces et sessiles, tel que les coraux scléactiniaires, sont plus particulièrement concernés. Ces perturbations, et notamment les augmentations de températures des eaux de surface, ont engendré des mortalités massives de coraux, à l'origine du déclin de nombreux récifs au cours des cinq dernières décennies. Les derniers bilans à l'échelle globale montrent qu'environ 19 % des récifs ont été détruits et 34 % sont fortement menacés. Et si la situation ne s'améliore pas, les projections estiment que plus de 60 % des récifs sont menacés de disparaître d'ici 2030, et 75 % d'ici 2050 (Burke et al. 2012).

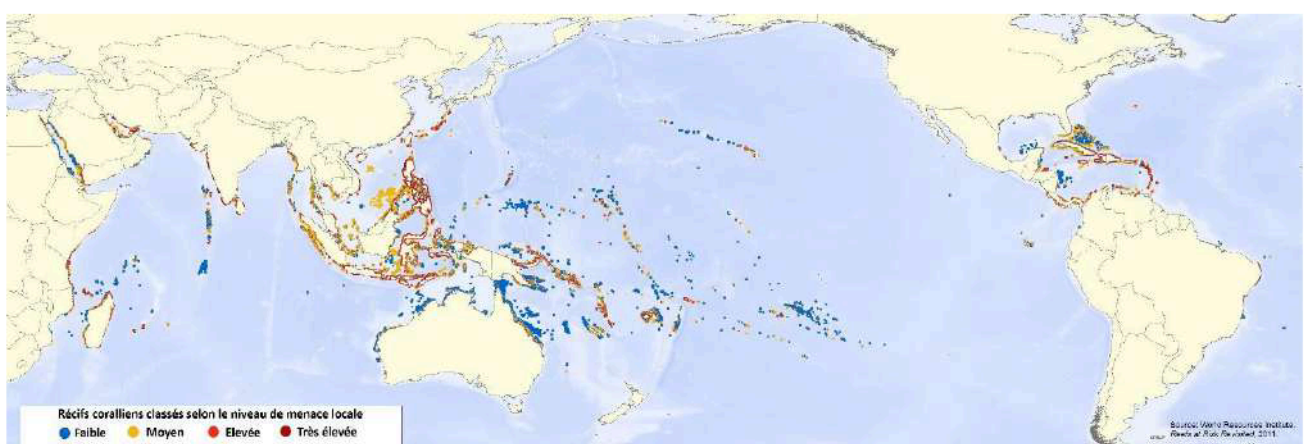


Figure 1.1. Répartition des récifs coralliens et leur classification selon le niveau de pression qui y pèse. Les récifs les plus menacés sont essentiellement localisés dans le sud-est asiatique, les Caraïbes, et certaines régions de l'Océan Indien. Source : Burke et al. (2012).

Bien que certaines perturbations dites « naturelles » fassent partie intégrante de la dynamique des récifs coralliens, comme les augmentations de température saisonnière, les cyclones et les

pullulations de prédateurs, l'augmentation de leur fréquence et de leur intensité est préoccupante (Fabricius et al. 2008 ; Hughes et al. 2018a ; Eakin et al. 2022). S'y ajoute les stress d'origine anthropique, tels que la surpêche et notamment celle utilisant des méthodes destructrices, la pollution, et le développement littoral, qui menacent directement les récifs (Gough et al. 2020 ; Wakwella et al. 2020). La combinaison de ces perturbations naturelles et anthropiques provoque généralement une modification de la structure et du fonctionnement des communautés récifales, pouvant conduire à un déséquilibre de l'écosystème qui se manifeste le plus souvent par une transition rapide (en quelques années) d'un écosystème dominé par les coraux vers un écosystème dominé par les algues ou d'autres organismes non constructeurs (« *phase-shift* » en anglais ; Done 1992 ; Gardner et al. 2003 ; McManus et Polsenberg 2004). L'exemple classique de ce changement de phase est celui de certains récifs des Caraïbes où la surexploitation des poissons herbivores depuis les années 60, le déclin des populations d'oursins suite à une épizootie, les effets récurrents d'ouragans et l'eutrophisation du milieu marin, ont conduit à un changement radical de la structure du substrat, avec un déclin des communautés coralliennes, en termes d'abondance, de recouvrement et de diversité (Roff et Mumby 2012). Ces déséquilibres peuvent aussi se manifester par des changements radicaux dans les dominances relatives de certaines espèces au sein des groupes fonctionnels clés (« *shift in dominance* » ; Adjeroud et al. 2018 ; Randazzo-Eisemann et Garza-Pérez 2022). À terme, ces déséquilibres entraînent généralement une réduction de la biodiversité, de la productivité, de la complexité structurelle, ainsi que des capacités de résilience des récifs (Mora et al. 2016).

1.1.2 Les coraux scléactiniaires

Les coraux scléactiniaires sont des organismes solitaires ou coloniaux qui ont la capacité d'extraire des quantités massives de CaCO₃ de l'eau de mer et de le sécréter sous forme de squelette calcaire. Les coraux hermatypiques ont la particularité de renfermer dans leur polype des algues symbiotiques unicellulaires de la famille des Symbiodinacea (zooxanthelles). Le couple corail-algue est également en interaction avec des communautés de bactéries, virus et champignons, l'ensemble formant l'holobionte corallien (Veron 2005 ; Budd et al. 2010 ; Muller-Parker et al. 2015 ; LaJeunesse et al. 2018).

Les coraux durs appartiennent à l'embranchement des Cnidaires et à la classe des Anthozoaires. On distingue par la suite 2 sous-classes qui sont les Octocoralliaires (à l'exemple des coraux mous) et les Hexacoralliaires, qui comprennent l'ordre des Scléactiniaires (Daly et al. 2007). Hoeksema et Cairns (2022) ont listé 1 676 espèces appartenant à cet ordre, dont 700 identifiés comme hermatypiques (Veron 2000). La complexité des récifs coralliens est étroitement liée à la biologie de

ces coraux scléactiniaires hermatypiques, qui sont reconnus comme les principaux bioconstructeurs et ingénieurs clés pour le maintien de la diversité de l'écosystème récifal. En effet, les organismes récifaux peuvent dépendre du corail pour diverses raisons, notamment pour la nourriture, l'habitat, un lieu de ponte, une zone de nurserie ou encore un refuge contre les prédateurs (Goreau et al. 1979).

Le cycle de vie des coraux scléactiniaires inclut une phase larvaire, et une phase benthique dominante (Harrison et Wallace 1990). La reproduction peut être sexuée ou asexuée. La reproduction sexuée conduit à l'émission de gamètes pour les espèces à fécondation externe (« *broadcast spawners* », qui représente 70% des espèces étudiées jusqu'à maintenant ; Harrison 2011), ou de larves pour les espèces à fécondation interne (« *brooders* » ; Harriott 1983). Les larves issues des « *spawners* » ont généralement une durée de vie larvaire plus longue que celles émises par les « *brooders* » (Harrison et Wallace 1990 ; Nishikawa et al. 2003). Après leur phase larvaire pélagique, les larves trouvent un substrat adéquat, se fixent, et se métamorphosent en sécrétant leur squelette calcaire, marquant ainsi le début la phase benthique. Les « recrues » sont des petites colonies de moins d'un an, invisibles à l'œil nu et dont le diamètre est inférieur à 1 cm. Les « juvéniles » sont des colonies immatures âgées de 1 à 3 ans environ, dont le diamètre est compris entre 1 et 5 cm. Les colonies de plus de 5 cm de diamètre sont considérées comme des « adultes », capables à leur tour de se reproduire (Penin et al. 2007a ; Doropoulos et al. 2015 ; Dang et al. 2020 ; Figure 1.2).

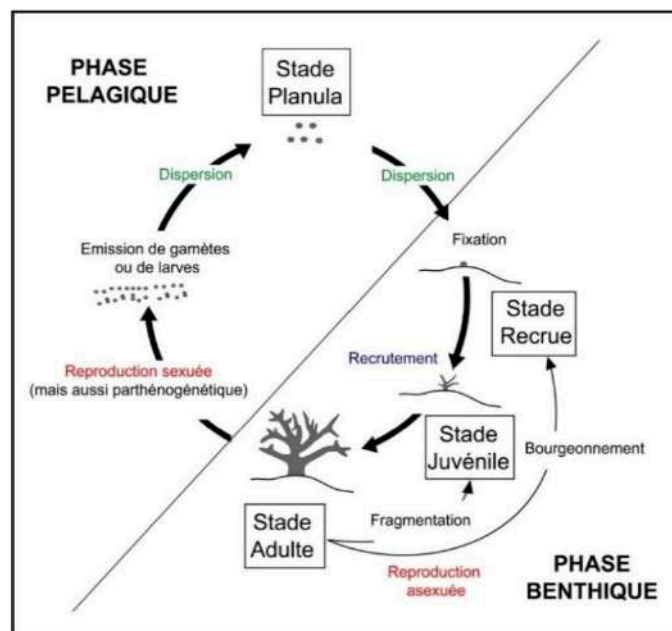


Figure 1.2. Cycle de vie des coraux scléactiniaires. La plupart des coraux sont fixés au substrat. La reproduction sexuée conduit à l'émission de gamètes ou de larves. Les larves planula ont une vie pélagique plus ou moins longue selon les espèces, puis se fixent au substrat. Après la fixation et la métamorphose, on parle de recrues. Au bout d'un an environ, les colonies atteignent une taille centimétrique, et on parle de juvéniles. Après trois à quatre ans, les colonies sont capables de se reproduire sexuellement et on parle alors d'adultes. De nombreux coraux sont également capables de se reproduire par voie asexuée. Source : Adjeroud et al. (2017).

Le « recrutement corallien, qui se définit comme *l'ajout de nouvelles cohortes dans les populations d'adultes* (Caley et al. 1996 ; Cameron et Harrison 2020 ; Harrison et al. 2021), est un processus majeur, qui conditionne à la fois le renouvellement des populations, le maintien de la diversité et permet également le rétablissement des assemblages coralliens suite aux perturbations (Adjeroud et al. 2017). Le succès du recrutement dépend de plusieurs facteurs intrinsèques et extrinsèques. Avant la fixation (phase pré-fixation), la fécondité des adultes, le taux de fertilisation des gamètes, les conditions hydrologiques et la prédation durant la phase pélagique, conditionnent l'approvisionnement en larves planula sur le récif (Hughes et al. 2000 ; Harii et al. 2002 ; Nozawa et al. 2006 ; Vermeij et al. 2006). La fixation est principalement contrôlée par la disponibilité de substrats adéquats et la présence d'inducteurs chimiques issus de certaines espèces d'algues calcaires encroûtantes (Whitman et al. 2020). Après la fixation (phase post-fixation), la survie des recrues et des juvéniles est principalement influencée par la compétition spatiale avec d'autres organismes benthiques tels que les algues, les éponges et certaines espèces de coraux mous (Birrell et al. 2005 ; 2008), ainsi que par la prédation exercée par les espèces corallivores ou par le broutage accidentel de certains herbivores comme les poissons perroquets (Box et Mumby 2007 ; Penin et al. 2010 ; Doropoulos et al. 2012 ; Gouezo et al. 2020).

Le taux de mortalité est très élevé chez les recrues (Vermeij et al. 2006 ; Penin et al. 2010), et il diminue avec la taille des colonies (Hughes et Jackson 1985 ; Penin et al. 2011). Les coraux juvéniles représentent plusieurs cohortes successives de recrues, pouvant ainsi fournir des informations sur les mécanismes de régulation des populations, ainsi qu'un historique à court terme de la croissance et de la mortalité lors de la phase post-fixation (Chiappone et Sullivan 1996 ; Edmunds 2000 ; Adjeroud et al. 2017). La distribution et l'abondance des assemblages de coraux adultes peuvent être plus ou moins corrélées à celles des juvéniles (Penin et al. 2007a). Une forte corrélation entre la distribution spatiale des coraux juvéniles et des adultes indique soit un modèle de régulation de type « stock-recrutement » (où l'abondance des adultes détermine le nombre de recrues), soit un modèle de type « limitation par le recrutement » (où l'abondance des recrues détermine le nombre d'adultes), soit le résultat d'une agrégation des recrues près des colonies d'adultes (Edmunds 2000 ; Baird et al. 2003 ; Penin et al. 2007a ; Doropoulos et al. 2015 ; Adjeroud et al. 2017). En revanche, de fortes dissimilarités entre la distribution spatiale des coraux juvéniles et des adultes peut être observée chez certaines populations, qui suggèrent que les patrons établis lors du recrutement sont modifiés par la mortalité post-fixation, ou par les effets contrastés des facteurs environnementaux et des perturbations entre les deux stades de vie (Adjeroud et al. 2017). On parle alors de modèle « prédation/compétition » (Smith et Tyler 1973 ; Hixon 1991 ; Adjeroud et al. 2017). Il est

fondamental de déterminer dans quelle mesure l'hétérogénéité spatiale de la densité des coraux adultes est influencée par les processus pré et post-fixation, et d'identifier les principaux facteurs biologiques et physiques qui influencent ces phases du cycle de vie, afin de mieux comprendre la structure, la dynamique et les capacités de récupération des assemblages coralliens (Gilmour et al. 2013 ; Graham et al. 2015 ; Dajka et al. 2019 ; Nozawa et al. 2020).

1.1.3 Résilience des récifs coralliens

La résilience est la capacité de l'écosystème à se maintenir ou revenir à son état initial après perturbation, via deux composantes : la résistance et la récupération. La première caractérise la faculté de l'écosystème à résister aux perturbations sans changer d'état fonctionnel, et la seconde la capacité de l'écosystème à revenir vers cet état initial après avoir été modifié (Nyström et al. 2008 ; McClanahan et al. 2012).

La résilience de l'écosystème récifal dépend de plusieurs processus écologiques clés et de nombreux facteurs environnementaux (Tableau 1.1). Un récif en bonne santé se caractérise par une diversité élevée, comparativement au pool d'espèces à l'échelle régionale, une forte densité et un pourcentage de recouvrement important des assemblages coralliens, et des espèces associées (Obura et Grimsditch 2009). Un récif peut être qualifié de résilient si ses communautés récifales, et notamment les coraux, résistent aux perturbations ou retournent à leur initial après avoir été impactées. Pour les coraux, la récupération (ou rétablissement) après une perturbation se fait essentiellement par l'arrivée de nouvelles recrues, ou par la croissance des colonies adultes ayant résisté (Adjeroud et al. 2018). En termes de résistance, les coraux les moins vulnérables, comme les colonies des genres *Porites* et *Diploastrea*, sont considérés comme des « winners », alors que les plus susceptibles, comme *Acropora*, *Pocillopora*, sont qualifiés de « losers » (Loya et al. 2001 ; Penin et al. 2007b ; Fabricius et al. 2011). Si un changement de phase peut survenir en quelques années seulement, la récupération des coraux est quant à elle un processus long. Pour les coraux bons colonisateurs et à croissance rapide, comme ceux des familles Acroporidae et Pocilloporidae, la récupération est estimée à 10 à 15 ans (Gilmour et al. 2013), alors que pour ceux à croissance lente et à longue durée de vie, la récupération prend théoriquement plusieurs décennies (van Hooidonk et al. 2016).

La résilience des communautés coralliennes dépend non seulement de l'intensité et de la fréquence des perturbations, mais aussi notamment de leur historique. Des études récentes ont montré que les assemblages de coraux ayant survécu dans un environnement fréquemment perturbé sont plus résilients (Barkley et al. 2018 ; Obura et al. 2018 ; Page et al. 2021). D'une part, certains coraux

peuvent s’acclimater et s’adapter, et donner naissance à des générations plus résistantes (Torda et al. 2017 ; Fuller et al. 2020). D’autre part, la structure des assemblages coralliens peut se transformer, en passant d’une composition principalement composée de taxons compétitifs et sensibles (*i.e.* coraux branchus), à une composition dominée par des taxons tolérants aux stress (*i.e.* coraux encroûtants et massifs ; Bento et al. 2016 ; Hughes et al. 2018b ; Romero-Torres et al. 2020).

Tableau 1.1. Quelques indicateurs de la résilience de l’écosystème récifal.

Indicateurs	Justification	Références
Richesse taxonomique corallienne	Une plus grande diversité favorise la stabilité et la résilience des écosystèmes par le biais d’une dynamique de populations asynchrone, indépendante et compensatoire, résultant de la redondance fonctionnelle et de la diversité des réponses face aux perturbations	McWilliam et al. 2018 ; Jouval et al. 2020
Recrutement corallien	Une forte abondance des recrues/juvéniles témoigne de la capacité des larves planula à se fixer, des recrues/juvéniles à se développer et à survivre, assurant par la suite la recolonisation du récif par les coraux pour compenser la mortalité	Adjeroud et al. 2017
Densité totale en coraux et coraux juvéniles		Doropoulos et al. 2015 ; Dajka et al. 2019 ; Nozawa et al. 2021
Taille des colonies	Un récif sain est supposé être composé de plusieurs colonies coralliennes de petite taille, mais paradoxalement les colonies de grande taille et un recouvrement corallien élevé sont de bons indicateurs d’assemblages résistants	Bak et Meesters 1998 ; Adjeroud et al. 2007 ; Grimsditch et al. 2017 ; Dietzel et al. 2020
Recouvrement corallien		Adjeroud et al. 2018 ; Botosoamananto et al. 2021
Recouvrement en coraux tolérants aux stress	Les coraux tolérants aux stress (par exemple, les coraux massifs à croissance lente) sont généralement moins sensibles par rapport aux coraux branchus et digités à croissance rapide. Ils ont probablement plus de chances de se maintenir après des perturbations.	Loya et al. 2001 ; Hughes et al. 2018b ; Matsuda et al. 2020
Connectivité	Une bonne connectivité entre sites récifaux assure un apport larvaire conséquent et le maintien des populations et de la diversité	Obura 2012 ; Crochelet et al. 2016 ; Gamoyo et al. 2019 ; van der Ven et al. 2022
Recouvrement en macro-algues et gazons algaux	La prolifération des algues peut indiquer une eutrophisation du milieu ou un effondrement des populations d’herbivores. Les algues réduisent la capacité des larves planula à se fixer sur le substrat, le succès du recrutement, et impactent négativement la croissance et la survie des coraux adultes.	Birrell et al. 2005 ; 2008
Biomasse en poissons herbivores	Une biomasse élevée de poissons est signe d’une faible pression de pêche. L’herbivorie est un facteur clé en jouant le rôle de médiateur dans l’interaction corail-algue, en faveur des coraux constructeurs de récifs.	Mumby et al. 2006 ; Hughes et al. 2007
Rugosité du substrat	Une structure tridimensionnelle élevée augmente le nombre et la diversité des refuges et habitats pour de nombreux organismes récifaux.	Alvarez-Filip et al. 2009 ; Urbina-Barreto et al. 2021
Anomalies de température	Une anomalie thermique de 1 °C ou plus, qui dure plus de quelques semaines, est stressante pour les zooxanthelles, pouvant entraîner des épisodes de blanchissement corallien.	Maina et al. 2008 ; Ferreira et al. 2013

Les scientifiques et les gestionnaires des récifs coralliens s’intéressent de plus en plus aux méthodes et moyens pour mesurer et accroître la résilience de cet écosystème. L’idée d’évaluer le potentiel de résilience des récifs coralliens a pris une envergure mondiale après le phénomène de blanchissement massif de 1998, et a été développé pour la première fois par Salm et al. (2001). Lam et al. (2020) fournissent une revue très détaillée des concepts de résilience et leurs applications aux récifs coralliens. Les études sont principalement axées sur (*i*) la compréhension des processus sur lesquels se basent la résilience des récifs, comme la connectivité, la démographie, les interactions écologiques et les réponses aux stress (McClanahan et al. 2011 ; Doropoulos et al. 2015 ; Ortiz et al.

2018 ; van der Ven et al. 2022) ; (ii) l'identification de mesures empiriques de la résilience qui peuvent être utilisées pour comparer les sites récifaux (West et Salm 2003 ; Obura et Grimsditch 2009 ; Maynard et al. 2010 ; McClanahan et al. 2012 ; Delevaux et al. 2021) ; (iii) l'utilisation de modèles statistiques pour prédire les trajectoires des communautés et déduire les moteurs de la résilience (Gross et Edmunds 2015 ; Kayal et al. 2018 ; Ortiz et al. 2018 ; Dietzel et al. 2021) ; (iv) le développement de modèles écologiques mécanistes pour comprendre et intégrer les processus de résilience (Mumby et al. 2007a ; Anthony et al. 2011 ; Penin et al. 2011 ; Wakwella et al. 2020) ; et (v) un ensemble de cadres qui relie la science de la résilience à la prise de décision (Anthony et al. 2015 ; Mumby et Anthony 2015 ; Chung 2018 ; Chung et al. 2019a ; Mcleod et al. 2019), ce dernier point étant encore à un stade de développement (Lam et al. 2017). Par ailleurs, les méthodes quantitatives pour mesurer le potentiel de résilience et le comparer entre sites récifaux requièrent un grand nombre de variables et de protocoles, nécessitant un apport financier important et une expertise considérable (Obura et Grimsditch 2009 ; McClanahan et al. 2012).

La gestion basée sur la résilience (« *Resilience Based Management* », RBM) a été proposée pour soutenir la conservation et la gestion des récifs coralliens. Ce principe a été avancé pour la première fois par West et Salm (2003), et se définit comme *l'utilisation des connaissances sur les facteurs qui influencent ou qui impacteront dans le futur le fonctionnement d'un écosystème afin de hiérarchiser, de mettre en œuvre et d'adapter les actions de gestion, dans le but de le maintenir* (McLeod et al. 2019). Une des stratégies de la RBM est de cibler les fonctions et processus fondamentaux susceptibles d'accroître à la fois la résistance et la récupération des coraux (Chung 2018). Dans ce cadre, l'évaluation de la variation spatio-temporelle du potentiel de résistance et de récupération des coraux est fortement recommandée (Graham et al. 2013 ; Anthony et al. 2015). Les informations sur le potentiel de résilience d'un site récifal et l'impact des actions de conservation entreprises peuvent en effet être utiles pour que les prises de décision soient à la fois pertinentes et efficaces (Figure 1.3). Cependant, il existe encore peu d'exemples d'évaluations du potentiel de résilience qui aient guidé explicitement les gestionnaires des récifs coralliens (Maynard et al. 2010 ; Weeks et Jupiter 2013). Une nouvelle évaluation pratique de la résilience est donc nécessaire pour une meilleure gestion des récifs coralliens, notamment dans les pays en développement où les moyens humains, logistiques et financiers sont souvent réduits.

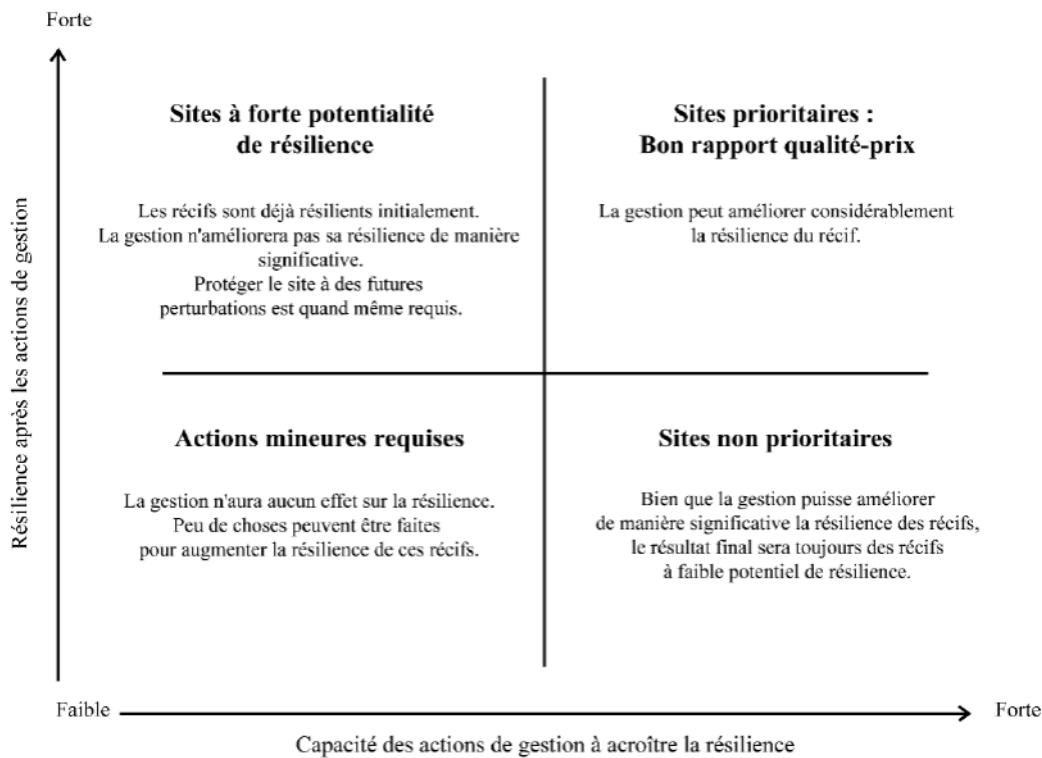


Figure 1.3. Cadre décisionnel pour la hiérarchisation des actions de gestion de sites récifaux dont les niveaux de résilience et l'impact potentiel de ces actions peuvent varier. Figure extraite et modifiée à partir de Lam et al (2020).

1.1.4 Les aires marines protégées

Une aire marine protégée se définit comme toute zone intertidale ou subtidale, ainsi que les eaux sus-jacentes, la flore, la faune, les caractéristiques historiques et culturelles associées, qui a été décrétée légalement ou par d'autres moyens efficaces afin de protéger une partie ou la totalité d'un environnement délimitée (Kelleher 1999).

Les aires marines protégées (AMPs), incluant les « *No-Take Zones*, (NTZ) », sont largement utilisées et reconnues comme outils de conservation et de gestion des écosystèmes marins et littoraux (SDG14). Six catégories d'AMPs, basées sur les principaux objectifs de gestion, ont été établies par l'UICN. Notons :

- Catégorie I, Réserve naturelle intégrale : une aire représentative d'un écosystème particulier dont le but est de protéger des valeurs particulières, notamment biologiques et naturelles, pour des fins scientifiques.
- Catégorie II, Parc national ou naturel : une aire affectée à la protection et à la conservation d'un patrimoine naturel ou culturel original d'intérêt national, tout en offrant un cadre récréatif et éducatif.

- Catégorie III, Monument naturel : une aire gérée principalement dans le but de préserver des éléments naturels spécifiques associés à la biodiversité.
- Catégorie IV, Réserve spéciale : une aire gérée principalement à des fins de conservation des habitats et/ou des espèces particulières.
- Catégorie V, Paysage harmonieux protégé : une aire protégée où les interactions entre l'homme et la nature contribuent au maintien de la biodiversité et des valeurs esthétiques, culturelles et au développement socio-économique.
- Catégorie VI, Réserve de ressources naturelles : une aire gérée principalement à des fins d'utilisation durable des écosystèmes naturels.

Les études sur l'efficacité des AMPs continuent à s'accumuler, démontrant qu'elles peuvent aider à augmenter la résilience des écosystèmes (Hughes et al. 2007 ; Micheli et al. 2012 ; Mellin et al. 2016), à fournir des avantages socio-économiques (Cinner et al. 2009 ; Ban et al. 2017) et à maintenir certaines populations de poissons (Sala et Giakoumi 2018 ; McClanahan 2021). Cependant, cette efficacité reste controversée, avec des exemples de réussite et d'échec (Roberts et al. 2017 ; Giakoumi et al. 2018 ; Bates et al. 2019). En effet, de nombreuses AMPs ne répondent pas aux normes de qualité, et leur emplacement ne se basent pas forcément sur des bases scientifiques solides (Fischer et al. 2018 ; Sala et al. 2018 ; Zupan et al. 2018). En fait, très peu d'AMPs sont mises en place à partir de données socio-économiques et scientifiques rigoureuses pour garantir une conception optimale (Ban et al. 2011). Si on recense actuellement 17 783 AMPs à travers le monde, couvrant une superficie de 29 301 877 km² (soit ~8% de la surface des océans), 59% seulement sont gérées activement et jugés comme pertinentes (Visconti et al. 2019 ; UNEP-WCMC et UICN 2022). Pour l'écosystème récifal, près de 27% des récifs coralliens à travers le monde sont inclus dans des AMPs (Ban et al. 2011). Ces dernières pourraient en effet être bénéfique aux coraux, en limitant les dommages physiques qui peuvent être provoqués par les piétinements, l'ancrage des embarcations, les pratiques de pêche destructrices, ou les pollutions (Dinsdale et Harriott 2004 ; De et al. 2020). Ces AMPs sont censées maintenir l'équilibre de l'abondance des prédateurs et la biomasse des compétiteurs des coraux, en évitant par exemple la surpêche des herbivores qui contrôlent la biomasse algale, au bénéfice des coraux (Hughes et al. 2007 ; Mumby et al. 2007a). Cette régulation de la biomasse algale profite, par le biais d'effets indirects et d'effets cascades à de nombreux autres organismes récifaux (Babcock et al. 2010). Cependant, les avantages de cet effet cascade induits par les réserves marines sur les coraux sont parfois considérés comme une théorie ou une attente, mais pas toujours une évidence (Toth et al. 2014).

L'évaluation de « l'effet réserve » des AMPs repose essentiellement sur des programmes de suivis écosystémiques à long terme, et en comparant des sites protégés et non protégés. Les modèles couramment utilisés comparent ainsi les descripteurs d'une population cible (par exemple, la richesse, la densité, et le pourcentage de recouvrement des assemblages coralliens) à l'intérieur de la réserve à un point de référence situé à l'extérieur (modèle intérieur-extérieur ; Mellin et al. 2016 ; Alves et al. 2022), ou moins souvent, sur des sites de référence avant et après la création de la réserve (modèle avant-après ; Claudet et al. 2006 ; Claudet et Guidetti 2010). Cependant, ce type de suivis est rarement réalisé en raison de ressources nécessaires insuffisantes, notamment dans les pays en voie de développement. Pour les organismes récifaux sessiles à cycle de vie long, tels que les coraux, l'efficacité des AMPs reste mitigée, avec des résultats positifs (Page et al. 2009 ; Mumby et Harborne 2010 ; Mellin et al. 2016 ; Bonaldo et al. 2017 ; Wright 2022) mais aussi des cas où elle n'a pas pu être démontrée (Huntington et al. 2011 ; Mora et Sale 2011 ; Toth et al. 2014). Le développement d'un outil accessible et efficace pour mesurer les effets de ces AMPs sur les assemblages coralliens reste une priorité, comme pour l'évaluation de leur résilience.

1.2 Les récifs coralliens de Madagascar

1.2.1 Généralités sur les récifs coralliens de Madagascar

Les écosystèmes marins et côtiers à Madagascar sont composés principalement par les récifs coralliens, les herbiers de phanérogames, les mangroves, les estuaires et les plages. En particulier, les récifs couvrent une superficie totale de 2 400 km², sur une longueur de 3 500 km, dont 1 130 km de récifs frangeants, 557 km de pâtes récifaux entourant des îlots, 52 km de barrière récifale (située en totalité dans la région sud-ouest) et 1 711 km de bancs coralliens submergés (Gabrié et al. 2000 ; Andréfouët et al. 2009 ; Cooke 2012). Les principales formations récifales de l'île se rencontrent sur la partie sud-ouest (entre la rivière Linta et le delta du Mangoky), nord-ouest (entre les îles Radama et Nosy-Hara) et nord-est (de Toamasina à Antsiranana) de l'île (Rabesandratana 1985 ; Figure 1.4). Ces récifs sont parmi les plus riches de la région sud-ouest de l'Océan Indien (SWIO), avec plus de 6 000 organismes récifaux recensés, dont 788 espèces de poissons (McKenna et Allen 2003 ; Maharavo et al. 2011 ; Obura et al. 2011 ; Fricke et al. 2018), 525 espèces de mollusques (McKenna et Allen 2003), 380 espèces de coraux scléactiniaires (Pichon 1978 ; Veron et Turak 2003 ; Todinanahary et al. 2018), 125 espèces d'éponges (Vacelet et Vasseur 1971) et 346 espèces d'algues (Mattio et al. 2015).

Comme de nombreux récifs à travers le monde, ceux de Madagascar ont connu un déclin au cours des 5 dernières décennies (Bruggemann et al. 2012 ; Andréfouët et al. 2013). De nombreux récifs ont été affectés par des perturbations de grande ampleur, comme les phénomènes de blanchissement corallien (Quod et Bigot 2000 ; Ahamada et al. 2002 ; Gudka et al. 2020) ou les cyclones tropicaux (Carter et al. 2022), et les stress locaux, comme la surpêche (Gough et al. 2020 ; Behivoke et al. 2021) ou l'hypersédimentation (Maina et al. 2013). Un effort de gestion et de conservation est nécessaire pour améliorer leur état de santé et assurer leur résilience, et pour qu'ils puissent continuer à subvenir durablement aux besoins d'une population particulièrement vulnérable.

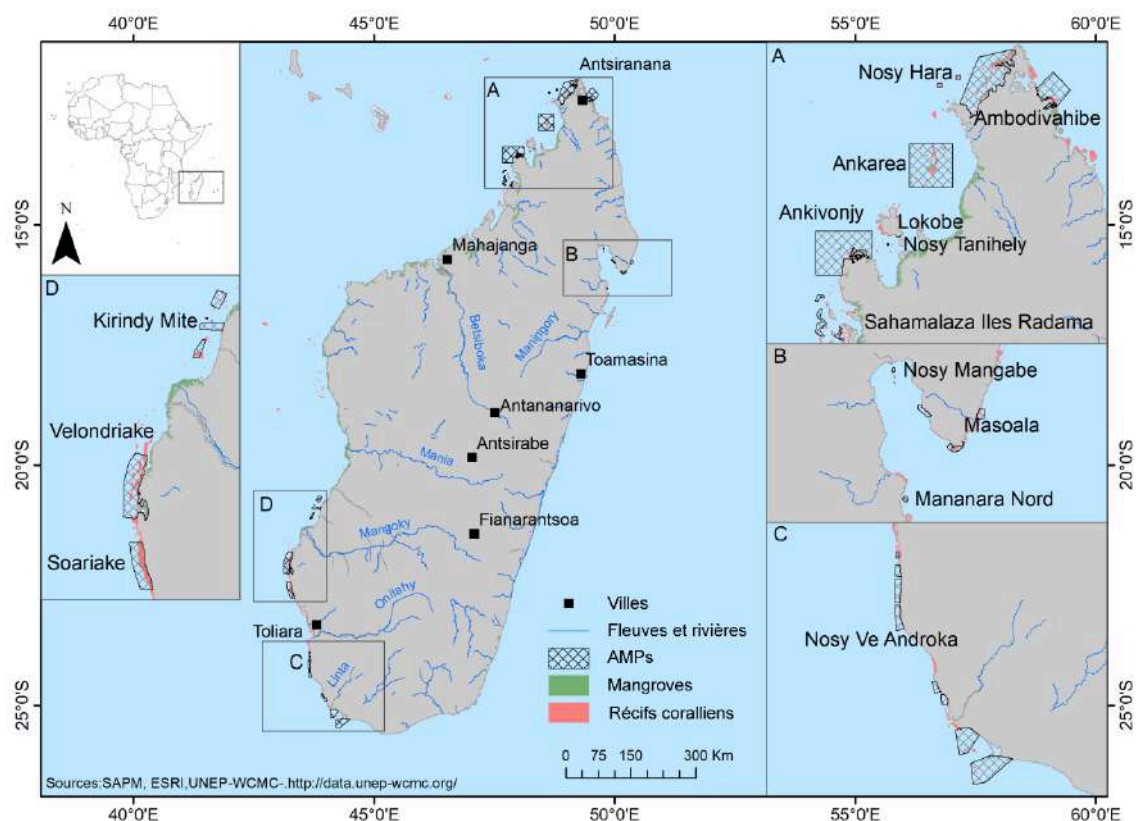


Figure 1.4. Madagascar, ses récifs coralliens et les aires marines protégées. Source : SAPM, ESRI, UNEP-WCMC. <http://data.unep-wcmc.org/>

1.2.2 Les aires marines protégées de Madagascar

Face à la dégradation des écosystèmes marin et côtier, les autorités malgaches ont mis en place des mesures de conservation, en investissant résolument dans la création d'AMPs. Historiquement, la première réserve marine, où les activités de pêches ont été interdites, a été mise en place en 1966 à Nosy Tanihely. Le Parc Marin de Nosy Antafana, intégré dans la Réserve de Biosphère de Mananara Nord sur la côte est, a été le premier à être décrété officiellement en 1989. Actuellement, on compte 22 AMPs (Figure 1.4 ; listée en Annexe 1) autour de l'île, couvrant une zone de 14 451 km², soit

1,26 % de la ZEE. On estime que près de 30 % des récifs coralliens malgaches sont inclus dans ces AMPs (SAPM 2017). On peut aussi noter la présence de plus de 200 aires marines gérées localement (LMMAs, *Locally Managed Marine Areas* ; Ratsimbazafy et al. 2019 ; UNEP-Nairobi Convention et WIOMSA 2021).

Toutes les AMPs à Madagascar sont régies par la loi n° 2001/05 du 11 février 2003 portant le code de gestion des aires protégées (COAP) et ses décrets d'application (décret n° 2005-013 du 11 janvier 2005 et décret n° 2005-848 du 12 décembre 2005). Par ailleurs, plusieurs outils permettent de guider une bonne mise en œuvre des étapes de création de l'AMP, comme les décrets 1999-954 et 2004-167 relatifs à la mise en compatibilité des investissements avec l'environnement (MECIE). Ces derniers fixent les règles et procédures à suivre et précisent la nature, les attributions et l'autorité des institutions ou organismes habilités à cette création. Il existe également des arrêtés interministériels qui peuvent être utiles pour encadrer les consultations communales, la gouvernance, l'utilisation durable des ressources naturelles au sein des AMPs, l'élaboration des plans de sauvegarde sociale et l'élaboration des plans de gestion et d'aménagement (SAPM 2009). Cependant, des données spécifiques et des outils accessibles pour soutenir la prise de décision ou les processus organisationnels des gestionnaires des AMPs manquent et sont très attendus par l'ensemble des acteurs de la conservation des récifs coralliens à Madagascar (Obura 2013). Si la capacité des AMPs et des LMMAs de Madagascar à maintenir certains stocks halieutiques (Komeno et Randriamanantsoa 2013 ; Benbow et al. 2014 ; Oliver et al. 2015 ; Long 2017) et le bien-être humain (Cinner et al. 2009 ; McClanahan et al. 2014a ; Ratsimbazafy et al. 2016) ont été documentés, leur capacité à induire des effets positifs sur les assemblages coralliens restent encore peu connue (McClanahan et al. 2009).

1.2.3 Les études sur les récifs coralliens et coraux à Madagascar

La première mention scientifique des coraux à Madagascar a été formulée par Darwin (1842). Il a été souligné que durant leurs expéditions dans les années 1830, des scientifiques ont essayé de transplanter vingt espèces de coraux au niveau des récifs à Mahavelona sur la côte est, dans le but d'estimer et de comparer leur taux de croissance. Un siècle et demi après, ces études se sont développées et diversifiées suite à l'implantation et aux travaux de la station marine de Toliara (ex-Tuléar), l'actuel Institut Halieutique et des Sciences Marines (IHSM ; Thomassin 1971), et de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-mer (ORSTOM), devenu l'actuel Centre National de Recherche Océanographique à Nosy-Be (CNRO ; Caverivière et al. 2013). Après le phénomène de blanchissement corallien massif de 1998, des études sur la structure spatiale des assemblages

coralliens, avec des implications sur la gestion et la conservation ont émergés (McClanahan et Obura 1998 ; Harding et al. 2006 ; McClanahan 2007 ; Nadon et al. 2008 ; Harding et Randriamanantsoa 2008 ; Nicet et al. 2008 ; Ory 2008 ; Gough et al. 2009 ; McClanahan et al. 2009 ; Obura 2009 ; 2012 ; Gough 2010 ; 2012a ; 2012b ; Harris et al. 2010 ; Randriamanantsoa et al. 2010 ; McClanahan et Jadot 2017 ; Wickel et Nicet 2017 ; Botosoamananto et al. 2021). La plupart des suivis de l'état de santé des récifs à Madagascar se base sur les méthodes standards de type GCRMN (« *Global Coral Reef Monitoring Network* »), qui a été établi à travers le projet PRECOI (Conand et al. 2000). Par la suite, ces méthodes ont été reprises par les unités de recherches, gestionnaires et organisations non-gouvernementales (ONGs) dans différentes régions autour de l'île. Jusqu'à présent, deux études sur l'évaluation de la capacité de résilience ont été réalisées, sur les récifs de Nosy Hara (Obura 2009 ; Gough 2012b), et d'Ambodivahibe (Gough 2012b). Plus récemment, des études fondamentales sur la compréhension des processus de maintien et de résilience des coraux scléactiniaires, comme leur reproduction (Gress et al. 2015), leur recrutement (Todinanahary et al. 2021) et la structure génétique des coraux (van der Ven et al. 2022) ont été développées.

La plupart de ces études ont été menées à l'échelle locale, mais peu abordent la structure et la dynamique des assemblages coralliens en intégrant plusieurs échelles spatiales, et notamment les échelles locale et régionale. Face à l'étendue des récifs de Madagascar, une approche multi-échelles est nécessaire pour documenter et mieux comprendre la structure, les mécanismes de régulation et les capacités de résilience. Ces études seront cruciales pour proposer des actions de gestion et de conservation à la fois pertinentes et efficaces.

1.3 Objectifs généraux et questions scientifiques du programme de recherche doctorale

Dans le contexte scientifique évoqué précédemment, ce travail de recherche doctorale se propose de répondre à trois objectifs principaux. Le premier est d'analyser la variation spatiale des assemblages coralliens de Madagascar aux échelles locale et régionale, et d'identifier l'influence de certains facteurs environnementaux et l'effet des AMPs sur cette structuration spatiale. Le second objectif vise à caractériser la distribution des coraux juvéniles et adultes sur ces mêmes échelles spatiales, afin de mieux comprendre les mécanismes de régulation des assemblages coralliens et le rôle des AMPs. Enfin, le troisième objectif est d'évaluer l'effet des AMPs sur le potentiel de récupération des assemblages coralliens.

Le premier objectif est l'objet du chapitre III : « **Base de référence contemporaine des assemblages coralliens de Madagascar : des récifs avec une forte diversité, abondance et fonctions associées aux aires marines protégées** ».

Plusieurs descripteurs coralliens, comme la composition taxonomique, la richesse générique, l'indice de diversité de Shannon, l'abondance, les traits d'histoire de vie et le pourcentage de recouvrement ont été caractérisés et comparés entre les 18 stations établies dans trois régions (Masoala au nord-est, Nosy-Be au nord-ouest, et Salary Nord au sud-ouest) autour de Madagascar. A chaque région, six stations ont été mises en place, trois dans des zones pêchées et trois dans des zones non-pêchées d'AMPs. Les principales questions abordées dans ce premier objectif sont les suivantes :

- Observe-t-on une variabilité spatiale des descripteurs de la structure des populations et des assemblages ?
- Dans quelle mesure la localisation géographique explique-t-elle cette variabilité en considérant les genres ou les traits d'histoire de vie des coraux ?
- Dans quelle mesure les facteurs biotiques (recouvrement en macroalgues, en gazons algaux et en algues calcaires encroûtantes, et biomasse en poissons herbivores) et abiotiques (rugosité du substrat) expliquent-ils cette variabilité ?
- Le niveau de protection (AMPs) a-t-il un effet sur l'ensemble ou certains descripteurs des assemblages coralliens ?

Le deuxième objectif est l'objet du chapitre IV : « **Effets des réserves marines sur l'abondance des coraux juvéniles et adultes à Madagascar, et implication pour la régulation des populations** ».

La distribution spatiale des principaux genres de coraux juvéniles et adultes a été caractérisée et comparée entre nos stations, sujettes à deux niveaux de protection, aux échelles locale (stations pêchées et non-pêchées au sein de chacune de nos trois régions) et régionale (stations pêchées et non-pêchées de l'ensemble de nos trois régions). Les densités de colonies juvéniles et adultes ont été corrélées afin d'identifier les modèles de régulation qui expliquent le maintien de ces populations. Les principales questions abordées dans cet objectif sont les suivantes :

- Quelles sont les caractéristiques de la variation spatiale des densités des coraux juvéniles et adultes aux échelles locale et régionale ?
- Quels modèles de recrutement (régulation par le recrutement *vs.* prédation-compétition) sont les plus pertinents pour caractériser la régulation des assemblages coralliens ?

- Les AMPs ont-elles une influence sur la variabilité spatiale des coraux juvéniles et adultes et sur les processus de régulation ?

Le troisième objectif est l'objet du chapitre V : « **Potentiel de récupération des assemblages coralliens à Madagascar et rôle des aires marines protégées** ».

Le potentiel de récupération des assemblages coralliens a été évalué à travers le développement d'un indice de récupération (*Recovery Index*, RI) à l'aide de la méthode TOPSIS (*Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution*). A chaque station, le RI a été calculé à partir de huit métriques de la résilience des récifs coralliens, à savoir la richesse générique, la densité totale, la densité des juvéniles, et le pourcentage de recouvrement (total et des taxa tolérants aux stress) des assemblages coralliens, ainsi que le pourcentage de recouvrement en algues (macroalgues et turf), la biomasse en poisson herbivores et les anomalies de température de la surface de la mer. Les principales questions de cet objectif sont les suivantes :

- Quel est le degré de variation du RI aux échelles locale et régionale ?
- Les caractéristiques des AMPs ont-elles une influence sur le potentiel de récupération des assemblages coralliens ?

Chapitre 2 :

MATÉRIELS ET MÉTHODES



(c) R. Rakotovao

Chapitre 2 : MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 Contexte géographique

Madagascar est une île dans le SWIO, séparée de 400 km de l'est du continent africain par le canal du Mozambique. Elle s'allonge du nord-nord-est au sud-sud-ouest entre 12°S et 26°S degré de latitude, couvre une superficie terrestre de près 590 000 km², possède 5 603 km de côtes, 117 000 km² de plateau continental et 1 100 000 km² de zone économique exclusive (INSTAT 2020). Cette extension en latitude est à l'origine d'une grande diversité des conditions environnementales, climatiques et océanographiques, explique la large gamme d'écosystèmes, et place l'île dans le top 20 des hot spots de la biodiversité (Mittermeier et al. 2011).

Deux principales saisons se succèdent : une saison pluvieuse et chaude, de novembre à avril, et une saison sèche et fraîche, de mai à octobre. Le climat dans les différentes régions du pays est étroitement lié à leur localisation par rapport aux vents dominants (l'Alizé, vent du sud-est, et la Mousson, vent du nord-ouest), leur altitude et l'influence maritime (Randriamarolaza et al. 2021). La côte est a un climat subéquatorial avec de fortes précipitations, atteignant en moyenne 3 500 mm de pluie par an. Ensuite, les hauts plateaux du centre sont plus secs et plus frais, en raison de l'altitude, avec quand même de fréquents orages pendant la saison des pluies. L'ouest est plus sec par rapport aux deux dernières régions, avec moins de 800 mm de pluie par an, car les Alizés perdent leur humidité lorsqu'ils atteignent cette partie de l'île. Enfin, le sud-ouest et le sud ont un climat aride et semi-désertique, avec moins de 400 mm de pluie par an (Randriamarolaza et al. 2021). Ce dernier peut être soumis à une sécheresse aiguë de longue durée en période d'El-Niño (Ralaingita et al. 2022).

Les zones côtières sont principalement formées de roches sédimentaires. À l'ouest, le plateau continental est très large, pouvant s'étendre jusqu'à 90 km au large des côtes. En revanche, la côte est est très escarpée, avec un plateau continental étroit et peu d'embouchures (Chand et Subrahmanyam 2003). La température annuelle moyenne de la surface de la mer (SST) varie de 22°C dans la partie sud à 28°C dans la partie nord de l'île. La thermocline est encore mal définie sur la côte ouest, tandis qu'elle est très marquée et constante à 100 m de profondeur sur la côte est (Ranaivoson 1997). Les courants marins à l'est de Madagascar sont influencés par la présence du Courant Sud-Equatorial (SEC) de l'Océan Indien. En atteignant la côte est malgache, le SEC bifurque à environ 17°S en surface (Swallow et al. 1988) et à 20°S à 800-900 m de profondeur (Chapman et al. 2003). Cette division donne lieu respectivement au Courant Nord-Est de Madagascar (NEMC), qui contourne l'île en se dirigeant vers le nord-ouest, et au courant Sud-Est de Madagascar (SEMC), qui se dirige vers

le sud-ouest (Chen et al. 2014 ; Ramanantsoa et al. 2021). La circulation de l'eau dans le canal du Mozambique est quant à elle très différente, caractérisée par une extrême complexité et variabilité (voir Ramanantsoa et al. 2018).

Les recensements de 2018 ont permis d'estimer le nombre d'habitants à 25 642 342, soit une densité moyenne de 48 habitants par km², inégalement réparties sur le territoire (INSTAT 2020). Environ 80 % de la population est rurale, dont la moitié dépend de l'exploitation des ressources naturelles pour leur subsistance (World Bank 2013). Les eaux côtières de Madagascar fournissent des ressources vitales pour une population en croissance rapide, et font vivre directement au moins 250 000 pêcheurs. Particulièrement, les petites pêcheries sont un secteur essentiel pour les communautés côtières et représente environ 72 % des 130 000 tonnes des captures annuelles (Le Manach et al. 2012). Cette dépendance est plus encore plus marquée dans les régions sèches, comme la région sud-ouest, où les activités agropastorales sont plus difficiles et pas toujours viables (Barnes-Mauthe et al. 2013).

2.2 Description des régions et des AMPs étudiées

Les travaux de terrain se sont déroulés de mars à octobre 2021 à trois régions autour de Madagascar : Masoala sur la côte nord-est (15°59'08" S, 50°09'27" E), Nosy-Be, une île côtière au nord-ouest (13°24'21" S, 48°16'31" E), et Salary Nord sur la côte sud-ouest (22°33'17" S, 43°17'10" E ; Figure 2.1). Ces régions ont été sélectionnées en raison de la présence de formations récifales développées et d'AMPs, et de la disponibilité de quelques études antérieures (Cooke et al. 2000 ; Gabrié et al. 2000 ; Andréfouët et al. 2009). Ces régions sont plus ou moins facilement accessibles, avec des bases logistiques à proximité des stations d'échantillonnage, permettant la collecte des données. Elles sont localisées sur des façades et latitudes différentes, et par conséquent les récifs sont soumis à des conditions environnementales contrastées, notamment en termes de température des eaux de surface, de courantologie et d'historique des perturbations. Ces environnements contrastés ont permis d'inclure la « région » parmi nos variables explicatives. Dans chaque région, la moitié des stations d'échantillonnages ont été placées dans des zones sanctuaires où toutes formes d'exploitation sont interdites (NTZ), et la moitié dans des zones où les activités sont restreintes ou totalement ouvertes. La variable « niveau de protection » (AMP par la suite) a également été considérée comme variable explicative. La date de création et la taille de ces AMPs sont différentes les unes des autres (Tableau 2.1), et ces caractéristiques ont été prises en compte dans l'interprétation de nos résultats.

