

UNIVERSITÉ DES ANTILLES
FACULTÉ DES SCIENCES EXACTES ET NATURELLES

THÈSE DE DOCTORAT
Spécialité : Physiologie et biologie des organismes
Présentée par Aurélien JAPAUD

**Les coraux du genre *Acropora* dans les Petites Antilles :
approches génétiques, écologiques et de conservation**



Soutenue le 30 juin 2017 à Pointe-à-Pitre devant le jury composé de :

Examineurs :

Mme Anne Chenuil	CR, CNRS	Rapporteur
Mme Mireille Harmelin-Vivien	DR, CNRS	Rapporteur
M. Didier Aurelle	MCF, Université Aix-Marseille	Examineur
M. Jean-Louis Mansot	Pr, Université des Antilles	Examineur

Membres invités :

M. Claude Bouchon	Pr, Université des Antilles	Directeur de la thèse
Mme Cécile Fauvelot	CR, IRD	Directrice de la thèse
Mme Malika Trouillefou	MCF, Université des Antilles	



Remerciements

Cette thèse de doctorat est un travail personnel, mais celui-ci n'aurait pas pu être réalisé sans l'aide de nombreuses personnes. Ainsi, avant de présenter mes travaux de recherche, je souhaite remercier toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à l'aboutissement de ce travail.

Tout d'abord, je remercie les membres du jury qui ont accepté d'évaluer ce travail, les deux rapporteurs de cette thèse Anne Chenuil et Mireille Harmelin-Vivien et les deux examinateurs Didier Aurelle et Jean-Louis Mansot. Je les remercie pour leurs remarques, leurs conseils et les questions abordés dans les rapports de thèse et lors de la soutenance.

Je remercie chaleureusement mes deux directeurs de thèse, Claude Bouchon et Cécile Fauvelot, pour m'avoir accompagné, soutenu, conseillé et encouragé tout au long de cette thèse. Je les remercie également pour la confiance, la gentillesse et la générosité qu'ils m'ont témoignées. Je pense avoir été un thésard gâté du début à la fin.

Une partie de ma thèse a été réalisée à Pointe-à-Pitre, au laboratoire de biologie marine de l'Université des Antilles. Je remercie toutes les personnes qui contribuent à rendre ce lieu agréable et propice au travail. Je tiens à remercier Yolande Bouchon-Navaro, Malika Trouillefou, Soazig Lemoine et Pascal Lopez pour m'avoir aidé et conseillé lorsque j'ai fait appel à eux. Je remercie aussi Sébastien Cordonnier pour m'avoir accompagné sur la quasi-totalité des sorties terrains et avoir usé de son ingéniosité lorsque mon sens pratique faisait (souvent) défaut. Je remercie Déborah Le Cocq-Brionne qui a tenu un rôle important concernant l'expérimentation de culture de boutures de coraux à travers le stage qu'elle a réalisé car sans son travail, le chapitre IV n'aurait probablement pas vu le jour. Je remercie également Camille Freschet et Mathilde Guéné pour leur aide lors des sessions de pesées de boutures de coraux. Je tiens en particulier à remercier affectueusement Sébastien, Malika, Jennifer, Aurélie et Silvina pour avoir eu la patience d'écouter mes questions existentielles, de me soutenir et de me divertir quand j'en ai eu besoin.

L'autre partie de ma thèse a été réalisé au centre IRD de Nouméa et je remercie Claude Payri pour m'avoir accueilli comme « l'un des siens » au sein des locaux de l'UMR Entropie. Je suis venu m'initier à la qPCR et découvrir le monde des Symbiodinium auprès d'Héloïse Rouzé que je tiens à remercier pour sa patience et ses conseils en la matière. Sans le savoir, ce premier séjour calédonien de deux mois n'était en fait que le premier. Ainsi, au fil des mois suivants, j'ai eu le plaisir de retourner au centre IRD de Nouméa et de côtoyer un grand nombre de personnages haut en couleur en parcourant ses couloirs. Je tiens à remercier Laurent Millet, Laura Lagourgue et les filles de l'IAC pour leur aide au laboratoire et en particulier Laurent et Laura pour leurs conseils concernant les analyses de données de phylogénie. Je remercie aussi Cristophe Menkès, Hervé Jourdan et Solène Derville pour leurs oreilles attentives, leurs conseils pertinents et leurs coups de pouce en cas de

besoin. Enfin, je remercie toutes ces personnes qui d'un simple sourire et de quelques mots doux savent rendre une journée joyeuse : Denise et Jenny, Anne et Loulou, les lofteurs et bien d'autres.

Je remercie Pauline qui m'a accompagné de près pendant une bonne partie de cette « aventure ». Merci pour les bons moments que l'on a passés ensemble et en particulier de m'avoir fait prendre le temps de découvrir la Nouvelle-Calédonie à ta manière. Merci également pour tes conseils opportuns et pertinents.

Je remercie tous ces « bons copains » de longue date et ceux rencontrés en cours de route plus récemment qui sont toujours là pour passer du bon temps et qui restent là dans les épisodes plus difficiles : Maud, Charlie, Raphaël, P'tit Max, Cyril, Giuseppe...

Je remercie mes parents et ma famille pour m'avoir toujours soutenu dans mes projets alors même que durant ces dernières années je courrais d'un bout à l'autre du monde, en ne m'arrêtant bien souvent qu'en coup de vent pour passer du temps à leurs côtés.

À ma sœur,

*Quand l'étudiant devient thésard
Procrastiner devient un art*

SOMMAIRE

CHAPITRE I. INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
AVANT-PROPOS	1
1. IMPORTANCE DES ÉCOSYSTÈMES RÉCIFEAUX CORALLIENS.....	2
2. DES ÉCOSYSTÈMES MENACÉS	4
2.1. <i>Les facteurs d'origine naturelle</i>	4
2.1.1. Les maladies	4
2.1.2. Les ouragans.....	4
2.2. <i>Les facteurs d'origine anthropique</i>	5
2.2.1. Le changement climatique	5
2.2.2. Autres facteurs d'origine anthropique	6
2.3. « <i>Algal phase shift</i> »	7
2.