2.2.1 Masoala et le Parc Marin de Masoala

La région de Masoala se trouve sur la côte nord-est de Madagascar, sur la péninsule de Masoala qui est une masse terrestre de 4 265 km² (Kremen et al. 1999). C'est la région la plus humide de l'île, avec une pluviométrie de 3 000 à 4 000 mm de pluie par an, et une température annuelle de 21-24 °C (Hatchwell 1999). On y trouve une grande concentration de forêts tropicales avec un taux d'endémisme important, ce qui en fait une région prioritaire en termes de conservation (Mittermeier et al. 2011). La population vit principalement de la riziculture sur brûlis, de l'exploitation des cultures destinées à l'exportation (vanille, cacao, girofle), de l'exploitation du bois, de la chasse et de la pêche (Ormsby et Kaplin 2005).

Le Parc National de Masoala a été créé en 1997 (décret 97/141 du 2 mars 1997). Il est constitué de près de 2 300 km² d'aire protégée terrestre et 100 km² d'AMPs (Kremen et al. 1999). Cette composante marine est quant à elle constituée de trois parcelles, dont le Parc Marin de Tampolo (à l'ouest de la péninsule, dans la baie d'Antongil, avec une superficie de 32 km²), le Parc Marin de Tanjona (à l'est de la péninsule, avec une superficie de 36 km²), et le Parc Marin de Masoala (sur la pointe sud de la péninsule, avec une superficie de 38 km²; SAPM 2017). Les échantillonnages ont été réalisées au niveau de cette dernière parcelle, où l'on trouve un récif frangeant variant de 0,5 à 5 km de large. Ce récif est interrompu par plusieurs passes, décrivant des formes ellipsoïdes. La pente externe est caractérisée par la présence d'éperons et sillons effilés qui témoignent du fort hydrodynamisme et de la fréquence importante des cyclones tropicaux dans cette région (Harding et Randriamanantsoa 2008).

2.2.2 Nosy-Be et les Parcs Marins de Lokobe et de Nosy Tanihely

Nosy-Be est une île côtière de type volcanique, de 321 km² au nord-ouest de Madagascar. Elle est séparée de ce dernier par un bras de mer de 8 km (Battistini 1961). Le climat est assez humide avec une moyenne de 2 000 mm de pluie par an et une température annuelle moyenne de 25 °C (Randriamarolaza et al. 2021). La population vit principalement des activités liées au tourisme (Jędrusik 2019 ; Ziegler et al. 2021). Les côtes de Nosy-Be, ainsi que celles des petites îles qui l'entourent (Nosy Komba, Nosy Tanihely, Nosy Tanga, Nosy Vorona, etc.), sont bordées par d'étroits récifs frangeants de moins de 1 km de large. La pente externe de ces récifs est très abrupte, avec la présence d'éperons et sillons développés sur leurs parties exposées à la houle (partie nord et ouest, ouvert au canal du Mozambique), contrairement à ce que l'on voit sur la partie orientale où les conditions sont plus calmes.

Aux environs de Nosy-Be, on note la présence de deux Parcs Nationaux, celui de Lokobe et de Nosy Tanihely. Le Parc National de Lokobe, créé en 2011 (décret n° 2011/500 du 6 septembre 2011), est constitué de 7,40 km² de composante terrestre et de 1,22 km² de composante marine, dont la surface des NTZ n'est pas encore bien définie. Le Parc National de Nosy Tanihely est en grande partie composé de parcelle marine, avec 1,71 km² dont 0,38 km² en NTZ (SAPM 2017). Historiquement, Nosy Tanihely a fait l'objet d'un premier effort de protection en 1966, lorsque les activités de pêche de toutes formes furent interdites. Nosy Tanihely a ensuite obtenu le statut de « réserve marine » en 1968, de « zone sensible » en 1997, et de Parc Marin en 2011 (décret 2011/499 du 6 septembre 2011).

2.2.3 Salary Nord et l'Aire Marine Protégée de Soariaka

Salary Nord est un village de pêcheur à 100 km au nord de la ville de Toliara. Le climat est semi-aride, avec moins de 400 mm de pluie par an et une température variant de 16 à 30°C (Randriamarolaza et al. 2021). La population littorale vit exclusivement de l'exploitation des ressources halieutiques (Barnes-Mauthe et al. 2013). Les récifs coralliens de Salary Nord font partie du complexe récifal du sud-ouest de Madagascar. Ils sont composés essentiellement de récifs frangeants, s'étendant sur près de 80 km de long et larges de 1,7 à 4,9 km. Ces récifs sont interrompus par des chenaux d'embarcations de 5 m de profondeur maximum. On y trouve aussi des bancs récifaux au large, à plus de 20 m de profondeur (Randriamanantsoa et al. 2010). Les pentes externes présentent une inclinaison relativement faible, avec la présence de quelques tombants. Les éperons et sillons sont très développés surtout sur la partie sud de la région (près de Tsandamba), où l'on note un hydrodynamisme plus important qu'au nord.

L'AMP de Soariaka a été officiellement créée en 2015 (décret 2015-723 du 21 avril 2015). Elle couvre une superficie de 383 km², avec 0,35 km² de NTZ (SAPM 2017). Des efforts de conservation ont été entrepris depuis 2005 avec l'implémentation de plusieurs réserves marines dans le cadre de projets d'ONGs (WWF 2006), et elle a reçu le statut de « protection temporaire » en décembre 2010.

2.3 Description des stations d'échantillonnage

Au total, 18 stations d'échantillonnages ont été établies (Tableau 2.1 ; Figure 2.1). Ces stations sont également réparties dans les trois régions d'études décrites précédemment, donc six stations par région. A chaque région, trois stations sont placées dans des zones « pêchées » et les trois autres dans des zones « non-pêchées » (AMPs).

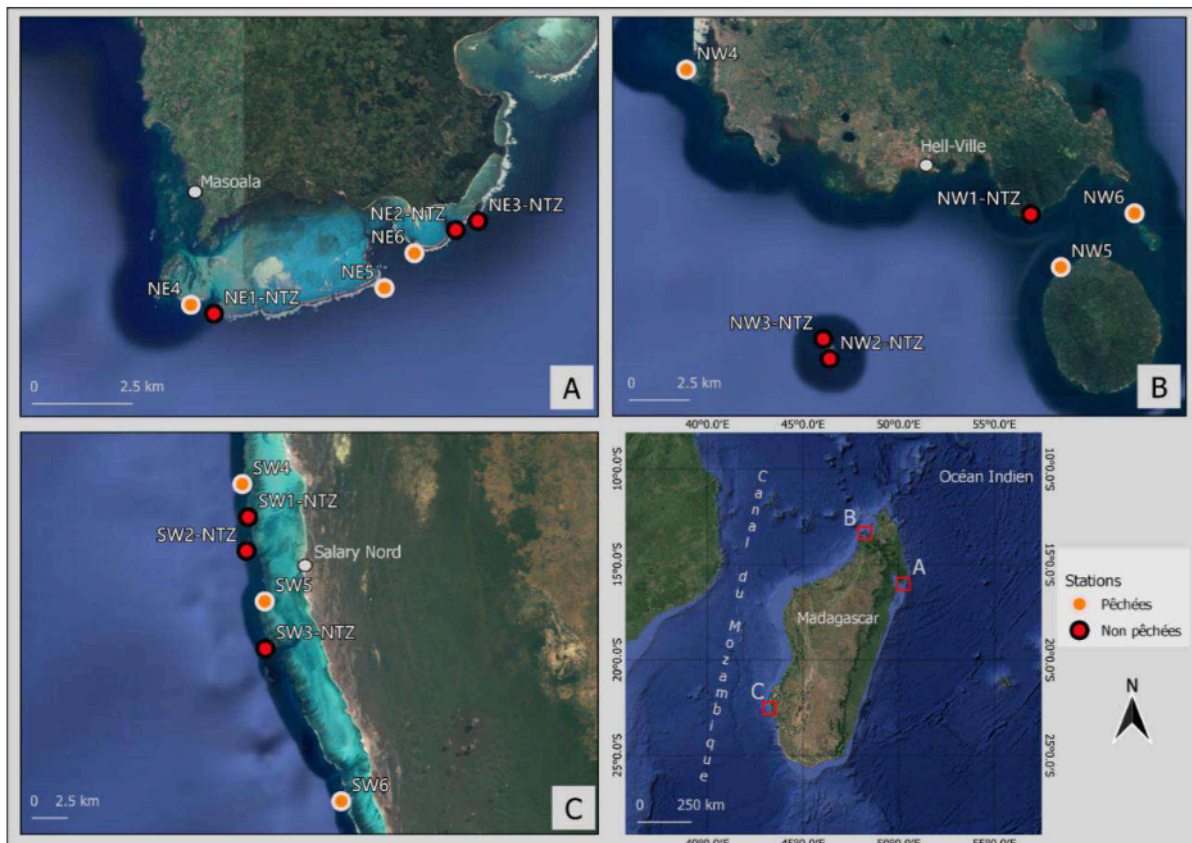


Figure 2.1. Localisation des trois régions d'étude (A : Masoala, B : Nosy-Be, C : Salary Nord) et des 18 stations d'échantillonnage autour de Madagascar. Les codes des stations sont expliqués dans la section 2.2. Source : Google satellite.

En termes d'habitat, les stations sont toutes placées au niveau de la pente externe et à une profondeur d'environ 10 m (de 8 à 12 m, selon les stations et la marée). La diversité, la densité, le pourcentage de couverture et le taux de recrutement des assemblages coralliens sont généralement plus importants à cette profondeur, comparativement aux zones superficielles ou plus profondes (Penin et al. 2007a ; Graham et al. 2015 ; Botosoamananto et al. 2021).

La codification des stations a été abrégée comme suit : les deux premières lettres indiquent la région (NE pour Masoala au nord-est, NW pour Nosy-Be au nord-ouest, et SW pour Salary Nord au sud-ouest), le nombre (1 à 6) différencie les six stations de chaque région, et NTZ (« No-Take Zone ») distingue les stations dans les zones non pêchées.

Tableau 2.1. Principales caractéristiques des 18 stations d'échantillonnage.

Régions	Nom de la station	Codification	Latitude	Longitude	Gestion	Accès à la pêche
Masoala	Ankoalambano	NE1-NTZ	16°00'54.86"S	50°09'45.60"E	Parc Marin Masoala Crée en mars 1997 Superficie : 38 km ²	Non
	Ambodilaitry	NE2-NTZ	16°59'41.60"S	50°13'16.84"E		Non
	Nosy Nepato	NE3-NTZ	16°59'33.74"S	50°13'36.10"E		Non
	Sambo Maty	NE4	16°00'47.09"S	50°09'25.48"E		Oui
	Ambatomikopaka	NE5	16°00'32.43"S	50°12'14.54"E		Oui
	Passe Le petit	NE6	16°00'01.87"S	50°12'40.66"E		Oui
Nosy-Be	Lokobe	NW1-NTZ	13°25'31.68"S	48°19'08.20"E	Parc Marin Lokobe Crée en septembre 2011 Superficie : 1,22 km ²	Non
	Tanihely sud	NW2-NTZ	13°29'06.73"S	48°13'58.80"E	Parc Marin Nosy Tanihely Créé en 1966 Superficie : 1,71 km ²	Non
	Tanihely ouest	NW3-NTZ	13°28'54.60"S	48°14'00.17"E		Non
	Nosy Tanga	NW4	13°21'56.40"S	48°10'36.80"E	Non protégée	Oui
	Nosy Komba	NW5	13°26'50.22"S	48°19'52.81"E		Oui
	Nosy Vorona	NW6	13°25'30.10"S	48°21'42.20"E		Oui
Salary Nord	Andrefa Mahasaha	SW1-NTZ	22°31'10.38"S	43°14'39.48"E	AMP Soariaka Créé en avril 2015 Superficie : 383 km ²	Non
	Ankaramivony	SW2-NTZ	22°32'44.39"S	43°14'39.02"E		Non
	Anjokozoko	SW3-NTZ	22°37'16.64"S	43°15'27.64"E		Non
	Andravona	SW4	22°29'38.29"S	43°14'23.50"E		Oui
	Belamera	SW5	22°35'04.80"S	43°15'25.70"E		Oui
	Tsandamba	SW6	22°44'21.20"S	43°18'58.20"E		Oui

2.4 Techniques d'échantillonnage

2.4.1 Descripteurs coralliens

A chaque station, les assemblages coralliens (coraux scléactiniaires et l'hydrocoralliaire *Millepora* sp.) ont été caractérisés par les descripteurs suivants :

- la composition taxonomique,
- la richesse générique,
- la diversité de Shannon,
- l'abondance (ou densité),
- le pourcentage de recouvrement.

Les quatre premiers descripteurs ont été échantillonnés à l'aide de trois transect-couloirs de 10 m² (1 × 10 m). Ces transects ont été disposés parallèlement entre eux et au rivage et séparés de 1 à 2 m selon la topographie de la station (Penin et al. 2007a). Les colonies coralliennes ont été recensées, et identifiées au niveau du genre. L'identification au niveau spécifique des coraux, qui repose sur des critères morphologiques du squelette, dont certains nécessitant une prise d'échantillons et une observation à la loupe binoculaire, n'est pas envisageable dans un travail comme le nôtre où la priorité a été donnée à une approche spatiale multi-échelles avec de nombreuses stations. Néanmoins, ce

niveau générique est tout à fait adéquat pour une étude de la variabilité spatiale de la structure des assemblages coralliens, telle que proposée dans ce travail (Balmford et al. 1996). La richesse générique est ici considérée comme le nombre des différents genres coralliens présents dans un transect. L'indice de diversité de Shannon (H') a été calculé sur chaque transect à partir de la formule suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \times \log_2 \frac{n_i}{N}$$

où S est la richesse générique, n_i est le nombre de colonies d'un genre dans l'échantillon, et N est le nombre total de toutes les colonies échantillonnées.

Toutes les colonies situées dans les transect-couloirs ont été mesurées selon leur diamètre maximal, et classées dans huit classes de taille, proposées par Obura et Grimsditch (2009) ; [0-5 cm], [6-10 cm], [11-20 cm], [21-40 cm], [41-80 cm], [81-160 cm], [161-320 cm], et >320 cm. La classe [0-5 cm] représente les colonies juvéniles (Chiappone et Sullivan 1996 ; Penin et al. 2007a ; Doropoulos et al. 2015 ; Dang et al. 2020), alors que toutes les autres correspondent aux colonies adultes. Lors de l'échantillonnage des coraux juvéniles, des précautions ont été prises afin d'exclure les colonies résultant de la fission, de la fusion ou de la fragmentation des colonies plus âgées (Hughes et Jackson 1980).

Le pourcentage de recouvrement des assemblages coralliens est quant à lui mesuré sur chaque station à l'aide de trois transects linéaires (« *Line Intercept Transect* », LIT) de 10 m, placés sur l'axe central des transects-couloirs décrits ci-haut. Les organismes coralliens interceptant le transect ont été identifiés et mesurés au centimètre près.

Pour les données de densité et de recouvrement, nous avons également distingué les quatre principaux traits d'histoire de vie, proposés par Darling et al. (2012) : « compétitifs », « généralistes », « opportunistes », et « tolérants aux stress ». Des études récentes ont en effet démontré l'utilité de l'approche basée sur ces traits d'histoire de vie pour mieux comprendre la structure et la dynamique des assemblages coralliens, et notamment leurs réponses aux perturbations (Darling et al. 2013 ; Grimsditch et al. 2017 ; Carturan et al. 2018 ; Kubicek et al. 2019). Dans quelques cas, un genre corallien peut regrouper des espèces ayant des traits d'histoire de vie différents. Nous avons alors attribué à ces genres des valeurs proportionnelles basées sur les traits des espèces que l'on trouve dans

la région du sud-ouest de l’océan Indien (Keith et al. 2013). Par exemple, pour le genre *Pocillopora*, nous avons estimé que à 75% des espèces sont généralistes, et 25% opportunistes (voir Annexe 2).

2.4.2 Variables explicatives

2.4.2.1 Organismes benthiques autres que les coraux

Les trois transects (LIT) de 10 m à chaque station ont également permis d’évaluer le pourcentage de recouvrement en algues, en distinguant les macroalgues, le turf, et les algues calcaires encroûtantes (« *Crustose Coralline Algae* », CCA). Ces catégories d’algues ont été utilisées comme variables explicatives de la structure spatiale des assemblages coralliens dans le chapitre III, et pour le calcul de l’indice de récupération dans le chapitre V.

2.4.2.2 Communautés ichthyologiques

Sur chaque station, les poissons herbivores (sélectionnées à partir de Fishbase ; Froese et Pauly 2021) ont été identifiés au niveau de l’espèce, recensés, et mesurés selon leur longueur totale, par observations visuelles sous-marines effectuées sur trois transects-couloirs de 250 m² (50 × 5 m). Ces transects sont disposés parallèlement entre eux et aux contours de la profondeur, et séparés de 2 m environ. Les valeurs d’abondance ont été converties en kilogrammes de biomasse par unité de surface de récif (kg.ha⁻¹) en utilisant des équations longueur-poids spécifiques aux espèces :

$$W = a \times L^b$$

où W est le poids (en g), L la longueur totale (en cm), et a et b sont des constantes spécifiques aux espèces, extraites de FishBase (Froese et Pauly 2021).

La biomasse en poissons herbivores a été utilisée comme variable explicative dans le chapitre III, sur la structure spatiale des assemblages coralliens, et dans le chapitre V, pour le calcul de l’indice de récupération.

2.4.2.3 Rugosité

A chaque station, nous avons estimé la rugosité du substrat à partir d’évaluations visuelles de la topographie du récif, en distinguant 5 classes : 0 = aucun relief vertical ; 1 = relief faible et clairsemé ; 2 = relief faible mais étendu ; 3 = modérément complexe ; 4 = très complexe avec de

nombreuses fissures et grottes ; 5 = exceptionnellement complexe avec de nombreuses grottes et surplombs (d'après Polunin et Roberts 1993). La rugosité a été utilisée comme variable explicative de la structure spatiale des assemblages coralliens (chapitre III).

2.4.2.4 Anomalies de température

Les anomalies de température des eaux de surface (SSTa) sont définies comme les différences entre les SST quotidiennes et les moyennes climatologiques sur 30 ans, ici relative à la période 1971-2000 (Reynolds et al. 2002). Les SSTa quotidiennes ont été calculées pour la période janvier 1981 – octobre 2020, grâce aux données fournies par la DSP NOAA/OAR/ESRL (<http://www.esrl.noaa.gov/psd/>). Les données spécifiques aux stations ont été interprétées avec le logiciel Bilko (version 3.4). Enfin, les données ont été moyennées pour obtenir des valeurs mensuelles, et la proportion de mois durant lesquels la SSTa était égale ou supérieure à 1°C a été calculée sur la période considérée. La SSTa a été surtout utile pour le calcul des indices de récupérations dans le chapitre V.

2.5 Structure et analyse statistique des données

La structure du jeu de donnée est du type hiérarchique, avec le transect comme unité statistique. Tous les descripteurs coralliens et les variables explicatives ont été échantillonnés à l'aide de trois transects à chaque station, à l'exception des données de rugosité et la SSTa qui ont été évalué à l'échelle de la station. Les trois transects représentent la station, les six stations représentent une région (ou échelle locale, $n = 18$), et les trois régions représentent l'échelle régionale ($n = 54$). Finalement, les trois stations inclus dans les zones pêchées et les trois autres dans les zones non-pêchées à chaque région représentent le facteur « niveau de protection » à l'échelle locale ($n = 9$), et leur ensemble sur les trois régions représentent l'échelle régionale ($n = 27$).

Des modèles linéaires à effets mixtes ont été choisis pour prendre en compte cette structure hiérarchique des données, et la non-indépendance des unités statistiques (transects) appartenant à des stations, appartenant à leur tour à une même région (Zuur et al. 2009). L'intercept des modèles peut varier à l'échelle de la station, ce qui a poussé à considérer la station (inclus dans la région) comme variable à effet aléatoire. Les variables explicatives à effets fixes sont résumées dans le tableau suivant :

Tableau 2.2. Résumé des variables explicatives à effets fixes et modèles mixtes utilisés, et chapitres du manuscrit dans lesquels ces variables sont utilisées.

Variables à effets fixes	Type de variable	Modèles mixtes utilisés	Chapitre
Région	Catégorielle à 3 facteurs (Masoala, Nosy-Be, Salary Nord)	Linéaires ou généralisés de type Poisson ou de type négative binomial	III, IV et V
Niveau de protection	Catégorielle à 2 facteurs (pêchées, non-pêchées)	Linéaires ou généralisés de type Poisson ou de type négative binomial	III, IV et V
Genre	Catégorielle à 7 facteurs (<i>Acropora</i> , <i>Galaxea</i> , <i>Montipora</i> , <i>Pocillopora</i> , <i>Porites</i> , <i>Seriatopora</i> et « autres »)	Généralisés de type négative binomiale	IV
Trait d'histoire de vie	Catégorielle à 4 facteurs (compétitif, généraliste, opportuniste et tolérant aux stress)	Linéaires ou généralisé de type Poisson	III
Recouvrement en macroalgues	Continue	Linéaires ou généralisés de type Poisson	III
Recouvrement en turf	Continue	Linéaires ou généralisés de type Poisson	III
Recouvrement en algues calcaires encroûtantes	Continue	Linéaires ou généralisés de type Poisson	III
Biomasse en poissons herbivores	Continue	Linéaires ou généralisés de type Poisson	III
Rugosité	Continue	Linéaires ou généralisés de type Poisson	III

Dans le chapitre III, nous avons utilisé des analyses multivariées du type NMDS (*non-Metric Multidimensional Scaling*) pour caractériser la variabilité de la composition taxonomique des assemblages coralliens, en rapport avec les variables explicatives. Nous avons ensuite effectué des analyses de régression, sujettes à une sélection de modèles basée sur la théorie de l'information (Burnham et Anderson 2002), afin de déterminer quels modèles (c'est-à-dire quelles combinaisons de variables explicatives) correspondent le mieux pour décrire la variabilité des autres descripteurs des coraux (richesse générique, diversité de Shannon, abondance et pourcentage de recouvrement).

Dans le chapitre IV, pour mettre en relation la densité des coraux juvéniles et adultes, nous avons utilisé des analyses de corrélation non-paramétrique de Spearman, car les données ne respectaient pas les hypothèses de normalité, même après transformation.

Dans le chapitre V, pour calculer les indices de récupération des assemblages coralliens sur chaque station, nous avons utilisé la méthode TOPSIS (*Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution* ; Hwang et Yoon 1981), qui est une méthode de prise de décision à critères multiples (MCDM).

Toutes les analyses des données ont été effectués avec le logiciel R (version 4.1.0 ; R Core Team 2021).

Chapitre 3 :

BASE DE RÉFÉRENCE CONTEMPORAINE DES ASSEMBLAGES CORALLIENS DE MADAGASCAR : DES RÉCIFS AVEC UNE FORTE DIVERSITÉ, ABONDANCE ET FONCTIONS ASSOCIÉES AUX AIRES MARINES PROTÉGÉES



Madagascar est considéré comme un hotspot de la biodiversité dans la région du sud-ouest de l'Océan Indien. Les récifs coralliens de cette grande île sont confrontés aux perturbations à large échelle et aux stress locaux d'origine humaine. Des actions de conservation ont été mises en œuvre avec des résultats encourageants pour certaines pêcheries, mais leur impact sur les assemblages coralliens n'a jamais été rigoureusement abordé. Dans ce contexte, nous avons analysé la variation multi-échelle spatiale de la composition taxonomique, de la richesse générique, de l'abondance, des stratégies d'histoire de vie et de la couverture des assemblages coralliens au niveau de 18 stations situées dans trois régions autour de l'île. L'influence des Aires Marines Protégées (AMPs), de la couverture algale, de la rugosité du substrat, de la biomasse en poissons herbivores et de la localisation géographique a également été analysée. Nos résultats mettent en évidence une variabilité spatiale marquée, aux échelles locale et/ou régionale, pour tous les descripteurs coralliens. La région de Masoala, au nord-est, est caractérisée par une forte abondance des colonies coralliennes, particulièrement celle des genres compétitifs *Acropora* et *Pocillopora* et des taxons tolérants au stress sur plusieurs stations. La région de Salary Nord, au sud-ouest, se distingue par des abondances plus faibles, avec la raréfaction des taxons compétitifs. Nosy-Be, au nord-ouest, est caractérisée par une diversité, une abondance, ainsi que par une couverture corallienne élevées (~42-70%), notamment au niveau des stations non-pêchées. Ces résultats soulignent clairement les effets positifs des AMPs sur tous les descripteurs coralliens, à l'exception de la composition taxonomique, en particulier à Nosy-Be où le contraste entre les stations pêchées et non-pêchées est le plus prononcé. La biomasse en poissons herbivores, la couverture en algues calcaires encroûtantes et la rugosité du substrat sont également positivement liées à plusieurs descripteurs coralliens. La présence de récifs présentant une diversité, une abondance et une couverture élevées en coraux, y compris le genre compétitif *Acropora*, est un des résultats majeurs de cette étude. Nos résultats soutiennent fortement le développement des aires marines gérées localement avec une forte implication des communautés locales, nécessaire à la bonne gestion de l'écosystème récifal dans les pays aux ressources logistiques et humaines limitées comme Madagascar.

Mots-clés : Récifs coralliens ; Coraux scléactiniaires ; Structure spatiale ; Aires Marines Protégées ; Conservation ; Madagascar.

A contemporary baseline of Madagascar's coral assemblages: reefs with high coral diversity, abundance, and function associated with marine protected areas

This chapter was accepted for publication in *PLoS ONE* as: **Randrianarivo M**, Guilhaumon F, Tsilavonarivo J, Razakandrainy A, Philippe J, Botoamananto 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(10): e0275017 (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0275017>)

3.1 Introduction

More than 850 million people from over 100 countries rely on the exceptional biodiversity of coral reefs, providing crucial economic, cultural, social, and aesthetic goods and services (Kittinger et al. 2012; Woodhead et al. 2019). These reefs are mostly supported by small colonial, calcifying organisms, the hermatypic scleractinian corals, which create complex three-dimensional habitats offering a variety of shelter and food for thousands of organisms (Bellwood et al. 2006; Hughes et al. 2017). Coral assemblages often exhibit a marked spatial heterogeneity from local to geographic scales (*i.e.*, from within and among reef habitats to among regions and ocean basins), reflecting the contrasting life history strategies and functional traits of coral species as well as the biological and physical processes that influence their biology and vary in frequency, intensity, and spatial scale (Darling et al. 2013; McClanahan et al. 2014b; Veron et al. 2015; Zinke et al. 2018; Adjeroud et al. 2019). Since corals are particularly sensitive to changes in environmental conditions, reef ecosystems are highly vulnerable to both chronic and acute stressors and may change rapidly in their structure and functioning (Hughes et al. 2003, 2018a; Bellwood et al. 2004; Tebbett et al. 2021).

There is concern that the frequency and severity of large-scale disturbances, such as coral bleaching events associated to thermal stress, cyclones, or outbreaks of the coral predator *Acanthaster* spp. in the Indo-Pacific, have increased over the last four decades (Hughes et al. 2017, 2018b; Hoegh-Guldberg et al. 2007). Humans have further contributed to this declining trend by contributing multiple, direct anthropogenic disturbances that kill reef organisms, such as overharvesting of reef organisms, destructive fishing methods, uncontrolled tourism and recreational impacts, and increased sedimentation and pollution associated with dredging, coastal development, deforestation, and intensive agriculture (Grigg and Dollar 1990; Hoegh-Guldberg et al. 2007; Hughes et al. 2017). In

response to these threats, coral reefs have been severely impacted by widespread mortalities of foundation species and degraded habitat (Bruno and Selig 2007; McClanahan et al. 2007; Diaz et al. 2019), in a number of cases undergoing a striking phase shift involving the replacement of corals by macroalgae or other non-reef-building benthic organisms, an undesirable state providing fewer goods and services to human populations (McManus et al. 2004).

In the context of this “coral reef crisis”, evaluating the vulnerability, adaptability, and resilience of reef communities and their dependent human societies is urgently needed (Roff and Mumby 2012; Hughes et al. 2017; Comte and Pendleton 2018). Encouragingly, management and conservation actions have already been taken to preserve the diversity, structure, and functions of coral reefs and to maintain the goods and services they provide to humans (Bellwood et al. 2019; Darling et al. 2019; Graham et al. 2020). The Marine Protected Area (MPA) has been one of the most common tools to support the health of coral reefs and to enhance their resistance and resilience to disturbances (Mumby et al. 2011, 2021; Edgar et al. 2014; Steneck et al. 2018; Strain et al. 2019). Although the capacity of MPAs to maintain fisheries productivity and sustainable livelihoods has been demonstrated in many cases (Cinner et al. 2009; Selig and Bruno 2010; Benbow et al. 2014; Ratsimbazafy et al. 2019; Goetze et al. 2021) conflicting results and uncertainties regarding their effectiveness in protecting the transformed reefs that are expected in future decades have also been highlighted (Selig and Bruno 2010; Selig et al. 2012; McClanahan et al. 2014b; Ateweberhan and McClanahan 2016; Graham et al. 2020; Bruno et al. 2019; Díaz-Osorio et al. 2022). For corals, management of fishing activities within MPAs is intended to maintain a sufficient herbivory rate to remove algae that are competitive with corals, in turn enhancing coral recruitment (Nash et al. 2016; Bonaldo et al. 2017; Chung et al. 2019b; Strain et al. 2019). However, this mechanism is not always observed, and a lack of positive effects of MPAs on coral replenishment capacities has been recorded (Page et al. 2009; Jouval et al. 2019). Among the major drivers of MPA effectiveness are the duration of protection, size, and connectivity, together with the type and compliance of regulation measures (Selig and Bruno 2010; Edgar et al. 2014; Friedlander et al. 2017; Ferreira et al. 2022; Fontoura et al. 2022; Guabiroba et al. 2022).

Madagascar is one of the largest islands in the world, with a coastline extending over $\sim 14^\circ$ of latitude ($11^\circ 47'$ to $25^\circ 35'$ S) and, with $\sim 2400 \text{ km}^2$ of coral reefs, is a major biodiversity hotspot in the Western Indian Ocean (Myers et al. 2000; Brooks et al. 2006; Cooke 2012). The high diversity of reef organisms, including ~ 380 scleractinian coral species, is partly linked to the size, morphological diversity, and contrasting environmental conditions of these reefs (Veron and Turak 2003; Ahamada et al. 2008; McClanahan et al. 2009, 2014b; Obura et al. 2011; Ateweberhan et al. 2018). Studies on

the diversity and structure of coral assemblages have taken place since the 1960s with the establishment of the marine research center at Toliara on the southwest coast (Pichon 1978). However, most of these studies have been restricted to either local (McClanahan 2007; Nadon et al. 2008; Harris et al. 2010; Bruggemann et al. 2012; Andréfouët et al. 2013; Todinanahary et al. 2018; Botosoamananto et al. 2021) or regional (McClanahan et al. 2009; Ateweberhan et al. 2018) scales, or have focused on documenting the general health status of these reefs (Webster et al. 2002; Veron and Turak 2003; Harding et al. 2006; Harding and Randriamanantsoa 2008; McClanahan et al. 2009). In contrast, no multiscale analysis of spatial patterns in coral assemblages has been conducted, and the drivers of such variability remain poorly understood.

As most of the world's coral reefs, those of Madagascar have confronted large-scale disturbances and human-induced local stressors, most notably bleaching events, sedimentation, and overfishing (Gabrié et al. 2000; Ahamada et al. 2002; Harding et al. 2006; Obura et al. 2011, Cochrane et al. 2019). Consequently, coral assemblages have declined since the 1980s at several reefs around the island, as documented along the Great Reef of Toliara (Harris et al. 2010; Bruggemann et al. 2012; Andréfouët et al. 2013), though a return to a healthier coral community has recently been documented for this reef (Botosoamananto et al. 2021). In response to the overall degradation of coral reefs, the Malagasy authorities have implemented mitigation actions, resolutely investing in the establishment of MPAs since 1989, with the creation of the first one, the Mananara Nord Biosphere Reserve on the east coast. Twenty-two MPAs currently cover an area of 14,451 km², representing 1.26% of the Exclusive Economic Zone (Ratsimbazafy 2011; UNEP-Nairobi Convention and WIOMSA 2021). Involvement of primary users, most notably fishermen and sea farmers, have been encouraged through the implantation of Locally Managed Marine Areas (LMMA) that have shown some success in effectively managing fisheries (Mahafina 2011; McClanahan and Jadot 2017; Ratsimbazafy et al. 2019). However, the effects of these MPAs on coral assemblages have not been rigorously examined, leaving the benefit and effects of such a management tool on the overall reef biodiversity, functions, and services difficult to assess in Madagascar (McClanahan and Jadot 2017; Ratsimbazafy et al. 2019).

In this context, the aim of this study was to analyze the spatial variation of coral assemblages at multiple scales around Madagascar. Composition, generic richness, abundance, life history strategies, and cover of coral assemblages were compared among 18 stations located at three regions around the island. We analyzed the potential influence of several environmental factors, including algal cover, substrate rugosity, herbivorous fish biomass, and geographic location on the spatial patterns of coral variables. By comparing stations in unfished areas (MPAs) and stations where

fishing is allowed, we also investigated the effect of fishing protection level on coral community structure. Although this study is a snapshot in a highly dynamic system, the data set and questions addressed in this study provide a valuable contemporary baseline to understand the drivers of coral community structure and to monitor future changes of these reefs, and may also help identify effective conservation and management actions.

3.2 Materials and methods

Study area and sampling strategy

Fieldwork was conducted from March to October 2020 at three regions around Madagascar (Figure 3.1). Masoala, on the northeast coast ($15^{\circ}59'08''$ S, $50^{\circ}09'27''$ E), is composed of fringing reefs of 0.5 to 3 km wide with several passes to the open ocean. This region includes the Masoala Marine Park, created in March 1997. Nosy-Be, in the northwest ($13^{\circ}24'21''$ S, $48^{\circ}16'31''$ E), is composed by several small islands with narrow (< 1 km) fringing reefs. This region comprises the Lokobe Marine Park and the Nosy Tanihely Marine Park, both created in September 2011. Salary Nord, along the southwest coast ($22^{\circ}33'17''$ S, $43^{\circ}17'10''$ E), is a region with fringing reefs of 1.7 to 4.9 km wide, with a channel (~ 5 m depth) that allows the circulation of boats. These reefs are integrated within the Soariaka MPA, created in April 2015. In recent decades, these reefs have been impacted by the bleaching event of 1998 (Ahamada et al 2002; McClanahan and Obura 1998), and 2016 (Gudka et al. 2020). The major cyclones that had a potential impact on coral assemblages are Haruna at Salary Nord in 2013, Enawo 2017 at Masoala and Nosy-Be in 2017, and Belan at Nosy-Be in 2019 (Carter et al. 2022). However, the impact of these disturbances on coral assemblages in our three regions has not been quantified. At each region, six sampling stations were surveyed, including three stations in unfished areas and three stations in areas where fishing is allowed (Figure 3.1). The location of our stations took into account logistical considerations (accessibility of sites), meteorological constraints during sampling, and the directives of local authorities (Madagascar National Park, Wildlife Conservation Society, and local managers). All 18 stations were located on the outer reef slope at ~ 10 m depth, where direct anthropogenic disturbances are lower, and where diversity and abundance of coral assemblages is generally higher compared to other reef habitats (Botoamananto et al. 2021). Stations codes are abbreviated as follow: the first two letters indicate the region (NE for Masoala in the northeast, NW for Nosy-Be in the northwest, and SW for Salary Nord in the southwest), the number (1 to 6) differentiates the six stations from each region, and NTZ (“No Take Zone”) is for stations in unfished areas. Field work was carried out with a research permit

granted by the Malagasy Ministry of Environment and Sustainable Development (75/20/MEDD/SG/DGEF/DGNRE).

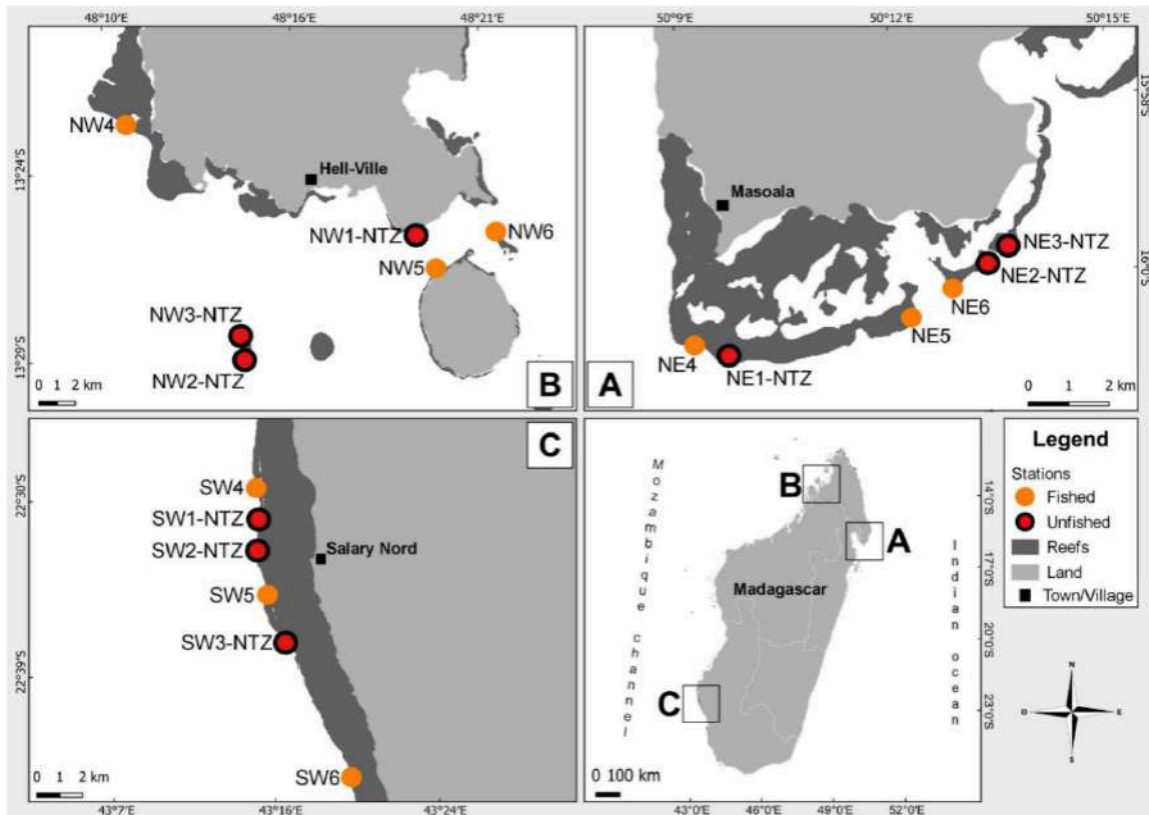


Figure 3.1. Location of the 18 sampling stations in the three regions around Madagascar. Masoala (A) is located in the northeast coast, Nosy-Be (B) in the northwest, and Salary Nord (C) in the southwest. See Materials and Methods section for station codes.

At each station, generic richness (GR) and abundance of coral assemblages (scleractinian corals and the calcareous hydrocoral *Millepora*) were estimated using three randomly replicated belt-transects of 10 m² (10 × 1 m), laid parallel to depth contours and separated by ~2 m (Penin et al. 2007a). To complement the characterization of the diversity of coral assemblage composition, the Shannon diversity index (H') was calculated at each station using \log_2 and colony abundance data for each coral genus. In order to estimate the functional trait diversity of coral assemblages, we assigned one of the four life history strategies, as defined by Darling et al. (2012), to each coral colony encountered in the belt-transects: competitive, generalist, stress-tolerant, and weedy. For those coral genera that encompass species spanning several of these life history strategies, we have assigned proportional values based on life history strategy of the species typically found in the region (Keith et al. 2013; for example, *Pocillopora* was estimated to include 75% generalist and 25% weedy species). The percent cover of corals, macroalgae, turf algae, and crustose coralline algae (CCA) was estimated at each station using three-line intercept transects (LIT) of 10 m, placed in the middle of the belt-transects. Biomass of herbivorous fishes was estimated at each station using underwater

visual censuses on three randomly replicated belt-transects of 250 m² (50 × 5 m) laid parallel to depth contours and separated by ~2 m. All herbivorous fishes were identified at the species level, counted, and measured according to their total length. Abundance values were converted to kilograms of biomass per unit area of reef (kg.ha⁻¹) using species-specific length-weight equations: $W = a * L^b$, where W is the weight (in g), L is the total length (in cm), and parameters a and b are species-specific constants that have been extracted from FishBase (Froese and Pauly 2021). At each station, we estimated the substrate rugosity with a visual assessment of reef topography, graded from 0 to 5 (0 = no vertical relief; 1 = low and sparse relief; 2 = low but widespread relief; 3 = moderately complex; 4 = very complex with numerous fissures and caves; 5 = exceptionally complex with numerous caves and overhangs), following Polunin & Roberts (1993).

Cover of algae (macroalgae, turf, and CCA), rugosity, herbivorous fish biomass, fishing protection level (fished vs. unfished areas; i.e., we did not measure fishing pressure at each station), and geographic location (belonging to one of the three regions) have been recorded to estimate their potential influence on the spatial variation of coral assemblages, and will be referred to as “explanatory variables” hereafter (Figure 3.2).

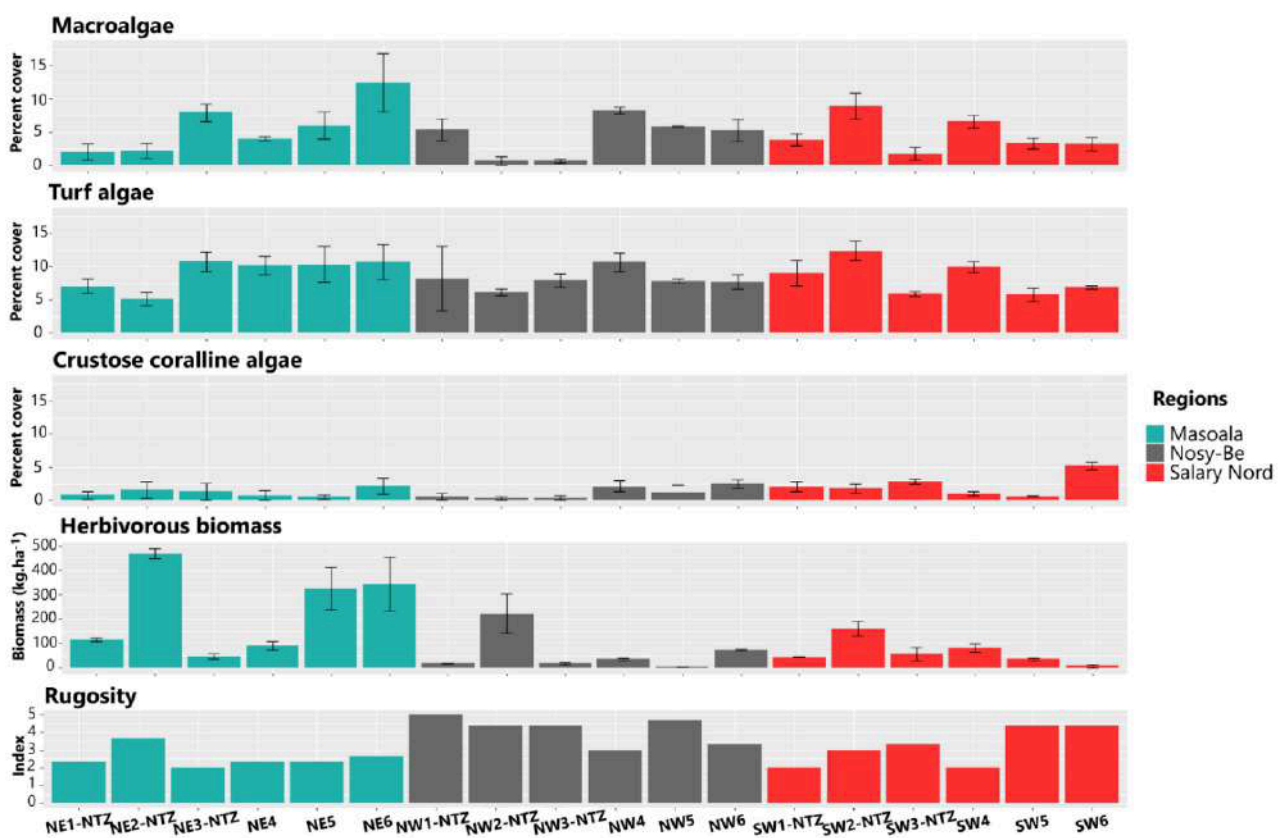


Figure 3.2. Spatial variation of explanatory variables that may influence the spatial variation of coral assemblages. Data are given for the 18 sampling stations located at the three regions. Errors bars represent standard error.

Data analysis

The spatial variation in the composition of coral assemblages was analyzed using nonmetric multidimensional scaling (nMDS), based on the Bray-Curtis dissimilarity index of the abundance of coral genera recorded at each station. The nMDS was performed using the “metaMDS” function in the “vegan” R package (Oksanen et al. 2020). The potential influence of explanatory variables was analyzed with PERMANOVA on distance matrices using the “Adonis” function in the “vegan” R package (Anderson 2001). Additionally, pairwise post-hoc multilevel comparisons were conducted to test for significant differences in the composition of coral assemblages between the three regions, using the “pairwise.Adonis2” function in the “pairwiseAdonis” R package (Martinez 2020).

We used linear mixed effect models to determine which explanatory variables were influencing the spatial variation of the coral assemblage descriptors (GR, H', total abundance, abundance of the four life history strategies, and overall coral cover). Prior to analysis, Spearman rank correlations were calculated between all pairs of explanatory variables (cover of macroalgae, turf algae, CCA, herbivorous fish biomass, and rugosity) to identify potential collinearity between these variables. As no strong correlations ($-0.7 < \text{overall } \rho < 0.7$) were recorded, all our explanatory variables were considered as independent and included in the models. All explanatory variables were centered to a mean of zero and scaled to a standard deviation of 1 in order to allow for direct comparisons of their effects. Linear mixed effect models were selected as they take into account the hierarchical structure of the data set: here, the non-independence of data points (transects) belonging to particular stations, in turn belonging to the same region (Zuur et al. 2009). We used a multi-model information-theoretic approach to compare the explanatory variable contributions and their most important interactions in describing the variation in coral descriptors. To ensure that all model assumptions were met and to take into account overdispersion, we modeled GR, H', abundance and cover data using a Gaussian distribution, while abundance of the four life history strategies were modeled using a Poisson distribution. Models were fitted by maximum likelihood estimation using the “lmer” and “glmer” functions in the “lme4” R package (Bates et al. 2021). We estimated how much of the variation in coral descriptors was explained by the variables included in the models using the marginal R^2 (“r.squaredGLMM” function in the “MuMIn” R package; Barton 2020). For each coral variable, we selected the most parsimonious combinations of fixed effects by comparing models with all possible combinations of the predictor variables using the corrected Akaike’s information criterion (AICc; Burnham and Anderson 2002). The subset of best models was selected as the ones with ΔAICc value < 2 (the difference between each model’s AICc and the lowest AICc) using the “dredge” function in the “MuMIn” R package. All models with a $\Delta\text{AICc} < 2$ were considered as

having similar levels of support from the data, thus belonging to the group of best models (i.e., equally parsimonious; Burnham and Anderson 2002). We used Akaike weights (wAICc), derived from the AICc, to evaluate the relative likelihood of each model given the data set and the set of models considered as well as to estimate the relative importance of each explanatory variable by summing these wAICc across the models in which they were included. Akaike weights were directly interpreted as each model’s probability of being the best at explaining the data (Burnham and Anderson 2002). Subsequently, the effect sizes (lm coefficients) of the predictions of the individual models selected at the previous step were averaged using the Akaike weights as weighting coefficients. Finally, we investigated the differences among factor modalities in the mixed models using Tukey post-hoc tests (“emmeans” function in the “emmeans” R package; Lenth 2020). All statistical analyses were performed using R 4.1.0 (R Core Team 2021).

3.3 Results

Composition of coral assemblages

A total of 7,638 coral colonies, representing 16 families and 40 genera (30 at Masoala, 38 at Nosy-Be, and 29 at Salary Nord), were recorded at the 18 stations. The nMDS ordination showed a substantial geographical clustering in the composition of coral assemblages (Figure 3.3). Among the seven potential explanatory variables examined, geographic location (belonging to one of the three regions) was the strongest contributor to the overall dissimilarity in the composition of coral assemblages, explaining ~27 % of the variance (PERMANOVA, $F = 3.825$, $p = 0.001$; $R^2 = 0.27$) and followed by rugosity, though to a lesser degree (PERMANOVA, $F = 2.444$, $p = 0.021$; $R^2 = 0.08$; Table 3.1).

Table 3.1. Summary of the PERMANOVA to examine the influence of explanatory variables in the variation of composition of coral assemblages. Analyses are based on the Bray-Curtis dissimilarity index of the abundance of coral genera recorded at the 18 stations of the three regions. Significant P-values (<0.05) are highlighted in bold.

Source of variation	F	P-value	R ²
Region	3.825	0.001	0.276
Fishing protection level	1.498	0.176	0.054
Macroalgal cover	1.156	0.336	0.041
Turf cover	1.410	0.214	0.050
CCA cover	1.700	0.097	0.061
Herbivorous fish biomass	1.820	0.085	0.065
Rugosity	2.444	0.023	0.088
Region × Fishing protection level	1.493	0.131	0.107

In fact, the differences in the composition of coral assemblages between regions were all significant (pairwise post-hoc tests, Masoala × Nosy-Be, $F = 2.384$, $p = 0.013$; Masoala × Salary Nord, $F = 2.817$,

$p = 0.029$; Nosy-Be \times Salary Nord, $F = 3.380$, $p = 0.006$). The first two axes of the nMDS differentiated the stations of Masoala, characterized by higher abundances of *Acropora*, *Pavona*, *Hydnophora*, and *Leptastrea*, from the stations of the two other regions. An exception is station NE2-NTZ, where lower abundance of *Acropora* was recorded and which was more similar to Salary Nord stations. Most Nosy-Be stations were located in the upper part of the nMDS plot, and were characterized by the presence of *Diploastrea*, *Euphyllia*, *Isopora*, and *Tubastrea* that were recorded only in this region. Station NW4 at Nosy-Be was however more similar in its composition to several Masoala and Salary Nord stations. Stations from Salary Nord, in the right portion of the nMDS plot, were characterized by higher abundance of *Leptoseris*, *Pachyseris*, and *Stylophora* at several stations.

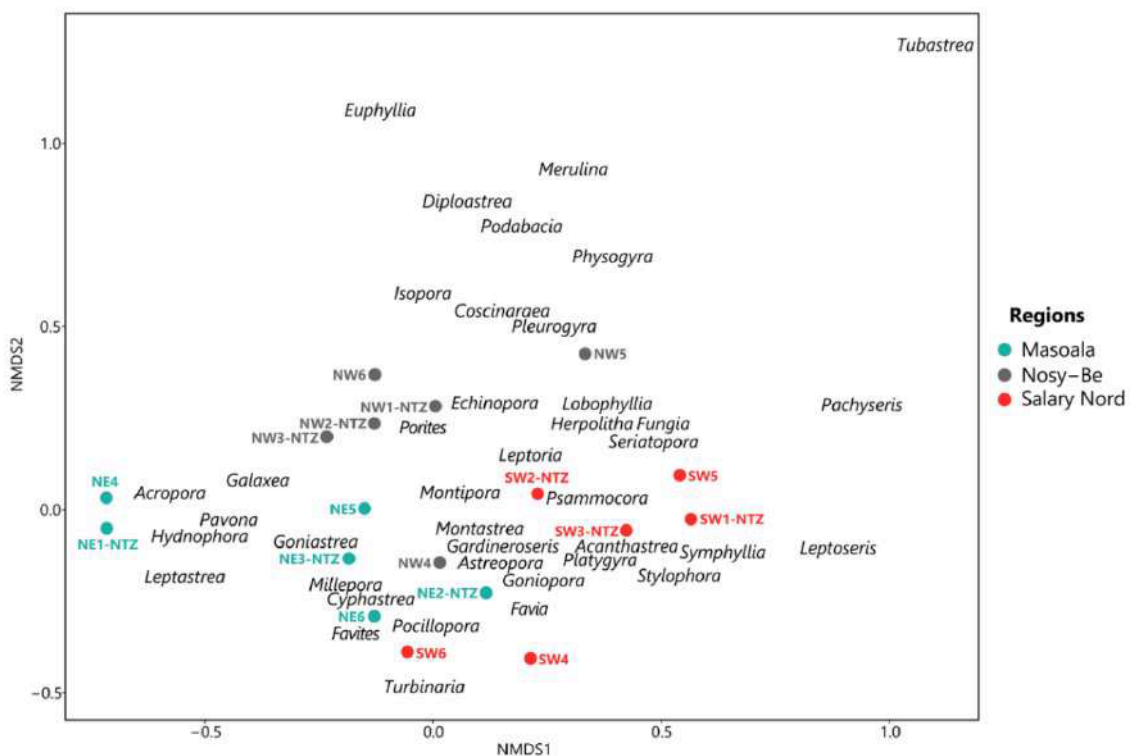


Figure 3.3. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) showing the spatial variation in the composition and abundance of coral assemblages. Analyses are based on the Bray-Curtis dissimilarity index among the 18 stations located in the three regions. Position of stations and coral genera is given along the first two axes.

Generic richness

Generic richness was highly variable among stations within the regions, but the range of variation was similar among the three regions, with values from 10.00 ± 1.00 genera. 10 m^{-2} (mean \pm se) to 21.66 ± 0.33 at Masoala, from 10.66 ± 1.20 to 19.00 ± 2.08 at Nosy-Be, and from 11.66 ± 1.76 to 20.66 ± 0.66 at Salary Nord (Figure 3.4). The selection procedure identified four models to explain the variation in GR ($\Delta\text{AIC} < 2$), with fishing protection level and herbivorous fish biomass having the strongest contribution. The biomass of herbivorous fish was included in all four models and had

the maximum value of relative importance (1.000). Models indicated that the number of coral genera per 10 m² increases by 1.33-fold with an increase of 1 kg.ha⁻¹ in herbivorous fish biomass. Fishing protection level also had a strong influence on the variation of GR (relative importance: 0.736), with 2.55 times more coral genera per 10 m² in unfished stations compared to fished ones. Cover of CCA and turf algae weakly predicted the variation in GR (relative importance: 0.191 and 0.154, respectively), with a positive coefficient for CCA (0.39) and a negative one for turf algae (-0.28). All other explanatory variables were not selected by the models to account for the variation in GR (Table 3.2).

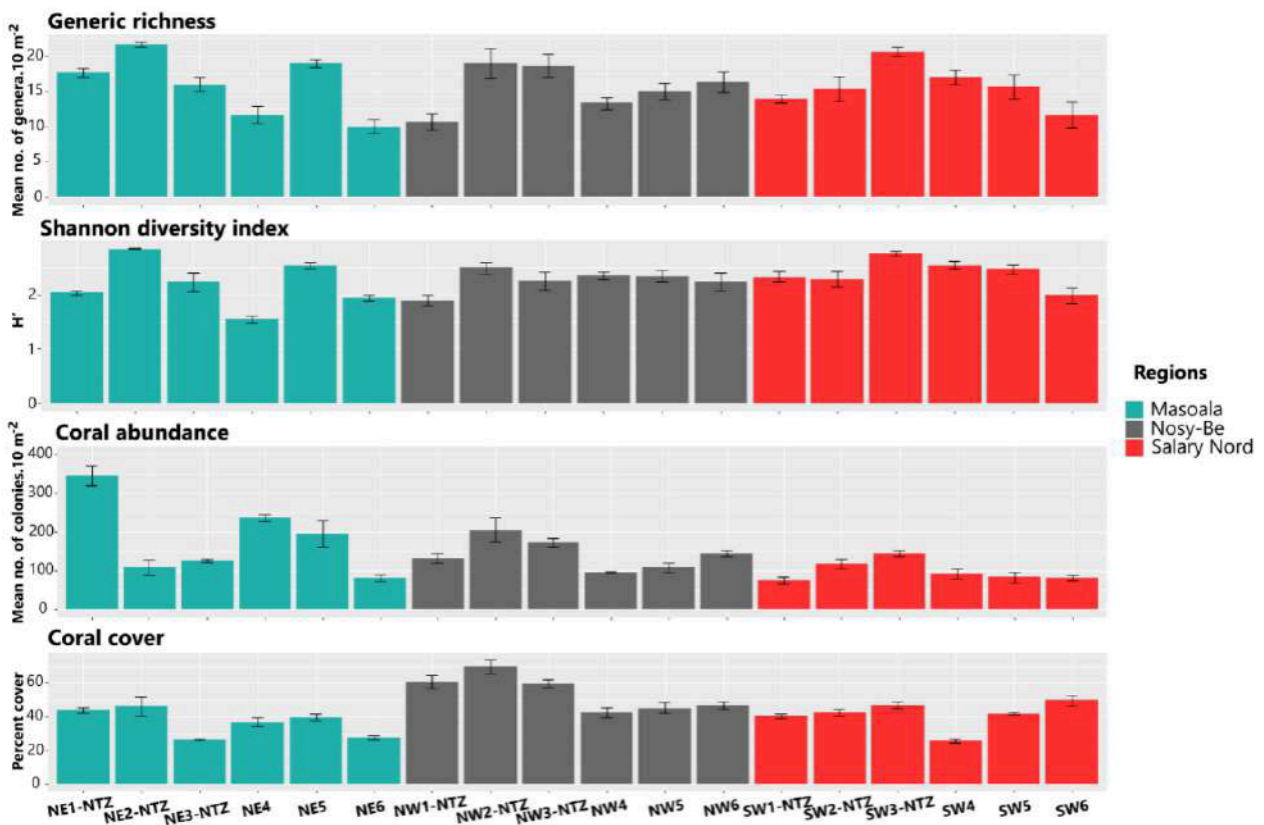


Figure 3.4. Spatial variation in generic richness, Shannon diversity index, abundance, and percent cover of coral assemblages. Data are given for the 18 sampling stations located at the three regions. Errors bars represent standard error.

Table 3.2. Summary of best linear mixed models using a Gaussian distribution to describe variation of generic richness, Shannon diversity index, coral abundance, and coral cover. FP: fishing protection level, MA: macroalgae, CCA: crustose coralline algae, HFB: herbivorous fish biomass.

Variables	Intercept	Region	FP	Rugosity	MA	Turf	CCA	HFB	Region × FP	df	Loglik	AICc	ΔAICc	wAICc	R ² marginal
Generic richness	14.37		x					1.353		5	-125.2	261.7	0	0.391	0.256
	15.64							1.404		4	-126.81	262.5	0.78	0.264	0.138
	14.27		x				0.393	1.215		6	-124.63	263.1	1.43	0.191	0.244
	14.4		x			-0.286		1.316		6	-124.84	263.6	1.86	0.154	0.263
<i>Relative importance Coefficient</i>		0	0.736	0	0	0.154	0.191	1	0						
			Unfinished : 2.55			-0.28	0.39	1.33							
Shannon Index	2.273						0.075	0.079		5	1.249	8.8	0	0.313	0.104
	2.271						0.091			4	-0.112	9.1	0.27	0.274	0.062
	2.198		x				0.077	0.077		6	1.796	10.3	1.47	0.150	0.143
	2.188		x				0.092			5	0.478	10.3	1.54	0.145	0.102
<i>Relative importance Coefficient</i>	2.273			0.039			0.070	0.083		6	1.557	10.8	1.95	0.118	0.109
		0	0.424	0.118	0	0	1	0.581	0						
Coral abundance	141.9			0.03			0.08	0.07							
	126.5		x					26.550		4	-267.501	543.9	0	0.545	0.119
	142.1							26.102		5	-267.053	545.4	1.56	0.250	0.163
							3.356	28.360		5	-267.249	545.8	1.95	0.205	0.135
<i>Relative importance Coefficient</i>		0	0.250	0	0	0	0.205	1	0						
			Unfinished : 30.68				-3.35	26.81							
Coral cover	36.71	x	x	6.419			1.233			8	-155.308	330.0	0	0.240	0.747
	37.00	x	x	6.856						7	-157.062	330.7	0.70	0.169	0.748
	39.57		x	7.961						5	-159.756	330.8	0.85	0.157	0.648
	39.35		x	7.551			1.031			6	-158.584	331.0	1.07	0.140	0.625
	39.65		x	7.872		-0.805				6	-158.919	331.7	1.74	0.100	0.661
	37.15	x	x	6.754		-0.817				8	-156.182	331.7	1.75	0.100	0.759
<i>Relative importance Coefficient</i>	39.61	x	x	6.117			1.388			10	-153.232	331.8	1.87	0.094	0.789
		0.603	1	1	0	0.200	0.474	0	0.094						
<i>Coefficient</i>		Nosy-Be : 6.89 Salary N : -0.67	Unfinished : 8.04	7.04		-0.81	1.20		Unfinished × Nosy-Be : 12.16 Unfinished × Salary N : 6.48						

Shannon diversity index

The Shannon diversity index was also variable among stations within regions, particularly at Masoala, with H' values from 1.54 ± 0.03 (mean \pm se) to 2.85 ± 0.00 , compared to Nosy-Be (1.89 ± 0.06 to 2.49 ± 0.06) and Salary Nord (1.98 ± 0.08 to 2.76 ± 0.02 ; Figure 3.4). Five models were selected as the most parsimonious to explain variation of H' (Table 3.2). CCA cover was the most important predictor (relative importance: 1.000), followed by herbivorous fish biomass (0.581) and fishing protection level (0.424), with all three variables having a positive contribution (coefficient of 0.08, 0.07, and 0.15, respectively). Rugosity was also selected in some models, but its contribution to the spatial variation in H' was lower (relative importance: 0.118; coefficient: 0.03).

Coral abundance

Abundance of coral colonies was highly variable among stations within region, notably for Masoala, with 81.70 ± 8.09 to 345.66 ± 25.01 colonies.10 m⁻² (mean \pm se), compared to Nosy-Be (96.70 ± 2.03 to 205.33 ± 31.40 colonies.10 m⁻²) and Salary Nord (75.00 ± 7.77 to 144.33 ± 7.26 colonies.10 m⁻²; Figure 3.4). Three models were selected to explain the variation in coral abundance (Table 3.2). Herbivorous fish biomass had the highest relative importance (1.000), followed to a lesser degree by fishing protection level (0.250) and CCA cover (0.205). The effect of herbivorous fish biomass on coral abundance was strong and positive, with a coral abundance increase by 26.81-fold with an increase of 1 kg.ha⁻¹ in herbivorous fish biomass. The models also suggested that 30.68 times more coral colonies were recorded in unfished stations, whereas the effect of CCA cover on variation in coral abundance was negative (coefficient: -3.35).

The abundance of the 10 major coral genera at each region, as well as other, less represented genera (“others”), was highly variable among stations and regions (Figure 3.5). *Acropora* was the most abundant coral at eight of the 18 stations, with particularly high values at NE1-NTZ and NE4 located at Masoala and, to a lesser degree, at the unfished stations of Nosy-Be (NW1-NTZ, NW2-NTZ, NW3-NTZ). Several genera were frequently recorded at certain regions while greatly less abundant in others. This is the case for *Galaxea*, which was abundant at Masoala and Nosy-Be stations but less represented at Salary Nord, and *Pocillopora*, which was abundant at Masoala and Salary Nord but not at Nosy-Be. *Porites* and *Seriatopora* were recorded at almost all stations, being among the dominant corals at several stations (NW6 and SW2-NTZ for *Porites*, NW5, SW1-NTZ, and SW5 for *Seriatopora*). Several genera were part of the 10 dominant corals at only one of the three

regions, as *Favia* at Masoala, *Leptoria*, *Fungia* and *Merulina* at Nosy-Be, and *Leptoseria* and *Stylophora* at Salary Nord (Figure 3.5).

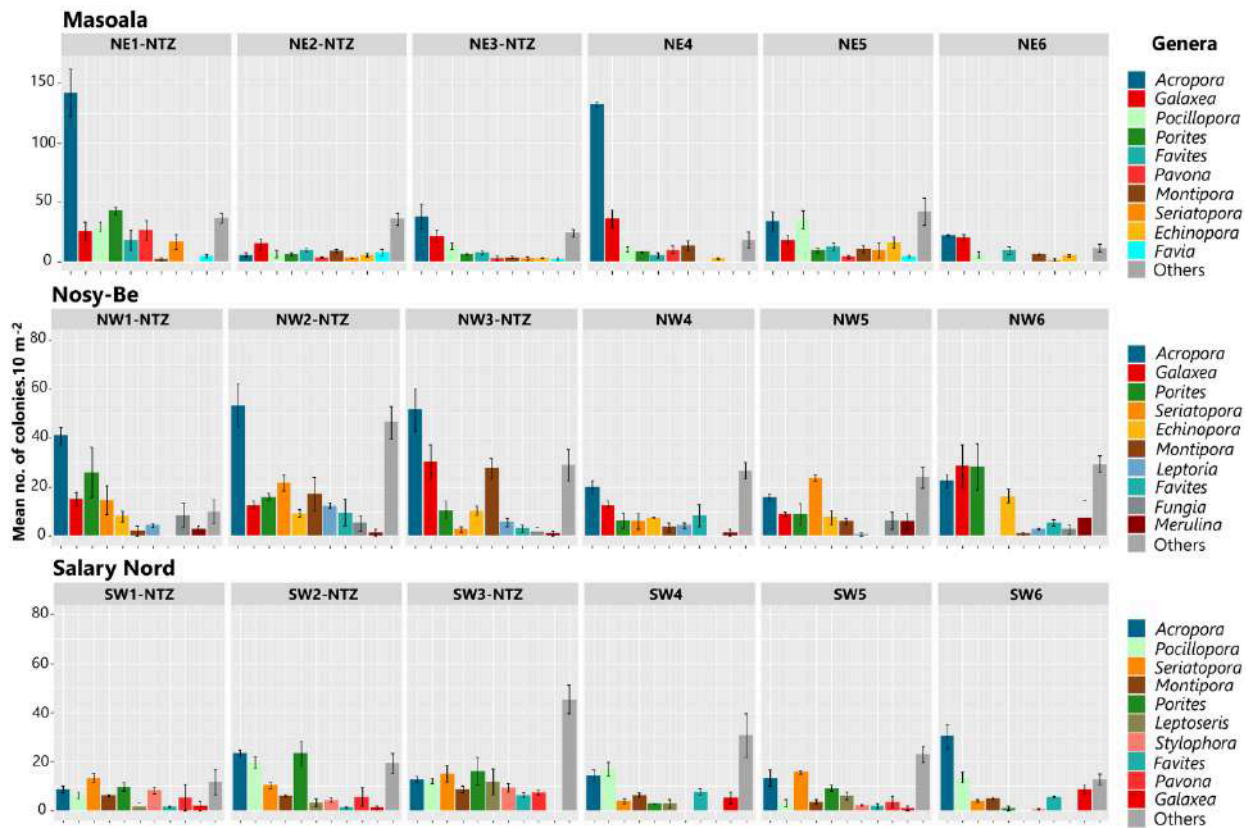


Figure 3.5. Spatial variation in the abundance of the 10 major coral genera and other less represented genera (“others”). Data are given for 18 sampling stations located at the three regions. Errors bars represent standard error.

Coral assemblages were dominated by stress-tolerant taxa at 11 of the 18 stations, whereas competitive taxa were the most represented life history strategy at NE1-NTZ and NE4 in Masoala and, to a lesser degree, at NW1-NTZ in Nosy-Be (Figure 3.6). Generalist and weedy taxa were generally less abundant except at stations NE5 in Masoala and SW1-NTZ and SW2-NTZ in Salary Nord. Five models were selected as the most parsimonious to explain the variation in the abundance of the four life history strategies (Table 3.3). Region, fishing protection level, life history strategies, herbivorous fish biomass, and the interactions of region \times fishing protection level, region \times life history strategies, fishing protection level \times life history strategies, and region \times fishing protection level \times life history strategies had the maximum value of relative importance (1.000). Rugosity (0.322), macroalgae cover (0.526), turf (0.169), and CCA (0.169) were also selected by the models, but their relative importance was lower. The models underlined the higher abundance of competitive corals at some Masoala stations, the higher abundance of competitive corals in unfished stations at Nosy-Be, and the higher abundance of weedy corals in unfished stations at Salary Nord.

Table 3.3. Summary of the best linear mixed models using a Poisson distribution to describe variation in abundance of coral life history strategies. FP: fishing protection level, LHS: life history strategies, MA: macroalgae, CCA: crustose coralline algae, HFB: herbivorous fish biomass.

Variables	Intercept	Region	FP	LHS	Rugosity	MA	Turf	CCA	HFB	Region × FP	Region × LHS	FP × LHS	Region × FP × LHS	df	Loglik	AICc	ΔAICc	wAICc	R ² marginal
Abundance of life history traits	3.914	×	×	×					0.198	×	×	×	×	26	1291.27	2642.3	0.00	0.260	0.567
	3.949	×	×	×	0.037				0.182	×	×	×	×	27	1289.99	2642.4	0.10	0.248	0.587
	3.948	×	×	×					0.198	×	×	×	×	27	1290.14	2642.7	0.40	0.213	0.577
	3.947	×	×	×	0.049		0.022	0.022	0.179	×	×	×	×	28	1289.04	2643.2	0.87	0.169	0.590
	3.966	×	×	×	0.028				0.186	×	×	×	×	28	1289.48	2644.0	1.74	0.109	0.578
Relative importance		1	1	1	0.526	0.169	0.169	1	1	1	1	1	1						
Coefficient		Nosy-Be: 0.80 Salary N: 0.89	Unfished: -0.03	Generalist: -0.58 Stress-tol.: -0.26 Weedy: -1.36	0.04	-0.03	0.02	0.18	0.18	unfished: 0.86 Salary N: -0.12	generalist: 0.58 Salary N: 0.84 Stress-tol.: 0.84 Salary N: 0.89	Unfished × weedy: 0.62	Nosy-Be × unfished × generalist: -0.82 Nosy-Be × unfished × stress-tol.: -0.92 Nosy-Be × unfished × weedy: -1.23 Salary N × unfished × generalist: 0.30 Salary N × unfished × stress-tol.: -0.10 Salary N × unfished × weedy: 0.39						

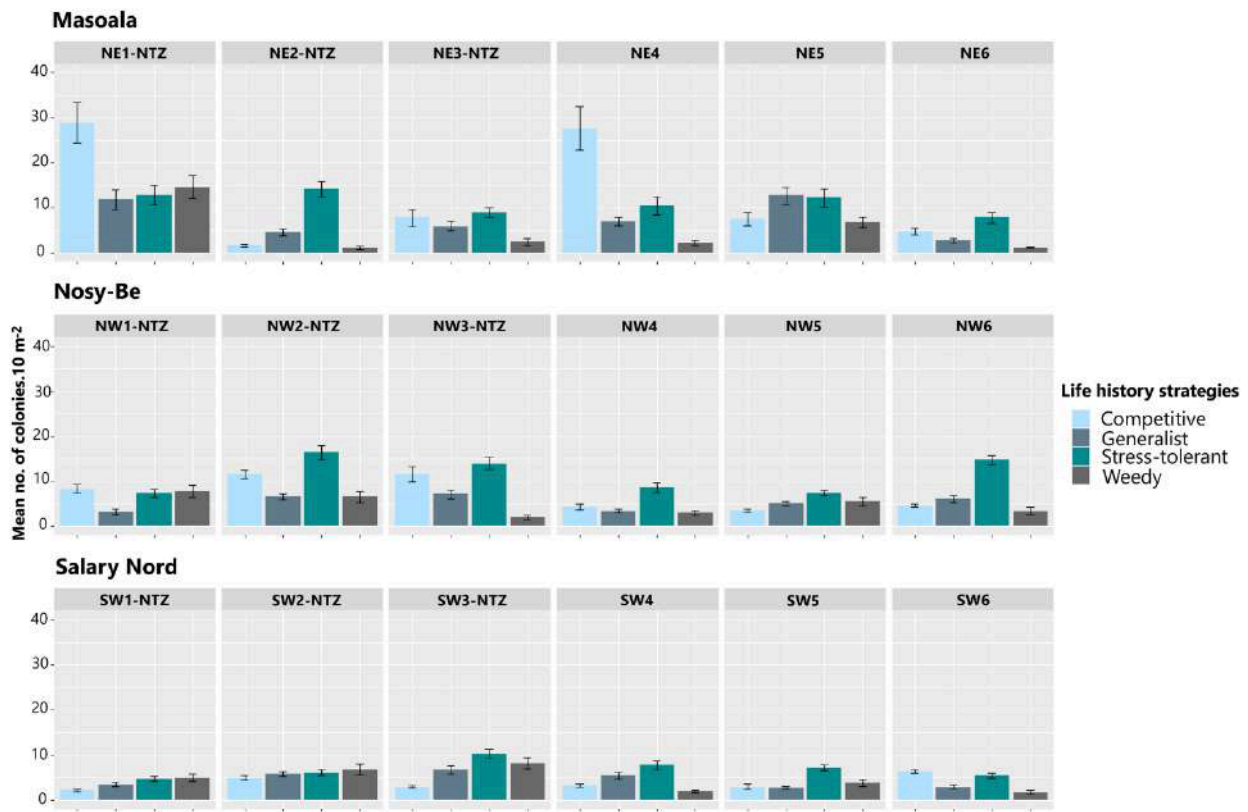


Figure 3.6. Spatial variation in the abundance of the four coral life history strategies. Data are given for the 18 sampling stations located at the three regions. Errors bars represent standard error.

Coral cover

The overall coral cover was highly variable within and among regions. Higher cover values were recorded at Nosy-Be (from $42.6\% \pm 2.9$ to $69.8\% \pm 4.2$, mean \pm se), compared to Salary Nord (from $25.8\% \pm 1.3$ to $49.7\% \pm 3.0$) and Masoala (from $26.5\% \pm 0.5$ to $46.2\% \pm 5.6$; Figure 3.4). The spatial variation in coral cover was supported by seven models (Table 3.2). Fishing protection level and rugosity had the maximum relative importance (1.000), followed by region (0.603). CCA, turf, and the interaction region \times fishing protection level had a lower relative importance (0.474, 0.200 and 0.094, respectively). The models suggested that coral cover increases by 7.04% with an increase of rugosity by 1 unit, and by 8.04% in unfished areas compared to fished ones, this effect being more pronounced at Nosy-Be (12.16% increase; Table 3.2).

3.4 Discussion

In the context of increasing degradation of coral communities around the globe, as well as the localized threats that Madagascar is facing, our results demonstrate the occurrence of reefs with high diversity, abundance, and cover of corals, including the competitive *Acropora*, which has decreased

among other coral reefs. Our study also underlines a positive effect of MPAs on most coral variables, but with varying intensity among regions. These outcomes support Madagascar as a biodiversity hotspot and offer a strong argument for the need to maintain and strengthen conservation and management actions.

Spatial heterogeneity of coral assemblages

Our survey highlights the marked spatial variability of coral assemblages in Madagascar, with variation at either or both regional and local scales for all coral descriptors. This multiscale spatial heterogeneity is consistent with several previous studies on coral reefs worldwide, and thus represents one of the major characteristics of this ecosystem (Zvuloni et al. 2010; McClanahan et al. 2014b; Ateweberhan et al. 2018; Adjeroud et al. 2019; Karisa et al. 2020). As in previous studies in the Western Indian Ocean (McClanahan et al. 2014b; Ateweberhan et al. 2016, 2018), we found a marked regional-scale variation in the composition of coral assemblages, whereas changes at the local scale (among stations within regions) were less pronounced. Despite this regional dissimilarity in species composition, the local variation of generic richness showed a similar amplitude among regions, with up to two-fold differences among the six stations at each region. This local heterogeneity in generic richness was followed by a similar pattern for the Shannon diversity index, with a particularly high variability at Masoala. Our results also underline a marked heterogeneity at both regional and local scales in the abundance and cover of coral assemblages, with variable contribution of the four life history strategies.

Masoala was characterized by the high abundance of coral colonies (81-345 colonies.10 m⁻²), most notably of the competitive *Acropora* and *Pocillopora* as well as the stress-tolerant taxa *Porites* and *Galaxea* at some stations. The highest abundance values ever recorded at Masoala are greater than the one recorded during this study at Salary Nord, Nosy-Be, or at Toliara on the southwest coast (150-220 colonies.10 m⁻²; Botosoamananto et al. 2021). The range of coral cover (~26-46%) that we recorded at Masoala was higher than the one reported by previous studies in this region (~20-35% in 1998, McClanahan and Obura 1998; ~13% in 2005, Harding et Randriamanantsoa 2008). Our results support the outcomes of McClanahan (2007), who suggested that good ecological conditions of these reefs, with a diverse and abundant coral assemblage and a high dominance of *Acropora* reported in 1996, is probably related to the moderate human impacts in this region. Moreover, the high hydrodynamic and water circulation in the northeast coast (Kremen et al. 1999; Chen et al. 2014; Crochelet et al. 2016; Gamoyo et al. 2019) likely facilitates the larval dispersal of broadcast spawning corals such as *Acropora* and their subsequent regional recruitment. However, this hypothesis should

be investigated by a connectivity survey among reefs in this region, which is currently lacking. The good ecological state of the reefs at Masoala seem nevertheless conditioned to the fact that sedimentation and nutrients from rivers do not increase in the coming years (McClanahan 2007; Maina et al. 2013).

In contrast, Salary Nord was distinguished by lower abundances of coral assemblages, notably with a depauperate population of competitive taxa, mainly *Acropora*. In contrast to the two other regions, a higher proportion of stress-tolerant taxa, such as massive *Porites*, and weedy corals, such as *Seriatopora* and *Stylophora*, were recorded at most stations. The abundance of these taxa, known to colonize and often dominate disturbed environments (Darling et al. 2013; Bento et al. 2016), supports the general consensus that coral reefs of the southwest coast of Madagascar are the most threatened of the island (Obura et al. 2017). This lower diversity and abundance of southwestern coral assemblages has been attributed to high-resource extraction and sedimentation (Nadon et al. 2008; Ateweberhan et al. 2016). However, the range of coral cover that we recorded at Salary Nord in 2020 (~25-49%) was higher compared to those found by Randriamanantsoa et al. (2010) in 2008 (~21-24%). Thus, though comparisons between studies with different sampling methodologies should be taken with caution, our results suggest that Salary Nord reefs have not shown a clear declining trend in recent years.

Coral assemblages at Nosy-Be were characterized by a higher diversity (38 coral genera), higher abundances of several taxa, including *Diploastrea* and *Merulina*, that were much less abundant or not even recorded at the other two regions, and also by the high coral cover (~42-70%) recorded at unfished stations. These high coral cover values, among the highest ever recorded at Madagascar (Veron et Turak 2003, Botosoamananto et al. 2021), are similar to what was found by Bigot et al. (2000) in 1999 (~68% on the outer slope of Nosy Tanihely), but higher than those recorded by Webster & McMahan (2002) in the same year (~28-51%). Even if they are confronted by several threats, coral reefs of Nosy-Be are generally considered to be healthier compared to most other reefs around Madagascar, with a high capacity to recover from disturbances (Gabri e et al. 2000; McKenna and Allen 2003; McClanahan et al. 2009, 2014b; Obura 2009). In fact, Nosy-Be is located within the high diversity center in the Northern Mozambique Channel (McClanahan et al. 2011, 2014b; Obura 2012; Ateweberhan et al. 2018). The high diversity and abundance of coral assemblages in this region is generally associated with the high connectivity among reefs generated by meso-scale eddies (Shouten et al. 2003), and to less frequent storms (McClanahan et al. 2014b). This region is therefore considered a priority area for conservation (McClanahan et al. 2014b).

The present study has focused on the regional and local scales and has provided a valuable contemporary baseline to determine temporal trajectories of coral assemblages, which is crucial for implementing effective management and conservation actions. Given the size of Madagascar and its diversity in environmental conditions, our survey should be reinforced with, for example, the addition of other reef habitats such as shallow back reefs and mesophotic depths, as well as other reefs around the island, notably those from less studied regions such as those in the Kirindy-Mite and Barren Isles in the west, Ambodivahibe in the northeast, and Anosy in the southeast.

Influence of management status and environmental conditions

Our results clearly underline the positive effects of fishing protection levels on most descriptors of coral assemblages. Stations localized in unfished areas (MPAs) of the three regions showed higher values of generic richness, Shannon diversity index, colony abundance, and cover. The relative contribution of the four life history strategies was also influenced by fishing protection level with, as an example, higher abundance of competitive coral taxa in unfished areas. In fact, species composition was the only component of the coral assemblages that was not related to fishing protection level and rather linked to geographic location. This “MPA effect” was particularly evident at Nosy-Be, with the highest contrast between fished and unfished stations being in terms of abundance and cover of coral colonies, with notably higher abundance of encrusting and massive coral growth forms and reduced macroalgae cover at unfished stations. Size, age, depth and connectivity are major factors in the effectiveness and success of MPAs (Selig and Bruno 2010; Friedlander et al. 2017; Strain et al. 2019; Goetze et al. 2021; Ferreira et al. 2022; Fontoura et al. 2022). Here, we suggest that the relatively small size (Bonaldo et al. 2017; Bayley et al. 2019a; Strain et al. 2019) and accessibility of the MPAs are key aspects of the MPA effect at Nosy-Be, facilitating management in terms of monitoring, control, and awareness-raising. Moreover, MPAs at Nosy-Be, together with the one of Masoala, are the oldest in this study, and this greater time of protection may also explain the highest MPA effect recorded here, consistent with other coral reefs worldwide (Friedlander et al. 2017; Ferreira et al. 2022). Moreover, with several small, scattered islands, and favorable current conditions, the connectivity in the Nosy-Be region is likely a factor that contributes to this positive MPA effect on the higher diversity and abundance of coral assemblages, as recently documented (Goetze et al. 2021; Ferreira et al. 2022; Fontoura et al. 2022).

The biomass of herbivorous fishes was also linked to the spatial variation in generic richness, Shannon diversity index, life history strategies, and abundance of coral assemblages, with higher values of these coral descriptors at stations with high biomass of herbivorous fishes. Herbivory on

coral reefs is considered a key function because it often mediates coral-algal interactions in favor of reef-building corals (Burkepile and Hay 2010; Vincent et al. 2011). This expected negative correlation between herbivorous fish biomass and cover of turf and macroalgae was recorded at Masoala and Nosy-Be, but not at Salary Nord. This herbivorous-algal interaction probably explains the negative link that we also recorded between algal cover (turf and macroalgae) and the generic richness, cover, and life history strategies of coral assemblages. These outcomes reinforce the demonstrated mechanism of a high biomass of herbivorous taxa limiting the cover of algae, in turn benefitting coral assemblages, as fleshy algae compete for space and use allelopathy to reduce recruitment, growth, and survivorship of corals (Box and Mumby 2007; Birrell et al. 2008; Penin et al. 2011; Steneck et al. 2018; Ditzel et al. 2022). This mechanism has been effectively demonstrated in several MPAs (Mumby et al. 2006; Mumby and Harborne 2010; Mellin et al. 2016; Steneck et al. 2018, Strain et al. 2019) though could not be confirmed in others (Kramer and Heck 2007; Graham et al. 2008; McClanahan and Jadot 2017).

Crustose coralline algae (CCA) cover was positively related to spatial variation of the Shannon diversity index and, to a lesser degree, of generic richness and cover. These relationships could be explained by the fact that some species of CCA induce the metamorphosis and settlement of larvae of several coral species (Harrington et al. 2004; Ritson-William et al. 2009; Whitman et al. 2020), and also tend to prevent the establishment and growth of macroalgae by producing antifouling chemical signals (Vermeij et al. 2011). The fact that CCA is a composite metric with not all species inducing coral settlement likely explains the relatively weak, although statistically significant, relationship that we found here, notably for generic richness and cover (Tebben et al. 2015; Smith et al. 2020). Furthermore, the negative link between CCA cover and abundance of coral colonies that we recorded is difficult to interpret. Due to the correlative nature of our analysis, this relationship does not necessarily imply a strong underlying ecological mechanism. Biochemical and habitat-specific cues not considered in this study likely influence the density of coral populations at local scales.

Substrate rugosity was strongly and positively linked with coral cover and composition as well as, at a reduced level, the Shannon diversity index and the relative abundance of the four life history strategies. High rugosity typically provides a larger surface available for sessile organisms as along with more protection from environmental stressors and ecological niche space for marine organisms (Ferrari et al. 2016; Newman et al. 2015; Ford et al. 2018; Urbina-Barreto et al. 2021). For several reef invertebrates, including corals, high substrate micro-topography promotes larval settlement and recruitment by reducing mortality by predation up to a point where this factor

represents a bottleneck in the replenishment of local populations (Ritson-Williams et al. 2009; Adjeroud et al. 2017). Consequently, the reduction of substrate rugosity, notably after storms, cyclones, or gleaning activities, is associated with reef degradation (Graham et al. 2013; Darling et al. 2017; Pascoe et al. 2021). The outcomes of our survey thus reinforce the positive link between rugosity and the diversity and abundance of reef invertebrates and fishes previously recorded (Alvarez-Filip et al. 2009, 2013; Graham et al. 2013; Darling et al. 2017; Urbina-Barreto et al. 2022). However, because the substrate rugosity was visually assessed in the present study, it should be interesting to examine the relationship between rugosity and the structure and dynamics of coral assemblages with the recently developed underwater 3D photogrammetry approach, which allows a much more precise measurement of the structural complexity of reef habitats (Bayley et al. 2019b; Urbina-Barreto et al. 2021; Fukunaga et al. 2022).

Since the interactive effects of multiple biotic and abiotic drivers govern the structure and dynamics of coral assemblages (Darling et al. 2013; McClanahan et al. 2014b; Veron et al. 2015; Zinke et al. 2018; Adjeroud et al. 2019), it is evident that other environmental factors not selected in the present study could also have a major influence on the spatial patterns revealed here. Sedimentation, light penetration, nutrients dynamics, and temperature regime, all of which have been identified as structuring factors for other coral reefs in the SWIO (Ateweberhan et al. 2018) and around Madagascar (Harding and Randriamanantsoa 2008; Gough et al. 2020; Botosoamananto et al. 2021), should be considered in a future survey.

3.5 Conclusions and perspectives

One of the major results of this study is the identification of reefs with high diversity, abundance, and coverage of corals, including the competitive *Acropora*. These original outcomes are particularly unexpected in the current context of increasing degradation of many coral reefs around the world. However, these optimistic results should be tempered as our survey is only a snapshot in a highly dynamic system and especially as large-scale disturbances, such as thermally induced bleaching events and local stressors associated with human growth, are expected to increase in the near future, with possible shifts in coral assemblage distribution, diversity, and structure (McClanahan et al. 2021; Obura et al. 2021). Nevertheless, our survey represents a valuable contemporary baseline to document changes of these reefs and may help to determine if they will provide refuge from future environmental changes.

The positive effects of MPAs on coral assemblages have been clearly demonstrated here. The outcomes of our study strongly support the implementation of MPAs where fishing should be reduced or banned, notably for herbivorous fishes, for which we demonstrated a positive role for the abundance and diversity of coral assemblages, in line with previous studies (Mumby et al. 2007b, 2021; Bonaldo et al. 2017; Steneck et al. 2018). Conservation actions should also focus on reducing all fishing activities, such as gleaning and using destructive gears, that strongly alter the reef habitat rugosity and structural complexity that is critical for the health of reef communities (Graham et al. 2013; Darling et al. 2017; Fukunaga et al. 2022). Alternative sources of income, such as sea cucumber and seaweed farming, that may reduce the negative effects of overfishing on coral communities, should be also encouraged (Todinanahary et al. 2016; Gough et al. 2020). The strong spatial variability this study reveals on coral assemblages at the local scale suggests that MPAs should integrate a sufficiently larger scale to capture such heterogeneity (Ateweberhan et al. 2018) but that, in contrast, small reserves are easier to manage in Madagascar given the reduced logistic and human resources generally allotted to them. In fact, priority should be given to the implementation of locally managed marine areas with strong primary user involvement, as has been successfully done for fisheries in the Toliara region (Mahafina 2011; McClanahan and Jadot 2017; Cochrane et al. 2019; Ratsimbazafy et al. 2019) and elsewhere, such as in Fiji (Bonaldo et al. 2017). The outcomes of our study also confirm the need to maintain and strengthen existing MPAs, as older MPAs are known to be more effective in preventing coral decline (Selig and Bruno 2010). This effort should notably focus on the MPAs of Nosy-Be, as this high diversity area may act as a larval source for other “sink” reefs and may favor their replenishment and resilience (Fontoura et al. 2022). It is also timely to establish long-term interannual monitoring of the reef communities, environmental conditions, and threats at several reefs of various protection levels to precisely examine and improve the effectiveness of coral reef conservation at Madagascar.

Chapitre 4 :

EFFETS DES RÉSERVES MARINES SUR L'ABONDANCE DES CORAUX JUVÉNILES ET ADULTES A MADAGASCAR, ET IMPLICATION POUR LA RÉGULATION DES POPULATIONS



(c) M. Randrianarivo

Le recrutement est une composante essentielle de la dynamique des assemblages coralliens. Une question clé est de déterminer dans quelle mesure l'hétérogénéité spatiale des adultes est influencée par les événements pré- et post- fixation. Nous avons analysé la densité des coraux juvéniles et adultes à 18 stations situées dans trois régions autour de Madagascar, tout en examinant les effets des Aires Marines Protégées (AMPs). Notre étude n'a pas réussi à détecter un effet positif des AMPs sur les coraux juvéniles, sauf pour le genre *Porites* à l'échelle de l'étude (échelle régionale). Cet effet est plus prononcé pour les adultes, notamment pour *Acropora*, *Montipora*, *Seriatopora* et *Porites* à l'échelle locale et régionale. Pour la plupart des genres dominants, les densités des coraux juvéniles et adultes sont positivement corrélées à l'échelle de l'étude, et au moins dans l'une des trois régions. Ces résultats suggèrent un modèle limitation par le recrutement pour plusieurs taxons, bien que les événements post-fixation puissent être suffisamment marqués et variables spatialement pour déformer le modèle établi lors de la fixation pour d'autres taxons. Les effets bénéfiques modestes des AMPs sur la densité des coraux juvéniles démontrés ici plaident pour un renforcement des mesures de conservation plus spécifiquement axées sur la protection du processus de recrutement.

Mots-clés : Assemblages coralliens ; Structure spatiale ; Aires Marines Protégées ; Processus de recrutement ; Régulation des populations ; Madagascar.

Effects of Madagascar marine reserves on juvenile and adult coral abundance, and the implication for population regulation

This chapter is in revision in *Marine Environmental Research* (MERE-D-22-00618R1) as: **Randrianarivo M**, Botosoamananto RL, Guilhaumon F, Penin L, Todinanahary G, Adjeroud M. Effects of Madagascar marine reserves on juvenile and adult coral abundance, and the implication for population regulation.

4.1 Introduction

Coral reefs are among the most diverse, productive, and complex ecosystems (Sorokin 1995; McClanahan et al. 2002; William et al. 2019). Despite their restricted surface, they support over 25% of marine species (Reaka-Kudla et al. 1996; Spalding et al. 2001; Wilkinson 2008) and provide ecosystem goods and services that contribute to the well-being of millions of people (De Groot et al. 2012; Ferrario et al. 2014; Hoegh-Guldberg et al. 2019; Woodhead et al. 2019). Unfortunately, coral reefs worldwide are severely threatened by the combination of natural, anthropogenic, and climatic disturbances, which have increased in frequency and severity (Bento et al. 2016; Donner and Carrili 2019; Courtney et al. 2020). Several coral reefs have reports of widespread mortalities of scleractinian corals, which challenge the ability of these major framework builders to maintain and recover from disturbances (Hughes et al. 2010; Lam et al. 2020). Recovery of coral reefs is influenced by several physical and biological factors, and coral recruitment is a major contributing process (Hughes et al. 2007; Graham et al. 2015; Kayal et al. 2018). In fact, recovery of coral populations after disturbances relies largely on the arrival and settling of new larval recruits, along with the growth and propagation of surviving coral colonies (Gilmour et al. 2013; Maynard et al. 2015; Adjeroud et al. 2018). Faced with concerning declines and recovery capacities (Alvarez-Filip et al. 2009; Hughes et al. 2010; Ateweberhan et al. 2011), coral reef managers are turning to active conservation strategies with a focus on bolstering coral reef resilience (i.e., "resilience-based management"; McClanahan et al. 2012; Graham et al. 2013; Anthony et al. 2015; Maynard et al. 2015; Chung et al. 2019a).

Marine protected areas (MPAs) have been recognized as an effective tool for managing fish stocks and reef communities (Selig and Bruno 2010; Mellin et al. 2016; Strain et al. 2019), although questions remain about the benefits to fishing communities (Ban et al. 2019; Jacquemont et al. 2022). For corals, the effectiveness of MPAs in maintaining and replenishing local populations is less

obvious (Page et al. 2009; Selig and Bruno 2010; Huntington et al. 2011; Giakoumi et al. 2018; Bates et al. 2019; Bruno et al. 2019; Jouval et al. 2019; Alves et al. 2022), with some cases where MPAs even show a negative effect on the resistance of corals to heat stress (i.e., the “protection paradox”; Bates et al. 2019). In contrast, other surveys have demonstrated positive effects of MPAs on abundance, recruitment and resilience of coral assemblages (Epstein et al. 1999; Myers and Ambrose 2009; Mellin et al. 2016; Steneck et al. 2018; Jacquemont et al. 2022). Thus, several MPAs have been established with the objective of mitigating the impacts of local stressors and large-scale disturbances on reefs and promoting the replenishment of coral assemblages (Grimsditch and Salm 2005; Mumby and Harborne 2010; Mumby et al. 2011, 2021; Edgar et al. 2014; Steneck et al. 2018; Strain et al. 2019; Jacquemont et al. 2022). MPAs may influence coral assemblages through direct pathways by preventing or limiting human pressure and disturbances, such as destructive fishing practices and anchor damage (Selig and Bruno 2010). MPAs could also benefit corals indirectly, by increasing the biomass of herbivorous fishes and invertebrates that contribute to reef resilience by removing algae that compete with corals (Mumby et al. 2006; Mumby and Steneck 2008), thus enhancing coral recruitment (Hughes et al. 2007; Nash et al. 2016; Bonaldo et al. 2017; Chung et al. 2019b; Strain et al. 2019). More intact food webs in MPAs may also prevent outbreaks of coral predators, such as the crown-of-thorns starfish *Acanthaster* spp. (Sweatman 2008). However, the effect of MPAs on corals is far from being so simple, due to cascading effects and complex biotic interactions (Strain et al. 2019; Jacquemont et al. 2022). For example, the protection of higher carnivores in MPAs may result in lower abundance of herbivorous fishes, which could indirectly increase algal biomass and be detrimental to corals (Graham et al. 2003). The effects of MPAs could also vary between different functional groups of corals with, for example, higher cover of tabular and branching corals, that are more easily damaged by breakage from recreational and gleaning activities outside MPAs (McManus et al. 1997). In fact, the performance of MPAs depends on multiple socio-economic and ecological factors that interact at different spatial and temporal scales, making it difficult to predict the conservation benefits of MPAs (Strain et al. 2019; Jacquemont et al. 2022). Moreover, large-scale natural disturbances, such as thermally induced bleaching events and cyclones, may exert a stronger influence on coral assemblages than protection status (Myers and Ambrose 2009; Graham et al. 2020; D’Agata and Maina 2022; Johnson et al. 2022). The higher diversity and abundance of coral assemblages recorded within MPAs may also result from selection bias during the initial zoning of MPAs, with a tendency to favor healthy reef habitats (Myers and Ambrose 2009). Despite these considerations, some key factors for MPA effectiveness have been identified, including the duration of protection (i.e., the age), the size and connectivity, the type and compliance of regulatory measures, and the governance (Selig and Bruno 2010; Edgar et al. 2014; Friedlander et al. 2017; Ferreira et al. 2022; Fontoura et al. 2022; Guabiroba et al. 2022). MPAs that are large ($> 100 \text{ km}^2$), old (> 10 years),

isolated by deep water or sand, and well enforced MPAs are generally more effective in promoting the persistence of corals (Edgar et al. 2014; Strain et al. 2019). The degree of connectivity within and outside MPAs is also a critical aspect of MPA effectiveness (Palumbi 2003; van Oppen and Gates 2006; Miller and Ayre 2008; Almany et al. 2009). Still, marine researchers and managers in Madagascar and around the world are operating uncertainty about the effect of MPAs on coral recruitment and population regulation.

The dynamics of coral populations depends largely on successful reproduction and recruitment processes (defined as the addition of cohorts of new colonies in adult populations; Caley et al. 1996; Cameron and Harrison 2020; Harrison et al. 2021). Although some disparities among taxa with contrasting life history traits exist (Sarribouette et al. 2022), the non-reproductive benthic phase of corals is generally separated into a recruit stage (i.e., corals < 1 cm of diameter, invisible to the naked eye on natural substrata, generally aged less than 1 year), and a juvenile stage (i.e., corals 1-5 cm in diameter, observable *in situ*, and typically aged at least 1 year; Penin et al. 2010; Thomson et al. 2021). Prior to settlement (pre-settlement phase), adult fecundity, gamete fertilization rates, hydrological conditions, predation by pelagic organisms and competence of larvae can affect planula larvae supply (Hughes et al. 2000; Nozawa et al. 2006; Vermeij et al. 2006). The settlement phase is conditioned by the availability of an adequate substrate, and the presence of biological inducers like specific crustose coralline algae (Whitman et al. 2020). The post-settlement phase depends on survival of recruits and juveniles which is mainly influenced by competition with other benthic organisms, such as macroalgae or turf algae (Birrel et al. 2005, 2008), as well as predation by corallivores and incidental grazing by some herbivores (Box and Mumby 2007; Doropoulos et al. 2012; Gouezo et al. 2020). Coral recruits are subject to high rates of mortality (Vermeij 2006; Penin et al. 2010), which often decrease with increasing coral colony size (Hughes and Jackson 1985; Penin et al. 2011; Sarribouette et al. 2022). Juvenile corals thus represent colonies from several successive cohorts, providing a short-term history of settlement patterns combined with early post-settlement growth and mortality (Edmunds 2000; Adjeroud et al. 2017). The distribution and abundance of adult coral assemblages can be more or less linked to those of recruits and juveniles (Caley et al. 1996; Sims et al. 2021). Strong correlation between recruit, juvenile and adult spatial patterns is indicative of either stock-recruitment relationships (where adults drive the number of recruits), recruitment-limitation relationships (where recruits drive the number of adults), or as the result of an aggregative settlement of young stages near the established adult colonies (Baird et al. 2003; Penin et al. 2007; Adjeroud et al. 2017). In contrast, some coral assemblages are not strongly regulated by recruitment patterns. In this case, dissimilarities in spatial patterns between young stages and adult corals suggest that patterns established at settlement may be highly modified by post-settlement mortality, or can

reflect the contrasting effects of environmental factors and large-scale perturbations on these distinct life stages (Hughes et al. 1999; Edmunds 2000; Miller et al. 2000). To better understand and manage for coral assemblage structure, dynamics, and recovery capacity, it is fundamental to determine how much pre- vs. post-settlement processes influence spatial heterogeneity in adult coral density, and to identify major biological and physical factors driving these patterns (Gilmour et al. 2013; Graham et al. 2015; Dajka et al. 2019; Nozawa et al. 2020). Information on larval dispersal and patterns of connectivity may identify potential reef sources and sinks, and are also critical to assess regulation and recovery processes in corals, but studies on this topic are still scarce (Palumbi 2003; van Oppen and Gates 2006).

Madagascar is considered a major biodiversity hotspot in the South Western Indian Ocean (SWIO). This island is surrounded by ~2400 km² of coral reefs (Myers et al. 2000; Brooks et al. 2006; Cooke 2012), which are crucial for the population and national economy, particularly the sectors dependent on associated resources or activities such as small-scale fisheries (Behivoke et al. 2021) or tourism (Ziegler et al. 2021). As with many reefs worldwide, the negative effects of large scale and/or chronic disturbances have not spared these coral reefs (Bruggeman et al. 2012; Gudka et al. 2020; Carter et al. 2022). To mitigate these effects, Malagasy authorities have implemented several MPAs and Locally Managed Marine Areas (LMMAs), beginning in the early 2000s (Ratsimbazafy et al., 2019). Twenty-two MPAs currently cover an area of 14,451 km², representing 1.26% of the Exclusive Economic Zone (Ratsimbazafy 2011; UNEP-Nairobi Convention and WIOMSA 2021). Their ability to sustain several fisheries stocks (Benbow et al. 2014; Olivier et al. 2015; Long 2017) and population well-being (Cinner et al. 2009; Ratsimbazafy et al. 2016) have been demonstrated, and a recent study has also shown the positive effects of MPAs on the diversity, abundance, and cover of coral assemblages around Madagascar (Randrianarivo et al. 2022).

To expand the knowledge available on the role of MPAs on coral dynamics and reef resilience, we explored MPA effects on recruitment and population regulation of corals at multiple spatial scales. We analyzed and compared the density of juvenile and adult coral genera among 18 stations located at three regions around Madagascar, with half of the stations at each region established in unfished areas. Our study addresses the following major questions: (i) Do population regulation mechanisms vary spatially and according to coral life history traits? (ii) Do MPAs have an effect on juvenile and adult coral abundances? The data set and questions addressed here not only provide original information to rigorously examine the links between MPAs and coral regulation processes, but are also a critical step for improving conservation and management actions.

4.2 Materials and methods

Study sites and sampling strategy

Fieldwork was conducted from March to October 2020 at three regions around Madagascar: Masoala in the northeast coast (15°59'08" S, 50°09'27" E), Nosy-Be in the northwest (13°24'21" S, 48°16'31" E), and Salary Nord in the southwest coast (22°33'17" S, 43°17'10" E). These reefs have been impacted by the bleaching events of 1998 (McClanahan and Obura 1998; Ahamada et al. 2002), and 2016 (Gudka et al. 2020), and by cyclones Haruna at Salary Nord in 2013, Enawo at Masoala and Nosy-Be in 2017, and Belan at Nosy-Be in 2019 (Carter et al. 2022). However, the impact of these disturbances on coral assemblages in our three regions has not been quantified. At each region, six sampling stations were surveyed, including three stations in unfished areas and three stations in areas where fishing is allowed (Figure 4.1). All 18 stations were located on the outer reef slope at ~10 m depth, which exhibits complex three-dimensional structure and where coral densities and recovery potential are high compared to other reef habitats (Penin et al. 2007; Adjeroud et al. 2018). Stations codes are abbreviated as follows: the first two letters indicate the region (NE for Masoala in the northeast, NW for Nosy-Be in the northwest, and SW for Salary Nord in the southwest), the number (1 to 6) differentiate each set of six stations, and NTZ ("No Take Zone") is for stations in unfished areas. For further details on study sites and stations, see Randrianarivo et al. (2022).

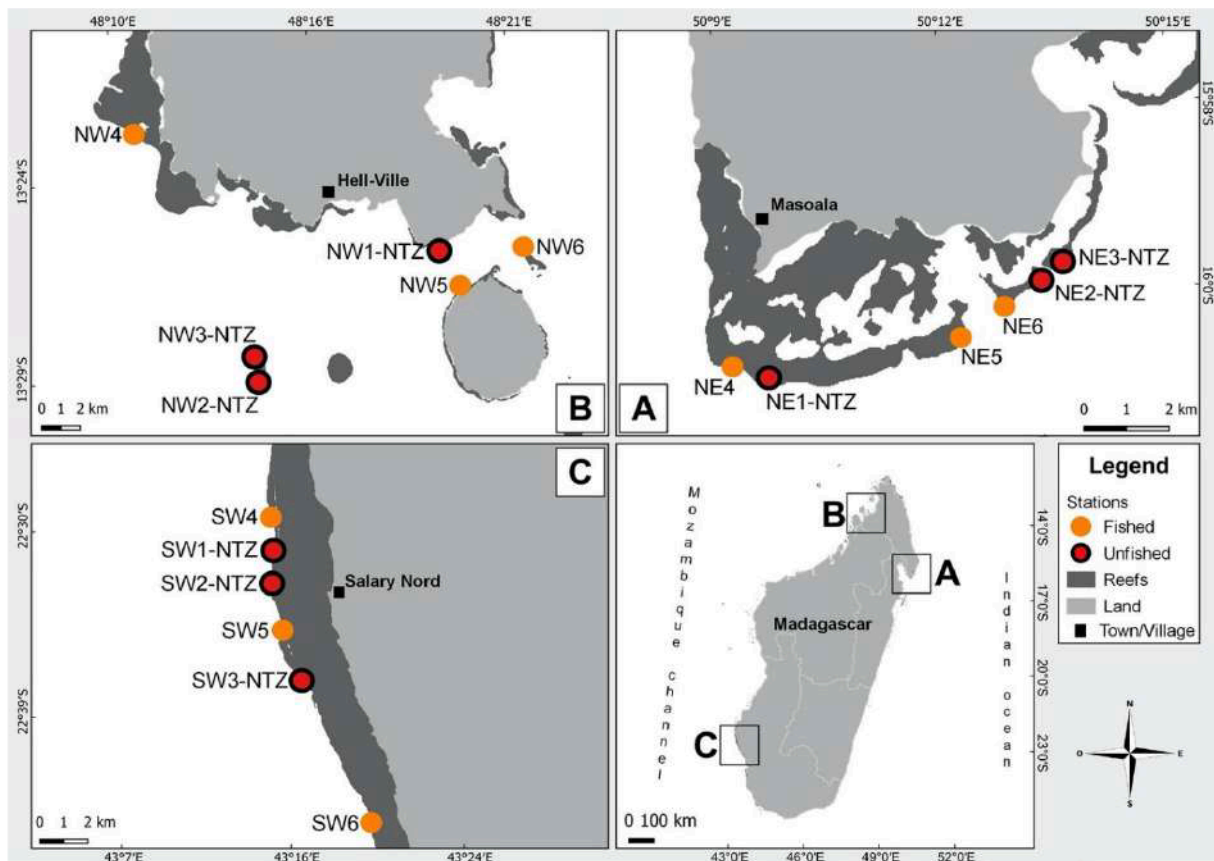


Figure 4.1. Location of the 18 sampling stations in the three regions around Madagascar: Masoala (A) in the northeast, Nosy-Be (B) in the northwest, and Salary-Nord (C) in the southwest. See Materials and methods section for station codes.

At each station, coral assemblages (scleractinian corals and the calcareous hydrocoral *Millepora*) were sampled along three randomly replicated 10 m^{-2} ($10 \times 1 \text{ m}$) belt-transects, laid parallel to depth contours, and separated by $\sim 2 \text{ m}$ (18 transects at each of the three regions, 54 at study scale). All coral colonies in the belt-transects were identified to the genus level and assigned as juveniles or adults according to their maximum diameter. We are aware that the distinction between non-reproductive size classes and mature adults depends on the coral taxa (Sarribouette et al., 2022) but, in accordance with previous studies (Penin et al. 2007; Doropoulos et al. 2015; Dang et al. 2020), each colony with a diameter less than 5 cm was defined as juvenile, whereas colonies with maximum diameters larger than 5 cm were considered as adults.

Data analysis

We analyzed spatial variation in juvenile and adult coral density among the three regions and the 18 stations subject to different fishing protection levels using generalized linear mixed models (GLMMs). These models were used to avoid overdispersion and to take into account the hierarchical structure of the dataset: in this case, the non-independence of data points (transects) belonging to

particular stations, in turn belonging to the same region (Zuur et al. 2009). We used a negative binomial distribution (“glmer.nb” function in the “lme4” R package; Bates et al. 2021) to model overall coral density (all genera pooled), those of the six main genera of *Acropora*, *Galaxea*, *Porites*, *Pocillopora*, *Seriatopora* and *Montipora*, (representing more than 65% of all colonies recorded) and the “other” genera (coral genera that represents less than 5% in relative abundance). The initial model was:

- Genera + region + fishing protection level + fishing protection level + region:genera + fishing protection level:genera + region:fishing protection level + region:fishing protection level:genera.

The factor “genera” was included in the model to explicitly consider the spatial variation of each of the six dominant coral genera in the overall pattern. Based on the corrected Akaike’s information criterion (AICc; Burnham and Anderson 2002), we selected the most parsimonious models (from the initial model) for juvenile and adult coral density using the “dredge” function in the “MuMIn” R package (Barton 2020). Final models, which have the lowest AICc, were presented as follows:

- Juvenile coral density ~ region + fishing protection level + genera + fishing protection level:genera + (1|station:region);
- Adult coral density ~ region + fishing protection level + genera + region:genera + fishing protection level:genera + region:fishing protection level:genera + (1|station:region).

The differences among factor modalities in the mixed models were investigated using Tukey post-hoc tests (“emmeans” function in the “emmeans” R package; Lenth 2020).

We examined the relationship between juvenile and adult corals density (for all categories of genera listed above), using a non-parametric Spearman rank correlation as data violated assumptions of normality, even after transformation. Transects were used as the sampling unit (n = 18 at regional scale, and n = 54 at study scale). All statistical analyses were performed using R 4.1.0 (R Core Team 2021).

4.3 Results

Spatial patterns of juvenile and adult corals

A total of 7,638 coral colonies, of which 2,766 juveniles and 4,872 adults, representing 32 and 40 genera respectively, were recorded at the 18 stations (Figure 4.2). The composition of juvenile and adult coral assemblages did not show a significant difference between fished and unfished stations. For juveniles, the composition was also not distinct among the three regions, with several stations

from different regions being similar to each other. In contrast, the nMDS ordination showed a substantial geographical clustering in the composition and abundance of adult assemblages. Stations from Salary Nord were characterized by higher abundances of adult *Leptoseris*, *Stylophora*, and *Psammocora*, whereas stations at Nosy-Be were distinguished by the presence of several genera, such as *Isopora*, *Podabacia*, *Euphyllia*, and *Tubastrea*, not recorded elsewhere. At Masoala, stations NE1-NTZ and NE4 were characterized by high abundances of *Acropora*, and *Pavona*, whereas other stations were more similar to several from Salary Nord and Nosy-Be.

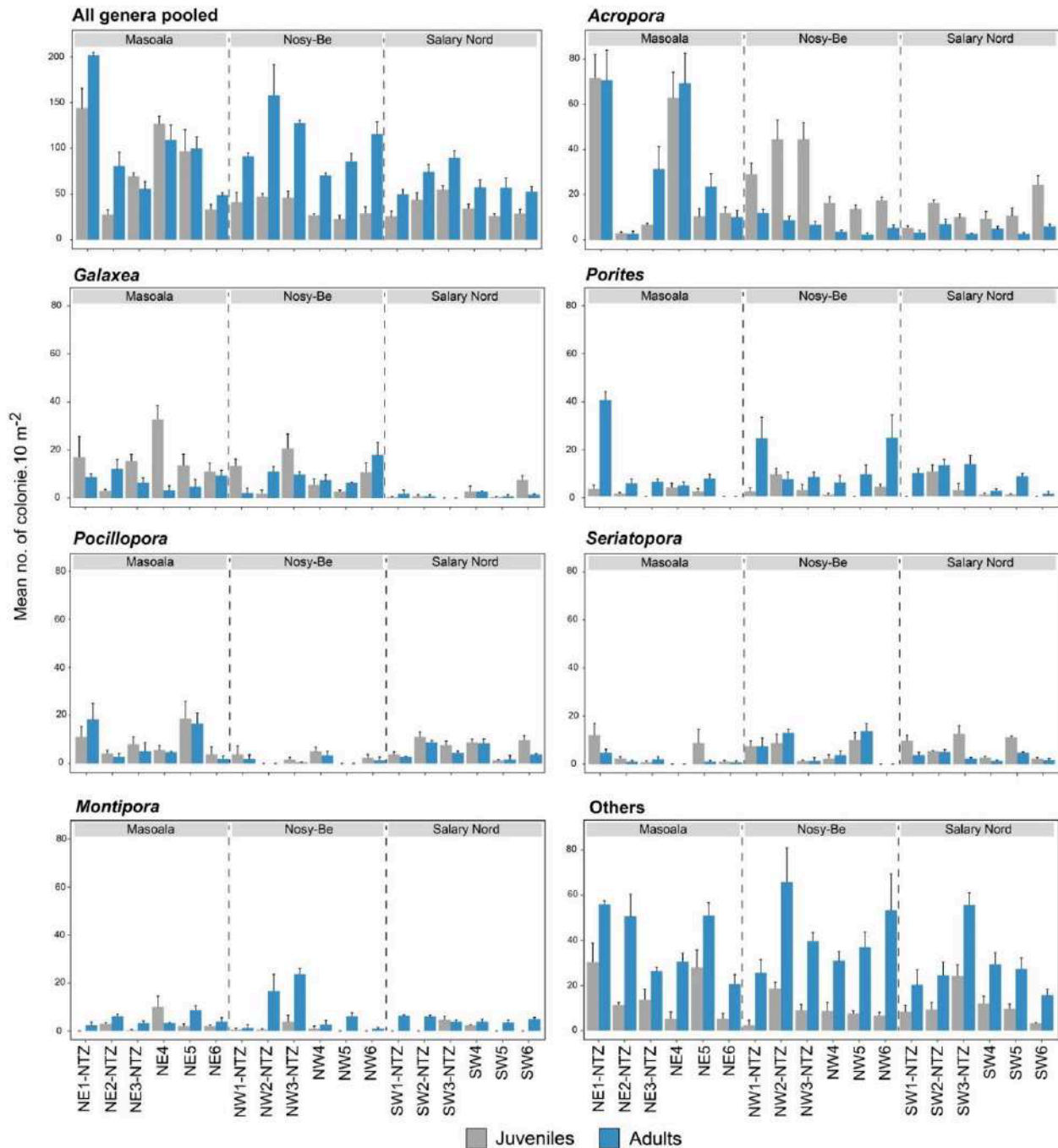


Figure 4.2. Spatial variation in density of juvenile (grey bars) and adult (blue bars) of all genera pooled, the six dominant coral genera (*Acropora*, *Galaxea*, *Porites*, *Pocillopora*, *Seriatopora*, and *Montipora*) and other less represented genera (“others”) among the 18 sampling stations. Errors bars represent standard error.

The overall density of juvenile corals (all genera pooled) was 51.22 ± 21.71 colonies.10 m⁻² (mean \pm SE). A significant difference was recorded among the three regions ($\chi^2 = 30.02$, $p < 0.001$), with higher densities in Masoala (27.33 ± 5.20 to 144.00 ± 21.45 colonies.10 m⁻²) than in Nosy-Be (22.66 ± 3.92 to 47.33 ± 3.17) and Salary Nord (25.33 ± 5.84 to 54.00 ± 4.48), but similar densities between the latter two sites (Table 4.1). At the study scale, the overall density of juveniles was not significantly different between fished and unfished stations ($\chi^2 = 0.83$, $p = 0.359$; Table 4.1). Similarly, at the scale of each region, fishing protection level was not a contributing factor in the variation of overall juvenile densities. At most stations, juvenile assemblages were dominated by colonies of *Acropora*, *Galaxea* and “other” genera (Table 4.1). Highest densities of juvenile *Acropora* were recorded at some stations in Masoala, compared to Nosy-Be and Salary Nord (Figure 4.2). The same pattern was found for *Galaxea*, *Montipora*, *Pocillopora* and “other” genera. In contrast, densities of juvenile *Porites* were higher at Nosy-Be, and those of juvenile *Seriatopora* at several stations in Salary Nord (Table 4.1). A significant difference in densities between fished and unfished stations across regions was recorded only for juvenile *Porites*.

Table 4.1. Summary statistics of generalized linear mixed models using negative binomial distribution to examine spatial variation in juvenile coral density, for all three-way interaction terms of the variables Region (three levels: Masoala, Nosy-Be, and Salary Nord), Fishing protection level (two levels: Fished, and Unfished) and Genera (seven levels: *Acropora*, *Galaxea*, *Montipora*, *Pocillopora*, *Porites*, *Seriatopora*, and “other” genera). AICc = 2079.00. Significant P-values (<0.05) are highlighted in bold (*: <0.05, **: <0.01, ***: <0.001).

Term	Estimate	SE	Z-value	P-value
(Intercept)	3.19	0.29	10.96	<0.001***
Region : Nosy-Be	-1.54	0.36	-4.25	<0.001***
Region : Salary Nord	-1.85	0.36	-5.04	<0.001***
Fishing protection level : Unfished	0.27	0.30	0.91	0.359
Genera : <i>Galaxea</i>	-0.38	0.34	-1.09	0.271
Genera : <i>Montipora</i>	-2.28	0.35	-6.33	<0.001***
Genera : Others	-0.73	0.35	-2.09	0.035*
Genera : <i>Pocillopora</i>	-1.12	0.35	-3.17	0.001**
Genera : <i>Porites</i>	-3.31	0.39	-8.47	<0.001***
Genera : <i>Seriatopora</i>	-2.16	0.37	-5.80	<0.001***
Region: Nosy-Be \times Genera: <i>Galaxea</i>	1.11	0.42	2.60	0.009*
Region: Salary Nord \times Genera: <i>Galaxea</i>	-0.26	0.46	-0.57	0.566
Region: Nosy-Be \times Genera: <i>Montipora</i>	0.50	0.51	0.97	0.329
Region: Salary Nord \times Genera: <i>Montipora</i>	0.89	0.50	1.76	0.077
Region: Nosy-Be \times Genera: Others	1.08	0.42	2.51	0.011*
Region: Salary Nord \times Genera: Others	1.57	0.43	3.64	<0.001***
Region: Nosy-Be \times Genera: <i>Pocillopora</i>	0.22	0.45	0.50	0.612
Region: Salary Nord \times Genera: <i>Pocillopora</i>	1.69	0.43	3.89	<0.001***
Region: Nosy-Be \times Genera: <i>Porites</i>	2.16	0.48	4.48	<0.001***
Region : Salary Nord \times Genera : <i>Porites</i>	2.06	0.49	4.13	<0.001***
Region: Nosy-Be \times Genera: <i>Seriatopora</i>	1.95	0.45	4.33	<0.001***
Region: Salary Nord \times Genera: <i>Seriatopora</i>	2.64	0.44	5.89	<0.001***
Fishing protection level: Unfished \times Genera: <i>Galaxea</i>	-0.65	0.37	-1.76	0.077
Fishing protection level: Unfished \times Genera: <i>Montipora</i>	-0.10	0.42	-0.24	0.808
Fishing protection level: Unfished \times Genera: Others	0.09	0.35	0.26	0.795
Fishing protection level: Unfished \times Genera: <i>Pocillopora</i>	-0.33	0.36	-0.90	0.366
Fishing protection level: Unfished \times Genera: <i>Porites</i>	0.63	0.40	1.58	0.113
Fishing protection level: Unfished \times Genera: <i>Seriatopora</i>	0.09	0.36	0.25	0.800

The overall density of adult corals (all genera pooled) was 90.22 ± 25.12 colonies.10 m⁻². Although a slightly higher density was recorded at Nosy-Be (70.00 ± 3.06 to 158.00 ± 33.60) and Masoala (48.66 ± 2.85 to 201.66 ± 3.71) compared to Salary Nord (49.70 ± 5.21 to 89.66 ± 7.97), no significant difference was found between the three regions ($\chi^2 = 3.59, p = 0.165$; Table 4.2). Similarly, there was no difference in adult coral densities between fished and unfished stations at the study scale ($\chi^2 = 1.15, p = 0.282$; Table 4.2). Adult coral assemblages were dominated by *Acropora* and “other” genera (Table 4.2). Densities of adult colonies of *Galaxea*, *Porites* and *Seriatopora* were highest at Nosy-Be, whereas adult colonies of *Pocillopora* were more abundant at Masoala and Salary Nord, and those of *Acropora* at both Masoala and Nosy-Be (Table 4.2). Across regions, densities of *Porites*, *Seriatopora* and *Montipora* were highest in unfished stations compared to fished ones. Within regions, densities of *Acropora* and *Montipora* were higher at unfished stations of Nosy-Be, *Porites* was more abundant at unfished stations at Masoala and Salary Nord, and densities of *Seriatopora* were higher at unfished stations at Masoala.

Table 4.2. Summary statistics of generalized linear mixed models using negative binomial distribution, to examine spatial variation in adult coral density, for all three-way interaction terms of the variables Region (three levels: Masoala, Nosy-Be, and Salary Nord), Fishing protection level (two levels: Fished, and Unfished) and Genera (seven levels: *Acropora*, *Galaxea*, *Montipora*, *Pocillopora*, *Porites*, *Seriatopora*, and “other” genera). AICc =2381.90. Significant P-values (<0.05) are highlighted in bold (*: <0.05, **: <0.01, ***: <0.001).

Term	Estimate	SE	Z-value	P-value
(Intercept)	3.34	0.26	12.77	<0.001***
Region: Nosy-Be	-0.58	0.36	-1.57	0.114
Region: Salary Nord	-0.63	0.37	-1.70	0.089
Fishing protection level: Unfished	0.40	0.37	-1.07	0.282
Genera: <i>Galaxea</i>	-1.52	0.33	-4.52	<0.001***
Genera: <i>Montipora</i>	-1.71	0.33	-5.06	<0.001***
Genera: Others	0.13	0.30	0.42	0.670
Genera: <i>Pocillopora</i>	-1.41	0.33	-4.25	<0.001***
Genera: <i>Porites</i>	-2.09	0.34	-6.00	<0.001***
Genera: <i>Seriatopora</i>	-3.96	0.54	-7.30	<0.001***
Region: Nosy-Be × Genera: <i>Galaxea</i>	1.10	0.46	2.37	0.017*
Region: Salary Nord × Genera: <i>Galaxea</i>	-0.75	0.52	-1.42	0.153
Region: Nosy-Be × Genera: <i>Montipora</i>	0.11	0.49	0.24	0.808
Region: Salary Nord × Genera: <i>Montipora</i>	0.44	0.48	0.91	0.358
Region: Nosy-Be × Genera: Others	0.79	0.43	1.83	0.067
Region: Salary Nord × Genera: Others	0.32	0.43	0.74	0.454
Region: Nosy-Be × Genera: <i>Pocillopora</i>	-0.89	0.52	-1.70	0.087
Region: Salary Nord × Genera: <i>Pocillopora</i>	0.21	0.47	0.44	0.659
Region: Nosy-Be × Genera: <i>Porites</i>	1.86	0.47	3.95	<0.001***
Region: Salary Nord × Genera: <i>Porites</i>	0.71	0.49	1.44	0.148
Region: Nosy-Be × Genera: <i>Seriatopora</i>	2.94	0.63	4.62	<0.001***
Region: Salary Nord × Genera: <i>Seriatopora</i>	2.17	0.65	3.31	<0.001***
Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Galaxea</i>	0.81	0.47	1.72	0.085
Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Montipora</i>	0.19	0.49	0.39	0.690
Fishing protection level: Unfished × Genera: Others	0.70	0.44	1.59	0.110
Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Pocillopora</i>	0.44	0.46	0.95	0.338
Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Porites</i>	1.72	0.46	3.70	<0.001***
Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Seriatopora</i>	1.85	0.65	2.81	0.004**
Region: Nosy-Be × Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Acropora</i>	1.30	0.52	2.50	0.012*
Region: Salary Nord × Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Acropora</i>	0.01	0.52	0.02	0.984
Region: Nosy-Be × Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Galaxea</i>	-2.06	0.65	-3.16	0.001**

Region: Salary Nord × Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Galaxea</i>	-1.10	0.79	-1.40	0.161
Region: Nosy-Be × Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Montipora</i>	0.32	0.68	0.48	0.630
Region: Salary Nord × Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Montipora</i>	0.44	0.68	0.65	0.514
Region: Nosy-Be × Fishing protection level: Unfished × Genera: Others	-1.55	0.61	-2.52	0.011*
Region: Salary Nord × Fishing protection level: Unfished × Genera: Others	0.02	0.62	0.04	0.966
Region: Nosy-Be × Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Pocillopora</i>	-2.04	0.77	-2.61	0.008**
Region: Salary Nord × Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Pocillopora</i>	0.05	0.66	0.08	0.936
Region: Nosy-Be × Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Porites</i>	-2.54	0.64	-3.95	<0.001***
Region: Salary Nord × Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Porites</i>	-0.19	0.66	-0.29	0.769
Region: Nosy-Be × Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Seriatopora</i>	-2.55	0.80	-3.17	0.001**
Region: Salary Nord × Fishing protection level: Unfished × Genera: <i>Seriatopora</i>	-1.09	0.83	-1.31	0.187

Relationship between juvenile and adult corals

At the study scale, the spatial variation in juvenile and adult densities (all genera pooled) was positively correlated ($\rho = 0.45$, $p < 0.001$; Figure 4.3). Such significant positive correlations were also recorded for *Acropora*, *Porites*, *Pocillopora*, *Seriatopora* and “other” genera, but not for *Galaxea* and *Montipora* (Figure 4.3). At the scale of each region, significant positive correlations for the overall assemblages (all genera pooled) were found at Masoala and at Salary Nord region, but not at Nosy-Be. The spatial variation in juvenile and adult *Acropora* and *Seriatopora* colonies was positively correlated at Masoala and Nosy-Be, but not at Salary Nord. At this latter region, such positive correlations were recorded for *Galaxea*, *Porites*, and *Pocillopora*. “Other” coral genera were the only to show a positive correlation between juvenile and adult colonies at each of the three regions.

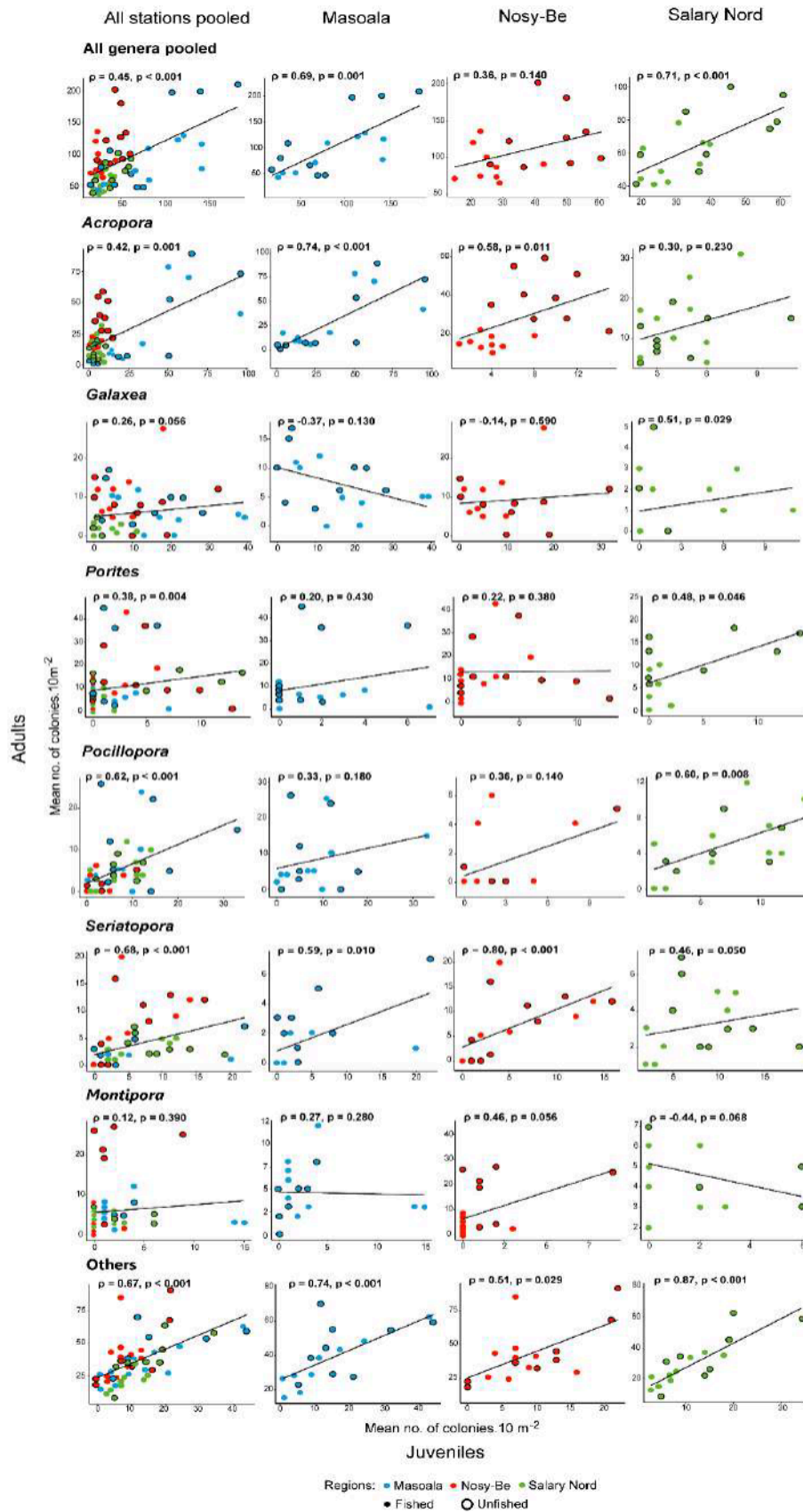


Figure 4.3. Correlation between spatial variation in the density of overall (all genera pooled) juvenile and adult corals, those of the six dominant coral genera (*Acropora*, *Galaxea*, *Porites*, *Pocillopora*, *Seriatopora*, and *Montipora*) and other less represented genera ("others") at the regional (all stations pooled) and the local (at each of the three regions) scales. Spearman rank correlation coefficients and the associated p-values are given.

4.4 Discussion

Our survey highlighted a marked spatial variation in the density of juvenile and adult coral assemblages between and within regions. Positive correlations between the variation of juvenile and adult abundances for several coral taxa suggest recruitment-limitation in these populations, though alternative regulation processes exist for other ones. MPA effects were pronounced for adult colonies of several taxa, with variable intensity among regions. For juveniles, a positive effect from MPAs was recorded for *Porites* only.

Spatial heterogeneity of coral assemblages

Although comparisons between studies conducted with different sampling strategies and periods should be interpreted with caution, juvenile densities that we recorded at Madagascar (~31-82 colonies.10 m⁻²) were comparable to other recent surveys in SWIO, such as in Seychelles (~40 colonies.10 m⁻²; Dajka et al. 2019) and Tanzania (~50 colonies.10 m⁻²; Karisa et al. 2020). Nevertheless, these values are lower than those found a decade ago in Seychelles (~174 colonies.10 m⁻²; Chong-Seng et al. 2014), as well as on most other Indo-Pacific reefs where they are generally greater than 80 colonies.10 m⁻² (Penin et al. 2007; Trapon et al. 2013; Doropoulos et al. 2015; Grimsditch et al. 2017; Albelda et al. 2020; Gouezo et al. 2020). In contrast, the densities of adult colonies recorded at these sites (overall mean of ~90 colonies.10 m⁻²) and during previous studies at other sites around Madagascar (Obura 2009; Randriamanantsoa et al. 2010; Gough 2012a, 2012b) were lower than several sites of the SWIO (with up to 300 colonies.10 m⁻² at Reunion Island; Jouval et al. 2020), as well as those reported at some Indo-Pacific reefs (often greater than 200 colonies.10 m⁻²; Penin et al. 2007; Grimsditch et al. 2017; Albelda et al. 2020).

Compared with the two other regions, the reefs of Salary Nord are characterized by the low abundance of *Acropora* juveniles. At this site, we recorded a higher proportion of juveniles from Pocilloporidae families (i.e., *Pocillopora*, and *Seriatopora*), which tend to be opportunistic, being the first corals to colonize newly available substrates and common in frequently disturbed environments (Darling et al. 2013; Jouval et al. 2019; Todinanahary et al. 2021). At Nosy-Be, juvenile assemblages were dominated by fast-growing and competitive taxa (i.e., *Acropora*, and *Galaxea*), which are particularly susceptible to large-scale disturbances, especially during their early life stages (Harrison and Wallace 1990; Darling et al. 2013; Penin et al. 2013). Indeed, coral reefs in this region are recognized as being in healthier conditions compared to other reefs around the island, with a higher biodiversity and connectivity generated by meso-scale eddies (McKenna and Allen 2003; McClanahan et al. 2011; Obura 2012). This dominance of competitive taxa was also documented at

Masoala, potentially due to the high hydrodynamic and water circulation in the northeast coast of Madagascar protecting these reefs from global warming threats (Kremen et al. 1999; Chen et al. 2014; Randrianarivo et al. 2022). In fact, regional currents likely facilitate larval dispersal and connectivity among populations of broadcast spawning corals such as *Acropora*, and their subsequent recruitment along the northeast coast (Crochelet et al. 2016; Gamoyo et al. 2019), as recently reported for *A. tenuis* (van der Ven et al. 2022).

At the local scale, the strong variability in the abundance of juvenile and adult corals likely reflect the heterogeneity of environmental conditions in such a complex coral reef landscape. Indeed, the spatial variation in the abundance, diversity, and cover of adult corals is correlated to variation in the biomass of herbivorous fishes, algal cover, substrate rugosity (Randrianarivo et al. 2022).

Regulation of coral assemblages

Consistent with many reefs worldwide (Penin et al. 2007; Penin and Adjeroud 2013; Doropoulos et al. 2015, 2021; Moustaka et al. 2019), we found a strong positive relationship between spatial variation in the overall density (all genera pooled) of juvenile and adult corals across these regions. Such positive correlations were also recorded for four of the six dominant genera, *Acropora*, *Porites*, *Pocillopora* and *Seriatopora*, as well as for the “other” genera across regions. At each region, this relationship presents some disparity, with variation among regions and coral genera. However, these correlations were not conserved at all local scales, except for “other” genera, which showed a positive correlation across and within all three regions. The positive relationships highlighted in our survey suggest that the spatial variation in adult assemblages of some taxa at some regions is a direct function of the contemporaneous distribution of juvenile corals, and *vice-versa* (Penin et al. 2007). Considering the limitations in defining non-reproductive early stages and sexually mature adults in corals with contrasting life history traits (Sarribouette et al. 2022), these results indicate either a stock-recruitment process, where the density and fecundity of adult colonies drive the number of juveniles, or a strong recruitment-limitation of populations, where juveniles drive the number and spatial distribution of adults (Penin et al. 2007; Moustaka et al. 2019). Such marked positive relationships between juvenile and adult colonies are also expected for brooding taxa with short competency periods, like *Seriatopora*, for which larvae tend to settle near their parents (Harrison and Wallace 1990), or in closed systems where larvae do not disperse far away from the natal reef. For some coral taxa that have planulae with a capacity to disperse over several kilometers, larvae may still aggregate near conspecific adults (Doropoulos et al. 2015; Gibbs and Hay 2015). However, no data on reproduction modes and connectivity patterns are available for our study sites to identify seeding sources of larvae, which are necessary to rigorously address these hypotheses (Palumbi 2003; van

Oppen and Gates 2006). The lack of significant positive relationships between spatial variation in juvenile and adult corals (found here for *Acropora* at Salary Nord, *Porites* and *Pocillopora* at Masoala and Nosy-Be, and *Montipora* at all three regions), or even the negative, though not significant, correlations (*Galaxea* in Masoala and Nosy-Be and *Montipora* in Salary Nord), indicate that these populations are not strongly regulated by patterns of recruitment. This suggests that differential post-settlement events are sufficiently strong to distort the pattern established at settlement, or that these populations are highly dynamic (Chong-Seng et al. 2014; Adjeroud et al. 2017; Grimsditch et al. 2017). Such lack of correlation between juvenile and adult abundances may also reflect the contrasting effects of environmental factors and large-scale perturbations on these two distinct life stages (Penin et al. 2007; Trapon et al. 2013; Jouval et al. 2020). These spatial differences in the regulation process for all six major coral genera suggest that coral assemblages at these three regions probably have distinct temporal trajectories and recovery capacities. However, long-term interannual data, which are currently lacking, are necessary to address this hypothesis.

Effect of marine reserves

Our results underline that the effect of MPAs on coral density vary among regions, coral genera, and life stages. For juvenile corals, such positive effects were found only for *Porites* across regions. MPAs had a more pronounced effects on the density of adult coral assemblages, as well as their diversity, cover, and life history traits (Randrianarivo et al. 2022). This lack of overall positive effects of marine reserves on the density on most juvenile and some adult coral genera is consistent with the findings of previous studies (Page et al. 2009; Jouval et al. 2019; but see Mumby et al. 2007). In some cases, this lack of major effect on coral recruits and juveniles has been attributed to the “youth” of marine reserves not allowing sufficient time for conservation measures to impact the overall life cycle of long-lived sessile reef organisms, such as corals (Jacquemont et al. 2022). For instance, several studies argue that it takes decades after the establishment of an MPA for the positive effects on corals to be tangible (Selig and Bruno 2010; Edgar et al. 2014; Jacquemont et al. 2022). Furthermore, creating MPAs does not guarantee their success. If available resources are insufficient for effective design, management, or enforcement, MPAs become only “paper parks” that ineffectively restrict extractive activities or access (Rife et al. 2013; White and Courtney 2014; Claudet et al. 2020; Jacquemont et al. 2022). In our case, MPAs in Masoala, and Salary Nord are “young”, formally created in 1997 and 2015 respectively, and the MPA in Nosy Tanihely at Nosy-Be has been protected since 1966, which may explain the highest MPA effect recorded here for adult assemblages (see also Randrianarivo et al. 2022). We hypothesized that the short time of protection in Masoala and Salary Nord, coupled with the disrespect of no-take zones and the lack of surveillance

and population awareness, explain their low effectiveness in enhancing coral juvenile densities. Moreover, the lack of marine reserve effect on the young stages of corals could also result from the decoupling between their area and the spatial scale of coral community regulation processes, such as recruitment, larval dispersal, and connectivity, as well as the inability of marine reserves to prevent natural and climatic disturbances such as tropical cyclones or coral bleaching events, that often have a disproportionate effect on juvenile and adult corals (Hughes et al. 2018; Bruno et al. 2019; Carter et al. 2022).

The modest benefits of MPAs on the density of juvenile corals demonstrated here, may reflect higher mortality rates from predation and competition for recruits in protected areas with intact food webs (Jacquemont et al. 2022), and plead for strengthening conservation measures more specifically focused to protect recruitment processes. As part of resilience-based management, additional measures to maintain sufficient herbivory rates by regulating fishing and gleaning activities should be a high priority to control algal biomass at a level sufficient to promote coral recruitment (McClanahan et al. 2012; Mumby and Steneck 2008; Edmunds and Riegl 2020). This could be achieved by the enforcement of management measures on herbivorous fishes and invertebrates, with the involvement of end-users through LMMAs, as successfully done for the management of fisheries in the Toliara region (Mahafina 2011; McClanahan and Jadot 2017; Cochrane et al. 2019; Ratsimbazafy et al. 2019). However, as MPA performance also depends on fisheries targets, management measures must implement studies on target species as well as fishing methods, which our study sites lack, to be effective for coral assemblages and fishing communities (Jadot et al. 2015; Strain et al. 2019; Jacquemont et al. 2022).

Although limited in space and time, our results support some of the recent advances on the effectiveness of MPAs for coral communities. The well-managed and long-standing MPAs at Nosy-Be hold several of the five key features for successful MPAs (Edgar et al. 2014, Strain et al. 2019; Arneth et al. 2023). However, and in contrast to the idea that only large ($> 100 \text{ km}^2$) and isolated MPAs are the most effective (Edgar et al. 2014), our results suggest that even small MPAs on small islands can benefit adult corals (Bonaldo et al. 2017; Strain et al. 2019; Wright 2022).

Our survey is a snapshot in time that does not integrate the potential high temporal variability in the abundance of reef organisms and should be complemented by a long-term interannual study on the demography of coral assemblages to better understand their dynamics and regulation. In fact, recent studies highlight a deteriorating trend in the benefits of MPAs with increasing climate change (Graham et al. 2020; D'Agata and Maina 2022). Further research is also required on the connectivity within and among these populations to identify potential seeding sources of larvae, critical information not only to better estimate recovery capacities, but also to improve the management and

conservation of these reefs (Palumbi 2003; Almany et al. 2009; Mumby et al. 2011; Lequeux et al. 2018).

Chapitre 5 :

POTENTIEL DE RÉCUPÉRATION DES RÉCIFS CORALLIENS A MADAGASCAR ET EFFETS DES AIRES MARINES PROTÉGÉES



(c) M. Randrianarivo

Les récifs coralliens autour de Madagascar ont été impactés par des perturbations à large échelle et par des stress locaux, entraînant le déclin des assemblages coralliens dans plusieurs régions. Pour améliorer la capacité de résilience de ces récifs, plusieurs Aires Marines Protégées (AMP) ont été mises en place depuis 1966. Dans cette étude, nous avons évalué les effets des AMPs sur le potentiel de récupération des récifs coralliens, qui a été estimé en utilisant la méthode TOPSIS (*Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution*). Nous avons échantillonné 18 stations, dont la moitié ont été placés dans des zones non-pêchées, sur trois régions autour de l'île (Masoala dans le nord-est, Nosy-Be dans le nord-ouest et Salary Nord dans le sud-ouest). Nous avons constaté une variation marquée de l'indice de récupération (RI) entre les stations et les régions, Masoala ayant un RI le plus élevé que celui de Nosy-Be et de Salary Nord. Nous suggérons que ces résultats sont liés à une fréquence plus faible des anomalies de température de surface de la mer (SSTa) le long de la côte est, et à la combinaison de SSTa plus fréquentes et de pressions anthropiques plus élevées sur la côte ouest. Les stations présentant des densités plus élevées en coraux juvéniles ont un RI plus élevé, soulignant le rôle important du processus de recrutement dans la récupération des communautés coralliennes. En outre, un effet positif des AMPs sur le RI a été mis en évidence, en particulier à Nosy-Be. Nous suggérons que l'efficacité des AMPs à Madagascar pourrait être améliorée avec la mise en place aires marines gérées localement (LMMAs) bien conçues, et une application rigoureuse des mesures de gestion. Notre étude démontre que TOPSIS peut être un outil utile et accessible pour estimer la récupération des assemblages coralliens, et peut aider à soutenir les actions de conservation basées sur la résilience.

Mots-clés : Assemblages coralliens ; Indice de récupération ; Aires Marines Protégées ; Gestion et conservation ; Récifs coralliens ; Madagascar.

Recovery potential of coral reefs in Madagascar and the effects of Marine Protected Areas

This chapter was submitted in *Coral Reefs* as: **Randrianarivo M**, Gasimandova M, Tsilavonarivo J, Razakandriny A, Philippe J, Guilhaumon F, Botosoamananto RL, Penin L, Todinanahary G, Adjeroud M. Recovery potential of coral reefs in Madagascar and the effects of Marine Protected Areas.

5.1 Introduction

Disturbances are major drivers of the structure and dynamics of coral reef ecosystems (Connell 1997; Buddemeier and Smith 1999). However, in the last five decades, increasing anthropogenic impacts, such as climate change, overfishing, eutrophication and other sources of pollution, have challenged the functioning and resilience of coral reefs, and consequently reduced the goods and services they provide to human populations (Hughes et al. 2003, 2010, 2017; Bellwood et al. 2004; Hoegh-Guldberg et al. 2017). Environmental forcing in the Anthropocene era has exceeded the tolerance limits of reef organisms (Anthony et al. 2011; Hughes et al. 2018a; Andrello et al. 2022). Most coral reefs worldwide are threatened by various large-scale disturbances and local stressors, and forecasts are alarming (Wilkinson 2008; Bruno and Selig 2007; Burke et al. 2011). In this context, many scientists and managers have focused on resilience capacities of coral reefs, defined by the ability of an ecosystem to maintain and/or return to its original state after being impacted by disturbances (Hughes et al. 2010; Lam et al. 2020). Resilience involves two mechanisms: resistance, which is the capacity of an ecosystem to absorb disturbances while retaining its function and provision of services, and recovery, which is the capacity to return to its initial state after being transformed (Carpenter et al. 2001; Nyström et al. 2008; McClanahan et al. 2012). Ecological resilience is increasingly important in coral reef management, since conservation objectives are more likely to be met if resilience theory is used to inform decision-making. Among the management challenges is identifying the specific locations with the appropriate environmental conditions and as well as the actions to enhance coral reef resilience (Hughes et al. 2003; Anthony et al. 2015; Lam et al. 2017; Chung et al. 2019a). Informed management also depends on the assessment of spatial and temporal variation of recovery capacities of coral reefs (McClanahan et al. 2012; Graham et al. 2013). Refining these approaches can further resilience-based management to target the fundamental ecosystem functions and processes that may increase both resistance and recovery (Graham et al.

2013; Chung 2018; McLeod et al. 2019). Marine Protected Areas (MPAs) are also an important management tool to maintain coral reef health and services (Selig and Bruno 2010; Mellin et al. 2016; Strain et al. 2019). However, their capacities to mitigate the impacts of local stressors and large-scale disturbances, and therefore to increase the resilience of coral reefs are less obvious (Page et al. 2009; Roberts et al. 2017; Giakoumi et al. 2018; Bates et al. 2019; Jouval et al. 2019; Johnson et al. 2022).

If several indicators of coral reef health have been proposed in recent decades (Ben-Tzvi et al. 2004; Kaufman et al. 2011; Lasagna et al. 2014), those assessing recovery potential are sparse or still in development (Flower et al. 2017; Lam et al. 2017; Ford et al. 2018; Bachtiar et al. 2019; Thompson et al. 2020). Ideally, resilience and recovery indicators should integrate biological parameters such as coral diversity and abundance, substrate cover of macroalgae, herbivore biomass, coral diseases, and coral recruitment, as well as human impacts and physico-chemical parameters such as fishing pressure, sedimentation, pollution, and temperature variability (Jouval et al. 2023). Available methods for resilience or recovery assessment often require significant financial support and high-level expertise for long-term monitoring, unlikely to be available in developing countries (Obura and Grimsditch 2009; McClanahan et al. 2012; Stamoulis and Delevaux 2015; Delevaux et al. 2021). Jouval et al. (2023) has recently proposed one of the most comprehensive approaches using a multi-criteria decision-matrix framework, the Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution method (TOPSIS), to estimate the recovery potential of several islands in the southwest Indian Ocean (SWIO). Their Recovery Index (RI) includes coral species richness and abundance, juvenile coral density, hard coral cover, proportion of stress-tolerant coral species cover, algal cover, herbivorous fish biomass, and sea-surface temperature anomalies (Jouval et al. 2023).

Madagascar, surrounded by ~2,400 km² of coral reefs, is considered as a hotspot of biodiversity in the SWIO (Cooke 2012). Similar to most coral reefs worldwide, several sites of Madagascar's coral assemblages have declined in response to natural and anthropogenic disturbances over the last five decades, most notably bleaching events, sedimentation, and overfishing (Bruggemann et al. 2012; Carter et al. 2022). In turn, this decline has reduced the goods and services provided by these coral reefs for human populations that are highly dependent on marine resources (Le Manach et al. 2012; McClanahan and Jadot 2017; Behivoke et al. 2021). Considerable efforts have been undertaken to protect these reefs through the implementation of 22 MPAs since 1966, covering an area of ~14,451 km². In addition, Malagasy government has invested extensively in the creation of locally managed marine areas (LMMAs), with more than 200 around the island (Ratsimbazafy et al. 2019; UNEP-Nairobi Convention and WIOMSA 2021). There are multiple studies documenting the successful ability of Madagascar's MPAs to sustain certain fisheries stocks

(Benbow et al. 2014; Olivier et al. 2015; Long 2017) and the well-being of human populations (Cinner et al. 2009; Ratsimbazafy et al. 2016). Concerning coral communities, recent studies demonstrate positive effects of the MPAs on their diversity, abundance, and cover (Randrianarivo et al. 2022), although their effects on recruitment and regulation of coral populations are less obvious (Randrianarivo et al. submitted). Efforts have been made to assess the resilience of some northern reefs (Obura 2009; Gough 2012), but these surveys used several parameters that were not integrated into a single quantitative metric. Multi-factor reef resilience and recovery indicators that integrate both biological and environmental parameters at other sites around Madagascar remain critically needed to support the decision-making processes of MPA managers (Obura 2013).

In this context, we examined the effects of MPAs on the recovery potential of coral reefs at 18 stations along three regions around Madagascar. To allow comparisons with other islands in the SWIO, we used the Recovery Index proposed by Jouval et al. (2023), with data on coral generic richness, juvenile and adult colonies densities, coral cover (total and stress-tolerant taxa), algal cover, herbivorous fish biomass, and sea surface temperature anomalies (SSTa). The capacity of MPAs to bolster recovery was determined by comparing the RI of stations in unfished areas of MPAs with those where fishing is allowed. We hypothesize that (i) recovery potential is spatially variable at within each region (among the six stations at each of the three regions) and between regions, (ii) it is higher in unfished stations, and (iii) it depends on MPA characteristics, such as size, age, and compliance with management measures.

5.2 Materials and methods

Study area and sampling stations

Fieldwork was conducted from March to October 2020 at three regions around Madagascar (Figure 5.1): Masoala in the northeast coast (15°59'08" S, 50°09'27" E), Nosy-Be in the northwest (13°24'21" S, 48°16'31" E) and Salary Nord in the southwest (22°33'17" S, 43°17'10" E). Similar to other regions around the island, the bleaching events of 1998 (McClanahan and Obura 1998; Ahamada et al. 2002), and 2016 (Gudka et al. 2020) impacted these reefs. The impacts of cyclones were more site-specific, with cyclone Haruna at Salary Nord in 2013, Enawo at Masoala and Nosy-Be in 2017, and Belan at Nosy-Be in 2019 (Carter et al. 2022). To date, the impact of these disturbances on coral assemblages in the three studied regions has not been quantified. Marine coastal ecosystems around these regions have been managed through the implementation of MPAs. At each region, we surveyed six stations, all located on the outer reef slope at ~10 m depth, with half in fished

areas and the other half in unfished areas. Stations codes are abbreviated as follow: the first two letters indicate the region (NE for Masoala in the northeast, NW for Nosy-Be in the northwest, and SW for Salary in the southwest), the number (1 to 6) differentiate the six stations from each region, and NTZ (“No Take Zone”) is for stations in unfished areas.

Recovery metrics sampling

At each station, we sampled biological and environmental parameters considered highly relevant for reef recovery (Table 5.1). These include coral generic richness, juvenile and adult colonies densities, coral cover (total and stress-tolerant taxa), algal cover (turf and macroalgae combined), herbivorous fish biomass, and sea surface temperature anomalies (SSTa).

Table 5.1. Considered biological and environmental metrics included in the calculation of the Recovery Index (RI) and their rationale.

Metrics	Rationale	References
Coral generic richness	High coral diversity ensures that there is sufficient informational redundancy that maintains ecological processes when individual species decline.	Graham et al. (2011) McClanahan et al. (2012)
Coral density	High coral density indicates a suitable environment for coral growth and survivorship.	Kayal et al. (2018)
Juvenile corals density	High density of juvenile corals indicates a suitable environment for larvae settlement and for settlers to grow and survive.	Gilmour et al. (2013) Doropoulos et al. (2015) Dajka et al. (2019) Nozawa et al. (2020)
Coral cover	High coral cover indicates a healthier state of benthic communities. Site conditions are rarely stressful enough to cause mortality, or species either tolerated and/or recovered from disturbances.	Mumby et al. (2007b) Ateweberhan et al. (2011) De’ath et al. (2012) Adjeroud et al. (2018)
Cover of stress-tolerant corals	Stress-tolerant corals (e.g., massive slow-growing coral) are generally less sensitive than fast-growing branching and digitate corals. They have higher probably to maintain following disturbances.	Loya et al. (2001) Grimsditch and Salm (2005) Hughes et al. (2018b) Matsuda et al. (2020)
Algal cover	Proliferation of algae may indicate an eutrophication of the environment, or a collapse of herbivorous organisms. High cover of algae reduces the ability of coral larvae to settle and recruit, and compromises the growth and survivorship of adult corals.	Nugues and Roberts (2003) Box and Mumby (2007) Birrel et al. (2008) Penin et al. (2011)
Herbivorous fish biomass	High herbivorous fish biomass may indicate low fishing pressure, and mediates coral-algae interactions in favor of reef-building corals.	Mumby et al. (2006) Hughes et al. (2007) Burkepile and Hay (2010)
Sea surface temperature anomalies	Increases in SST are perceived as the most serious threat to reefs. Thermal anomalies of lasting for more than a few weeks are stressful for corals and often cause bleaching.	Ateweberhan et al. (2011) Ferreira et al. (2013) Selig et al. (2012) Hughes et al. (2017)

Generic richness (number of genera) and densities (number of colonies.10 m⁻²) of coral assemblages (scleractinian corals and the calcareous hydrocoral *Millepora*) were estimated using three randomly replicated belt-transects of 10 m² (10 × 1 m), laid parallel to depth contours and separated by ~2 m. Coral colonies were identified to the genus level, counted, and assigned as juveniles or adults according to their maximum diameter. Immature colonies of ≤ 5 cm diameter were

considered as juveniles, whereas mature colonies of > 5 cm diameter were defined as adults (Penin et al. 2007).

The percent cover of algae (turf and macroalgae combined) and corals was estimated using three line-intercept transects (LIT; English et al. 1997) of 10 m long, placed in the middle of the belt-transects. Coral colonies were again identified to the genus level and measured to the nearest centimeter. To estimate the proportional cover of stress-tolerant corals, we assigned one of the four life history strategies, as defined by Darling et al. (2012), to each coral colony: competitive, generalist, stress-tolerant, or weedy.

Herbivorous fish biomass was estimated using underwater visual censuses on three randomly replicated belt-transects of 250 m² (50 × 5 m) laid parallel to depth contours and separated by ~2 m. All herbivorous fishes were identified at the species level, counted, and measured for total length. Abundance values were converted to kilograms of biomass per unit area of reef (kg.ha⁻¹) using species-specific length-weight equations: $W = a \times L^b$, where W is the weight (in g), L is the total length (in cm), and parameters a and b are species-specific constants extracted from FishBase (Froese and Pauly 2021).

Sea surface temperature anomalies (SSTa), defined as the daily SST minus a 30-year climatological mean, here relative to the 1971-2000 period (Reynold et al. 2002), represent departures from “normal” or average conditions. Daily SST between January 1981 to October 2020 at each of the three regions were obtained from NOAA/OAR/ESRL PSD (<http://www.esrl.noaa.gov/psd/>). Station-specific data was extracted and interpreted with Bilko® software (version 3.4). Data were averaged to obtain monthly values, and the proportion of months in which the SSTa was equal or greater than 1°C was calculated for the 1981-2020 period.

Data analysis

The Recovery Index (RI) for each station/region were calculated using the Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution (TOPSIS) method (Hwang and Yoon 1981). It is a widely used multi-criteria decision-making analysis (MCDM) to identify solutions among a suite of alternatives. This method consists of selecting solutions that simultaneously have the shortest distance from the ideal positive solution (IPS) and the farthest distance from the ideal negative solution (INS). In our case, it allowed us to rank the 18 stations according to their RI, from 0 to 1 for stations with the lowest to the highest recovery potential, respectively. The TOPSIS method is based on a series of

six steps, using the “topsis” function in the “topsis” R package (Mosalman 2013), as detailed in Jouval et al. (2023): Step 1: construction of a multi-criteria decision matrix, Step 2: normalization of the multi-criteria decision matrix, Step 3: weighting of the normalized multi-criteria decision matrix, Step 4: definition of the ideal positive and negative solutions, Step 5: computing measures of separation, and Step 6: quantifying the relative proximity to the ideal solutions.

To weight the normalized decision matrix, we used the data expert judgement provided by Jouval et al. (2023), who conducted a survey for 23 experts to rank each metric from 1 (low importance) to 5 (high importance), based on their perceived importance for coral reef recovery. The weights used are the following: coral generic richness: 4.00, juvenile and total coral colonies densities: 4.00 and 3.80 respectively, coral cover (total and stress-tolerant taxa): 3.90 and 4.30 respectively, algal cover: 3.70, herbivorous fish biomass: 3.90, and sea surface temperature anomalies: 3.90.

We performed regression analyses (Linear Mixed Effects Models, LMMs; “lme4” R package; Bates et al. 2021) subjected to information theoretic model selection, to determine which models (*i.e.* what combination of explanatory factors) best-fit the variation in RI. The grouping factor considered as a random effect (random intercept) was the station at which the sampling occurred, assuming some baseline variation in the RI between the groups (*i.e.* stations). The best combination of fixed effects was selected using restricted maximum likelihood (REML) methods and model selection based on AICc (Burnham and Anderson 2002). We used the “dredge” function in the “MuMIn” R package (Barton 2020) to run a complete set of models with all possible combinations of the fixed effects (region and protection level) and intercept-only models to identify the set of “best models” (*i.e.* equally parsimonious) according to the criterion of $\Delta\text{AICc} < 2$ (Burnham and Anderson 2002). We used the Akaike weights (wAICc) to estimate the relative importance of each variable (fixed effects) by summing the wAICc across the models in which they were included. Then, we investigated the differences among factor modalities in the mixed models using Tukey post-hoc tests (“emmeans” function in the “emmeans” R package; Lenth 2020).

We also ran independent model selection procedures (as above) to further explore the effect of MPAs at each region, *i.e.* we compared an intercept-only model and a model including protection level for each region separately. All statistical analyses were performed using R 4.1.0 (R Core Team 2021).

5.3 Results

We noted a marked variation in RI at the station scale. The highest RIs (> 0.500) were found at three stations at Masoala in the northeast coast (Figures 5.1 and 5.2): NE1-NTZ (0.625 ± 0.015 , mean \pm SE) and NE5 (0.569 ± 0.063) were where the highest coral density (total and juvenile) was

recorded, and NE2-NTZ (0.562 ± 0.013) was characterized by higher coral richness and herbivorous fish biomass compared to all other stations.

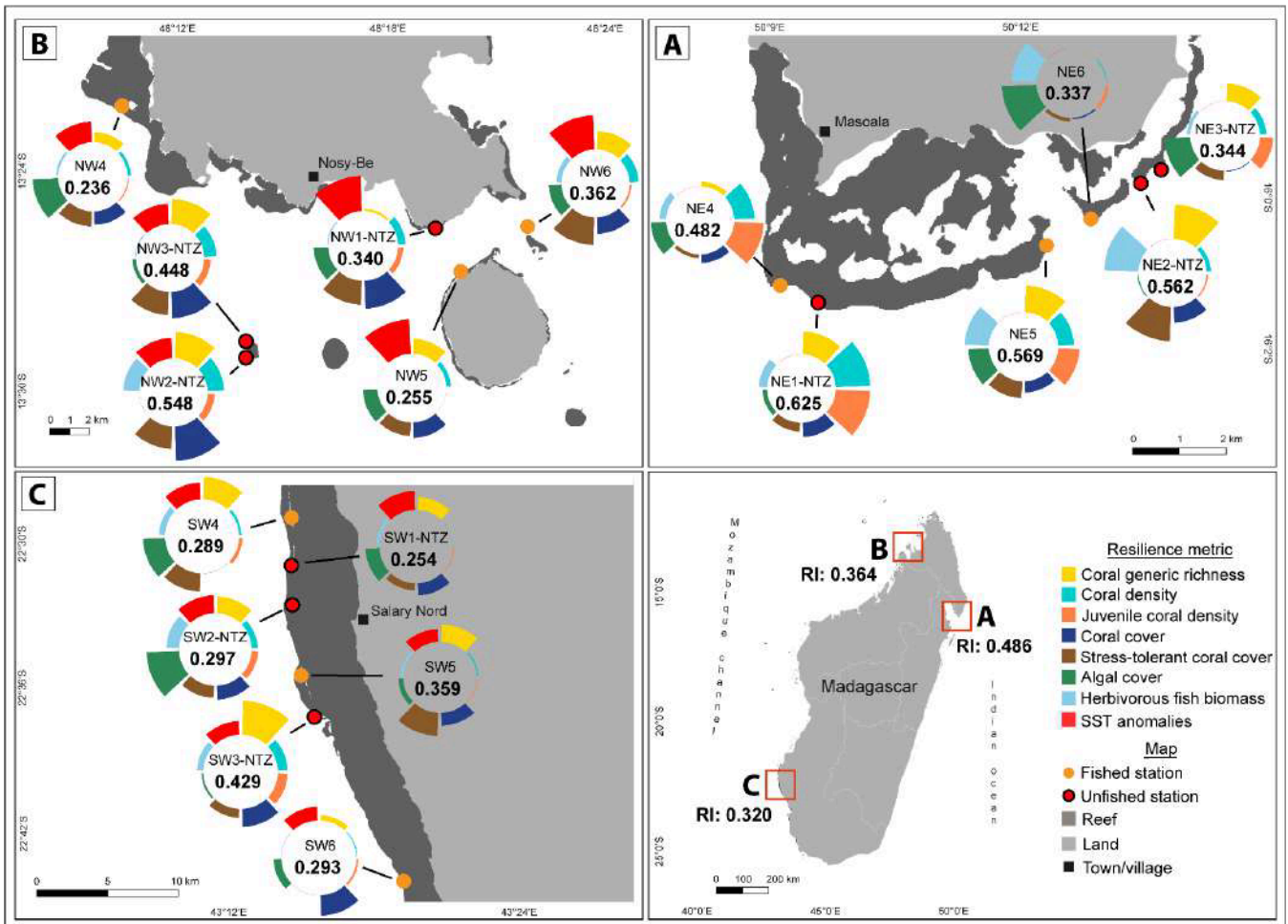


Figure 5.1. Recovery Index (RI) at the three regions (Masoala, Nosy-Be, and Salary Nord) and 18 sampling stations around Madagascar, calculated using the TOPSIS method. The normalized values of the eight-resilience metrics at each station are presented in pie radar plots and the RIs are in bold in middle of each plot. Stations coded NTZ (“No Take Zone”) are located in unfished areas.

A high value of RI was also recorded at NW2-NTZ (0.548 ± 0.044) located at Nosy-Be in the northwest, displaying the highest coral cover (total and stress-tolerant taxa) and the lowest algal cover among all stations. Lowest RIs were recorded at two stations in Nosy-Be (0.236 ± 0.005 in NW4 and 0.255 ± 0.021 in NW5) and four stations in Salary Nord in the southwest (0.254 ± 0.010 in SW1-NTZ, 0.289 ± 0.007 in SW4, 0.293 ± 0.008 in SW6 and 0.297 ± 0.030 in SW2-NTZ). These two stations at Nosy-Be showed the lowest juvenile coral density, the lowest herbivorous fish biomass and the most frequent SST anomalies, while the four at Salary Nord were characterized by low coral density (total and juvenile) and cover (total and stress tolerant taxa).

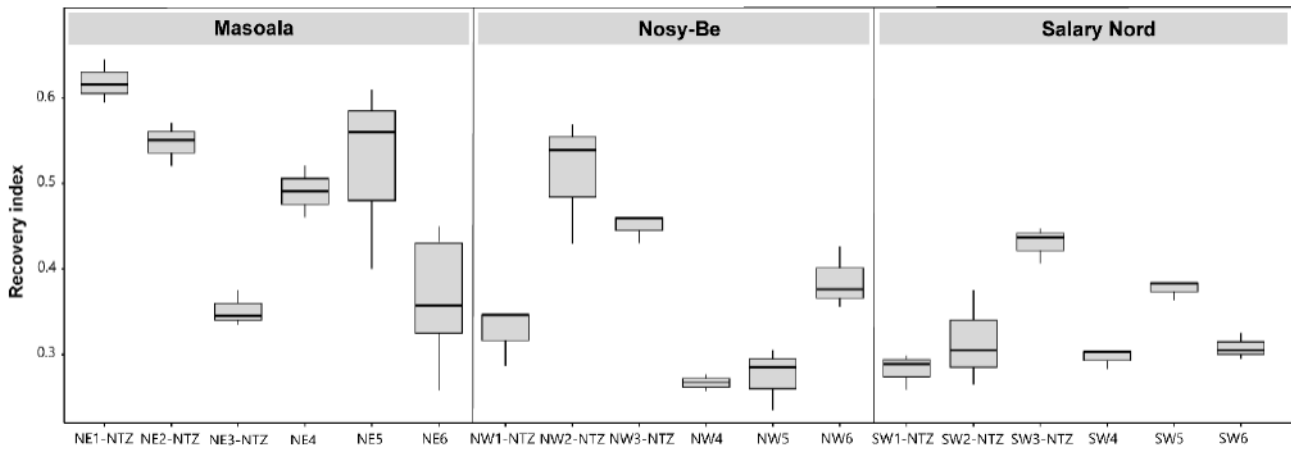


Figure 5.2. Box plots of the Recovery Index (RI) recorded at each of the 18 sampling stations. From bottom to top of the box plots, the lower limit represents the smallest observed value of the RI (minimum sample), the 1st quartile represents 25%, the median represents 50%, the 3rd quartile represents 75% of the overall observation, and the upper limit represents the largest value of the RI (maximum sample).

The selection procedure identified two models to explain the variation in RI ($\Delta AIC < 2$; Table 5.2) among regions, revealing significant inter-regional differences.

Table 5.2. Summary of best Linear Mixed Models using a Gaussian distribution to describe variation of Recovery Index. The number of parameters in the model (k), the AICc, AICc difference ($\Delta AICc$), Akaike weights derived from the AICc (wAICc) are given for each model. The contribution of each variable to those models (Variable importance) is estimated by summing the wAICc of the models in which it was included. The proportion of the total variation in RI (R^2) that is accounted for by selected LMMs is indicated.

	Int	Region	Protection level	Region:Protection level	df	logLik	AICc	ΔAIC	wAICc	R^2 marginal
Variation in RI	0.046	×	×		6	71.77	-129.80	0.00	0.56	0.39
	0.483	×			5	70.28	-129.30	0.44	0.44	0.30
Variable importance		1	0.56	0						

The highest RI was recorded at Masoala (0.486 ± 0.025), followed by Nosy-Be (0.364 ± 0.020), and Salary Nord (0.320 ± 0.011) (Figures 5.1 and 5.3), while additional post-hoc tests showed the only significant difference being between Masoala and Salary Nord regions.

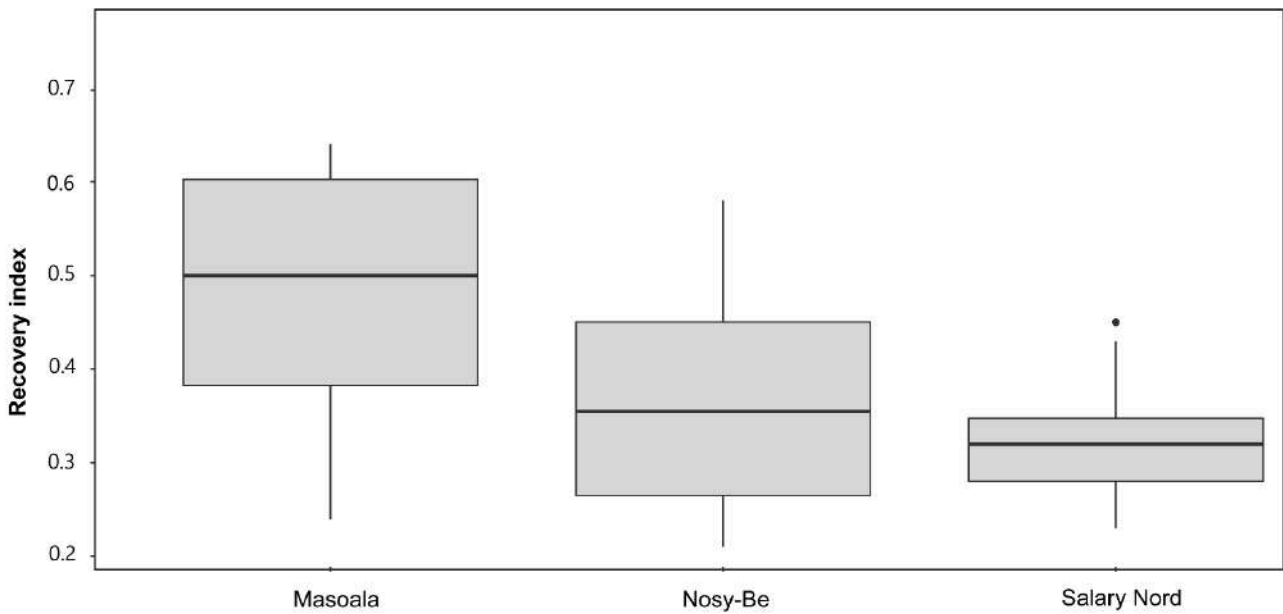


Figure 5.3. Box plots of the Recovery Index (RI) recorded at the three regions. From bottom to top of the box plots, the lower limit represents the smallest observed value of the RI (minimum sample), the 1st quartile represents 25%, the median represents 50%, the 3rd quartile represents 75% of the overall observation, and the upper limit represents the largest value of the RI (maximum sample).

The protection level of each station (fished vs. unfished) was included in only one model, explaining to a lesser degree (56%) the variation in RI. The protection level had a positive effect on the recovery potential of coral reefs, as mean RI value is 0.047 greater in the unfished stations compared to fished ones. The difference between RIs in unfished and fished stations (Δ RI) was 0.161 in Nosy-Be, 0.048 in Masoala, and 0.013 in Salary Nord (Figure 5.4).

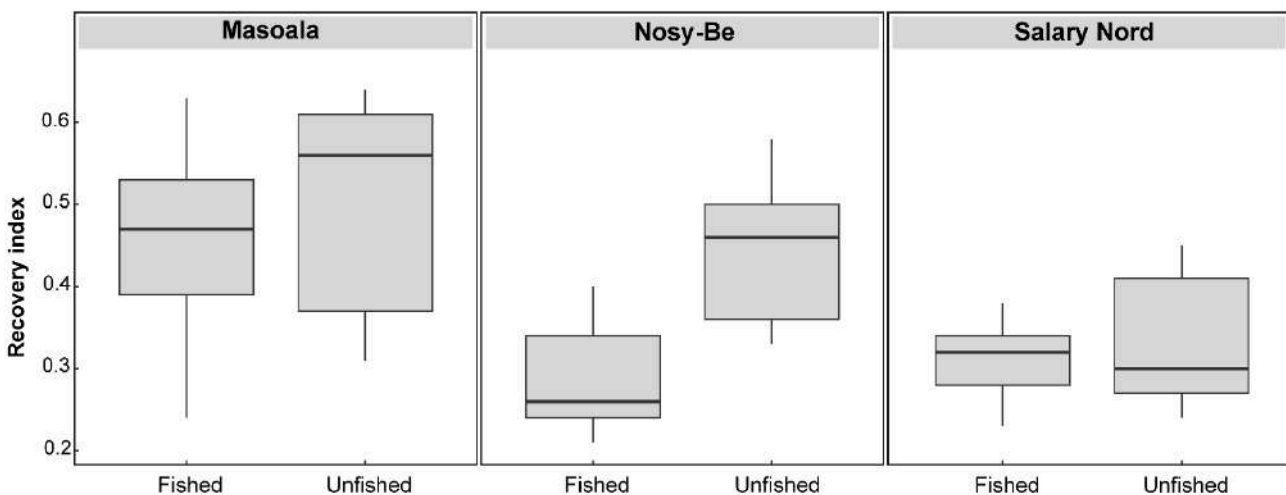


Figure 5.4. Box plots of the Recovery Index (RI) recorded at fished and unfished station at each of the three regions. From bottom to top of the box plots, the lower limit represents the smallest observed value of the RI (minimum sample), the 1st quartile represents 25%, the median represents 50%, the 3rd quartile represents 75% of the overall observation, and the upper limit represents the largest value of the RI (maximum sample).

When we explored the effect of protection level at each of the three regions, independent model selection procedures indicate a strong signal of protection level in Nosy-Be, where this variable

accounted for 50% of the total variation of the RI (Table 5.3). However, variation was particularly noticed in the intercept-only model at Masoala and Salary Nord region.

Table 5.3. Summary of the models exploring the effect of protection level on RI in each region. The AICc, AICc difference (Δ AICc), Akaike weights derived from the AICc (wAICc) are given for each model. The proportion of the total variation in RI (R^2) that is accounted for by selected LMMs is indicated.

Variation in RI	Int	Protection level	df	logLik	AICc	Δ AIC	wAICc	R^2 marginal
Masoala	0.48		3	17.96	-28.20	0.00	0.82	0.03
	0.46	×	4	18.10	-25.10	3.08	0.17	0.00
Nosy-Be	0.32	×	4	27.39	-43.70	0.00	0.71	0.50
	0.38		3	24.81	-41.90	1.80	0.28	0.00
Salary Nord	0.36		3	34.04	-60.40	0.00	0.83	0.02
	0.35	×	4	34.12	-57.20	3.21	0.16	0.00

5.4 Discussion

Spatial variation of recovery potential

Recovery potential of Madagascar's coral assemblages vary within and between regions. The Recovery Index (RI) was higher at Masoala, in the northeast coast, compared to Nosy-Be, in the northwest, and Salary Nord in the southwest coasts. Within regions, marked variation in RI was found, as shown by the range in values among stations of the same region (0.337-0.625 at Masoala, 0.236-0.548 at Nosy-Be, and 0.254-0.429 at Salary Nord). Such large-scale variation in recovery and resilience capacities of coral assemblages has been documented for other reefs (Johns et al. 2014; Ortiz et al. 2018). This heterogeneity is mostly related to the variability of the impacts of large-scale disturbances across regions, such as coral bleaching events and cyclones, which tend to be more frequent and more severe at one region compared to another (Cheal et al. 2017; Hughes et al. 2017). Within each region, variation in recovery and resilience capacities is more related to the heterogeneity of environmental conditions of reef habitats, local-induced stressors such as pollution or overfishing, and conservation measures (Gough et al. 2020; Wakwella et al. 2020).

In our survey, the regional variation in RI is likely explained by differences in sea surface temperature anomalies (SSTa), as suggested by other authors (Maina et al. 2008). Less frequent SST anomalies were found in the east coast region, exposed to Indian Ocean conditions, compared to those of the west coast, in the Mozambique channel. Although bleaching events have not spared the east coast, their long-term effects are less compared to those along the west coast (McClanahan and Obura 1998), likely due to the strong surface currents and upwellings that occur on the east coast (Ramanantsoa et al. 2021). In contrast, the northern part of the Mozambique channel has the highest SST in the SWIO (Maina et al. 2008; McClanahan et al. 2009), and high coral mortalities have been

reported following the 1998 and 2016 bleaching events (Bigot et al. 2000; Ahamada et al. 2002; Gudka et al. 2020). The higher RI recorded at Masoala and Nosy-Be may also be related to the high connectivity and water exchange between these regions, which may increase recruitment rates, through higher larval exchanges, and coral generic richness through a higher gene flow among reef sites. A recent survey demonstrated extensive planula larvae exchange between reef regions along the east, north and northwest coast of Madagascar (van der Ven et al. 2022), facilitated by the northward branch of the South Equatorial Current (SEC), the Northeast Madagascar Current (NEMC; de Ruijter et al. 2004). Moreover, Masoala and Nosy-Be regions can be connected with other reefs in the Indian Ocean basin by the SEC (Obura 2012; Crochelet et al. 2016, 2020; Gamoyo et al. 2019). The additional benefit for the Nosy-Be region is that it is also highly connected with reefs bordering the Mozambique Channel through meso-scale eddies (Shouten et al. 2003; Obura 2012; van der Ven et al. 2022). However, these results must be taken with caution insofar as we observed only one region on each of the northeast, northwest, and southwest coasts, and additional study sites should be surveyed to confirm these outcomes.

Compared to RIs calculated with the same methodology at other SWIO islands (Jouval et al. 2023), the value recorded at Masoala (0.486) is similar to what was found at Mayotte (0.440) and Rodrigues (0.420), the value obtained at Nosy-Be (0.364) is similar to that of the Glorieuses (0.340), and Salary Nord (0.320) is comparable to that of Reunion Island (0.310). However, these RIs were lower than the one recorded at Europa (0.600). Despite its position in the Mozambique channel, where SSTa are more frequent, Europa is an uninhabited island with diverse and abundant reef communities and very low direct human impact, and is considered one of the healthiest reefs in the SWIO region (Chabanet et al. 2016). The lower values recorded at Reunion Island and Salary Nord reflect the higher anthropogenic pressures on these reefs (Bigot et al. 2019), and most notably the strong fishing pressure on the southwest part of Madagascar (Behivoke et al. 2021), where it is the only economic activity (Barnes-Mauthe et al. 2013). Sedimentation brought by runoff of major rivers is also an important factor that limit coral diversity and abundance on the southwest coast (Maina et al. 2012). Nosy-Be is the most densely populated of the three regions, but awareness has progressed on the importance of ecosystem conservation for the development of tourism, the main activity of this region (Ziegler et al. 2021). The anthropogenic pressures on coral reefs in Masoala are lower due in part to the low demographic density as well as the alternative activities to fishing, such as extensive agriculture and wood harvesting (Kremen et al. 1999).

The variability of RI within each region (among the six stations at each of the three regions) likely results from the marked spatial variation of the diversity, abundance, cover, and life history

traits of coral assemblages at each region, combined with several drivers of coral structure and dynamics such as algal cover and herbivorous fish biomass (Randrianarivo et al. 2022). The four stations with the highest RI (NE1-NTZ, NE2-NTZ, NE5, and NW2-NTZ, all RI > 0.500), were characterized by either one or a combination of high densities of adult and juvenile corals, high biomass of herbivorous fishes, low algal cover, and high cover of all corals and stress tolerant taxa. The recovery potential of coral assemblages relies on the arrival of newly settling larval recruits, as well as on the growth and propagation of surviving adult coral colonies (McClanahan et al. 2012; Adjeroud et al. 2017, 2018; Dajka et al. 2019). Therefore, these outcomes reinforce the statement that high densities and cover of mature adult coral colonies, notably of stress-tolerant taxa, and of young stages (recruits and juveniles) are key factors for the recovery potential of coral assemblages (Graham et al. 2011; Gilmour et al. 2013; Doropoulos et al. 2015; Adjeroud et al. 2017; Dajka et al. 2019). The high RI recorded at stations with high biomass of herbivorous fishes and low algal cover reinforce the well-known mechanism that herbivory limits algal cover in favor of coral assemblages, as fleshy algae compete for space and use allelopathy to reduce recruitment, growth, and survivorship of corals (Mumby et al. 2006; Box and Mumby 2007; Birrell et al. 2008).

Roles of MPAs on recovery potential of coral assemblages

Several studies have emphasized the need for specific management intervention to bolster reef resilience, as recurring disturbances challenge recovery capacities of most coral reefs, increasing their risk of collapse (Carilli et al. 2009; Selig and Bruno 2010; Graham et al. 2013; Selkoe et al. 2015; Bonaldo et al. 2017; Fox et al. 2021; Wright 2022). By reducing fishing pressure, MPAs are meant to maintain sufficient herbivory rates to limit algal biomass (Chung et al. 2019b), and thus the recovery potential of reef communities (Nash et al. 2016; Strain et al. 2019). However, our results failed to demonstrate such mechanisms across all Madagascar MPAs studied, which is comparable to outcomes of other studies worldwide (Huntington et al. 2011; Roberts et al. 2017; Bruno et al. 2019). For example, no difference in coral decline following bleaching events was recorded between fished and unfished areas at several reefs (Graham et al. 2008; Darling et al. 2010; Selig et al. 2012; Hughes et al. 2018b; Johnson et al. 2022).

It is largely admitted that large-scale MPAs can be effective because they may encompass biologically connected and diverse ecosystems and habitats (Magris 2021; Roberts et al. 2021). We found a positive effect of MPAs on the Recovery Index at Nosy-Be, which we argue is in fact partly related to the small size of the MPAs in the region (both Nosy Tanihely and Lokobe marine park are < 5 km²), compared to those at Masoala and Salary Nord. In fact, the spatial scale of MPAs in Nosy-

Be likely facilitates management in terms of monitoring, control, and awareness-raising (Ziegler et al. 2021). Given the long life cycle of scleractinian corals and ecological mechanisms, MPA effectiveness is also strongly dependent on the duration of protection (Selig and Bruno 2010; Edgar et al. 2014). Fishing activities have been prohibited in some areas around Nosy-Be since 1966, long before management actions were implemented at Masoala (1997) and Salary Nord (2015). The ‘youth’ of MPAs at Salary Nord likely also explains the lack of contrast between fished and unfished areas. The higher proportion of stress-tolerant species likely increases reef resistance and facilitates their recovery through the growth and propagation of surviving colonies (Barkley et al. 2018; Obura et al. 2018; Page et al. 2021).

Strengths and limitations of TOPSIS approach

As informative, multi-criteria resilience and recovery indicators are increasingly critical, our results suggest that TOPSIS can be a rigorous approach with several advantages. TOPSIS has been successfully used to support decision-making issues in various sectors such as supplier selection, aircraft initial training evaluation, and air quality evaluation (Wang and Chang 2007; Yue 2011; Behzadian et al. 2012; Singh and Benyoucef 2012). In coral reef ecosystems, this method has only been used very recently and at two occasions (Parravicini et al. 2014; Jouval et al. 2023). Among the advantages of TOPSIS is the fact that this method is based on simple calculations and its implementation does not require particular software, analytical training, or computing power (Parkan and Wu 1997), all important factors for its use by managers in developing countries. Another key aspect is that the Recovery Index obtained from TOPSIS integrates nuanced effects into a single metric, namely the several biological and environmental parameters that influence the resilience and recovery capacities of coral reefs. However, considering one metric alone is not sufficient, as a return of coral cover to pre-disturbance levels does not necessarily imply reef resilience (i.e., “recovery without resilience” *sensu* Berumen and Pratchett 2006), and these post-disturbance reef communities are taxonomically and structurally simplified with a reduced functionality (Alvarez-Filip et al. 2013). However, our survey is only a snapshot of a highly dynamic system. Long term-monitoring that includes cycles of decline and recovery is necessary to rigorously evaluate the ability of TOPSIS, and more specifically RI, to estimate recovery potential of reef communities. Another limitation of TOPSIS is that recovery metrics are often assumed to be in one-way, while some metrics may positively or negatively affect recovery processes, depending on environmental conditions (Bruno et al. 2019; McLeod et al. 2019). For example, herbivorous fish biomass, often a “positive” metric for recovery, may also induce accidental grazing of coral recruits, potentially reducing the replenishment capacities of coral assemblages (Penin et al. 2010). Additionally, ocean currents that contribute to the

connectivity and regional larval exchange among regional reefs may also become a threat by carrying pollutants (McClanahan et al. 2002).

5.5 Conclusion and recommendations

The outcomes of this study confirm one of the underlying hypotheses of this work, that the recovery capacities of Madagascar's coral reefs are spatially variable within and between regions, resulting from contrasting structure of coral assemblages, environmental conditions, and history of disturbances. However, this study did not demonstrate a positive effect of MPAs on the recovery capacities across the three regions surveyed. This lack of widespread effects of MPAs likely relates to their characteristics, notably their age and compliance with management measures, which greatly differ around Madagascar. However, the findings for Nosy-Be, the only region where MPAs had a demonstrated positive effect on recovery capacities, plead in favor of the implementation of small-scale MPAs with no-take zones with consistent enforcement of management measures. This could be achieved by the implementation of Locally Managed Marine Areas (LMMAs), which feature a strong involvement of intended users and are often easier to manage, as successfully done for the fisheries in the Toliara region (Mahafina 2011; McClanahan and Jadot, 2017; Cochrane et al. 2019; Ratsimbazafy et al. 2019). Efforts to maintain and strengthen existing MPAs, since older MPAs are known to be more effective in preventing coral decline, should also be a management priority (Selig and Bruno 2010). Alternative sources of income, such as sea cucumber and seaweed farming, may reduce the negative effects of overfishing on coral communities and should likewise be encouraged, particularly in the southwest coast (Todinanahary et al. 2016). The multiplication of LMMAs around Madagascar, coupled with longstanding MPAs, could lead to a network of protected areas that we expect would greatly improve the resilience and recovery capacities of these vulnerable coral reefs.

Chapitre 6 :

DISCUSSION GÉNÉRALE



Chapitre 6 : DISCUSSION GÉNÉRALE

Cette thèse a eu comme objectif principal de caractériser la structure, la régulation et le potentiel de récupération des assemblages coralliens aux échelles locale et régionale à Madagascar, et d'évaluer l'effet des aires marines protégées (AMPs). Ce travail a notamment permis (i) d'analyser la variation spatiale de plusieurs descripteurs coralliens, comme la richesse générique, l'indice de diversité de Shannon, les traits d'histoire de vie, l'abondance des colonies et le pourcentage de recouvrement en corail vivant, et de déterminer quelques facteurs biotiques et abiotiques associés à ces structures, (ii) de caractériser la distribution spatiale et la corrélation de l'abondance des coraux juvéniles et adultes, et d'identifier les principaux modèles de régulation de ces populations, et (iii) d'évaluer la capacité de récupération des récifs étudiés à l'aide d'un indice synthétique multicritères (RI) calculé par la méthode TOPSIS (*Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution*). L'étude a concerné trois régions où se concentrent d'importantes formations récifales, avec Masoala au nord-est, Nosy-Be au nord-ouest et Salary Nord au sud-ouest. A chaque région, trois stations ont été disposées dans des zones non-pêchées (AMPs) et trois dans des zones pêchées, afin d'examiner « l'effet réserve ». Ce dernier chapitre propose de synthétiser et d'analyser l'ensemble des résultats obtenus au cours de ce programme de recherche doctorale, et de proposer quelques perspectives à ce travail.

6.1 Caractéristiques générales des assemblages coralliens

Nos résultats ont souligné la forte hétérogénéité spatiale des assemblages coralliens, que ce soit en termes de structuration, de régulation des populations et de potentiel de récupération. Cette forte hétérogénéité est également observée dans de nombreux autres récifs à travers le monde, et représente par conséquent une des caractéristiques majeures de cet écosystème (Zvuloni et al. 2010 ; Penin et Adjeroud 2013 ; McClanahan et al. 2014b ; Doropoulos et al. 2015, 2021 ; Ateweberhan et al. 2016 ; 2018 ; Ortiz et al. 2018 ; Adjeroud et al. 2019 ; Moustaka et al. 2019 ; Karisa et al. 2020). A l'échelle régionale, cette hétérogénéité spatiale est principalement liée à la variabilité des impacts des perturbations de grande ampleur, comme les événements de blanchissement corallien, dont la fréquence et la sévérité peuvent être très différentes d'une région à une autre (Cheal et al. 2017 ; Hughes et al. 2017). À l'échelle locale, l'hétérogénéité des assemblages coralliens est d'avantage liée à la variabilité des conditions environnementales des habitats récifaux, aux impacts des stress locaux, essentiellement d'origine anthropique (pollution, taux de sédimentation, surpêche, etc.), et aux mesures de conservation en place (Maina et al. 2013 ; Gough et al. 2020 ; Wakwella et al. 2020).

Les récifs de la région de Masoala sont caractérisés par une forte densité des colonies coralliennes (81-345 colonies.10 m⁻²), plus particulièrement celle des taxons compétitifs (*Acropora* et *Pocillopora*) et des taxons tolérants aux stress (*Porites* et *Galaxea*). Cette forte densité est surtout due aux abondances remarquables du genre *Acropora* aux stations NE1-NTZ et NE4 (jusqu'à 200 colonies.10 m⁻²), des coraux connus pour leur forte aptitude à s'approprier l'espace et les ressources et leur grande susceptibilité aux perturbations (Harrison et Wallace 1990 ; Penin et al. 2013 ; Kayal et al. 2015). Une forte diversité corallienne est également observée, avec des stations renfermant jusqu'à 21 genres de coraux. La couverture corallienne (~26-46%) que nous avons enregistrée à Masoala était plus élevée que celle rapportée par les études précédentes dans cette région (~20-35% en 1998, McClanahan et Obura 1998 ; ~13% en 2005, Harding et Randriamanantsoa 2008). Nos résultats confirment ainsi les conclusions de McClanahan (2007), qui a suggéré que la forte diversité et abondance des coraux est liée aux impacts humains modérés dans cette région. Les récifs de Masoala montrent également le plus fort potentiel de récupération (RI moyen = 0,486), comparé à ceux enregistrés à Nosy-Be et à Salary Nord. Certaines stations à Masoala affichent des RIs particulièrement élevés (jusqu'à 0,625), comparables aux valeurs enregistrées sur l'île inhabitée d'Europa (Jouval et al. 2023) où l'état de santé des assemblages coralliens est considéré comme le meilleur de la région du SWOI (Chabanet et al. 2016). La forte abondance de certains coraux et le fort potentiel de récupération de certaines zones récifales à Masoala peuvent être liés à la faible densité de population, dont les moyens de subsistance ne sont pas forcément tournés vers les activités liées à la mer (Kremen et al. 1999). Par ailleurs, cette partie de l'île est moins fréquemment touchée par les anomalies de température à l'origine des phénomènes de blanchissement corallien (McClanahan et Obura 1998). Le réchauffement de l'eau semble en effet en partie limité par un fort hydrodynamisme, avec la présence de courants marins très actifs sur cette façade (Chen et al. 2014 ; Ramanantsoa et al. 2021), et une pluviométrie élevée (Randriamarolaza et al. 2021). La courantologie régionale facilite probablement la dispersion des larves et le recrutement corallien, notamment pour les espèces à fécondation externe comme les *Acropora*. Il est d'ailleurs à noter que les stations ayant de forts indices de récupération montrent également de fortes densités en coraux juvéniles (à l'exemple des stations NE1-NTZ et NE5), soulignant ainsi l'importance du recrutement pour les capacités de récupération et de résilience des récifs (Adjeroud et al. 2017).

Les récifs de Nosy-Be sont caractérisés par une plus forte diversité (38 genres coralliens), et par l'abondance plus élevée des genres *Diploastrea*, *Euphyllia*, *Merulina* et *Podabacia*, plus rarement observés ou même absents dans les deux autres régions. Nosy-Be, situé dans la partie nord du canal du Mozambique, est un centre de diversité et d'accumulation pour les espèces coralliennes (Obura 2016). On note également une couverture corallienne élevée (~42-70%), notamment aux stations non-

pêchées (AMPs). Ces valeurs, similaires à celles enregistrées par Bigot et al. (2000) en 1999 (~68% sur la pente externe de Nosy Tanihely), sont parmi les plus élevées jamais enregistrées à Madagascar (Veron et Turak 2003 ; Botosoamananto et al. 2021). Pourtant, cette partie nord du Canal du Mozambique est parmi la plus chaude de la région SWIO (Han et al. 2019), avec une occurrence d'au moins 20% d'anomalies de température durant les quatre dernières décennies à Nosy-Be. De fortes diminutions de la couverture corallienne suite aux phénomènes de blanchissement ont d'ailleurs été reportées en 1998 (Ahamada et al. 2002) et 2016 (Gudka et al. 2020). Malgré la sévérité des perturbations d'ordre climatique, les récifs coralliens de Nosy-Be sont considérés comme étant en bonne santé par plusieurs auteurs, comparativement à d'autres récifs autour de Madagascar et dans la région SWIO (Gabrié et al. 2000 ; McKenna et Allen 2003 ; McClanahan et al. 2009 ; 2014b ; Obura et al. 2017). Les récifs de Nosy-Be se classent au deuxième rang en termes de potentiel de récupération (RI moyen = 0,364) dans notre étude. Pour certains auteurs, le bon état écologique des récifs de Nosy-Be est lié à la connectivité élevée entre les récifs de cette région, générée par les courants dans le canal du Mozambique et le Courant Nord-Est de Madagascar (Obura 2012 ; Ramanantsoa et al. 2018 ; Gamoyo et al. 2019 ; Fontoura et al. 2022 ; van der Ven et al. 2022). Ces récifs peuvent être comparés avec ceux de Mayotte (à 340 km au nord-ouest de Nosy-Be), qui pour certains, se sont relativement bien rétablis des épisodes de blanchissement qui se sont succédé depuis 1983 (Quod et al. 2002 ; McClanahan et al. 2007, 2014 ; Obura et al. 2017, 2018). Cependant, l'augmentation récente de la fréquence et de l'intensité de certaines perturbations est susceptible de remettre en question ces capacités de résilience, et d'induire des mortalités coralliennes à l'échelle locale (Obura et al. 2018 ; D'Agata et Maina 2022).

Les récifs à Salary Nord se distinguent par des densités coralliennes plus faibles, avec notamment très peu de taxons compétitifs. Contrairement aux deux autres régions, une proportion plus élevée des taxons tolérants au stress (*Porites* massifs, formes encroûtantes) et opportunistes (*Seriatopora*, *Stylophora*, *Porites* branchus) a été enregistrée dans la plupart des stations. Les faibles abondances et la contribution relative de ces taxons tolérants aux stress, souvent dominants dans des environnements perturbés (Darling et al. 2013 ; Bento et al. 2016), confirment le consensus selon lequel les récifs coralliens de la côte sud-ouest de Madagascar sont les moins florissants et les plus menacés de l'île (Obura et al. 2017). Cette situation serait notamment les résultats d'une pression de pêche et d'une sédimentation importantes (Ranaivomanana 2006 ; Nadon et al. 2007 ; Maina et al. 2012 ; Ateweberhan et al. 2016 ; Gough et al. 2020 ; Behivoke et al. 2021), combinées à une fréquence élevée des perturbations à large échelle (Bigot et al. 2000 ; Ahamada et al. 2002 ; Gudka et al. 2019 ; Carter et al. 2022). Les récifs de Salary Nord montrent par ailleurs des potentiels de récupération plus faibles qu'aux autres régions (RI moyen = 0,320, et plusieurs stations avec des RIs

< 0,300). Toutefois, les couvertures coralliennes que nous avons enregistrées à Salary Nord en 2020 (~25-49%) étaient plus élevées que celles trouvées par Randriamanantsoa et al. (2010) en 2008 (~21-24%). Ainsi, bien que les comparaisons entre études ayant des stratégies d'échantillonnage différentes doivent être considérées avec précaution, nos résultats suggèrent néanmoins que les récifs à Salary Nord ne montrent pas une tendance claire au déclin au cours de ces dernières années.

6.2 Effets des facteurs environnementaux sur la variabilité des assemblages coralliens

En complément de l'analyse multi-échelles de la structuration spatiale des assemblages coralliens, cette étude a également examiné les liens entre l'hétérogénéité spatiale des coraux et quelques facteurs extrinsèques, comme la couverture en macroalgues, en turf, et en algues calcaires encroûtantes (CCA), la biomasse en poissons herbivores, et la rugosité.

La biomasse en poissons herbivores a montré une corrélation positive avec la plupart des descripteurs, notamment la richesse générique et l'abondance des colonies, en distinguant les différentes stratégies d'histoire de vie. Ces résultats confortent de nombreux résultats antérieurs démontrant que l'herbivorie est un processus clé dans la structure et le fonctionnement des récifs coralliens (Burkepile et Hay 2010 ; Chong-Seng et al. 2012 ; Ramahatratra 2014 ; Chung et al. 2019b). Principale médiatrice des interactions coraux-algues, l'herbivorie permet en effet de contrôler la couverture des algues (macroalgues et turf), principales compétitrices des coraux pour l'occupation de l'espace (Sammarco 1980 ; Tanner 1995 ; Lirman 2001 ; McCook 2001 ; Birrel et al. 2005, 2008 ; Box et Mumby 2007 ; Penin et al. 2011 ; Bonaldo et Hay 2014 ; Williams et al. 2016 ; Steneck et al. 2018 ; Ditzel et al. 2022). Une biomasse en herbivores suffisamment élevée pour limiter la propagation des algues est nécessaire pour permettre le recrutement des coraux et la recolonisation à la suite d'une mortalité massive induite par une perturbation (Gilmour et al. 2013). Dans ce contexte, nos résultats montrent que les stations ayant une biomasse en poissons herbivores et une abondance en juvéniles élevées sont celles ayant les RIs les plus forts au niveau de chaque région.

Une autre catégorie d'algues, les algues calcaires encroûtantes, jouent un rôle différent dans le fonctionnement de l'écosystème récifal. Nos résultats mettent en évidence une corrélation positive entre la couverture de ces algues et la variation spatiale de l'indice de diversité de Shannon et, à un degré moindre, de la richesse générique et du recouvrement des assemblages coralliens. Ces relations pourraient s'expliquer par le fait que certaines espèces de CCA, comme par exemple *Titanoderma prototypum* et *Porolithon onkodes*, facilitent la fixation et la métamorphose des larves de plusieurs

espèces de coraux (Morse et al. 1988 ; Heyward et Negri 1999 ; Fabricius et De'ath 2001 ; Harrington et al. 2004 ; Whitman et al. 2020), et tendent également à inhiber la croissance des macroalgues en produisant des composés chimiques antifoulings (Vermeij et al. 2011). Cependant, toutes les espèces de CCA n'induisent pas forcément ce côté bénéfique aux coraux, ce qui expliquerait que ces relations ne soient pas mises en évidence à tous les sites, et avec tous les descripteurs des assemblages coralliens (Tebben et al. 2015), comme dans notre étude où une corrélation négative entre la couverture en CCA et l'abondance des colonies coralliennes a été enregistrée.

Nos résultats ont mis en évidence une corrélation positive entre la rugosité du substrat et la couverture et la composition taxonomique des assemblages coralliens, et dans une moindre mesure, avec l'indice de diversité de Shannon et l'abondance relative des quatre stratégies d'histoire de vie. Une structure tridimensionnelle élevée offre généralement une plus grande surface disponible pour l'installation des organismes sessiles, avec une meilleure protection contre les facteurs de stress environnementaux et de prédation (Urbina-Baretto et al. 2021). Pour plusieurs invertébrés récifaux, y compris les coraux, une microtopographie élevée du substrat favorise l'installation des larves et le recrutement en réduisant la mortalité par prédation (Adjeroud et al. 2017). La complexité structurelle influence l'abondance, la diversité et la structure trophique des assemblages de poissons récifaux, qui à leur tour peuvent bénéficier aux organismes benthiques (Alvarez-Filip et al. 2009 ; Graham et Nash 2013 ; Darling et al. 2017 ; Urbina-Baretto et al. 2022). La réduction de la rugosité du substrat suite au passage de cyclones par exemple, engendre par conséquent une dégradation des récifs, en termes de diversité et d'abondance des organismes récifaux, mais aussi de fonctions associées à ces écosystèmes (Graham et Nash 2013 ; Pascoe et al. 2021).

6.3 Régulation des populations coralliennes

Cette étude a mis en évidence une variabilité spatiale marquée de la densité des coraux juvéniles et adultes à l'échelle locale et/ou régionale. La variation à l'échelle locale est surtout le résultat de l'hétérogénéité des conditions environnementales, comme la biomasse en poissons herbivores, la couverture en CCA et la rugosité du substrat (Penin et al. 2010 ; Randrianarivo et al. 2022). La variation à l'échelle régionale est plutôt associée aux perturbations de grande ampleur (Trapon et al. 2013 ; Dietzel et al. 2021). Un des objectifs de notre étude était de déterminer l'influence des processus pré et post-fixation sur l'hétérogénéité spatiale de la densité des coraux adultes, et d'identifier les principaux facteurs biologiques et physiques associés à ces processus. Nos résultats montrent une relation positive entre la densité totale (tous genres confondus) des coraux juvéniles et adultes, ainsi que pour les genres *Acropora*, *Porites*, *Pocillopora*, *Seriatopora* et les

« autres » genres à l'échelle régionale et à l'échelle locale malgré quelques disparités (Penin et al. 2007a ; Penin et Adjeroud 2013 ; Doropoulos et al. 2015 ; Moustaka et al. 2019 ; Doropoulos et al. 2021). Ces relations suggèrent que la variation spatiale des assemblages d'adultes de ces taxons est une fonction directe de la distribution contemporaine des coraux juvéniles. Ce qui suggère la prépondérance d'un modèle de recrutement du type « stock-recrutement » (la densité et la fécondité des colonies adultes déterminent le nombre des juvéniles), ou d'un modèle « limitation par le recrutement » (les juvéniles déterminent le nombre et la distribution spatiale des adultes ; Penin et al. 2007a ; Moustaka et al. 2019). A l'inverse, l'absence de relations entre la densité des coraux juvéniles et adultes, ou les relations négatives, suggèrent que les événements post-fixation sont prépondérants, ou que ces populations sont très dynamiques, ce qui peut ainsi gommer les relations juvéniles/adultes (Penin 2007a ; Chong-Seng et al. 2014 ; Adjeroud et al. 2017 ; Grimsditch et al. 2017). Ce cas a été constaté pour les genres *Acropora*, *Montipora* et *Seriatopora* à Salary Nord, une région qui est exposée à un panel de perturbations, et où la mortalité des jeunes stades de vie est élevée (Todinanahary et al. 2021 ; Carter et al. 2022). Par ailleurs, la sédimentation, qui est conséquente dans le sud-ouest de Madagascar (Maina et al. 2013), peut induire des mortalités différentielles entre les stades de vie des coraux (recrues, juvéniles, adultes ; Gilmour 1999). Les genres *Montipora*, *Porites* et *Pocillopora* semblent également être régulés par un modèle de type « prédation/compétition » à Masoala et Nosy-Be. L'absence de relation entre les juvéniles et les adultes peut s'expliquer par un fort taux de broutage des poissons herbivores qui induit une mortalité « accidentelle » des jeunes coraux, ainsi qu'à la prédation par des organismes corallivores, comme certaines espèces de poissons papillons (Penin et al. 2010). En outre, la mortalité des jeunes stades de vie des coraux peut être liée à la compétition conspécifique (Vermeij 2005). Les colonies adultes peuvent en effet abriter des agents pathogènes qui affectent les recrues situées à proximité d'elles (Knowlton et Rohwer 2003). Ces colonies adultes peuvent également limiter l'espace et réduire la luminosité dont les jeunes colonies ont besoin pour croître (Traçon et al. 2013).

6.4 Effets des aires marines protégées sur les assemblages coralliens

Les AMPs sont largement reconnues et utilisées comme outil de gestion et de conservation des habitats et des espèces, et pour maintenir les capacités de résilience et les services écosystémiques des récifs coralliens. A Madagascar, de nombreuses AMPs ont été mises en place au cours des dernières décennies, avec des résultats satisfaisants en termes de gestion des pêches côtières dans certains cas. En revanche, l'évaluation de leur efficacité sur les assemblages coralliens n'avait jamais été abordée.

Les résultats obtenus dans le cadre de ce programme de recherche doctorale soulignent un effet positif des AMPs pour tous les descripteurs coralliens, à l'exception de la composition taxonomique. Les AMPs à Madagascar ont un effet particulièrement marqué sur la couverture corallienne et la richesse générique, et, dans une moindre mesure, sur l'indice de Shannon et l'abondance des colonies. Néanmoins, l'effet des AMPs est variable à l'échelle des régions, avec un effet nettement plus important à Nosy-Be, avec un contraste plus marqué entre stations pêchées et non-pêchées en termes d'abondance et de couverture coralliennes, et une couverture réduite en macroalgues dans les stations non-pêchées. Cet effet réserve à Nosy-Be se manifeste également sur le potentiel de récupération, significativement plus élevé dans les stations non-pêchées par rapport à celles pêchées ($\Delta RI : 0,160$), qui n'est pas le cas pour celles à Masoala ($\Delta RI : 0,040$) et Nosy-Be ($\Delta RI : 0,010$). L'effet des AMPs est également variable entre les taxons et les stades de vie des coraux. Pour les coraux juvéniles, l'effet positif n'est constaté que pour la densité du genre *Porites* à l'échelle régionale. En revanche, cet effet est plus marqué chez les colonies adultes, notamment les genres sensibles aux changements environnementaux comme *Acropora* et *Montipora* à Nosy-Be, et les genres opportunistes ou tolérants au stress comme *Porites* et *Seriatopora* à Masoala et Salary Nord.

L'ensemble de nos résultats confortent le consensus général sur la variabilité des effets des AMPs (Bates et al. 2019). Comme démontré dans notre travail, l'effet des AMPs sur les assemblages coralliens peut varier entre récifs de régions aux conditions environnementales contrastées, mais également entre habitats d'un même récif. Cet effet est plus ou moins marqué selon les descripteurs des assemblages coralliens considérés, et selon les taxons, en lien avec leurs traits d'histoire de vie contrastés. Dans ce contexte, il est donc essentiel de déterminer les facteurs qui contribuent au succès, ou à l'échec, d'une AMP sur les assemblages coralliens, afin d'améliorer les mesures de gestion et de conservation des récifs.

L'âge des AMPs est une caractéristique importante de leur succès, notamment pour les organismes sessiles au cycle de vie long comme les coraux. Le manque d'efficacité des « jeunes » AMPs s'explique par le fait que certaines mesures n'ont pas eu le temps d'influencer significativement la structure et le fonctionnement des communautés récifales. Selig et Bruno (2010) affirment qu'il faut en moyenne 22 ans pour que les effets positifs d'une AMP sur les coraux soient tangibles, avec une augmentation moyenne de 1 à 2% par an de la couverture corallienne dans les zones protégées et dans des conditions environnementales optimales. Nos résultats confortent cette hypothèse, en montrant que les AMPs les plus âgées, mises en place en 1966 dans la région de Nosy-Be, sont les plus efficaces pour les assemblages coralliens. A l'inverse, les mesures de protection mises en place en 1998 à Masoala et en 2015 à Salary Nord, sont probablement trop récentes pour

pouvoir influencer significativement la diversité et l'abondance des coraux. Par ailleurs, avec l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des perturbations que subissent les récifs coralliens, et que les AMPs ne peuvent contenir, les coraux ne disposent pas assez de temps pour récupérer entre deux événements (Williams et al. 2016). Les jeunes stades de vie des coraux sont particulièrement sensibles aux perturbations de grande ampleur (Bates et al. 2019 ; Jouval et al. 2019). Dans notre étude, ce point peut en partie expliquer l'absence d'effet des AMPs sur la densité des coraux juvéniles, à l'exception du genre *Porites* qui résiste mieux aux effets des blanchissements coralliens et des cyclones. Le taux de mortalité diminuant avec l'âge et la taille des colonies, l'effet des AMPs devient plus marqué pour les coraux adultes.

Un autre élément clé de la réussite d'une AMP est sa taille. Il est généralement admis que l'efficacité d'une AMP est proportionnelle à sa taille, qui permet d'inclure plus d'habitats essentiels, et de favoriser la connectivité entre populations (Edgar et al. 2014 ; Magris 2021 ; Roberts et al. 2021). En milieu corallien, une couverture corallienne plus élevée a par exemple été enregistrée dans les états insulaires du Pacifique possédant des AMPs étendues (Bakker et al. 2022). Dans notre étude, cette hypothèse n'est pas totalement soutenue dans la mesure où les AMPs les plus efficaces, à Nosy-Be, sont les plus réduites en taille. Cette efficacité des « petites » AMPs (typiquement $<0,5 \text{ km}^2$) a pu être observée dans d'autres récifs à travers le monde, comme aux Fidji (Bonaldo et al. 2017) et aux Philippines (Magdaong et al. 2014, Bayley et al. 2019a, Wright 2022). L'accessibilité des AMPs de petite taille, comme à Nosy-Be, facilite leur gestion en termes de suivi, de sensibilisation, et surtout de contrôle des mesures. Cet aspect est particulièrement important dans les AMPs où les ressources humaines et financières sont réduites (Gill et al. 2017), comme c'est le cas à Madagascar (Ratsimbazafy et al. 2019). Inversement, les mesures de restriction et d'interdiction sont plus difficiles à faire respecter dans les deux autres AMPs, qui ont de plus grandes surfaces. De plus, la forte croissance démographique et l'afflux important de migrants dans les régions nord-est et sud-ouest de Madagascar ont probablement contribué à l'effondrement du droit coutumier (le « Dina ») en matière de gestion des ressources marines, et par conséquent du respect des règles dans les AMPs de Masoala et Salary-Nord (Cinner 2007 ; Bruggemann et al. 2012 ; Cripps et Gardner 2016).

Des moyens financiers et humains suffisants sont nécessaires pour une conception rigoureuse des AMPs et pour soutenir les activités de surveillance, d'application des lois, d'administration et d'engagement communautaire (Gill et al. 2017). Dans le cas contraire, les AMPs ne deviennent que des « *paper parks* » avec peu d'efficacité (Rife et al. 2013 ; Pieraccini et al. 2017 ; Pereira da Silva 2019, Tkachenko et al. 2022). Financièrement, les AMPs de Nosy-Be sont parmi les plus lucratives des parcs nationaux à Madagascar (Ziegler et al. 2021), et disposent d'un budget autonome pour leur

gestion et leur surveillance. Ces aspects peuvent également s'ajouter à la liste des éléments pouvant expliquer le succès des AMPs à Nosy-Be, comparativement aux deux autres régions étudiées dans notre travail.

6.5 Conclusion générale et perspectives

Ce travail de recherche doctorale a permis de caractériser et de mieux comprendre l'hétérogénéité spatiale de la structure, des mécanismes de régulation et des capacités de récupération des assemblages coralliens à Madagascar. Parmi les facteurs susceptibles d'influencer cette variabilité spatiale, notre étude a clairement démontré le rôle positif des AMPs, même si cet effet concerne essentiellement les colonies adultes, et qu'il est surtout marqué dans une des trois régions étudiées. L'approche multi-échelles, incluant les échelles locale et régionale, et multicritères, avec de nombreux descripteurs des assemblages coralliens, a permis de collecter un jeu de données originales et, nous l'espérons, précieuses pour les futures recherches en écologie récifale, et pour améliorer la gestion et la conservation de ces écosystèmes.

Mais ce travail, comme toute étude scientifique, a également soulevé de nouvelles questions et identifier de nouvelles pistes de recherche. Notre étude a privilégié la dimension spatiale, et n'a pu, faute de temps disponible dans le cadre d'une thèse, aborder la variabilité temporelle. Il nous paraît essentiel de poursuivre le suivi des assemblages coralliens, en maintenant l'effort sur l'approche multi-échelle, en conservant nos stations et régions d'étude, et multicritères, avec des descripteurs de la diversité, de l'abondance et du recouvrement des colonies adultes et juvéniles. Des habitats récifaux que nous n'avons pas échantillonnés dans ce travail, comme les récifs internes et les récifs mésophotiques, et des récifs peu connus tels que ceux d'Ambodivahibe au nord-est, d'Anosy au sud-est, et de Kirindy-Mite et des îles Barren à l'ouest, mériteraient également d'être étudiés dans les prochaines années. Un suivi interannuel permettra non seulement de déterminer les trajectoires temporelles de la diversité et de l'abondance des coraux, mais également d'examiner l'impact des perturbations, dont l'intensité et la fréquence devraient augmenter, et d'estimer les capacités de récupération et de résilience de ces récifs. Ces données temporelles pré- et post-perturbation seront précieuses pour notamment tester la finesse de l'indice de récupération (RI) retenu dans ce travail. Des séries temporelles sur les colonies juvéniles et adultes permettraient également de préciser si les mécanismes de régulation mis en évidence dans ce travail sont durables ou, au contraire, varient dans le temps, ce qui a non seulement des répercussions sur la compréhension du fonctionnement de l'écosystème corallien mais également sur sa gestion. Il conviendrait de compléter ces suivis sur les juvéniles et les adultes par une étude plus précise des processus de recrutement, incluant le suivi de l'abondance et de la composition taxonomique des recrues, jeunes coraux de quelques millimètres de

diamètre et invisibles à l'œil nu, que l'on échantillonne avec des plaques de substrat artificiel. Couplée à ces suivis sur le recrutement, une étude sur la connectivité génétique des populations de quelques taxons coralliens permettra d'identifier les récifs « sources » et « puits » et de déterminer si le recrutement est plutôt autochtone ou allochtone, information particulièrement précieuse pour la mise en place et le dimensionnement d'AMPs ou d'autres outils de gestion et de conservation.

L'ensemble de nos résultats plaide pour un renforcement des mesures de gestion et de conservation, avec des actions plus particulièrement focalisées sur la protection des processus de recrutement et des capacités de récupération des assemblages coralliens. Il s'agit notamment de renforcer les mesures pour maintenir une biomasse de poissons et d'invertébrés herbivores suffisante pour contenir le développement des algues, néfastes au recrutement et à la croissance des coraux. Des études récentes ont également montré que le recrutement corallien « naturel » pouvait être amplifié par la transplantation de jeunes colonies coralliennes issues de nurseries ou de sites naturels préservés (Roper et al. 2022). Ces méthodes de restauration, qui demandent peu de moyens logistiques et financiers, sont tout à fait appropriées dans le contexte malgache (Todinanahary et al. 2021). Les AMPs de Nosy-Be montrent que des mesures de gestion bien calibrées et respectées peuvent avoir des effets positifs sur la structure et la dynamique des assemblages coralliens. Il convient également de maintenir cet effort de gestion dans le temps, dans la mesure où nos résultats et ceux issus de la littérature montrent clairement que les effets bénéfiques des AMPs demandent plus de temps pour les coraux, qui ont un cycle de vie long, que pour d'autres organismes récifaux. Ces efforts nécessitent un soutien financier et humain important et constant. L'implication des communautés locales dans la gestion, avec une intégration des méthodes de gestion traditionnelles, est une condition importante à la mise en place et au succès des AMPs. La réduction des pressions sur les ressources récifales et les communautés coralliennes passe également par le développement d'activités alternatives à la pêche, et d'une meilleure intégration des pressions liées aux aménagements côtiers et aux bassins versants. Dans ce contexte, le modèle d'Aires Marines Gérées Localement (LMMAs, *locally managed marine areas*), qui a montré son efficacité pour gérer les ressources halieutiques (Ratsimbazafy et al. 2016, 2019), nous paraît être un outil de conservation bien adapté au socio-écosystème malgache.

BIBLIOGRAPHIE

Bibliographie

A

Adjeroud M, Poisson E, Peignon C, Penin L, Kayal M (2019) Spatial patterns and short-term changes of coral assemblages along a cross-shelf gradient in the southwestern lagoon of New Caledonia. *Diversity* 11:21. <https://doi.org/10.3390/d11020021>

Adjeroud M, Kayal M, Iborra-Cantonnet C, Vercelloni J, Bosserelle P, Liao V, Chancerelle Y, Claudet J, Penin L (2018) Recovery of coral assemblages despite acute and recurrent disturbances on a South-Central Pacific reef. *Scientific Report* 8: 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27891-3>

Adjeroud M, Kayal M, Penin L (2017) Importance of recruitment processes in the dynamics and resilience of coral reef assemblages. In: Rossi S, Bramanti L, Gori A, Orejas C (Eds.) *Marine Animal Forests*, Springer 549–569

Adjeroud M, Pratchett MS, Kospartov MC, Lejeusne C, Penin L (2007) Small-scale variability in the size structure of scleractinian corals around Moorea, French Polynesia: patterns across depths and locations. *Hydrobiologia* 589: 117–126. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0726-2>

Ahamada S, Bijoux J, Cauvin B, Hagan A, Harris A, Koonjul M, Meunier S, Quod JP (2008) Status of coral reefs of the South-West Indian Ocean islands states: Comoros, Madagascar, Mauritius, Reunion, Seychelles. In: Wilkinson CR, editors. *Status of coral reefs of the world*. GCRMN Report. Townsville, Australia: Australian Institute of Marine Science. pp. 105–118.

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 *status of coral reefs of the world*. In Wilkinson CR (Eds.). Australian Institute of Marine Science: Townsville, Australia pp. 79–100.

Albelda RL, Cabaitan PC, Sinniger FP, Dumalagan Jr EE, Quimpo TJR, Olavides RDD, Munar JC, Villanoy CL, Siringan FP (2020) Juvenile scleractinian assemblage and its association with adults and benthos at shallow and upper mesophotic depths in fringing and atoll reefs in the Philippines. *Regional Studies in Marine Science* 40:101514. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101514>

Almany G, Connolly S, Heath D, Hogan D, Jones G, McCook L, Mills M, Pressey R, Williamson D (2009) Connectivity, biodiversity conservation and the design of marine reserve networks for coral reefs. *Coral Reefs* 28:339–351. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0484-x>

Alvarez-Filip L, Carricart-Ganivet JP, Horta-Puga G, Iglesias-Prieto R (2013) Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific Reports* 3: 3486. <https://doi.org/10.1038/srep03486>

Alvarez-Filip L, Dulvy NK, Gill JA, Côté IM, Watkinson AR (2009) Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276: 3019–3025. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0339>

Alves C, Valdivia A, Aronson RB, Bood N, Castillo KD, Cox C, Fieseler C, Locklear Z, McField M, Mudge L, Umbanhowar J, Bruno JF (2022) Twenty years of change in benthic communities across the Belizean Barrier Reef. *PLoS ONE* 17: e0249155. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0249155>

Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>

Andréfouët S, Guillaume MM, 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. <https://doi.org/10.1007/s00338-013-1026-0>

Andréfouët S, Chagnaud N, Kranenburg CJ (2009) Atlas of Western Indian Ocean coral reefs. Centre IRD de Noumea, New-Caledonia. 157 pp.

Andrello M, Darling ES, Wenger A, Suárez-Castro AF, Gelfand S, Ahmadi GN (2022) A global map of human pressures on tropical coral reefs. *Conservation Letters* 15: e12858. <https://doi.org/10.1111/conl.12858>

Anthony KRN, Marshall PA, Abdulla A, Beeden R, Bergh C, Black R, Eakin CM, Game ET, Gooch M, Graham NAJ, Green A, Heron SF, Hooidonk R van, Knowland C, Mangubhai S, Marshall N, Maynard JA, McGinnity P, McLeod E, Mumby PJ, Nyström M, Obura D, Oliver J, Possingham HP, Pressey RL, Rowlands GP, Tamelander J, Wachenfeld D, Wear S (2015) Operationalizing resilience for adaptive coral reef management under global environmental change. *Global Change Biology* 21: 48–61. <https://doi.org/10.1111/gcb.12700>

Anthony KR, Maynard JA, Diaz-Pulido G, Mumby PJ, Marshall PA, Cao L, Hoegh-Guldberg OVE (2011) Ocean acidification and warming will lower coral reef resilience. *Global Change Biology* 17: 1798–1808. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02364.x>

Arneth A, Leadley P, Claudet J, Coll M, Rondinini C, Rounsevell MDA, Shin Y-J, Alexander P, Fuchs R (2023) Making protected areas effective for biodiversity, climate and food. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.16664>.

Ateweberhan M, McClanahan TR, Maina J, Sheppard C (2018) Thermal energy and stress properties as the main drivers of regional distribution of coral species richness in the Indian Ocean. *Journal of Biogeography* 45:1355–1366. <https://doi.org/10.1111/jbi.13224>

Ateweberhan M, McClanahan TR (2016) Partitioning scleractinian coral diversity across reef sites and regions in the Western Indian Ocean. *Ecosphere* 7:e01243. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1243>

Ateweberhan M, McClanahan TR, Graham NAJ, Sheppard CRC (2011) Episodic heterogeneous decline and recovery of coral cover in the Indian Ocean. *Coral Reefs* 30:739–752. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0775-x>

B

Babcock RC, Shears NT, Alcalá AC, Barrett NS, Edgar GJ, Lafferty KD, McClanahan TR, Russ GR (2010) Decadal trends in marine reserves reveal differential rates of change in direct and indirect effects. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 18256–18261. <https://doi.org/10.1073/pnas.0908012107>

Bachtiar I, Suharsono, Damar A, Zamani NP (2019) Practical resilience index for coral reef assessment. *Ocean Science Journal* 54:117–127. <http://dx.doi.org/10.1007/s12601-019-0002-1>

- Baird AH, Babcock RC, Mundy CP (2003) Habitat selection by larvae influences the depth distribution of six common coral species. *Marine Ecology Progress Series* 252: 289–293. <https://doi.org/10.3354/meps252289>
- Bak RP, Meesters EH (1998) Coral population structure: the hidden information of colony size-frequency distributions. *Marine Ecology Progress Series* 162: 301–306. <https://doi.org/10.3354/meps162301>
- Bakker AC, Gleason ACR, Mantero A, Dempsey AC, Andréfouët S, Harborne AR, Purkis SJ (2022) Heat, human, hydrodynamic, and habitat drivers measured from space correlate with metrics of reef health across the South Pacific. *Coral Reefs* 1-20. <https://doi.org/10.1007/s00338-022-02325-9>
- Balmford A, Green MJB, Murray MG (1996) Using higher-taxon richness as a surrogate for species richness: I. Regional tests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 263(1375), 1267-1274. <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0230>
- Ban NC, Davies TE, Aguilera SE, Brooks C, Cox M, Epstein G, Evans LS, Maxwell SM, Nenadovic M (2017) Social and ecological effectiveness of large marine protected areas. *Global Environmental Change* 43: 82–91. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2017.01.003>
- Ban NC, Adams VM, Almany GR, Ban S, Cinner JE, McCook LJ, Mills M, Pressey RL, White A (2011) Designing, implementing and managing marine protected areas: Emerging trends and opportunities for coral reef nations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 408: 21–31. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.07.023>
- Barkley HC, Cohen AL, Mollica NR, Brainard RE, Rivera HE, DeCarlo TM, Lohmann GP, Drenkard EJ, Alpert AE, Young CW (2018) Repeat bleaching of a central Pacific coral reef over the past six decades (1960–2016). *Communications Biology* 1: 1–10. <https://doi.org/10.1038/s42003-018-0183-7>
- Barnes-Mauthe M, Oleson KLL, Zafindrasilivonona B (2013) The total economic value of small-scale fisheries with a characterization of post-landing trends: An application in Madagascar with global relevance. *Fisheries Research* 147: 175–185. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2013.05.011>
- Barton K (2020) MuMIn: Multi-model inference. R Package version 1.43.17.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S, Christensen RH, Singmann H, Dai B, Scheipl F, Grothendieck G, Green P, Fox J, Bauer A, Krivitsky PN (2021) The lme4 package. R Package version 1.1-27.1
- Bates AE, Cooke RSC, Duncan MI, Edgar GJ, Bruno JF, Benedetti-Cecchi L, Côté IM, Lefcheck JS, Costello MJ, Barrett N, Bird TJ, Fenberg PB, Stuart-Smith RD (2019) Climate resilience in marine protected areas and the ‘Protection Paradox’. *Biological Conservation* 236: 305–314. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.005>
- 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.
- Bayley DT, Mogg AO, Purvis A, Koldewey HJ (2019a) Evaluating the efficacy of small-scale marine protected areas for preserving reef health: A case study applying emerging monitoring technology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 1-9. <https://doi.org/10.1002/aqc.3215>

- Bayley DT, Mogg AO, Koldewey H, Purvis A (2019b) Capturing complexity: field-testing the use of ‘structure from motion’ derived virtual models to replicate standard measures of reef physical structure. *PeerJ* 7: e6540. <https://doi.org/10.7717/peerj.6540>
- Beck MW, Losada IJ, Menendez P, Reguero BG, Díaz-Simal P, Fernandez F (2018) The global flood protection savings provided by coral reefs, *Nature Communication* 9(1):2186. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04568-z>
- Behivoke F, Etienne MP, Guitton J, Randriantsara RM, Ranaivoson E, Léopold M (2021) Estimating fishing effort in small-scale fisheries using GPS tracking data and random forest. *Ecological Indicators* 123: 107321. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107321>
- Behzadian M, Khanmohammadi Otaghsara S, Yazdani M, Ignatius J (2012) A state-of-the-art survey of TOPSIS applications. *Expert System with Application* 39:13051–13069. <http://doi.org/10.1016/j.eswa.2012.05.056>
- Bellwood DR, Streit RP, Brandl SJ, Tebbett SB (2019) The meaning of the term ‘function’ in ecology: A coral reef perspective. *Functional Ecology* 33: 948–961. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13265>
- Bellwood DR, Hoey AS, Ackerman JL, Depczynski M (2006) Coral bleaching, reef fish community phase shifts and the resilience of coral reefs. *Global Change Biology* 12: 1587–1594. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01204.x>
- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429: 827–833. <https://doi.org/10.1038/nature02691>
- Ben-Tzvi O, Loya Y, Abelson A (2004) Deterioration Index (DI): a suggested criterion for assessing the health of coral communities. *Marine Pollution Bulletin* 48:954–960. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2003.11.022>
- Benbow S, Humber F, Oliver T, Oleson K, Raberinary D, Nadon M, Ratsimbazafy H, Harris A (2014) Lessons learnt from experimental temporary octopus fishing closures in south-west Madagascar: benefits of concurrent closures. *African Journal of Marine Science* 36 (1): 31–37. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2014.893256>
- Bento R, Hoey AS, Bauman AG, Feary DA, Burt JA (2016) The implications of recurrent disturbances within the world’s hottest coral reef. *Marine Pollution Bulletin* 105:466–472. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.10.006>
- Berumen ML, Pratchett MS (2006) Recovery without resilience: persistent disturbance and long-term shifts in the structure of fish and coral communities at Tiahura Reef, Moorea. *Coral Reefs* 25(4):647–653. <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0145-2>
- Bigot L, Chabanet P, Cuet P, Cauvin B, Durville P, Mulochau T, Naim O, Nicet JB, Tessier E, Thomassin B, Wickel J (2019) French territories in the Western Indian Ocean. In: Sheppard C (eds) *World seas: an environmental evaluation*, Elsevier, New York, USA, 279–302. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-100853-9.00011-7>
- Bigot L, Charpy L, Maharavo J, Rabi FA, Paupiah N, Aumeeruddy R, Villedieu C, Lieutaud A (2000) Status of coral reefs of the southern Indian Ocean. In: Wilkinson CR (Eds.). *Status of Coral Reefs of the World*. GCRMN report. Australian Institute of Marine Science, Queensland. pp. 77–94.

- Birrell CL, McCook LJ, Willis BL, Diaz-Pulido GA (2008) Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. *Oceanography and Marine Biology*. CRC Press, pp 31–70
- Birrell CL, McCook LJ, Willis BL (2005) Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Marine Pollution Bulletin* 51: 408–414. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.10.022>
- Bonaldo RM, Pires MM, Guimarães PR, Hoey AS, Hay ME (2017) Small marine protected areas in Fiji provide refuge for reef fish assemblages, feeding groups, and corals. *PLoS ONE* 12: e0170638. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170638>
- Bonaldo RM, Hay ME (2014) Seaweed-Coral Interactions: Variance in Seaweed Allelopathy, Coral Susceptibility, and Potential Effects on Coral Resilience. *PLoS ONE* 9:e85786. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085786>
- 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>
- Box SJ, Mumby PJ (2007) Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Marine Ecology Progress Series* 342:139–149. <https://doi.org/10.3354/meps342139>
- Brooks TM, Mittermeier RA, Da Fonseca GA, Gerlach J, Hoffmann M, Lamoreux JF, Mittermeier CG, Pilgrim GD, Rodrigues SL (2006) Global biodiversity conservation priorities. *Science* 313: 58–61. <https://doi.org/10.1126/science.1127609>
- Bruggemann JH, Rodier M, Guillaume MM, Andréfouët S, Arfi R, Cinner JE, 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(4): 47. <http://dx.doi.org/10.5751/ES-05300-170447>
- Bruno JF, Côté IM, Toth LT (2019) Climate change, coral loss, and the curious case of the parrotfish paradigm: why don't marine protected areas improve reef resilience? *Annual Review of Marine Science* 11:307–334. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010318095300>
- Bruno JF, Selig ER (2007) Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: timing, extent, and subregional comparisons. *PLoS ONE* 2: e711. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000711>
- Budd AF, Romano SL, Smith ND, Barbeitos MS (2010) Rethinking the Phylogeny of Scleractinian Corals: A Review of Morphological and Molecular Data. *Integrative and Comparative Biology* 50:411–427. <https://doi.org/10.1093/icb/icq062>
- Buddemeier RW, Smith SV (1999) Coral adaptation and acclimatization: a most ingenious paradox. *American Zoologist* 39:1–9
- Burke L, Reyntar K, Spalding M, Perry A, Cooper E, Kushner B, Starkhouse B, Selig E, Teleki K, Waite R, Wilkinson C, Young T (2012) *Récifs coralliens en péril (Synthèse)*. World Resources Institute, Washington, DC. 45 pp. [ISBN 978-1-56973-787-3]

Burke L, Spalding M (2022) Shoreline protection by the world's coral reefs: Mapping the benefits to people, assets, and infrastructure. *Marine Policy* 146:105311. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2022.105311>

Burnham KP, Anderson D (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. New York: Springer. 515 pp. [ISBN 0-387-95364-7]

Burkepile DE, Hay ME (2010) Impact of herbivore identity on algal succession and coral growth on a Caribbean reef. *PLoS ONE* 5:e8963. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008963>

C

Caley MJ, Carr MH, Hixon MA, Hughes TP, Jones GP, Menge BA (1996) Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 477–500

Cameron K, Harrison P (2020) Density of coral larvae can influence settlement, post-settlement colony abundance and coral cover in larval restoration. *Scientific Reports* 10:5488. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62366-4>

Carilli JE, Norris RD, Black BA, Walsh SM, McField M (2009) Local stressors reduce coral resilience to bleaching. *PLoS ONE* 4:e6324. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006324>

Carpenter S, Walker B, Anderies JM, Abel N (2001) From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* 4:765–781. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0045-9>

Carter AL, Gilchrist H, Dexter KG, Gardner CJ, Gough C, Rocliffe S, Wilson AMW (2022) Cyclone impacts on coral reef communities in southwest Madagascar. *Frontier in Marine Science* 9: 753325. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.753325>

Carturan BS, Parrott L, Pither J (2018) A modified trait-based framework for assessing the resilience of ecosystem services provided by coral reef communities. *Ecosphere* 9: e02214. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2214>

Caverivière A, Chaboud C, Ralison A (2013) Chapitre 12. Océanographie. In : Feller C, Sandron F (Eds.) *Parcours de recherche à Madagascar : L'IRD-Orstom et ses partenaires*. IRD Éditions, Marseille, pp 321–344

Chabanet P, Bigot L, Nicet JB, Durville P, Massé L, Mulochau T, Russo C, Tessier E, Obura DO (2016) Coral reef monitoring in the Iles Eparses, Mozambique Channel (2011-2013). *Acta Oecologica* 72:62–71. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.10.010>

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)

Chapman P, Di Marco S, Davis R, Coward A (2003) Flow at intermediate depths around Madagascar based on ALACE float trajectories. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 50(12–13): 1957–1986. [https://doi.org/10.1016/s0967-0645\(03\)00040-7](https://doi.org/10.1016/s0967-0645(03)00040-7)

Cheal AJ, MacNeil MA, Emslie MJ, Sweatman H (2017) The threat to coral reefs from more intense cyclones under climate change. *Global Change Biology* 23:1511–1524. <https://doi.org/10.1111/gcb.13593>

- 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>
- Chiappone M, Sullivan KM (1996) Distribution, Abundance and Species Composition of Juvenile Scleractinian Corals in the Florida Reef Tract. *Bulletin of Marine Science* 58: 555–569.
- Choat JH, Bellwood DR (1991) Reef fishes: their history and evolution. In. *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press 39-66
- Chong-Seng KM, Graham NAJ, Pratchett MS (2014) Bottlenecks to coral recovery in the Seychelles. *Coral Reefs* 33:449–461. <https://doi.org/10.1007/s00338-014-1137-2>
- Chong-Seng KM, Mannering TD, Pratchett MS, Bellwood DR, Graham NA (2012) The influence of coral reef benthic condition on associated fish assemblages. *PLoS One* 7:e42167. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042167>
- Chung AE (2018) Translating Resilience-Based Management from Theory to Practice in Hawai'i. PhD Thesis, University of Hawai'i at Manoa. 109 pp.
- Chung AE, Oliver T, Gove J, Gorospe K, White D, Davidson K, Walsh W (2019a) Translating resilience-based management theory to practice for coral bleaching recovery in Hawai'i. *Marine Policy* 99: 58–68. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2018.10.013>
- Chung AE, Wedding LM, Green AL, Friedlander AM, Goldberg G, Meadows A, Hixon MA (2019b) Building Coral Reef Resilience Through Spatial Herbivore Management. *Frontiers in Marine Science* 6: 98 <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00098>
- Cinner JE (2014) Coral reef livelihoods. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 7: 65–71. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.11.025>
- Cinner JE (2007) The role of taboos in conserving coastal resources in Madagascar. *Traditional Marine Resource Management and Knowledge Information Bulletin* 22:15–23
- Cinner JE, Fuentes MMPB, Randriamahazo H (2009) Exploring Social Resilience in Madagascar's Marine Protected Areas. *Ecology and Society* 14(1): 41
- Claudet J, Pelletier D, Jouvenel J-Y, Bachet F, Galzin R (2006) Assessing the effects of marine protected area (MPA) on a reef fish assemblage in a northwestern Mediterranean marine reserve: Identifying community-based indicators. *Biological conservation* 130: 349–369. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.12.030>
- Claudet J, Guidetti P (2010) Improving assessments of marine protected areas. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20: 239–242. <https://doi.org/10.1002/aqc.1087>
- Cochrane KL, Rakotondrazafy H, Aswani S, Chaigneau T, Downey-Breedt N, Lemahieu A, Paytan A, Pecl G, Plagányi E, Popova E, van Putten EI, Sauer WHH, Byfield V, Gasalla MA, van Gennip SJ, Malherbe W, Rabary A, Rabearisoa A, Ramaroson N, Randrianarimanana V, Scott L, Tsimanaoraty PM (2019) Tools to enrich vulnerability assessment and adaptation planning for coastal communities in data-poor regions: application to a case study in Madagascar. *Frontiers in Marine Science* 505. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00505>

Comte A, Pendleton LH (2018) Management strategies for coral reefs and people under global environmental change: 25 years of scientific research. *Journal of Environmental Management* 209: 462–474. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.12.051>

Conand C, Chabanet P, Quod JP, Bigot L (2000) Manuel méthodologique pour le suivi de l'état de santé des récifs coralliens du Sud-ouest de L'océan Indien. Commission Ocean Indien, Mauritius: pp. 27. [ISBN 0 642 322 376]

Connell JH (1997) Disturbance and recovery of coral assemblages. *Coral Reefs* 16:S101–S113. <https://doi.org/10.1007/s003380050246>

Cooke A (2012) Madagascar: a guide to marine biodiversity. Antananarivo, Madagascar: Wildlife Conservation Society. 172 pp. [ISBN: 978-2-9530572-7-0 EAN: 9782953057270]

Cooke A, Ratomahenina O, Ranaivoson E, Razafindrainibe H (2000) Madagascar. In: Sheppard CRC (Eds). *Seas at the millennium: an environmental evaluation. Volume 2. Regional chapters: The Indian Ocean to the Pacific*. Pergamon, Amsterdam. pp113-131. [ISBN: 9780081008539]

Costanza R, de Groot R, Sutton P, van der Ploeg S, Anderson SJ, Kubiszewski I, Farber S, Turner RK (2014) Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change* 26: 152–158. <http://dx.doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002>

Courtney TA, Barnes BB, Chollett I, Elahi R, Gross K, Guest JR, Kuffner IB, Lenz EA, Nelson HR, Rogers CS (2020) Disturbances drive changes in coral community assemblages and coral calcification capacity. *Ecosphere* 11:e03066. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3066>

Cripps G, Gardner CJ (2016) Human migration and marine protected areas: Insights from Vevo fishers in Madagascar. *Geoforum* 74:49–62. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoforum.2016.05.010>

Crochelet E, Roberts J, Lagabrielle E, Obura D, Petit M, Chabanet P (2016) A model-based assessment of reef larvae dispersal in the Western Indian Ocean reveals regional connectivity patterns — Potential implications for conservation policies. *Regional Studies in Marine Science* 7: 159-167. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2016.06.007>

D

D'Agata S, Maina JM (2022) Climate change reduces the conservation benefits of tropical coastal ecosystems. *One Earth* 5:1228–1238. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2022.10.012>

Dajka JC, Wilson SK, Robinson JPW, Chong-Seng KM, Harris A, Graham NAJ (2019) Uncovering drivers of juvenile coral density following mass bleaching. *Coral Reefs* 38: 637–649. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01785-w>

Daly M, Brugler MR, Cartwright P, Collins AG, Dawson MN, Fautin DG, France SC, McFadden CS, Opresko DM, Rodriguez E, Romano SL, Stake JL (2007) The phylum Cnidaria: A review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. In: *Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy*. Zhang ZQ, Shear WA (Eds.). *Zootaxa* 1668: 127–182.

Dang V, Cheung PY, Fong CL, Mulla A, Shiu JH, Lin CH, Nozawa Y (2020) Sea Urchins Play an Increasingly Important Role for Coral Resilience Across Reefs in Taiwan. *Frontiers in Marine Science* 7: 1–8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.581945>

Darling ES, McClanahan TR, Maina J, Guerneys GG, Graham NAJ, Januchowski-Hartley F, Cinner JE, Mora C, Hicks CC, Maire E, Puotinen M, Skirving WJ, Adjeroud M, Ahmadi G, Arthur R, Bauman AG, Beger M, Berumen ML, Bigot L, Bouwmeester J, Brenier A, Bridge T, Brown E, Campbell SJ, Cannon S, Cauvin B, Chen CA, Claudet J, Denis V, Donner S, Estradivari, Fadli N, Feary DA, Fenner D, Fox H, Franklin EC, Friedlander A, Gilmour J, Goiran C, Guest J, Hobbs JA, Hoey AS, Johnson HS, Jupiter S, Kayal M, Kuo C, Lamb J, Lee MAC, Low J, Muthiga N, Muttaqin E, Nand Y, Nash KL, Nedlic O, Pandolfi JM, Pardede S, Patankar V, Penin L, Ribas-Deulofeu L, Richards Z, Roberts TE, Rodgers KS, Safuan CDM, Sala E, Shedrawi GS, Sin TM, Smallhorn-West P, Smith JE, Sommer B, Steinberg PD, Sutthacheep M, Tan CHJ, Williams GJ, Wilson S, Yeemin T, Bruno JF, Fortin M-J, Krkosek M, Mouillot D (2019) Social–environmental drivers inform strategic management of coral reefs in the Anthropocene. *Nature Ecology and Evolution* 3, pp. 1341-1350. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0953-8>

Darling ES, Graham NA, Januchowski-Hartley FA, Nash KL, Pratchett MS, Wilson SK (2017) Relationships between structural complexity, coral traits, and reef fish assemblages. *Coral Reefs* 36:561–575. <https://doi.org/10.1007/s00338-017-1539-z>

Darling ES, McClanahan T, Côté I (2013) Life histories predict coral community disassembly under multiple stressors. *Global change biology* 19: 1930–1940. <https://doi.org/10.1111/gcb.12191>

Darling ES, Alvarez-Filip L, Oliver TA, McClanahan TR, Côté IM (2012) Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecology Letters* 15: 1378–1386. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01861.x>

Darling ES, McClanahan TR, Côté IM (2010) Combined effects of two stressors on Kenyan coral reefs are additive or antagonistic, not synergistic. *Conservation Letter* 3(2):122-130. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2009.00089.x>

Darwin CR (1842) *The structure and distribution of coral reefs. Being the first part of the geology of the voyage of the Beagle, under the command of the capt. Fitzroy RN during the year 1832 to 1836.* London

De K, Nanajkar M, Mote S, Ingole B (2020) Coral damage by recreational diving activities in a Marine Protected Area of India: Unaccountability leading to ‘tragedy of the not so commons.’ *Marine Pollution Bulletin* 155: 111190. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111190>

De’ath G, Fabricius KE, Sweatman H, Puotinen M (2012) The 27–year decline of coral cover on the Great Barrier Reef and its causes. *PNAS* 109:17995–17999. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208909109>

De Groot R, Brander L, Van Der Ploeg S, Costanza R, Bernard F, Braat L, Christie M, Crossman N, Ghermandi A, Hein L (2012) Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem services* 1: 50–61. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.07.005>

de Ruijter WP, van Aken HM, Beier EJ, Lutjeharms JR, Matano RP, Schouten MW (2004) Eddies and dipoles around South Madagascar: Formation, pathways and large-scale impact. *Deep-Sea Research I: Oceanographic Research Paper* 51(3):383–400. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2003.10.011>

Delevaux J, Bood N, Chérez L, Calzada A (2021) *Integrated Reef Resilience Assessment Guide. Mesoamerican Reef.* World Wildlife Fund (WWF Mesoamerica). 22 pp.

Díaz S, Settele J, Brondízio ES, Ngo HT, Agard J, Arneith A, Balvanera P, Brauman KA, Butchart SHM, Chan KMA, Garibaldi LA, Ichii K, Liu J, Subramanian SM, Midgley GF, Miloslavich P, Molnár Z, Obura D, Pfaff A, Polasky S, Purvis A, Razzaque J, Reyers B, Chowdhury RR, Shin Y-J, Visseren-Hamakers I, Willis KJ, Zayas CN (2019) Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science* 366:eaax3100. <https://doi.org/10.1126/science.aax3100>

Díaz-Osorio AC, Schmitter-Soto JJ, Vega-Zepeda A, Espinoza-Tenorio A (2022) How effective are marine parks in protecting their coral reef ecosystem? A study case in the Mexican Caribbean. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 32: 1126–1140. <https://doi.org/10.1002/aqc.3820>

Dietzel A, Connolly SR, Hughes TP, Bode M (2021) The spatial footprint and patchiness of large-scale disturbances on coral reefs. *Global Change Biology* 27:4825–4838. <https://doi.org/10.1111/gcb.15805>

Dietzel A, Bode M, Connolly SR, Hughes TP (2020) Long-term shifts in the colony size structure of coral populations along the Great Barrier Reef. *Proceedings of the Royal Society B* 287: 20201432. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2020.1432>

Ditzel P, König S, Musembi P, Peters MK (2022) Correlation between coral reef condition and the diversity and abundance of fishes and sea urchins on an East African Coral Reef. *Oceans* 3(1): 1–14. <https://doi.org/10.3390/oceans3010001>

Dinsdale EA, Harriott VJ (2004) Assessing Anchor Damage on Coral Reefs: A Case Study in Selection of Environmental Indicators. *Environmental Management* 33: 126–139. <https://doi.org/10.1007/s00267-003-3056-9>

Done TJ (1992) Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia* 247:121–132.

Donner SD, Carilli J (2019) Resilience of Central Pacific reefs subject to frequent heat stress and human disturbance. *Scientific Reports* 9:3484. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40150-3>

Doropoulos C, Bozec YM, Gouezo M, Priest MA, Thomson DP, Mumby PJ, Roff G (2021) Cryptic coral recruits as dormant 'seed banks': an unrecognised mechanism of rapid reef recovery. *Ecology* 103:e3621. <https://doi.org/10.1002/ecy.3621>

Doropoulos C, Ward S, Roff G, González-Rivero M, Mumby PJ (2015) Linking Demographic Processes of Juvenile Corals to Benthic Recovery Trajectories in Two Common Reef Habitats. *PLoS ONE* 10: e0128535. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128535>

Doropoulos C, Ward S, Diaz-Pulido G, Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ (2012) Ocean acidification reduces coral recruitment by disrupting intimate larval-algal settlement interactions. *Ecology Letters* 15: 338–346. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01743.x>

Dubinsky Z, Stambler N (2011) Coral reefs: An ecosystem in transition. pp 1–552. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4>. [ISBN 978-94-007-0113-7]

E

Eakin CM, Devotta D, Heron S, Connolly S, Liu G, Geiger E, Cour JDL, Gomez A, Skirving W, Baird A, Cantin N, Couch C, Donner S, Gilmour J, Gonzalez-Rivero M, Gudka M, Harrison H, Hodgson G, Hoegh-Guldberg O, Hoey A, Hoogenboom M, Hughes T, Johnson M, Kerry J, Mihaly J, Muñiz-Castillo A, Obura D, Pratchett M, Rivera-Sosa A, Ross C, Stein J, Thompson A, Torda G, Viehman TS, Walter C, Wilson S, Marsh B, Spady B, Dyer N, Adam T, Alidoostsalimi M, Alidoostsalimi P, Alvarez-Filip L, Álvarez-Noriega M, Bahr K, Barnes P, Sandoval JB, Baum J, Bauman A, Beger M, Berry K, Bessell-Browne P, Bigot L, Bonito V, Brodnicke O, Burdick D, Burkepile D, Burt A, Burt J, Butler I, Caldwell J, Chancerelle Y, Chen CA, Cherh KL, Childress M, Coken D, Coward G, Crabbe MJ, Dallison T, Dalton S, DeCarlo T, Drury C, Drysdale I, Edwards C, Eggertsen L, Elma E, Ennis R, Evans R, Eyal G, Fenner D, Figueroa-Zavala B, Fisch J, Fox M, Gadoutsis E, Gilbert A, Halford A, Heintz T, Hewlett J, Hobbs JPA, Hoot W, Houk P, Johnston L, Johnston M, Kayanne H, Kennedy E, Kikuchi R, Kloiber U, Koike H, Kramer L, Kuo CY, Lang J, Leadbeater A, Leão Z, Lee J, Lewis C, Lirman D, Longo G, MacDonald C, Mangubhai S, Silva I da, Mason-Parker C, McDonough V, McField M, Mello T, Agathe CM, Moldzio S, Monroe A, Montefalcone M, Moses K, Mostafavi PG, Moura R, Munasinghe C, Nakamura T, Nicet JB, Nuttall M, Oliveira M, Oxenford H, Pandolfi J, Patankar V, Perez D, Perera N, Prabuning D, Precht W, Raj KD, Reimer J, Richardson L, Rotjan R, Ryan N, Salm R, Sandin S, Schopmeyer S, Shokri M, Smith J, Smith K, Smith SR, Smith T, Sommer B, Soto M, Sykes H, Tagarino K, Teoh M, Thai M, Toh T, Tredinnick A, Tso A, Tyley H, Ussi A, Vaterlaus C, Vermeij M, Vo ST, Voolstra C, Wee HB, Weiler B, Yahya S, Yeemin T, Ziegler M, Kimura T, Manzello D (2022) The 2014-17 Global Coral Bleaching Event: The Most Severe and Widespread Coral Reef Destruction. Research Square. pp. 24, preprint. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1555992/v1>

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* 4:1278–1285. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.08.016>

Edgar GJ, Stuart-Smith RD, Willis TJ, Kininmonth S, Baker SC, Banks S, Barrett NS, Becerro MA, Bernard ATF, Berkhout J, Buxton CD, Campbell SJ, Cooper AT, Davey M, Edgar SC, Försterra G, Galván DE, Irigoyen AJ, Kushner DJ, Moura R, Parnell PE, Shears NT, Soler G, Strain EMA, Thomson RJ (2014) Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature* 506:216–220. <https://doi.org/10.1038/nature13022>

Edmunds PJ (2000) Patterns in the distribution of juvenile corals and coral reef community structure in St. John, US Virgin Islands. *Marine Ecology Progress Series* 202: 113–124.

Edmunds PJ, Riegl B (2020) Urgent need for coral demography in a world where corals are disappearing. *Marine Ecology Progress Series* 635:233–242. <https://doi.org/10.3354/meps13205>

English S, Wilkinson C, Baker V (1997) Survey manual for tropical marine resources, 2nd edition. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia, 390 pp.

Epstein N, Bak RPM, Rinkevich B (1999) Implementation of a small-scale ‘no-use zone’ policy in a reef ecosystem: Eilat’s reef-lagoon six years later. *Coral Reefs* 18:327–332.

F

Fabricius KE, De’ath G, Puotinen ML, Done T, Cooper TF, Burgess SC (2008) Disturbance gradients on inshore and offshore coral reefs caused by a severe tropical cyclone. *Limnology and Oceanography* 53: 690–704. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.2.0690>

- Fabricius KE, Langdon C, Uthicke S, Humphrey C, Noonan S, De'ath G, Okazaki R, Muehllehner N, Glas MS, Lough JM (2011) Losers and winners in coral reefs acclimatized to elevated carbon dioxide concentrations. *Nature Climate Change* 1:165–169. <https://doi.org/10.1038/NCLIMATE1122>
- Fabricius K, De'ath G (2001) Environmental factors associated with the spatial distribution of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef. *Coral reefs* 19(4):303-309. <https://doi.org/10.1007/s003380000120>
- Ferrari R, McKinnon D, He H, Smith RN, Corke P, González-Rivero M, Mumby PJ, Upcroft B (2016) Quantifying multiscale habitat structural complexity: a cost-effective framework for underwater 3D modelling. *Remote Sensing* 8:113. <https://doi.org/10.3390/rs8020113>
- Ferrario F, Beck MW, Storlazzi CD, Micheli F, Shepard CC, Airolidi L (2014) The effectiveness of coral reefs for coastal hazard risk reduction and adaptation. *Nature Communication* 5:3794. <https://doi.org/10.1038/ncomms4794>
- Ferreira HM, Magris RA, Floeter SR, Ferreira CE (2022) Drivers of ecological effectiveness of marine protected areas: A meta-analytic approach from the Southwestern Atlantic Ocean (Brazil). *Journal of Environmental Management* 301: 113889. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.113889>
- Ferreira B, Costa M, Coxey M, Gaspar bullet, Veleza D, Araujo M (2013) The effects of sea surface temperature anomalies on oceanic coral reef systems in the southwestern tropical Atlantic. *Coral Reefs* 32:441–454. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0992-y>
- Fischer A, Bhakta D, Macmillan-Lawler M, Harris P (2018) Existing global marine protected area network is not representative or comprehensive measured against seafloor geomorphic features and benthic habitats. *Ocean & Coastal Management* 167:176–187. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2018.10.001>
- Flower J, Ortiz JC, Chollett I, Abdullah S, Castro-Sanguino C, Hock K, Lam V, Mumby PJ (2017) Interpreting coral reef monitoring data: A guide for improved management decisions. *Ecological Indicators* 72:848–869. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.09.003>
- Fontoura L, D'Agata S, Gamoyo M, Barneche DR, Luiz OJ, Madin EMP, Eggertsen L, Maina JM (2022) Protecting connectivity promotes successful biodiversity and fisheries conservation. *Science* 375:336–340. <https://doi.org/10.1126/science.abg4351>
- Ford AK, Eich A, McAndrews RS, Mangubhai S, Nugues MM, Bejarano S, Moore BR, Rico C, Wild C, Ferse SC (2018) Evaluation of coral reef management effectiveness using conventional versus resilience-based metrics. *Ecological Indicators* 85:308–317. <http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.10.002>
- Fox MD, Cohen AL, Rotjan RD, Mangubhai S, Sandin SA, Smith JE, Thorrold SR, Dissly L, Mollica NR, Obura D (2021) Increasing coral reef resilience through successive marine heatwaves. *Geophysical Research Letter* 48:e2021GL094128. <https://doi.org/10.1029/2021GL094128>
- Fricke R, Mahafina J, Behivoke F, Jaonalison, Léopold M, Ponton D (2018) Annotated checklist of the fishes of Madagascar, southwestern Indian Ocean, with 158 new records. *FishTaxa* 3(1): 1-432

Friedlander AM, Golbuu Y, Ballesteros E, Caselle JE, Gouezo M, Olsudong D, Sala E (2017) Size, age, and habitat determine effectiveness of Palau's Marine Protected Areas. PLoS ONE 12:e0174787. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174787>

Froese R, Pauly D (2021) Fish Base. Worldwide Web Electronic Publication. URL <https://www.fishbase.org>

Fukunaga A, Pascoe KH, Pugh AR, Kosaki RK, Burns JH (2022) Underwater photogrammetry captures the initial recovery of a coral reef at Lalo Atoll. Diversity 14: 39. <https://doi.org/10.3390/d14010039>

Fuller ZL, Mocellin VJL, Morris LA, Cantin N, Shepherd J, Sarre L, Peng J, Liao Y, Pickrell J, Andolfatto P, Matz M, Bay LK, Przeworski M (2020) Population genetics of the coral *Acropora millepora*: Toward genomic prediction of bleaching. Science 369: eaba4674. <https://doi.org/10.1126/science.aba4674>

G

Gabrié C, Vasseur P, Randriamiarana H, Maharavo J, Mara E (2000) The coral reefs of Madagascar. In: McClanahan TR, Sheppard CRC, Obura DO (Eds.) Coral reefs of the Indian Ocean their ecology and conservation. pp. 411-444.

Gamoyo M, Obura D, Reason C (2019) Estimating Connectivity Through Larval Dispersal in the Western Indian Ocean. Journal of Geophysical Research: Journal of Geophysical Research: Biogeosciences 124: 2446–2459. <https://doi.org/10.1029/2019JG005128>

Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR (2003) Long-term region-wide declines in Caribbean corals. Science 301: 958–960. <https://doi.org/10.1126/science.1086050>

Giakoumi S, McGowan J, Mills M, Beger M, Bustamante RH, Charles A, Christie P, Fox M, Garcia-Borboroglu P, Gelcich S, Guidetti P, Mackelworth P, Maina JM, McCook L, Micheli F, Morgan LE, Mumby PJ, Reyes LM, White A, Grorud-Colvert K, Possingham HP (2018) Revisiting “Success” and “Failure” of Marine Protected Areas: A Conservation Scientist Perspective. Frontier in Marine Science 5: 223. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00223>

Gibbs DA, Hay ME (2015) Spatial patterns of coral survivorship: impacts of adult proximity versus other drivers of localized mortality. PeerJ 3:e1440. <https://doi.org/10.7717/peerj.1440>

Gill DA, Mascia MB, Ahmadi GN, Glew L, Lester SE, Barnes M, Craigie I, Darling ES, Free CM, Geldmann J, Holst S, Jensen OP, White AT, Basurto X, Coad L, Gates RD, Guannel G, Mumby PJ, Thomas H, Whitmee S, Woodley S, Fox HE (2017) Capacity shortfalls hinder the performance of marine protected areas globally. Nature 543:665–669. <https://doi.org/10.1038/nature21708>

Gilmour J (1999) Experimental investigation into the effects of suspended sediment on fertilisation, larval survival and settlement in a scleractinian coral. Marine Biology 135:451–462

Gilmour JP, Smith LD, Heyward AJ, Baird AH, Pratchett MS (2013) Recovery of an isolated coral reef system following severe disturbance. Science 340: 69–71. <https://doi.org/10.1126/science.1232310>

Goetze JS, Wilson S, Radford B, Fisher R, Langlois TJ, Monk J, Knott NA, Malcolm H, Currey-Randall LM, Ierodiaconou D, Harasti D, Barrett N, Babcock RC, Bosch NE, Brock D, Claudet J,

- Clough J, Fairclough DV, Heupel MR, Holmes TH, Huveneers C, Jordan AR, McLean D, Meekan M, Miller D, Newman SJ, Rees MJ, Roberts KE, Saunders BJ, Speed CW, Travers MJ, Treml E, Whitmarsh SK, Wakefield CB, Harvey ES (2021) Increased connectivity and depth improve the effectiveness of marine reserves. *Global Change Biology* 27:3432–3447. <https://doi.org/10.1111/gcb.15635>
- Goreau TF, Goreau NI, Goreau TJ (1979) Corals and coral reefs. *Scientific American* 241: 124–137
- Gouezo M, Olsudong D, Fabricius K, Harrison P, Golbuu Y, Doropoulos C (2020) Relative roles of biological and physical processes influencing coral recruitment during the lag phase of reef community recovery. *Scientific Report* 10: 2471. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59111-2>
- Gough CLA (2012a) Coral reef resilience assessment of the Nosy Hara marine protected area, northwest Madagascar. Part of the Climate Change adaptation in outstanding places. WWF Project MG 950. Blue Ventures Conservation, London. 50 pp.
- Gough CLA (2012b) Status of the coral reefs of the Barren Islands, Maintirano. Blue Ventures Conservation report. 80 pp.
- Gough CLA (2010) Ecological Assessment of the marine and coastal ecosystems of Kirindy-Mite, Menabe: West Madagascar. 140 pp.
- Gough CLA, Dewar KM, Godley BJ, Zafindranosy E, Broderick AC (2020) Evidence of Overfishing in Small-Scale Fisheries in Madagascar. *Frontiers in Marine Science* 7: 317. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00317>
- Gough CLA, Humber F, Harris A (2009) Ecological and socioeconomic study of the villages and coral reef ecosystems of the region south of Toliara. Madagascar National Parks report. 95 pp.
- Graham NAJ, Robinson JPW, Smith SE, Govinden R, Gendron G, Wilson SK (2020) Changing role of coral reef marine reserves in a warming climate. *Nature Communications* 11: 2000. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15863-z>
- Graham NAJ, Jennings S, MacNeil MA, Mouillot D, Wilson SK (2015) Predicting climate-driven regime shifts versus rebound potential in coral reefs. *Nature* 518: 94–97. <https://doi.org/10.1038/nature14140>
- Graham NAJ, Bellwood DR, Cinner JE, Hughes TP, Norström AV, Nyström M (2013) Managing resilience to reverse phase shifts in coral reefs. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11: 541–548. <https://doi.org/10.1890/120305>
- Graham NAJ, Nash KL, Kool JT (2011) Coral reef recovery dynamics in a changing world. *Coral Reefs* 30:283–294. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0717-z>
- Graham NAJ, McClanahan TR, MacNeil MA, Wilson SK, Polunin NVC, Jennings S, Chabanet P, Clark S, Spalding MD, Letourneur Y, Bigot L, Galzin R, Öhman MC, Garpe KC, Edwards AJ, Sheppard CRC (2008) Climate Warming, Marine Protected Areas and the Ocean-Scale Integrity of Coral Reef Ecosystems. *PLoS ONE* 3:e3039. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003039>
- Graham N A, Evans RD, Russ GR (2003) The effects of marine reserve protection on the trophic relationships of reef fishes on the Great Barrier Reef. *Environmental Conservation*, 30(2):200-208. <https://doi.org/10.1017/S0376892903000195>

Graham NAJ, Nash KL (2013) The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 32:315–326. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y>

Grimsditch G, Pisapia C, Huck M, Karisa J, Obura D, Sweet M (2017) Variation in size frequency distribution of coral populations under different fishing pressures in two contrasting locations in the Indian Ocean. *Marine Environmental Research* 131: 146–155. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.09.017>

Grimsditch GD, Salm R (2005) Coral reef resilience and resistance to bleaching. IUCN, Gland, Switzerland. 54 pp.

Gress E, Paige N, Bollard S (2015) Observations of *Acropora* Spawning in the Mozambique Channel. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 13(1): 107

Grigg RW, Dollar SJ (1990) Natural and anthropogenic disturbance on coral reef ecology. In: Dubinsky Z, editors. *Ecosystems of the world 25: Coral reefs*. Amsterdam: Elsevier. pp. 439–452.

Gross K, Edmunds PJ (2015) Stability of Caribbean coral communities quantified by long-term monitoring and autoregression models. *Ecology* 96: 1812–1822. <https://doi.org/10.1890/14-0941.1>

Guabiroba HC, Vilar CC, Pinheiro HT, Joyeux JC (2022) Limited human access is linked to higher effectiveness in a marine sanctuary. *Journal of Environmental Management* 311: 114838. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.114838>

Gudka M, Obura D, Mbugua J, Ahamada S, Kloiber U, Holter T (2020) Participatory reporting of the 2016 bleaching event in the Western Indian Ocean. *Coral Reefs* 39: 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01851-3>

H

Han G, Dong C, Li J, Yang J, Wang Q, Liu Y, Sommeria J (2019) SST Anomalies in the Mozambique Channel Using Remote Sensing and Numerical Modeling Data. *Remote Sensing* 11:1112. <https://doi.org/10.3390/rs11091112>

Harding S, Randriamanantsoa B (2008) Coral reef monitoring in marine reserves of northern Madagascar. Ten years after bleaching—facing the consequences of climate change in the Indian Ocean CORDIO Status Report. pp. 93–106

Harding S, Randriamanantsoa B, Hardy T, Curd A (2006) Coral Reef Monitoring and Biodiversity Assessment to support the planning of a proposed MPA at Andavadoaka. pp. 1–100.

Harii S, Kayanne H, Takigawa H, Hayashibara T, Yamamoto M (2002) Larval survivorship, competency periods and settlement of two brooding corals, *Heliopora coerulea* and *Pocillopora damicornis*. *Marine biology* 141: 39–46. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0812-y>

Harrington L, Fabricius K, De'Ath G, Negri A (2004) Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. *Ecology* 85:3428–3437. <https://doi.org/10.1890/04-0298>

Harriott VJ (1983) Reproductive seasonality, settlement, and post-settlement mortality of *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 2: 151–157.

- Harris A, Manahira G, Sheppard A, Gouch C, Sheppard C (2010) Demise of Madagascar's once great barrier reef: changes in coral reef conditions over 40 years. *Atoll Research Bulletin* 574
- Harrison PL (2011) Sexual Reproduction of Scleractinian Corals. In: *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Dubinsky Z, Stambler N (Eds.). Springer Netherlands, Dordrecht. pp. 59–85
- Harrison PL, Dela Cruz D, Cameron K, Cabaitan P (2021) Increased Coral Larval Supply Enhances Recruitment for Coral and Fish Habitat Restoration. *Frontiers in Marine Science* 8: 750210. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.750210>
- Harrison PL, Wallace C (1990) Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. In: *Ecosystems of the world*. Dubinsky Z (Eds.). Coral Reefs 133-207.
- Hatcher BG (1990) Coral reef primary productivity. A hierarchy of pattern and process. *Trends in Ecology & Evolution* 5 : 149–55.
- Hatchwell M (1999) Plan de gestion de Complex des Aires Protégées de Masoala. Unpublished document. Wildlife Conservation Society, Antananarivo, Madagascar.
- Heyward AJ, Negri AP (1999) Natural inducers for coral larval metamorphosis. *Coral reefs*, 18(3) :273-279. <https://doi.org/10.1007/s003380050193>
- Hixon MA (1991) Predation as a process structuring coral reef fish community. Eds. Peter F, Sale, In: *The ecology of fishes on coral reefs*. Pp. 475-508. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-092551-6.50022-2>
- Hoegh-Guldberg O, Pendleton L, Kaup A (2019) People and the changing nature of coral reefs. *Regional Studies in Marine Science* 30:100699. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100699>
- Hoegh-Guldberg O, Poloczanska ES, Skirving W, Dove S (2017) Coral reef ecosystems under climate change and ocean acidification. *Frontier in Marine Science* 4:158. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00158>
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, Harvell CD, Sale PF, Edwards AJ, Caldeira K, Knowlton N, Eakin CM, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury RH, Dubi a, Hatzioiols ME (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318: 1737–42. <https://doi.org/10.1126/science.1152509>
- Hoeksema BW, Cairns S (2022) World List of Scleractinia. <http://www.marinespecies.org/scleractinia>
- van Hooidek R, Maynard J, Tamelander J, Gove J, Ahmadiya G, Raymundo L, Williams G, Heron SF, Planes S (2016) Local-scale projections of coral reef futures and implications of the Paris Agreement. *Scientific Report* 6: 39666. <https://doi.org/10.1038/srep39666>
- Hughes TP, Kerry JT, Baird AH, Connolly SR, Chase TJ, Dietzel A, Hill T, Hoey AS, Hoogenboom MO, Jacobson M, Kerswell A, Madin JS, Mieog A, Paley AS, Pratchett MS, Torda G, Woods RM (2019) Global warming impairs stock–recruitment dynamics of corals. *Nature* 568:387. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1081-y>

- Hughes TP, Anderson KD, Connolly SR, Heron SF, Kerry JT, Lough JM, Baird AH, Baum JK, Berumen ML, Bridge TC (2018a) Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. *Science* 359: 80–83. <https://doi.org/10.1126/science.aan8048>
- Hughes TP, Kerry JT, Baird AH, Connolly SR, Dietzel A, Eakin CM, Heron SF, Hoey AS, Hoogenboom MO, Liu G, McWilliam MJ, Pears RJ, Pratchett MS, Skirving WJ, Stella JS, Torda G (2018b) Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature* 556: 492–496. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0041-2>
- Hughes TP, Barnes ML, Bellwood DR, Cinner JE, Cumming GS, Jackson JB, Kleypas J, Van De Leemput IA, Lough JM, Morrison TH (2017) Coral reefs in the Anthropocene. *Nature* 546:82–90. <http://doi.org/10.1038/nature22901>
- Hughes TP, Graham NAJ, Jackson JBC, Mumby PJ, Steneck RS (2010) Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends in Ecology and Evolution* 25:633–642. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.07.011>
- Hughes TP, Bellwood D, Folke C, McCook L, Pandolfi J (2007) No-take areas, herbivory and coral reef resilience. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 1–3. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.10.009>
- Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Guldberg O, Jackson JBC, Kleypas J, Lough JM, Marshall P, Nyström M, Palumbi SR, Pandolfi JM, Rosen B, Roughgarden J (2003) Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301:929–33. <https://doi.org/10.1126/science.1085046>
- Hughes TP, Baird AH, Dinsdale EA, Moltschaniwskyj NA, Pratchett MS, Tanner JE, Willis BL (2000) Supply-side ecology works both ways: The link between benthic adults, fecundity, and larval recruits. *Ecology* 81: 2241–2249
- Hughes TP, Baird AH, Dinsdale EA, Moltschaniwskyj NA, Pratchett MS, Tanner JE, Willis BL (1999) Patterns of recruitment and abundance of corals along the Great Barrier Reef. *Nature* 397(6714):59–63.
- Hughes TP, Jackson JBC (1985) Population Dynamics and Life Histories of Foliaceous Corals. *Ecological Monographs* 55: 141–166
- Hughes TP, Jackson JBC (1980) Do corals lie about their age? Some demographic consequences of partial mortality, fission, and fusion. *Science* 209(4457): 713–715.
- Huntington BE, Karnauskas M, Lirman D (2011) Corals fail to recover at a Caribbean marine reserve despite ten years of reserve designation. *Coral Reefs* 30: 1077–1085. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0809-4>
- Hwang CL, Yoon K (1981) Methods for multiple attribute decision making. In: Multiple attribute decision making. Lecture notes in economics and mathematical systems. Springer, Berlin, Heidelberg 58–191. https://doi.org/10.1007/978-3-642-48318-9_3

I

INSTAT (2020) Résultats globaux du recensement général de la population et de l'habitation de Madagascar (RGPH-3). 189 pp.

J

Jadot C, Darling ES, Brenier A (2015) Madagascar: A baseline assessment of coral reef fisheries. Wildlife Conservation Society, Bronx NY, USA. 22 pp.

Jacquemont J, Blasiak R, Le Cam C, Le Gouellec M, Claudet J (2022) Ocean conservation boosts climate change mitigation. *One Earth* 5:1126–1138. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2022.09.002>

Jameson SC, McManus JW, Spalding MD (1995) State of the reefs: regional and global perspectives. ICRI Executive Secretariat Background Paper. NOAA. 32 pp.

Jędrusik MH (2019) Nosy Be (Madagascar) and the neighboring islands versus tourism development. *Miscellanea Geographica* 23: 23–32. <https://doi.org/10.2478/mgrsd-2019-0001>

Johns KA, Osborne KO, Logan M (2014) Contrasting rates of coral recovery and reassembly in coral communities on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 33:553–563. <https://doi.org/10.1007/s00338-014-1148-z>

Johnson JV, Dick JTA, Pincheira-Donoso D (2022) Marine protected areas do not buffer corals from bleaching under global warming. *BMC Ecology and Evolution* 22:58. <https://doi.org/10.1186/s12862-022-02011-y>

Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Ecosystem management*. Springer, pp 130–147. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4018-1_14

Jouval F, Adjeroud M, Latreille AC, Bigot L, Bureau S, Chabanet P, Obura D, Parravicini V, Guilhaumon F, Brandl S, Carlot J, Penin L (2023) Using a multi-criteria decision-matrix framework to assess the recovery potential of coral reefs in the South Western Indian Ocean. *Ecological Indicators* 147: 109952. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.109952>

Jouval F, Bigot L, Bureau S, Quod J-P, Penin L, Adjeroud M (2020) Diversity, structure and demography of coral assemblages on underwater lava flows of different ages at Reunion Island and implications for ecological succession hypotheses. *Scientific Reports* 10: 20821. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77665-z>

Jouval F, Latreille AC, Bureau S, Adjeroud M, Penin L (2019) Multiscale variability in coral recruitment in the Mascarene Islands: From centimetric to geographical scale. *PLoS ONE* 14(3): e0214163. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214163>

K

Karisa JF, Obura DO, Chen CA (2020) Spatial heterogeneity of coral reef benthic communities in Kenya. *PLoS ONE* 15:e0237397. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237397>

Kaufman L, Sandin S, Sala E, Obura D, Rohwer F, Tschirky T (2011) Coral Health Index (CHI): measuring coral community health. Conservation International, Arlington, USA, 15 pp.

Kawarazuka N, Béné C (2010) Linking small-scale fisheries and aquaculture to household nutritional security: an overview. *Food Security* 2: 343–357. <https://doi.org/10.1007/s12571-010-0079-y>

- Kayal M, Lenihan HS, Brooks AJ, Holbrook SJ, Schmitt RJ, Kendall BE (2018) Predicting coral community recovery using multi-species population dynamics models. *Ecology letters* 21: 1790–1799. <https://doi.org/10.1111/ele.13153>
- Keith SA, Baird AH, Hughes TP, Madin JS, Connolly SR (2013) Faunal breaks and species composition of Indo-Pacific corals: the role of plate tectonics, environment and habitat distribution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20130818. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0818>
- Kelleher G (1999) *Guidelines for Marine Protected Areas*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 107 pp.
- Kinzie III RA, Buddemeier RW (1996) Reefs happen. *Global Change Biology* 2: 479–494. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1996.tb00062.x>
- Kittinger JN, Finkbeiner EM, Glazier EW, Crowder LB (2012) Human dimensions of coral reef social-ecological systems. *Ecology and Society* 17. <https://doi.org/10.5751/ES-05115-170417>
- Knowlton N, Brainard RE, Fisher R, Moews M, Plaisance L, Caley MJ (2010) Coral reef biodiversity. *Life in the world's oceans: diversity distribution and abundance*. pp. 65–74
- Knowlton N, Rohwer F (2003) Multispecies microbial mutualisms on coral reefs: the host as a habitat. *The American Naturalist* 162:S51–S62
- Komeno R, Randriamanantsoa B (2013) *Assessing ecological impacts of Antongil Bay LMMAs*. Wildlife Conservation Society, Bronx, New York.
- Kramer KL, Heck Jr KL (2007) Top-down trophic shifts in Florida Keys patch reef marine protected areas. *Marine Ecology Progress Series* 349: 111–123. <https://doi.org/10.3354/meps07083>
- Kremen C, Razafimahatratra V, Guillery RP, Rakotomalala J, Weiss A, Ratsisompatrarivo J-S (1999) Designing the Masoala National Park in Madagascar based on biological and socioeconomic data. *Conservation Biology* 13: 1055–1068
- Kubicek A, Breckling B, Hoegh-Guldberg O, Reuter H (2019) Climate change drives trait-shifts in coral reef communities. *Scientific Reports* 9:3721
- L**
- LaJeunesse TC, Parkinson JE, Gabrielson PW, Jeong HJ, Reimer JD, Voolstra CR, Santos SR (2018) Systematic revision of Symbiodiniaceae highlights the antiquity and diversity of coral endosymbionts. *Current Biology* 28: 2570-2580.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.008>
- Lam VYY, Doropoulos C, Bozec Y-M, Mumby PJ (2020) Resilience Concepts and Their Application to Coral Reefs. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8: 49. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00049>
- Lam VYY, Doropoulos C, Mumby PJ (2017) The influence of resilience-based management on coral reef monitoring: A systematic review. *PLoS ONE* 12: e0172064. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172064>

Lasagna R, Gnone G, Taruffi M, Morri C, Bianchi CN, Parravicini V, Lavorano S (2014) A new synthetic index to evaluate reef coral condition. *Ecological Indicators* 40:1–9. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.12.020>

Le Manach F, Gough C, Harris A, Humber F, Harper S, Zeller D (2012) Unreported fishing, hungry people and political turmoil: The recipe for a food security crisis in Madagascar? *Marine Policy* 36: 218–225. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2011.05.007>

Lenth R (2020) Emmeans: estimated marginal means, aka Least-Squares Means. R Package version 1.4.5.

Lequeux BD, Ahumada-Sempoal MA, López-Pérez A, Reyes-Hernández C (2018) Coral connectivity between equatorial eastern Pacific marine protected areas: A biophysical modeling approach. *PLoS ONE* 13(8):e0202995. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202995>

Lirman D (2001) Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs* 19:392–399. <https://doi.org/10.1007/s003380000125>

Long S (2017) Short-term impacts and value of a periodic no take zone (NTZ) in a community-managed small-scale lobster fishery, Madagascar. *PLoS ONE* 12(5): e0177858. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177858>

Loya Y, Sakai K, Yamazato K, Nakano Y, Sambali H, van Woesik R (2001) Coral bleaching: the winners and the losers. *Ecology Letters* 4: 122–131

M

Magdaong ET, Fujii M, Yamano H, Licuanan WY, Maypa A, Campos WL, Alcala AC, White AT, Apistar D, Martinez R (2014) Long-term change in coral cover and the effectiveness of marine protected areas in the Philippines: a meta-analysis. *Hydrobiologia* 733:5–17. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1720-5>

Magris RA (2021) Effectiveness of Large-Scale Marine Protected Areas in the Atlantic Ocean for Reducing Fishing Activities. *Frontiers in Marine Science* 8:711011. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.711011>

Mahafina J (2011) Perception et comportements des pêcheurs pour une gestion durable de la biodiversité et de la pêche récifale : Application au niveau des réserves marines temporaires du Sud-Ouest de Madagascar. Ph.D. Thesis, University of Toliara, Toliara, Madagascar.

Maharavo J, Razafinjatovo P, Oliver TA, Rabearisoa A (2011) A marine biodiversity assessment of the extreme Northeast of Madagascar. Conservation International, Antananarivo. 80 pp.

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>

Maina J, de Moel H, Vermaat JE, Bruggemann JH, Guillaume MM, 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. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.06.027>

- Maina J, Venus V, McClanahan TR, Ateweberhan M (2008) Modelling susceptibility of coral reefs to environmental stress using remote sensing data and GIS models. *Ecological modelling* 212: 180–199. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.10.033>
- Martinez AP (2020) Pairwise Adonis: Pairwise multilevel comparison using ADONIS. R Package version 0.4.
- Matsuda SB, Huffmyer AS, Lenz EA, Davidson JM, Hancock JR, Przybylowski A, Innis T, Gates RD, Barott KL (2020) Coral Bleaching Susceptibility Is Predictive of Subsequent Mortality Within but Not Between Coral Species. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8: 178. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00178>
- Mattio L, Bolton JJ, Anderson RJ (2015) Contribution to the revision of the genus *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) in Madagascar using morphological and molecular data. *Cryptogamie, Algologie* 36(2): 143-169. <https://doi.org/10.7872/crya.v36.iss2.2015.143>
- Maynard JA, McKagan S, Raymundo L, Johnson S, Ahmadi GN, Johnston L, Houk P, Williams GJ, Kendall M, Heron SF, van Hooidek R, Mcleod E, Tracey D, Planes S (2015) Assessing relative resilience potential of coral reefs to inform management. *Biological Conservation* 192:109–119. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.09.001>
- Maynard JA, Marshall PA, Johnson JE, Harman S (2010) Building resilience into practical conservation: identifying local management responses to global climate change in the southern Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 29: 381–391. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0603-8>
- McClanahan TR (2021) Marine reserve more sustainable than gear restriction in maintaining long-term coral reef fisheries yields. *Marine Policy* 128: 104478. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2021.104478>
- McClanahan TR (2007) Testing for correspondence between coral reef invertebrate diversity and marine park designation on the Masoala Peninsula of eastern Madagascar. *Marine and Freshwater Ecosystem*. 17: 409–419. <https://doi.org/10.1002/aqc.775>
- McClanahan TR, Cinner J, Abunge C, Mahatante P, Ramahatratra F, McClanahan T, Cinner J, Abunge C, Rabearisoa A, Mahatante P, Ramahatratra F, Andrianarivelo N (2014a) Perceived benefits of fisheries management restrictions in Madagascar. *Ecology and Society* 19(1): 5. <http://dx.doi.org/10.5751/ES-06080-190105>
- McClanahan TR, Ateweberhan M, Darling E, Graham N, Muthiga N (2014b) Biogeography and Change among Regional Coral Communities across the Western Indian Ocean. *PloS ONE* 9:e93385. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093385>
- McClanahan TR, Donner SD, Maynard JA, MacNeil MA, Graham NA, Maina J, Baker AC, Alemu I JB, Beger M, Campbell SJ (2012) Prioritizing key resilience indicators to support coral reef management in a changing climate. *PLoS ONE* 7(8): e42884. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042884>
- McClanahan TR, Maina JM, Muthiga NA (2011) Associations between climate stress and coral reef diversity in the western Indian Ocean. *Global Change Biology* 17: 2023–2032. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02395.x>

- McClanahan TR, Ateweberhan M, Omukoto J, Pearson L (2009) Recent seawater temperature histories, status, and predictions for Madagascar's coral reefs. *Marine Ecology Progress Series* 380: 117–128. <https://doi.org/10.3354/meps07879>
- McClanahan TR, Ateweberhan M, Graham NAJ, Wilson SK, Sebastián CR, Guillaume MM, Bruggemann JH (2007) Western Indian Ocean coral communities: bleaching responses and susceptibility to extinction. *Marine Ecology Progress Series* 337: 1–13. <https://doi.org/10.3354/meps337001>
- McClanahan T, Polunin N, Done T (2002) Ecological states and the resilience of coral reefs. *Conservation Ecology* 6:18.
- McClanahan TR, Azali MK (2021) Environmental variability and threshold model's predictions for coral reefs. *Frontiers in Marine Science* 1774. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.778121>
- McClanahan TR, Jadot C (2017) Managing coral reef fish community biomass is a priority for biodiversity conservation in Madagascar. *Marine Ecology Progress Series* 580: 169–190. <https://doi.org/10.3354/meps12267>
- McClanahan TR, Obura D (1998) Monitoring, training and assessment of the coral reefs of the Masoala peninsula. Project report to Care-Masoala. 49 pp.
- McCook L (2001) Competition between corals and algal turfs along a gradient of terrestrial influence in the nearshore central Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 19:419–425. <https://doi.org/10.1007/s003380000119>
- McLeod E, Anthony KRN, Mumby PJ, Maynard J, Beeden R, Graham NAJ, Heron SF, Hoegh-Guldberg O, Jupiter S, MacGowan P, Mangubhai S, Marshall N, Marshall PA, McClanahan TR, McLeod K, Nyström M, Obura D, Parker B, Possingham HP, Salm RV, Tamelander J (2019) The future of resilience-based management in coral reef ecosystems. *Journal of Environmental Management* 233: 291–301. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.034>
- McKenna SA, Allen GR (2003) The condition of coral reefs in northwest Madagascar. A Rapid Marine Biodiversity Assessment of the Coral Reefs of Northwest Madagascar. *Bulletin of the Rapid Assessment Program*. 31: 54–67.
- McManus JW, Reyes Jr R B, Nanola Jr CL (1997) Effects of some destructive fishing methods on coral cover and potential rates of recovery. *Environmental management* 21(1):69-78.
- McManus JW, Polsenberg JF (2004) Coral–algal phase shifts on coral reefs: Ecological and environmental aspects. *Progress in Oceanography* 60: 263–279. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2004.02.014>
- McWilliam M, Hoogenboom MO, Baird AH, Kuo C-Y, Madin JS, Hughes TP (2018) Biogeographical disparity in the functional diversity and redundancy of corals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115: 3084–3089. <https://doi.org/10.1073/pnas.1716643115>
- Mellin C, Aaron MacNeil M, Cheal AJ, Emslie MJ, Julian Caley M (2016) Marine protected areas increase resilience among coral reef communities. *Ecology Letters* 19: 629–637. <https://doi.org/10.1111/ele.12598>

- Micheli F, Saenz-Arroyo A, Greenley A, Vazquez L, Espinoza Montes JA, Rossetto M, De Leo GA (2012) Evidence That Marine Reserves Enhance Resilience to Climatic Impacts. *PLoS ONE* 7: e40832. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040832>
- Miller MW, Weil E, Szmant AM (2000) Coral recruitment and juvenile mortality as structuring factors for reef benthic communities in Biscayne National Park, USA. *Coral Reefs* 19(2):115–123.
- Miller KJ, Ayre DJ (2008) Protection of genetic diversity and maintenance of connectivity among reef corals within marine protected areas. *Conservation Biology* 22:1245–1254. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00985.x>
- Mittermeier R, Turner W, Larsen F, Brooks T, Gascon C (2011) Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. *Biodiversity Hotspots*. pp. 3–22
- 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)
- Mora C, Graham NAJ, Nyström M (2016) Ecological limitations to the resilience of coral reefs. *Coral Reefs* 35: 1271–1280. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1479-z>
- Mora C, Sale PF (2011) Ongoing global biodiversity loss and the need to move beyond protected areas: a review of the technical and practical shortcomings of protected areas on land and sea. *Marine Ecology Progress Series* 434: 251–266. <https://doi.org/10.3354/meps09214>
- Morse DE, Hooker N, Morse AN, Jensen RA (1988) Control of larval metamorphosis and recruitment in sympatric agariciid corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 116(3):193-217. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(88\)90027-5](https://doi.org/10.1016/0022-0981(88)90027-5)
- Mosalman YM (2013). Topsis: TOPSIS method for multiple-criteria decision making (MCDM). R package version 1.0. <https://CRAN.R-project.org/package=topsis>
- Moustaka M, Mohring M, Holmes T, Evans R, Thomson D, Nutt C, Stoddart J, Wilson S (2019) Cross-shelf Heterogeneity of Coral Assemblages in Northwest Australia. *Diversity* 11:15. <https://doi.org/10.3390/d11020015>
- Muller-Parker G, D'elia CF, Cook CB (2015) Interactions between corals and their symbiotic algae. In *Coral reefs in the Anthropocene*. Springer, Dordrecht. pp. 99-116.
- Mumby PJ, Steneck RS, Roff G, Paul VJ (2021) Marine reserves, fisheries ban, and 20 years of positive change in a coral reef ecosystem. *Conservation Biology* 35: 1473–1483. <https://doi.org/10.1111/cobi.13738>
- Mumby PJ, Elliott IA, Eakin CM, Skirving W, Paris CB, Edwards HJ, Enriquez S, Iglesias-Prieto R, Cherubin LM, Stevens JR (2011) Reserve design for uncertain responses of coral reefs to climate change. *Ecology letters* 14:132–140. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01562.x>
- Mumby PJ, Harborne AR, Williams J, Kappel CV, Brumbaugh DR, Micheli F, Holmes KE, Dahlgren CP, Paris CB, Blackwell PG (2007a) Trophic cascade facilitates coral recruitment in a marine reserve. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:8362–8367. <https://doi.org/10.1073/pnas.0702602104>

- Mumby PJ, Hastings A, Edwards HJ (2007b) Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature* 450: 98–101. <https://doi.org/10.1038/nature06252>
- Mumby PJ, Dahlgren CP, Harborne AR, Kappel CV, Micheli F, Brumbaugh DR, Holmes KE, Mendes JM, Broad K, Sanchirico JN, Buch K, Box S, Stoffle RW, Gill AB (2006) Fishing, Trophic Cascades, and the Process of Grazing on Coral Reefs. *Science* 311:98–101. <https://doi.org/10.1126/science.1118875>
- Mumby PJ, Anthony KR (2015) Resilience metrics to inform ecosystem management under global change with application to coral reefs. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 1088–1096. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12380>
- Mumby PJ, Bejarano S, Golbuu Y, Steneck RS, Arnold SN, Van Woesik R, Friedlander AM (2013) Empirical relationships among resilience indicators on Micronesian reefs. *Coral Reefs* 32:213–226. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0966-0>
- Mumby PJ, Harborne AR (2010) Marine reserves enhance the recovery of corals on Caribbean reefs. *PloS ONE* 5: e8657. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008657>
- Mumby PJ, Steneck RS (2008) Coral reef management and conservation in light of rapidly evolving ecological paradigms. *Trends in Ecology and Evolution* 23(10):555–563. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.011>
- Myers MR, Ambrose RF (2009) Differences in benthic cover inside and outside marine protected areas on the Great Barrier Reef: influence of protection or disturbance history? *Aquatic Conservation: Marine Freshwater Ecosystems* 19:736–747.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- ## N
- Nadon MO, Griffiths D, Doherty E, Harris A (2008) The Status of Coral Reefs in the Remote Region of Andavadoaka, Southwest Madagascar. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 6: 207–218
- Nash KL, Graham NA, Jennings S, Wilson SK, Bellwood DR (2016) Herbivore cross-scale redundancy supports response diversity and promotes coral reef resilience. *Journal of Applied Ecology* 53: 646–655. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12430>
- Newman SP, Meesters EH, Dryden CS, Williams SM, Sanchez C, Mumby PJ, Polunin NV (2015) Reef flattening effects on total richness and species responses in the Caribbean. *Journal of Animal Ecology* 84:1678–1689. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12429>
- Nicet JB, Pinault MM, Durville P, Mulochau T (2008) Suivi des peuplements ichtyologiques et benthiques d'Andavadoaka. Sud-ouest de Madagascar. État initial des peuplements avant le classement en Aire Marine Protégée (AMP). Rapport technique pour le compte de l'IRD. 46 p.
- Nishikawa A, Katoh M, Sakai K (2003) Larval settlement rates and gene flow of broadcast-spawning (*Acropora tenuis*) and planula-brooding (*Stylophora pistillata*) corals. *Marine Ecology Progress Series* 256: 87–97. <https://doi.org/10.3354/meps256087>

Nordborg FM, Jones RJ, Oelgemöller M, Negri AP (2020) The effects of ultraviolet radiation and climate on oil toxicity to coral reef organisms – A review. *Science of The Total Environment* 720: 137486. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137486>

Nozawa Y, Villanueva RD, Munasik M, Roeroe KA, Mezaki T, Kawai T, Guest J, Arakaki S, Suzuki G, Tanangonan JJB, Ang PO, Edmunds PJ (2021) Latitudinal variation in growth and survival of juvenile corals in the West and South Pacific. *Coral Reefs* 40: 1463–1471. <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02169-9>

Nozawa Y, Lin C-H, Meng P-J (2020) Sea urchins (diadematids) promote coral recovery via recruitment on Taiwanese reefs. *Coral Reefs* 39: 1199–1207. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01955-1>

Nozawa Y, Tokeshi M, Nojima S (2006) Reproduction and recruitment of scleractinian corals in a high-latitude coral community, Amakusa, southwestern Japan. *Marine Biology* 149: 1047–1058. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0285-5>

Nugues MM, Roberts CM (2003) Coral mortality and interaction with algae in relation to sedimentation. *Coral Reefs* 22(4):507–516.

Nyström M, Graham NAJ, Lokrantz J, Norström AV (2008) Capturing the cornerstones of coral reef resilience: linking theory to practice. *Coral Reefs* 27, 795–809. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0426-z>

O

Obura DO (2016) An Indian Ocean centre of origin revisited: Palaeogene and Neogene influences defining a biogeographic realm. *Journal of Biogeography* 43:229–242. <https://doi.org/10.1111/jbi.12656>

Obura D (2013) Review of coral reef monitoring activities in the southwest Indian Ocean. Indian Ocean commission report. 35 pp.

Obura D (2012) The diversity and biogeography of western Indian Ocean reef-building corals. *PLoS ONE* 7: e45013. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045013>

Obura D (2009) Coral reef resilience assessment of the Nosy Hara marine protected area, Northwest Madagascar. Gland, Switzerland: IUCN. 70pp.

Obura D, Gudka M, Samoilys M, Osuka K, Mbugua J, Keith DA, Porter S, Roche R, van Hooidek R, Ahamada S, Araman A, Karisa J, Komakoma J, Madi M, Ravinia I, Razafindrainibe H, Yahya S, Zivane F (2021) Vulnerability to collapse of coral reef ecosystems in the Western Indian Ocean. *Nature Sustainability*. 2021. <https://doi.org/10.1038/s41893-021-00817-0>

Obura D, Bigot L, Benzoni F (2018) Coral responses to a repeat bleaching event in Mayotte in 2010. *PeerJ* 6: e5305. <https://doi.org/10.7717/peerj.5305>

Obura D, Gudka M, Rabi FA, Gian SB, Bijoux J, Freed S, Maharavo J, Mwaura J, Porter S, Sola E, Wickel J, Yahya S, Ahamada S (2017) Coral Reef Status Report for the Western Indian Ocean. Nairobi, Kenya: Global Coral Reef Monitoring Network (GCRMN)/International Coral Reef Initiative. 144pp. [ISBN: 978-99949-0-400-6]

Obura D, Di Carlo G, Rabearisoa A, Oliver T (2011) A Rapid Marine Biodiversity Assessment of the coral reefs of Northeast Madagascar. *RAP Bulletin of Biological Assessment* 61. Conservation International. Arlington, VA. 102 pp. [ISBN: 978-1-934151-46-4]

Obura D, Grimsditch G (2009) Resilience assessment of coral reefs: assessment protocol for coral reefs, focusing on coral bleaching and thermal stress. IUCN working group on Climate Change and Coral Reefs. IUCN, Gland, Switzerland. 70 pages. [ISBN: 978-2-8317-1151-5]

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D (2020) *Vegan: Community Ecology Package*. R Package version 2.5-7.

Oliver T, Oleson K, Ratsimbazafy H, Raberinary D, Benbow S, Harris A (2015) Positive catch and economic benefits of periodic octopus fishery closures: do effective, narrowly targeted actions ‘catalyze’ broader management? *PLoS ONE* 10(6): e0129075. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129075>

Ormsby A, Kaplin BA (2005) A framework for understanding community resident perceptions of Masoala National Park, Madagascar. *Environmental Conservation* 32: 156–164. <https://doi.org/10.1017/S0376892905002146>

Ortiz J-C, Wolff NH, Anthony KRN, Devlin M, Lewis S, Mumby PJ (2018) Impaired recovery of the Great Barrier Reef under cumulative stress. *Science Advances* 4: eaar6127. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aar6127>

Ory NC (2008) Etude des communautés biologiques benthiques et halieutiques au sein de la Baie de Ranobe, Sud-Ouest de Madagascar. Rapport Reef Doctor et WWF. 24 pp.

P

Page CA, Giuliano C, Bay LK, Randall CJ (2021) High survival following bleaching highlights the resilience of a highly disturbed region of the Great Barrier Reef. *bioRxiv*, preprint. <https://doi.org/10.1101/2021.10.18.464880>

Page CA, Baker D, Harvell C, Golbuu Y, Raymundo L, Neale S, Rosell K, Rypien K, Andras J, Willis B (2009) Influence of marine reserves on coral disease prevalence. *Diseases of Aquatic Organisms* 87: 135–150. <https://doi.org/10.3354/dao02112>

Palumbi S (2003) Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecological Applications* 13, 146–158.

Parkan C, Wu ML (1997) On the equivalence of operational performance measurement and multiple attribute decision making. *International Journal of Production Research* 35: 2963–2988. <https://doi.org/10.1080/002075497194246>

Parravicini V, Villéger S, McClanahan TR, Arias-González JE, Bellwood DR, Belmaker J, Chabanet P, Floeter SR, Friedlander AM, Guilhaumon F, Vigliola L, Kulbicki M, Mouillot D (2014) Global mismatch between species richness and vulnerability of reef fish assemblages. *Ecology Letters* 17:1101–1110. <https://doi.org/10.1111/ele.12316>

Pascoe KH, Fukunaga A, Kosaki RK, Burns JH (2021) 3D assessment of a coral reef at Lalo Atoll reveals varying responses of habitat metrics following a catastrophic hurricane. *Scientific Reports* 11:1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91509-4>

Pauly D, Zeller D (2014) Accurate catches and the sustainability of coral reef fisheries. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 7: 44–51. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.11.027>

Penin L, Adjeroud M (2013) Relative importance of recruitment and post-settlement processes in the maintenance of coral assemblages in an insular, fragmented reef system. *Marine Ecology Progress Series* 473: 149–162. <https://doi.org/10.3354/meps10101>

Penin L, Vidal-Dupiol J, Adjeroud M (2013) Response of coral assemblages to thermal stress: are bleaching intensity and spatial patterns consistent between events? *Environmental Monitoring Assessment* 185:5031–5042. <https://doi.org/10.1007/s10661-012-2923-3>

Penin L, Michonneau F, Carroll A, Adjeroud M (2011) Effects of predators and grazers exclusion on early post-settlement coral mortality. *Hydrobiologia* 663: 259–264. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0569-0>

Penin L, Michonneau F, Baird AH, Connolly SR, Pratchett MS, Kayal M, Adjeroud M (2010) Early post-settlement mortality and the structure of coral assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 408: 55–64. <https://doi.org/10.3354/meps08554>

Penin L, Adjeroud M, Pratchett MS, Hughes TP (2007a) Spatial distribution of juvenile and adult corals around Moorea (French Polynesia): implications for population regulation. *Bulletin of Marine Science* 80: 379–389

Penin L, Adjeroud M, Schrimm M, Lenihan HS (2007b) High spatial variability in coral bleaching around Moorea (French Polynesia): patterns across locations and water depths. *Comptes Rendus Biologies* 330: 171–181. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2006.12.003>

Pereira da Silva A (2019) Brazilian large-scale marine protected areas: Other “paper parks”? *Ocean & Coastal Management* 169: 104–112. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2018.12.012>

Pichon M (1978) Recherches sur les peuplements à dominance d’anthozoaires dans les récifs coralliens de Tuléar (Madagascar). *Atoll Research Bulletin* 222: 1–447. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.222.1>

Pieraccini M, Coppa S, De Lucia GA (2017) Beyond marine paper parks? Regulation theory to assess and address environmental non-compliance. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 27:177–196. <https://doi.org/10.1002/aqc.2632>

Polunin NVC, Roberts CM (1993) Greater biomass and value of target coral-reef fishes in two small Caribbean marine reserves. *Marine Ecology-Progress Series* 100: 167–167

Q

Quod JP, Bigot L (2000) Coral bleaching in the Indian Ocean islands: Ecological consequences and recovery in Madagascar, Comoros, Mayotte and Reunion. In *Coral Reef Degradation in the Indian Ocean*. Souter D, Obura D, Linden O (Eds.). CORDIO SAREC Marine Science Program: Stockholm, Sweden. pp. 108–113.

R

R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria. URL <https://www.Rproject.org/>

Rabesandratana HV (1985) About some reef utilizations in Madagascar. Proceedings of the fifth Internactional Coral Reefs Congress, Tahiti. Vol 6

Ralaingita MI, Ennis G, Russell-Smith J, Sangha K, Razanakoto T (2022) The Kere of Madagascar: a qualitative exploration of community experiences and perspectives. *Ecology & Society* 27(1): 42. <https://doi.org/10.5751/ES-12975-270142>

Ramahatratra F (2014) Étude de la capacité de résilience du grand récif de Toliara et de sa gestion durable. Thèse de doctorat en océanologie appliquée, Institut Halieutique et des Sciences Marines, Université de Toliara. 128 p.

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? *JGR Oceans* 126: e2020JC016203. <https://doi.org/10.1029/2020JC016203>

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>

Ranaivomanana LNJ (2006) Identification des conditions d’appropriation de la gestion durable des ressources naturelles et des écosystèmes : « Cas du Grand Récif de Toliara ». Thèse de doctorat. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes et Institut Halieutique et des Sciences Marines, Université de Toliara. 256 pp.

Ranaivoson E (1997) Biodiversité côtière et marine. Monographie nationale sur la biodiversité. UNEP/ONE/ANGAP. pp. 117–136

Randazzo-Eisemann A, Garza-Pérez JR (2022) The effects of coral assemblage shift on reef functions in Akumal, Mexico. *Marine Ecology Progress Series* 695: 53–63. <https://doi.org/10.3354/meps14099>

Randriamanantsoa B, Zavatra JB, Razanakoto I, Razafindratondra F, Lope JC, Bemanaja E (2010) Etude bio-écologique relative à la mise en place des réserves marines et de l’aire marine protégée dans la zone de Salary Nord, région Sud-Ouest de Madagascar. Antananarivo, Madagascar: Wildlife Conservation Society / World Wildlife Fund. 50pp.

Randriamarolaza LYA, Aguilar E, Skrynyk O, Vicente-Serrano SM, Domínguez-Castro F (2021) 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>

Randrianarivo M, Guilhaumon F, Tsilavonarivo J, Razakandrainy A, Philippe J, Botoamananto 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(10): e0275017. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0275017>

- Randrianarivo M, Botosoamananto RL, Guilhaumon F, Penin L, Todinanahary G, Adjeroud M (submitted) Regulation of coral assemblages around Madagascar: Spatial patterns of juvenile and adult abundances and the role of marine reserves. *Marine Environmental Research*.
- Ratsimbazafy RE (2011) L'océan au cœur de la Grande Île : Les aires marines protégées, un outil de développement durable pour Madagascar. In *Madagascar Conservation and Development*. Institute and Museum of Anthropology University of Zurich, Switzerland 6:5.
- Ratsimbazafy H, Lavitra T, Kochzius M, Hugué J (2019) Emergence and diversity of marine protected areas in Madagascar. *Marine Policy* 105: 91–108. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2019.03.008>
- Ratsimbazafy H, Oleson K, Roy R, Raberinary D, Harris A (2016) Fishing site mapping using local knowledge provides accurate and satisfactory results: Case study of Octopus fisheries in Madagascar. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 15: 1–7
- Reaka-Kudla ML, Wilson DE, Wilson EO (1996) *Biodiversity II: understanding and protecting our biological resources*. Joseph Henry Press. 560 pp.
- Reaka-Kudla ML (1997) The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests. *Biodiversity II: Understanding and protecting our biological resources* 2: 551
- Reynolds RW, Rayner NA, Smith TM, Stokes DC, Wang W (2002) An improved in situ and satellite SST analysis for climate. *Journal of Climate* 15: 1609–1625
- Rife AN, Erisman B, Sanchez A, Aburto-Oropeza O (2013) When good intentions are not enough ... Insights on networks of “paper park” marine protected areas. *Conservation Letters* 6: 200–212. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00303.x>
- Ritson-Williams R, Arnold SN, Fogarty ND, Steneck RS, Vermeij MJ, Paul VJ (2009) New perspectives on ecological mechanisms affecting coral recruitment on reefs. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 38: 437. <https://doi.org/10.5479/si.01960768.38.437>
- Roberts KE, Cook CN, Beher J, Treml EA (2021) Assessing the current state of ecological connectivity in a large marine protected area system. *Conservation Biology* 35:699–710. <https://doi.org/10.1111/cobi.13580>
- Roberts CM, O’Leary BC, McCauley DJ, Cury PM, Duarte CM, Lubchenco J, Pauly D, Sáenz-Arroyo A, Sumaila UR, Wilson RW, Worm B, Castilla JC (2017) Marine reserves can mitigate and promote adaptation to climate change. *PNAS* 114: 6167–6175. <https://doi.org/10.1073/pnas.1701262114>
- Roff G, Mumby PJ (2012) Global disparity in the resilience of coral reefs. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 404–413. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.04.007>
- Romero-Torres M, Acosta A, Palacio-Castro AM, Treml EA, Zapata FA, Paz-García DA, Porter JW (2020) Coral reef resilience to thermal stress in the Eastern Tropical Pacific. *Global Change Biology* 26: 3880–3890. <https://doi.org/10.1111/gcb.15126>
- Roper C, Camp E, Edmondson J, Suggett D (2022) Combined impacts of natural recruitment and active propagation for coral population recovery on the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series* 700:95–109. <https://doi.org/10.3354/meps14184>

Ruppert EE, Fox RS, Barnes RD (2004) *Invertebrate zoologie: A functional evolutionary approach*. Thomson, Brooks. 26 pp. [ISBN 0030259827-9780030259821]

S

Sala E, Lubchenco J, Grorud-Colvert K, Novelli C, Roberts C, Sumaila UR (2018) Assessing real progress towards effective ocean protection. *Marine Policy* 91: 11–13. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2018.02.004>

Sala E, Giakoumi S (2018) No-take marine reserves are the most effective protected areas in the ocean. *ICES Journal of Marine Science* 75: 1166–1168. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx059>

Salm, R. V., Smith, S. E., & Llewellyn, G. (2001). *Mitigating the impact of coral bleaching through marine protected area design*. Coral bleaching: Causes, consequences and response. University of Rhode Island: USA. pp. 81-88.

Sammarco PW (1980) *Diadema and its relationship to coral spat mortality: grazing, competition, and biological disturbance*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 45:245–272. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(80\)90061-1](https://doi.org/10.1016/0022-0981(80)90061-1)

SAPM (2009) *Document d'orientation pour la création et la gestion des aires marines protégées à Madagascar*. Ministère de l'Environnement, des Forêts et du Tourisme. 23 pp.

SAMP (2017) *Atlas numérique des aires marines protégées*. <https://www.rebioma.org>

Sarribouette L, Pedersen NE, Edwards CB, Sandin SA (2022) Post-settlement demographics of reef building corals suggest prolonged recruitment bottlenecks. *Oecologia* 199, 387–396. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05196-7>

SDG14 <https://sustainabledevelopment.un.org/sdg14>

Selig ER, Casey KS, Bruno JF (2012) Temperature-driven coral decline: the role of marine protected areas. *Global Change Biology* 18: 1561–1570. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02658.x>

Selig ER, Bruno JF (2010) A global analysis of the effectiveness of marine protected areas in preventing coral loss. *PLoS ONE* 5: e9278. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009278>

Selkoe KA, Blenckner T, Caldwell MR, Crowder LB, Erickson AL, Essington TE, Estes JA, Fujita RM, Halpern BS, Hunsicker ME, Kappel CV, Kelly RP, Kittinger JN, Levin PS, Lynham JM, Mach ME, Martone RG, Mease LA, Salomon AK, Samhuri JF, Scarborough C, Stier AC, White C, Zedler J (2015) Principles for managing marine ecosystems prone to tipping points. *Ecosystem Health and Sustainability* 1(5):1–18. <https://doi.org/10.1890/EHS14-0024.1>

Shouten MW, de Ruijter WPM, van Leeuwen PJ, Ridderinkhof H (2003) Eddies and variability in the Mozambique Channel. *Deep-Sea Research II* 50: 1987–2003. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(03\)00042-0](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(03)00042-0)

Sims CA, Sampayo EM, Mayfield MM, Staples TL, Dalton SJ, Gutierrez-Isaza N, Pandolfi JM (2021) Janzen-Connell effects partially supported in reef-building corals: adult presence interacts with settler density to limit establishment. *Oikos* 130:1310–1325. <https://doi.org/10.1111/oik.08110>

Singh RK, Benyoucef L (2011) A fuzzy TOPSIS based approach for e-sourcing. *Engineering Applications of Artificial Intelligence* 24:437–448. <https://doi.org/10.1016/j.engappai.2010.09.006>

Smith JN, Mongin M, Thompson A, Jonker MJ, De'ath G, Fabricius KE (2020) Shifts in coralline algae, macroalgae, and coral juveniles in the Great Barrier Reef associated with present-day ocean acidification. *Global Change Biology* 26: 2149–2160. <https://doi.org/10.1111/gcb.14985>

Smith CL, Tyler JC (1973) Direct observations of resource sharing in coral reef fish. *Helgolander Wiss. Meeresunters* 24, 264–275. <https://doi.org/10.1007/BF01609517>

Sorokin YI (1995) *Coral Reef Ecology*. Heldmaier G, Lange OL, Mooney HA, Soomer U (Eds.). Springer Science and Business Media. Vol 102. 465 pp.

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. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpol.2017.05.014>

Spalding MD, Ravilious C, Green EP (2001) *World Atlas of Coral Reefs*. University of California Press, Berkeley, California. 416 p. [ISBN 978-0520232556]

Stamoulis KA, Delevaux JM (2015) Data requirements and tools to operationalize marine spatial planning in the United States. *Ocean and Coastal Management* 116:214–223. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2015.07.011>

Stanley GD (2003) The evolution of modern corals and their early history. *Earth-Science Reviews* 60: 195–225

Steneck RS, Mumby PJ, MacDonald C, Rasher DB, Stoye G (2018) Attenuating effects of ecosystem management on coral reefs. *Science Advances* 4:eaa05493. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aao5493>

Strain EMA, Edgar GJ, Ceccarelli D, Stuart-Smith RD, Hosack GR, Thomson RJ (2019) A global assessment of the direct and indirect benefits of marine protected areas for coral reef conservation. *Diversity and Distributions* 25: 9–20. <https://doi.org/10.1111/ddi.12838>

Swallow JC, Fioux M, Schott F (1988) The boundary currents east and north of Madagascar: geostrophic currents and transports. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 93(C5): 4951–4962. <https://doi.org/10.1029/jc093ic05p04951>

Sweatman H (2008) No-take reserves protect coral reefs from predatory starfish. *Current Biology* 18: R598.

T

Tanner JE (1995) Competition between scleractinian corals and macroalgae: An experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 190:151–168. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(95\)00027-O](https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00027-O)

Tebben J, Motti CA, Siboni N, Tapiolas DM, Negri AP, Schupp PJ, Kitamura M, Hatta M, Steinberg PD, Harder T (2015) Chemical mediation of coral larval settlement by crustose coralline algae. *Scientific reports* 5:1–11. <https://doi.org/10.1038/srep10803>

Tebbett SB, Morais RA, Goatley CHR, Bellwood DR (2021) Collapsing ecosystem functions on an inshore coral reef. *Journal of Environmental Management* 289: 112471. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112471>

Thomassin BA (1971) Revue bibliographique des travaux de la Station Marine de Tuléar (République Malgache) 1961–1970. *Téthys* 3–50

Thompson A, Martin K, Logan M (2020) Development of the coral index, a summary of coral reef resilience as a guide for management. *Journal of Environmental Management* 271:111038. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111038>

Thomson DP, Babcock RC, Evans RD, Feng M, Moustaka M, Orr M, Slawinski D, Wilson SK, Hoey AS (2021) Coral larval recruitment in north-western Australia predicted by regional and local conditions. *Marine Environmental Research* 168:05318. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105318>

Tkachenko KS, Dung VV, Ha VT, Huan NH (2022) Coral reef collapse in South-Central Vietnam: a consequence of multiple negative effects. *Aquatic Ecology* 1-19. <https://doi.org/10.1007/s10452-022-09994-2>

Todinanahary GGB, Hasintantely N, Eeckhaut I, Lavitra T (2021) First evaluation of coral recruitment in Madagascar. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 20: 47–62. <http://dx.doi.org/10.4314/wiojms.v20i1.5>

Todinanahary GG, Refoty ME, Terrana L, Lavitra T, Eeckhaut I (2018) Previously unlisted scleractinian species recorded from the Great Reef of Toliara, southwest Madagascar. *West. Indian Ocean J. Mar. Sci.* 2018, 17, 67. <https://doi.org/10.4314/wiojms>

Todinanahary GGB, Behivoke F, Nomenisoa AL, Ravelojaona DK, Rakotoson AT, Tatangirafeno S, Rakotonjanahary F, Tsiresy G, Mara ER, Eeckhaut I (2016) Inventaire et étude de faisabilité de sites propices à l'algoculture, l'holothuriculture, la gestion de l'exploitation de poulpes et de crabes dans la région Atsimo Andrefana. MHS—PRU (Contrat n 166/C/PIC2/2016) Report. Toliara, Madagascar.

Torda G, Donelson JM, Aranda M, Barshis DJ, Bay L, Berumen ML, Bourne DG, Cantin N, Foret S, Matz M, Miller DJ, Moya A, Putnam HM, Ravasi T, van Oppen MJH, Thurber RV, Vidal-Dupiol J, Woolstra CR, Watson S-A, Whitelaw E, Willis BL, Munday PL (2017) Rapid adaptive responses to climate change in corals. *Nature Climate Change* 7: 627–636. <https://doi.org/10.1038/NCLIMATE3374>

Toth LT, Van Woesik R, Murdoch TJT, Smith SR, Ogden JC, Precht WF, Aronson RB (2014) Do no-take reserves benefit Florida's corals? 14 years of change and stasis in the Florida Keys National Marine Sanctuary. *Coral Reefs* 33:565–577. <https://doi.org/10.1007/s00338-014-1158-x>

Trapon ML, Pratchett MS, Hoey AS (2013) Spatial Variation in Abundance, Size and Orientation of Juvenile Corals Related to the Biomass of Parrotfishes on the Great Barrier Reef, Australia. *PLoS ONE* 8:e57788. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057788>

U

UNEP-WCMC, IUCN (2022) Protected Planet: The World Database on Protected Areas (WDPA) [On-line], May 2021. UNEP-WCMC and IUCN, Cambridge. Available at: www.protectedplanet.net

UNEP-Nairobi Convention, WIOMSA (2021) Western Indian Ocean marine protected areas outlook: Towards achievement of the Global Biodiversity Framework Targets. Nairobi, Kenya: UNEP and WIOMSA. 298 pp.

Urbina-Barreto I, Elise S, Guilhaumon F, Bruggemann JH, Pinel R, Kulbicki M, Vigliola L, Mou-Tham G, Mahamadaly V, Facon M, Bureau S, Peignon C, Dutrieux E, Garnier R, Penin L, Adjeroud M (2022) Underwater photogrammetry reveals new links between coral reefscape traits and fishes that ensure key functions. *Ecosphere* 13:e3934. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3934>

Urbina-Barreto I, Chiroleu F, Pinel R, Fréchon L, Mahamadaly V, Elise S, Kulbicki M, Quod J-P, Dutrieux E, Garnier R, Henrich Bruggemann J, Penin L, Adjeroud M (2021) Quantifying the shelter capacity of coral reefs using photogrammetric 3D modeling: From colonies to reefscales. *Ecological Indicators* 121: 107151. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107151>

V

Vacelet J, Vasseur P (1971) Eponges des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar). *Tethys Supplément* 1: 51-125

van der Ven RM, Ratsimbazafy HA, Kochzius M (2022) Large-scale biogeographic patterns are reflected in the genetic structure of a broadcast spawning stony coral. *Coral Reefs* 1-14. <https://doi.org/10.1007/s00338-022-02220-3>

van Oppen MJH, Gates RD (2006) Conservation genetics and the resilience of reef-building corals. *Molecular Ecology* 15:3863–3883. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03026.x>

Vermeij MJA (2005) Substrate composition and adult distribution determine recruitment patterns in a Caribbean brooding coral. *Marine Ecology Progress Series* 295:123-133.

Vermeij MJA, Dailer ML, Smith CM (2011) Crustose coralline algae can suppress macroalgal growth and recruitment on Hawaiian coral reefs. *Marine Ecology Progress Series* 422:1–7. <https://doi.org/10.3354/meps08964>

Vermeij MJA, Fogarty ND, Miller MW (2006) Pelagic conditions affect larval behavior, survival, and settlement patterns in the Caribbean coral *Montastraea faveolata*. *Marine Ecology Progress Series* 310: 119–128

Veron JEN (2005) Darwin Medal presentation: Corals-seeking the big picture. *Coral Reefs* 25: 3–6

Veron JEN (2000) Corals of the world. Australian Institute of Marine Science. Volume 1 [ISBN: 0 642 32236 8]

Veron JEN (1995) Corals in space and time: The biogeography and evolution of the Scleractinia. Cornell University Press, New York. 321 pp.

Veron JEN, Stafford-Smith M, DeVantier L, Turak E (2015) Overview of distribution patterns of zooxanthellate Scleractinia. *Frontiers in Marine Science* 1: 1–19. <https://doi.org/10.3389/fmars.2014.00081>

Veron JEN, Turak E (2003) Reef corals of Northwest Madagascar. In: A Rapid Marine Biodiversity Assessment of Northwest Madagascar. McKenna SA, Allen GR (Eds.). Bulletin of the Rapid Assessment Program 31, Conservation International: Washington, DC, USA. pp. 26–31.

Vincent IV, Hincksman CM, Tibbetts IR, Harris A (2011) Biomass and abundance of herbivorous fishes on coral reefs off Andavadoaka, Western Madagascar. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 10: 83-99-99.

Visconti P, Butchart SHM, Brooks TM, Langhammer PF, Marnewick D, Vergara S, Yanosky A, Watson JEM (2019) Protected area targets post-2020. *Science* 364: 239-241. <https://doi.org/10.1126/science.aav6886>

W

Wakwella A, Mumby PJ, Roff G (2020) Sedimentation and overfishing drive changes in early succession and coral recruitment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287: 20202575. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2575>

Wang TC, Chang TH (2007) Application of TOPSIS in evaluating initial training aircraft under a fuzzy environment. *Expertise System with Application* 33:870-880. <https://doi.org/10.1016/j.eswa.2006.07.003>

WCS (2014) Plan d'aménagement et de gestion de l'Aire Marine Protégée SOARIAKE. 74 pp.

Webster FJ, McMahon K (2002) An assessment of coral reefs in northwest Madagascar. In: Lindén O, Souter D, Wilhelmsson D, Obura D (Eds.). *Coral reef degradation in the Indian ocean: Status report*. 190-201.

Weeks R, Jupiter SD (2013) Adaptive comanagement of a marine protected area network in Fiji. *Conservation Biology* 27: 1234-1244. <https://doi.org/10.1111/cobi.12153>

West JM, Salm RV (2003) Resistance and resilience to coral bleaching: Implications for coral reef conservation and management. *Conservation Biology* 17: 956-967

White A, Courtney CA (2004) Policy instruments for coral reef management and their effectiveness. In: *Economic valuation and policy priorities for sustainable management of coral reefs*. Ahmed M, Chong CK, Cesar H (eds). World Fish Center Conference Proceedings. 20 pp.

Whitman TN, Negri AP, Bourne DG, Randall CJ (2020) Settlement of larvae from four families of corals in response to a crustose coralline alga and its biochemical morphogens. *Scientific Report* 10: 16397. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73103-2>

Wickel J, Nicet JB (2017) Analyse des écosystèmes marins de l'île de Sainte-Marie, Madagascar. Rapport MAREX pour le compte du Groupe de Recherche et d'Echanges Technologiques. 48 p.

Wilkinson C (2008) Status of coral reefs of the world: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia. 296 p.

Wilkinson C, Salvat B (2012) Coastal resource degradation in the tropics: Does the tragedy of the commons apply for coral reefs, mangrove forests and seagrass beds. *Marine Pollution Bulletin* 64: 1096-1105. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.01.041>

Williams GJ, Graham NA, Jouffray J-B, Norström AV, Nyström M, Gove JM, Heenan A, Wedding LM (2019) Coral reef ecology in the Anthropocene. *Functional Ecology* 33: 1014-1022. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13290>

Williams GJ, Smith JE, Conklin EJ, Gove JM, Sala E, Sandin SA (2013) Benthic communities at two remote Pacific coral reefs: effects of reef habitat, depth, and wave energy gradients on spatial patterns. *PeerJ* 1: e81. <https://doi.org/10.7717/peerj.81>

Williams ID, White DJ, Sparks RT, Lino KC, Zamzow JP, Kelly ELA, Ramey HL (2016) Responses of Herbivorous Fishes and Benthos to 6 Years of Protection at the Kahekili Herbivore Fisheries Management Area, Maui. *PLOS ONE* 11:e0159100. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159100>

Woodhead AJ, Hicks CC, Norström AV, Williams GJ, Graham NA (2019) Coral reef ecosystem services in the Anthropocene. *Functional Ecology* 33: 1023–1034. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13331>

World Bank (2013). Madagascar Country Environmental Analysis (CEA). Taking stock and moving forward. pp. 139.

Wright LS (2022) Small no-take areas benefit hard corals more than regulation through fishing permits. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 1-8. <https://doi.org/10.1002/aqc.3814>

WWF (2006) Rapport final des diagnostics marin et socio-économique dans la zone du système corallien de Toliara. Projet MG0885. 50 pp.

Y

Yue Z (2011) An extended TOPSIS for determining weights of decision makers with interval numbers. *Knowledge Based Systems* 24:146–153. <https://doi.org/10.1016/j.knosys.2010.07.014>

Z

Zinke J, Gilmour JP, Fisher R, Puotinen M, Maina J, Darling E, Stat M, Richards ZT, McClanahan TR, Beger M (2018) Gradients of disturbance and environmental conditions shape coral community structure for south-eastern Indian Ocean reefs. *Diversity and Distributions* 24:605–620. <https://doi.org/10.1111/ddi.12714>

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. <https://doi.org/10.3727/154427321X16223819324721>

Zupan M, Bulleri F, Evans J, Frascchetti S, Guidetti P, Garcia-Rubies A, Sostres M, Asnaghi V, Caro A, Deudero S, Goñi R, Guarnieri G, Guilhaumon F, Kersting D, Athina K, Kruschel C, Macic V, Mangialajo L, Mallol Martínez S, Claudet J (2018) How good is your marine protected area at curbing threats? *Biological Conservation* 221: 237–245. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.03.013>

Zuur AF, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer New York. 563 pp. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>. [ISSN 1431-8776 ; ISBN 978-0-387-87457-9]

Zvuloni A, Van Woesik R, Loya Y (2010) Diversity partitioning of stony corals across multiple spatial scales around Zanzibar Island, Tanzania. *PLoS ONE* 5:e9941.

ANNEXES

Annexe 1. Liste des aires marines protégées à Madagascar (adapté à partir de UNEP Nairobi et WIOMSA 2021)

Nom	Caractéristiques	Organismes gestionnaires	Objectifs de gestion
Ambatoatsinanana	Localisation : Sainte Luce, région Anosy IUCN : Catégorie V Superficie : 7 km ² NTZ : 4,70 km ² Décret MEEF n° 2015-778 du 28 avril 2015	Cogérée par Qit Madagascar et une communauté locale	Préserver les services écosystémiques Promouvoir la restauration des écosystèmes, la science et l'éducation Développer le tourisme
Ambodivahibe	Localisation : au Sud-est d'Antsiranana IUCN : Catégorie V Superficie : 466 km ² NTZ : 39 km ² Décret MEEF n° 2015/753 du 23 avril 2015	Cogérée entre Conservation International (CI) et une communauté locale	Zone de pêche gérée durablement Conservation de biodiversité marine Développement du tourisme et d'autres activités alternatives à la pêche
Ankarea	Localisation : dans les archipels des Mitsio IUCN : Catégorie V Superficie : 1 355 km ² NTZ : 137 km ² Décret MEEF n° 2015/721 du 21 avril 2015	Cogérée entre Wildlife Conservation Society (WCS) et une communauté locale	Maintenir l'intégrité écologique Améliorer les conditions de vie des communautés locales
Ankivonjy	Localisation : au Sud-ouest de Nosy-Be IUCN : catégorie V Superficie : 1 394 km ² NTZ : 143 km ² Décret n° 2015/722 du 21 avril 2015	Cogérée entre WCS et une communauté locale	Maintenir l'intégrité écologique Améliorer les conditions de vie des communautés locales
Antrema	Localisation : Mitsinjo, région Boeny IUCN : Catégorie IV Superficie : 204 km ² NTZ : Non défini Décret MEEF n° 2015/712 du 21 avril 2015	Gérée auparavant par le Muséum National d'Histoire Naturel et léguée aux communautés locales.	Pas d'information
Kirindi Mite	Localisation : Morondava, région Menabe IUCN : Catégorie II Superficie : 1 562 km ² NTZ : 453 km ² Décret MEEF n° 2015/735 du 21 avril 2015	Gérée par MNP, en collaboration avec une Comité d'Orientation et de Soutien de l'Aire Protégée (COSAP) et un Comité Locale du Parc (CLP)	Conservation de la biodiversité Promouvoir la recherche et l'écotourisme
Lokobe	Localisation : Nosy-Be IUCN : Catégorie II Superficie : 7,40 km ² NTZ : Non définie Décret MEEF n° 2011/500 du 6 Septembre 2011	Gérée par MNP, en collaboration avec une Comité d'Orientation et de Soutien de l'Aire Protégée (COSAP) et un Comité Locale du Parc (CLP)	Conservation de la biodiversité
Loky Manambato	Localisation : Iharagna, région SAVA IUCN : Catégorie V Superficie : 2 484 km ² NTZ : 40,36 km ² Décret MEEF n° 2015/759 du 28 avril 2015	Cogérée par l'association national Fanamby et les communautés locale	Protection de la richesse et de l'originalité des habitats Ecotourisme Financement approprié
Mahavavy Kinkony	Localisation : Mitsinjo, région Boeny IUCN : Catégorie V Superficie : 351 km ² NTZ : 175 km ² Décret MEEF n° 2015/718 du 21 avril 2015	Cogérée entre l'association national Asity et une communauté locale	Assurer la viabilité de la biodiversité Assurer l'utilisation durable des ressources Promouvoir l'écotourisme et le développement économique de la région

Mananara Nord	Localisation : Mananara, région Analanjirofo IUCN : Catégorie II Superficie : 241,56 km ² NTZ : Non définie Décret MEEF n° 89/216 du 25 juillet 1989	Gérée par MNP, en collaboration avec un COSAP et un CLP	Conservation de la biodiversité Ecotourisme Promotion des activités alternatives pour la communauté locale
Masoala	Localisation : Masoala Composé de 3 parcelles marines dont Masoala, Tampolo et Tanjona IUCN : Catégorie II Superficie : 2 405 km ² NTZ : 100 km ² Décret MEEF n° 94/141 du 2 mars 1997	Gérée par MNP, en collaboration avec un COSAP et un CLP	Conservation de la biodiversité
Menabe Antimena	Localisation : Morondava, région Menabe IUCN : Catégorie V Superficie : 2 019 km ² NTZ : 436,76 km ² Décret MEEF n° 2015/762 du 28 avril 2015	Gérée par l'association Fanamby, WWF, MNP et le Centre National de Formation, d'Etude et de Recherche en Environnement	Assurer la viabilité de la biodiversité Assurer l'utilisation durable des ressources naturelles pour le bien-être des communautés locales
Nosy Antsoha	Localisation : Nosy-Be IUCN : Catégorie V Superficie : 0,28 km ² NTZ : Non définie Décret MEEF n° 2015/764 du 28 avril 2015	Gérée par Lemuria Land	Pas d'information
Nosy Hara	Localisation au Sud-ouest d'Antsiranana, IUCN : Catégorie II Superficie : 1 257 km ² NTZ : 300 km ² Décret MEEF n° 2011/497 du 6 juillet 2011	Gérée par MNP, en collaboration avec un COSAP et un CLP	Maintien de la couverture corallienne, mangrove et herbiers Aucun braconnage d'oiseau et de tortue
Nosy Mangabe	Localisation : Maroantsetra, baie d'Antongil IUCN : Catégorie II Superficie : 5,95 km ² NTZ : Non définie Décret MEEF n° 2015/775 du 28 avril 2015	Gérée par MNP, en collaboration avec un COSAP et un CLP	Conservation de la biodiversité Ecotourisme Promotion des activités alternatives pour la communauté locale
Nosy Tanihely	Localisation : Nosy-Be IUCN : Catégorie II Superficie : 1,71 km ² NTZ : 0,38 km ² Décret MEEF 2011/499 du 6 septembre 2011	Gérée par MNP, la commune et l'office du tourisme de Nosy-Be	Conservation Ecotourisme Recherches Utilisation appropriée des ressources naturelles Développement des communautés locale
Nosy-Ve Androka	Localisation : au Sud de Toliara IUCN : Catégorie II Superficie : 912 km ² NTZ : 456 km ² Décret MEEF n° 2015-717 du 21 avril 2015	Gérée par MNP, en collaboration avec un COSAP et un CLP	Conservation de la biodiversité Promotion de la recherche et de l'écotourisme
Ranobe	Localisation : au Nord de Toliara IUCN : Non définie Superficie : 376 km ² NTZ : Non définie Décret MEEF n° 2015/808 du 5 mai 2015	Gérée par le ministère des eaux et forêts, en collaboration avec Reef Doctor	Pas d'information
Sahamalaza Nosy Radama	Localisation : Maromandia, région Sofia IUCN : Catégorie II Superficie 240,27 km ² NTZ : Non définie	Gérée par MNP, en collaboration avec un COSAP et un CLP	Conservation de la biodiversité Ecotourisme Promotion de la science

	Décret MEEF n° 2007/247 du 19 mars 2007		Promotion des activités alternatives pour la communauté locale
Soariake	Localisation : Salary Nord, région Atsimo Andrefana IUCN : Catégorie V Superficie : 383 km ² NTZ : 0,35 km ² Décret MEEF n° 2015-723 du 21 avril 2015	Cogérée entre WCS l'association locale Soariake	Maintenir l'intégrité écologique Assurer l'utilisation durable des ressources naturelles pour le bien-être des communautés locales
Tsimembo Manambolomaty	Localisation : région Melaky IUCN : Catégorie V Superficie : 626 km ² NTZ : 7 km ² Décret MEEF n° 2015/715 du 21 avril 2015	Gérée par The Peregrine Fund, Durrell Wildlife Trust et des communautés locales	Conservation des oiseaux, tortues et chauve-souris Maintien des stocks de poissons
Velondriake	Localisation : Andavadoake, région Atsimo Andrefana IUCN : Catégorie V Superficie : 688 km ² NTZ : Non définie Décret MEEF n° 2015/752 du 28 avril 2015	Cogérée entre l'association locale Velondriake et Blue ventures	Gestion des ressources naturelles Pérenniser les moyens de subsistance et le bien être des communautés locales

Annexe 2. Liste des coraux durs et de leurs traits d’histoire de vie (Darling et al. 2012). Pour certains genres renfermant des espèces aux traits d’histoires de vie différents, le nombre d’espèces de chaque trait est indiqué (estimé à partir de données de la province Afrique-Inde publiées par Keith et al. 2013). TS : tolérant aux stress ; G : généraliste ; C : compétitif ; O : opportuniste.

Genres	Traits d'histoire de vie
<i>Acanthastrea</i>	Tolérant aux stress
<i>Acropora</i>	Compétitif
<i>Acropora</i> massif	Compétitif
<i>Acropora</i> branchu	Compétitif
<i>Alveopora</i>	Tolérant aux stress
<i>Astreopora</i>	Tolérant aux stress
<i>Caulastrea</i>	Tolérant aux stress
<i>Coeloseris</i>	1TS, 1G
<i>Coscinaraea</i>	Généraliste
<i>Ctenactis</i>	Tolérant aux stress
<i>Cycloseris</i>	Tolérant aux stress
<i>Cyphastrea</i>	Généraliste
<i>Diploastrea</i>	Tolérant aux stress
<i>Echinophyllia</i>	Tolérant aux stress
<i>Echinopora</i>	Généraliste
<i>Echinopora</i> massif	Généraliste
<i>Echinopora</i> tabulaire	Généraliste
<i>Euphyllia</i>	Tolérant aux stress
<i>Favia</i>	Tolérant aux stress
<i>Favites</i>	Tolérant aux stress
<i>Fungia</i>	Tolérant aux stress
<i>Galaxea</i>	Tolérant aux stress
<i>Gardineroseris</i>	Tolérant aux stress
<i>Goniastrea</i>	Tolérant aux stress
<i>Goniopora</i>	Tolérant aux stress
<i>Halomitra</i>	Tolérant aux stress
<i>Heliofungia</i>	Tolérant aux stress
<i>Hydnophora</i>	1C, 2G
<i>Hydnophora</i> branchu	Compétitif
<i>Hydnophora</i> massif	Généraliste
<i>Hydnophora</i> tabulaire	Généraliste
<i>Isopora</i>	1C, 3G

Genres	Traits d'histoire de vie
<i>Isopora</i> massif	Généraliste
<i>Leptastrea</i>	Opportuniste
<i>Leptoria</i>	Tolérant aux stress
<i>Leptoseris</i>	1TS, 1G
<i>Lobophyllia</i>	Tolérant aux stress
<i>Merulina</i>	Généraliste
<i>Montastrea</i>	Tolérant aux stress
<i>Montipora</i>	1C, 3G, 1TS
<i>Montipora</i> massif	3G, 1TS
<i>Montipora</i> tabulaire	Compétitif
<i>Mycedium</i>	Généraliste
<i>Oulophyllia</i>	Tolérant aux stress
<i>Oxypora</i>	1TS, 1G
<i>Pachyseris</i>	Généraliste
<i>Pavona</i>	Généraliste
<i>Pavona</i> massif	Généraliste
<i>Pectinia</i>	1TS, 1G
<i>Physogyra</i>	Tolérant aux stress
<i>Platygyra</i>	Tolérant aux stress
<i>Plerogyra</i>	Tolérant aux stress
<i>Plesiastrea</i>	Tolérant aux stress
<i>Pocillopora</i>	3G, 1O
<i>Porites</i>	4TS, 2O
<i>Porites</i> branchu	Opportuniste
<i>Porites</i> massif	Tolérant aux stress
<i>Psammocora</i>	Généraliste
<i>Seriatopora</i>	Opportuniste
<i>Stylophora</i>	Opportuniste
<i>Symphyllia</i>	Tolérant aux stress
<i>Synarea</i>	Opportuniste
<i>Turbinaria</i>	Généraliste

Annexe 3. Abondance (moyenne \pm erreur-type) des colonies coralliennes adultes des différents genres recensés aux 18 stations établies dans les trois régions. La codification des stations a été abrégée comme suit : les deux premières lettres indiquent la région (NE pour Masoala au nord-est, NW pour Nosi-Be au nord-ouest, et SW pour Salary Nord au sud-ouest), le nombre (1 à 6) différencie les six stations de chaque région, et NTZ ("No-Take Zone") distingue les stations dans les zones non pêchées.

Genus	NE1-NTZ	NE2-NTZ	NE3-NTZ	NE4	NE5	NE6	NW1-NTZ	NW2-NTZ	NW3-NTZ	NW4	NW5	NW6	SW1-NTZ	SW2-NTZ	SW3-NTZ	SW4	SW5	SW6
<i>Acantopora</i>	0 (0)	2,67 (1,45)	0,33 (0,33)	1,00 (1,00)	2,00 (0,58)	0 (0)	0 (0)	2,67 (0,33)	0 (0)	1,00 (1,00)	0,33 (0,33)	1,67 (1,67)	0,33 (0,33)	0 (0)	4,00 (2,31)	1,33 (0,88)	0,67 (0,67)	0 (0)
<i>Aeropyra</i>	71,67 (10,41)	3,00 (0,58)	6,67 (0,67)	63 (11,24)	10,33 (3,53)	12 (2,52)	29 (4,93)	44,67 (8,41)	44,67 (7,31)	16,33 (2,85)	13,67 (1,86)	17,33 (1,67)	5,33 (0,88)	16,33 (1,33)	10,00 (1,53)	9,33 (3,18)	10,67 (3,48)	24,33 (4,06)
<i>Asteropora</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,33 (0,33)	0,67 (0,67)	3,00 (1,53)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Coccoloba</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1,33 (1,33)	1,67 (0,88)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1,00 (1,00)	0 (0)
<i>Cyphastrea</i>	5,33 (2,40)	0 (0)	0,67 (0,67)	3,67 (3,18)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	1,67 (1,67)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1,67 (1,67)	0 (0)	0 (0)	4,33 (1,45)	4,33 (1,67)	0 (0)	2,00 (1,15)
<i>Diploastrea</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,67 (0,67)	3,33 (1,33)	2,00 (0,58)	1,00 (1,00)	2,67 (1,20)	5,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Echinopora</i>	0 (0)	4,67 (0,88)	1,67 (0,88)	2,67 (0,88)	12,33 (4,1)	5,00 (1,53)	8,00 (2,08)	7,00 (1,53)	8,67 (2,6)	5,33 (0,67)	6,33 (2,33)	15,00 (3,21)	1,67 (0,88)	4,00 (0)	2,33 (0,88)	0 (0)	2,67 (0,88)	0 (0)
<i>Enaphthia</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Favia</i>	2 (1,53)	7,33 (3,18)	1,33 (0,67)	0 (0)	1,00 (0,58)	0 (0)	0 (0)	3,67 (0,88)	1,67 (0,88)	3,67 (0,88)	1,33 (0,88)	1,33 (0,67)	1,33 (0,33)	3,00 (1,00)	5,33 (0,67)	1,67 (0,33)	0 (0)	2,00 (0)
<i>Favites</i>	11,67 (4,18)	8 (1,53)	6,67 (0,67)	3,33 (1,67)	8,67 (1,76)	6,67 (2,33)	0 (0)	9 (4,93)	2 (1,15)	5,67 (2,96)	0 (0)	3,67 (2,19)	1,67 (0,33)	1,33 (0,33)	3,33 (1,2)	4,67 (0,67)	0,33 (0,33)	3,67 (0,67)
<i>Ptergia</i>	0 (0)	3,00 (1,53)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	6,67 (3,38)	4,33 (2,33)	1,00 (1,00)	0 (0)	4,67 (2,91)	2,67 (1,76)	0 (0)	3,00 (0,58)	1,67 (0,88)	0,67 (0,67)	1,67 (0,88)	0 (0)
<i>Galaxea</i>	8,67 (1,33)	12,00 (4,04)	6,33 (2,03)	3,33 (1,67)	4,67 (2,91)	9,33 (2,19)	2,00 (2,00)	11 (2,08)	9,67 (1,2)	7,33 (2,33)	6,33 (0,33)	18,00 (5,03)	1,67 (1,67)	0,67 (0,67)	0 (0)	2,67 (0,33)	0,67 (0,67)	1,33 (0,33)
<i>Gardinerocoris</i>	0 (0)	1,67 (1,67)	2,00 (0,58)	0 (0)	1,67 (0,67)	0 (0)	0 (0)	1,00 (1,00)	1,00 (1,00)	1,00 (1,00)	0 (0)	2,00 (0,58)	0 (0)	1,00 (1,00)	0 (0)	1,33 (0,33)	0 (0)	0,33 (0,33)
<i>Goniastrea</i>	4,33 (1,20)	0,33 (0,33)	0 (0)	4,33 (2,33)	0 (0)	1,00 (0,58)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,67 (0,67)	1,67 (1,67)	0 (0)	1,33 (1,33)	0 (0)	1,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Goniopora</i>	2,00 (1,15)	2,67 (0,67)	0,33 (0,33)	0 (0)	0,67 (0,33)	0 (0)	0,33 (0,33)	2,00 (2,00)	2,00 (1,15)	2,67 (1,76)	0 (0)	1,67 (1,67)	0 (0)	1,00 (1,00)	2,33 (1,45)	3,33 (0,88)	3,00 (0,58)	1,00 (0,58)
<i>Herpolitha</i>	0 (0)	1,00 (0,58)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1,33 (0,67)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Hydrophora</i>	3,33 (1,76)	0,67 (0,67)	0 (0)	1,00 (1,00)	7,00 (2,08)	0 (0)	0 (0)	1,00 (1,00)	0,67 (0,67)	0,67 (0,67)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Isopora</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,67 (0,67)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Leptastrea</i>	0 (0)	2,00 (1,53)	0,67 (0,33)	3,00 (3,00)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0,67 (0,67)	0 (0)	1,00 (1,00)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Leptoria</i>	3,67 (1,20)	3,00 (0,58)	1,33 (0,67)	0 (0)	2 (0,58)	1,33 (0,88)	4,33 (0,88)	10,67 (1,2)	5,33 (1,86)	4,00 (1,53)	0,67 (0,67)	2,33 (0,33)	1,33 (0,33)	2,67 (0,33)	3,67 (1,76)	0 (0)	4,33 (0,33)	1,33 (0,88)
<i>Leptoseris</i>	0 (0)	0,67 (0,67)	1,00 (1,00)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1,00 (1,00)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0,67 (0,67)	1,00 (1,00)	3,00 (1,53)	7,33 (2,73)	2,33 (1,2)	3,67 (0,33)	0 (0)
<i>Lobophyllia</i>	1,00 (0,58)	4,00 (2,08)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	4,00 (2,08)	3,00 (0,58)	0,67 (0,33)	1,67 (1,2)	1,67 (1,2)	0,67 (0,33)	0,33 (0,33)	2,00 (0,58)	0 (0)	3,67 (0,88)	0 (0)
<i>Merulina</i>	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2,33 (1,20)	1,33 (1,33)	0,67 (0,67)	1,00 (1,00)	4,00 (2,08)	7,00 (7,00)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Millipora</i>	5,67 (2,19)	0,67 (0,67)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1,00 (1,00)	4,67 (1,76)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Montastrea</i>	2,00 (0,58)	1,00 (1,00)	2,33 (1,86)	0 (0)	2,67 (1,76)	0 (0)	0 (0)	1,33 (1,33)	0,67 (0,67)	0,33 (0,33)	0,33 (0,33)	2,00 (1,15)	0,67 (0,67)	0 (0)	2,33 (0,67)	1,33 (0,33)	0 (0)	0,33 (0,33)
<i>Montipora</i>	2,33 (1,45)	6,00 (1,00)	3,33 (0,88)	3,33 (0,33)	8,67 (1,76)	4,00 (1,53)	1,33 (1,33)	1,667 (6,98)	2,367 (2,4)	2,67 (1,76)	6,00 (1,53)	1,00 (0,58)	6,33 (0,33)	6,00 (0,58)	4,00 (0,58)	4,00 (1,00)	3,67 (0,88)	5 (0,58)

Annexe 4. Abondance (moyenne \pm erreur-type) des colonies coralliennes juvéniles des différents genres recensés aux 18 stations établies dans les trois régions. La codification des stations a été abrégée comme suit : les deux premières lettres indiquent la région (NE pour Masoala au nord-est, NW pour Nosi-Be au nord-ouest, et SW pour Salary Nord au sud-ouest), le nombre (1 à 6) différencie les six stations de chaque région, et NTZ ("No-Take Zone") distingue les stations dans les zones non pêchées.

Genus	NE1-NTZ	NE2-NTZ	NE3-NTZ	NE4	NE5	NE6	NW1-NTZ	NW2-NTZ	NW3-NTZ	NW4	NW5	NW6	SW1-NTZ	SW2-NTZ	SW3-NTZ	SW4	SW5	SW6
<i>Acanthastrea</i>	0 (0)	0 (0)	0,67 (0,33)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0,67 (0,67)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	1,00 (1,00)	0,43 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Aeropora</i>	70,67 (1,33)	2,67 (1,20)	31,33 (9,94)	69,33 (13,37)	23,67 (5,55)	10,00 (3,06)	12,00 (1,53)	8,67 (1,76)	6,67 (1,45)	3,67 (0,67)	2,33 (0,88)	5,33 (1,33)	3,33 (0,88)	7,00 (2,08)	2,67 (0,33)	3,86 (1,00)	2,67 (0,67)	6,00 (1,00)
<i>Astrospora</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Coccolanana</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Cyphastrea</i>	1,00 (0,58)	0 (0)	3,67 (1,86)	0,33 (0,33)	2,33 (0,88)	0 (0)	0 (0)	1,67 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3,00 (1,73)	1,57 (0,67)	0 (0)	0 (0)
<i>Diploastrea</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2,67 (1,67)	0,33 (0,33)	0 (0)	0,67 (0,33)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Echinopora</i>	0 (0)	1,00 (1)	1,33 (0,67)	0 (0)	3,33 (1,20)	0,33 (0,33)	0 (0)	2,33 (0,88)	1,67 (0,88)	2,00 (0,58)	1,33 (0,67)	1,33 (0,33)	1,00 (1,00)	0,67 (0,67)	0 (0)	0,29 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)
<i>Enapthia</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Favia</i>	3,00 (1,00)	0,33 (0,33)	1,00 (0,58)	0 (0)	3,33 (1,2)	0 (0)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0,67 (0,67)	0 (0)	1,00 (0,58)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1,14 (0,67)	0 (0)	1,33 (0,33)
<i>Favites</i>	6,33 (3,93)	1,67 (0,33)	1,00 (0,58)	2,00 (1,53)	4,00 (1,53)	2,67 (0,88)	0 (0)	0,67 (0,67)	1,00 (0,58)	2,67 (2,67)	0 (0)	1,67 (0,88)	0 (0)	0 (0)	3,00 (0,58)	2,57 (1,15)	1,67 (0,88)	2,00 (0,58)
<i>Ptergia</i>	0 (0)	1,67 (0,67)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2,00 (2,00)	1,00 (1,00)	0,67 (0,67)	0 (0)	1,67 (0,88)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,57 (0,88)	0,33 (0,33)	0 (0)
<i>Galaxea</i>	17 (8,62)	3,00 (0,58)	1,533 (2,91)	32,67 (5,84)	13,67 (4,63)	11 (3,46)	13,33 (2,85)	1,67 (1,67)	20,67 (5,93)	5,33 (2,6)	2,67 (0,67)	10,67 (3,84)	0,33 (0,33)	0,67 (0,67)	0 (0)	1,43 (2,19)	0,33 (0,33)	7,33 (1,86)
<i>Gardineroseris</i>	0 (0)	1,00 (0,58)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0,29 (0,33)	0 (0)	0 (0)
<i>Goniastrea</i>	0 (0)	0,67 (0,67)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (1,55)	1,29 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Goniopora</i>	1,67 (0,88)	0,67 (0,33)	1,33 (1,33)	0 (0)	2,33 (0,88)	0 (0)	0 (0)	0,33 (0,33)	0,67 (0,67)	1,00 (1,00)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,43 (1)	1,33 (0,67)	0 (0)
<i>Herpolitha</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Hydrophora</i>	0 (0)	0,67 (0,67)	0 (0)	0 (0)	2,00 (1,00)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Isopora</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Leptastrea</i>	1,67 (0,88)	0,67 (0,67)	0,67 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Leptoria</i>	0 (0)	1 (0,58)	0,33 (0,33)	0 (0)	2,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	1,67 (1,2)	0,33 (0,33)	0,33 (0,33)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	1,33 (0,33)	1,33 (0,33)	0,71 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)
<i>Leptoseris</i>	0 (0)	0 (0)	0,67 (0,67)	0 (0)	2,33 (2,33)	0 (0)	0 (0)	0,67 (0,67)	1,67 (1,67)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,67 (0,67)	0,33 (0,33)	4,33 (2,6)	2,29 (0,67)	2,33 (1,86)	0 (0)
<i>Lobophyllia</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2,67 (0,33)	0,67 (0,33)	0,67 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Merulina</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0,33 (0,33)	0,33 (0,33)	2,00 (1,15)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Millipora</i>	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Montastrea</i>	0 (0)	0 (0)	0,67 (0,67)	0 (0)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,67 (0,67)	0,33 (0,33)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,14 (0,33)	0 (0)	0 (0)
<i>Montipora</i>	0 (0)	3 (0,58)	0,33 (0,33)	10 (4,51)	2,00 (1,00)	2,00 (0,58)	0,67 (0,67)	0,67 (0,33)	4,00 (2,52)	1,00 (1,00)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	4,67 (1,33)	3,00 (0,33)	0 (0)	0 (0)

Annexe 5. Pourcentage de recouvrement (moyenne \pm erreur-type) des coraux, macroalgues, algues calcaires encroûtantes, et turf, et biomasse des poissons herbivores enregistrés aux 18 stations établies dans les trois régions. La codification des stations a été abrégée comme suit : les deux premières lettres indiquent la région (NE pour Masoala au nord-est, NW pour Nosy-Be au nord-ouest, et SW pour Salary Nord au sud-ouest), le nombre (1 à 6) différencie les six stations de chaque région, et NTZ ("No-Take Zone") distingue les stations dans les zones non pêchées.

Stations	Recouvrement en coraux (%)	Recouvrement en macroalgues (%)	Recouvrement en CCA (%)	Recouvrement en turf (%)	Biomasse des poissons herbivores (kg.ha ⁻¹)
NE1-NTZ	43,87 (1,75)	9,03 (0,29)	0,78 (0,55)	7,03 (1,07)	114,98 (8,09)
NE2-NTZ	46,27 (5,67)	7,33 (1,68)	1,55 (1,22)	5,13 (1,04)	467,28 (21,20)
NE3-NTZ	26,58 (0,55)	18,77 (2,79)	1,27 (1,27)	10,77 (1,44)	46,71 (9,72)
NE4	36,89 (2,62)	14,19 (1,24)	0,71 (0,71)	10,16 (1,35)	90,69 (16,10)
NE5	39,76 (1,92)	16,36 (4,58)	0,50 (0,29)	10,32 (2,70)	325,64 (86,59)
NE6	27,77 (1,10)	23,07 (6,77)	2,17 (1,17)	10,67 (2,60)	341,59 (111,71)
NW1-NTZ	60,69 (3,90)	13,53 (5,29)	0,51 (0,51)	8,20 (4,92)	17,48 (1,52)
NW2-NTZ	69,84 (4,27)	6,87 (1,07)	0,28 (0,28)	6,12 (0,47)	222,27 (80,50)
NW3-NTZ	59,65 (2,38)	8,55 (0,72)	0,37 (0,37)	7,88 (1,03)	17,13 (5,47)
NW4	42,62 (2,90)	18,87 (1,57)	2,10 (0,82)	10,62 (1,40)	34,58 (6,08)
NW5	45,15 (3,12)	13,71 (0,45)	1,17 (1,17)	7,82 (0,34)	4,74 (0,08)
NW6	46,95 (2,23)	12,94 (2,62)	2,46 (0,61)	7,67 (1,09)	72,28 (3,76)
SW1-NTZ	40,41 (1,07)	12,87 (1,46)	2,09 (0,72)	9,02 (1,94)	43,94 (2,90)
SW2-NTZ	42,50 (2,01)	21,32 (3,32)	1,77 (0,74)	12,37 (1,49)	160,39 (29,65)
SW3-NTZ	46,82 (1,97)	7,60 (0,89)	2,88 (0,39)	5,84 (0,38)	NA
SW4	25,82 (1,36)	16,46 (0,36)	0,97 (0,32)	9,86 (0,75)	79,40 (16,99)
SW5	41,82 (0,65)	9,00 (1,61)	0,59 (0,08)	5,68 (1,01)	34,21 (5,24)
SW6	49,78 (3,07)	10,10 (1,21)	5,18 (0,52)	6,86 (0,25)	NA

Résumé

Les récifs coralliens de Madagascar ont été impactés par de nombreuses perturbations, et des Aires Marines Protégées (AMPs) ont été mises en place pour limiter ce déclin. L'étude de ces récifs a débuté dans les années 1960, mais la plupart des travaux ont concerné l'échelle locale et ont été réalisées avec des méthodologies différentes. Par ailleurs, les capacités de résilience restent peu documentées à Madagascar. Si l'effet positif des AMPs sur les pêcheries côtières a pu être mis en évidence, celui sur les coraux n'a pas été abordé. Dans ce contexte, cette thèse a eu pour objectif d'examiner l'effet des AMPs sur la structure spatiale, les processus de régulation et le potentiel de récupération des assemblages coralliens de Madagascar.

Au total, 18 stations d'étude ont été réparties dans 3 régions : Masoala au nord-est, Nosy-Be au nord-ouest et Salary Nord au sud-ouest. A chaque région, 3 stations ont été mises en place dans des zones pêchées et 3 dans des zones non pêchées. Trois transect-couloirs de 10 m² ont été prospectés à chaque station entre mars et octobre 2020, pour déterminer la composition taxonomique, la richesse générique, l'indice de diversité de Shannon, et l'abondance des colonies adultes et juvéniles. Le recouvrement en corail, en macroalgues, turf et algues calcaires encroûtantes, a été estimé à l'aide de 3 transects de 10 m de long. Le recouvrement en algues, la biomasse des poissons herbivores (quantifiée dans des transect-couloirs de 250 m²), la rugosité du substrat (estimée visuellement en 5 catégories), le niveau de protection (zones pêchées vs. AMPs), et la localisation géographique ont été retenus comme variables explicatives de la structure des assemblages coralliens. Un Indice de Récupération (RI) a été calculé avec la méthode TOPSIS (*Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution*), avec les données sur les coraux, algues et herbivores, et les stress thermiques.

Une forte hétérogénéité des descripteurs coralliens a été mise en évidence aux échelles locale et/ou régionale. A Masoala, des abondances élevées, notamment des taxa tolérants aux stress et compétitifs, comme *Acropora* et *Pocillopora*, ont été enregistrées. Salary Nord est caractérisée par des abondances plus faibles, notamment des taxa compétitifs. A Nosy-Be, une forte diversité, abondance et couverture corallienne a été enregistrée. Des modèles linéaires généralisés ont montré que la structure spatiale était influencée par les herbivores, la rugosité, et la couverture en algues calcaires encroûtantes. Les résultats montrent un effet positif des AMPs sur tous les descripteurs à l'exception de la composition taxonomique. Pour la plupart des genres dominants, la variation spatiale de la densité des juvéniles et adultes est positivement corrélée, ce qui suggère la prépondérance d'un modèle de type « limitation par le recrutement ». A l'exception de *Porites*, la variation spatiale des juvéniles n'est pas influencée par les AMPs, alors qu'un tel effet a été mis en évidence pour les adultes d'*Acropora*, *Montipora*, *Seriatopora* et *Porites*. Une forte variation du RI a été observée, avec un potentiel de récupération plus élevé à Masoala, probablement en lien avec des anomalies de températures moins fréquentes dans cette région. L'effet positif des AMPs sur le RI n'a été observé qu'à Nosy-Be, où la mise en réserve est la plus ancienne (1966) et les mesures de contrôle plus efficaces qu'aux autres AMPs.

Ces résultats plaident pour un renforcement des mesures de conservation, avec des actions focalisées sur le recrutement et les capacités de récupération des assemblages coralliens. Le contrôle de l'application des mesures est un aspect important, et la mise en place d'Aires Marines Gérées Localement paraît être une solution bien adaptée. Ce travail représente une base de référence solide pour suivre l'évolution des récifs de Madagascar, et pour aider les gestionnaires dans leur prise de décision pour leur conservation.

Abstract

Coral reefs of Madagascar have been impacted by numerous disturbances, and Marine Protected Areas (MPAs) have been established to limit this decline. Studies of Madagascar's reefs began in the 1960s, but most of the work has been done at the local scale and with different methodologies. Furthermore, resilience capacities remain largely undocumented in Madagascar. While the positive effect of MPAs on coastal fisheries has been demonstrated, the effect on corals has not been rigorously addressed. In this context, the main objective of this Thesis was to examine the effect of MPAs on the spatial structure, regulation processes and recovery potential of coral assemblages in Madagascar.

A total of 18 study stations were distributed in 3 regions: Masoala in the northeast, Nosy-Be in the northwest and Salary Nord in the southwest. In each region, 3 stations were established in fished areas and three in unfished areas of MPAs. Three 10 m² belt-transects were surveyed at each station between March and October 2020, to determine taxonomic composition, generic richness, Shannon diversity index, and abundance of adult and juvenile corals. The percent cover of corals, macroalgae, turf and crustose coralline algae (CCA) was estimated using three 10 m line transects. Cover of algae, herbivorous fish biomass (quantified using 250 m² belt-transects), substrate rugosity (visual assessment with 5 categories), fishing protection level, and geographic location were selected as explanatory variables of the structure of coral assemblages. Data on corals, algae and herbivorous fishes, coupled with those on thermal stress, allowed the calculation of a Recovery Index (RI) using the TOPSIS (*Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution*) method.

The results showed a strong heterogeneity of all coral descriptors, at local and/or regional scales. At Masoala, high abundances, especially of stress-tolerant and competitive taxa, such as *Acropora* and *Pocillopora*, were recorded. Salary Nord was characterized by lower abundances, especially of competitive taxa. At Nosy-Be, a high diversity, abundance and coral cover was recorded. Generalized linear mixed effects models showed that this spatial structure was mainly influenced by herbivorous fishes, rugosity, and CCA cover. A positive effect of MPAs was also recorded for all descriptors except taxonomic composition. For most dominant genera, spatial variation of juveniles and adults was positively correlated, suggesting a "recruitment-limitation" model, though other taxa seem to be regulated by post-settlement events instead. Except for *Porites*, variation in juvenile density was not influenced by MPAs, whereas such an effect was found for adults of *Acropora*, *Montipora*, *Seriatopora* and *Porites*. A strong variation in RI was observed at local and regional scales, with a higher recovery potential in Masoala, probably related to less frequent temperature anomalies in this region. A positive effect of MPAs on RI was recorded in Nosy-Be, which harbors the oldest unfished areas of Madagascar (since 1966), and where control measures are more effective compared to other regions.

Our results plead for a reinforcement of conservation measures, with actions focused on the protection during coral recruitment processes and on the recovery capacities. Important aspects include enforcement and the establishment of locally managed marine areas (LMMAs), which have proven effective in managing fisheries resources and appear to be a well-suited conservation action in Madagascar. This work represents a solid baseline to assist researchers and managers in monitoring the evolution of coral assemblages and making effective conservation decisions for Madagascar's coral reefs.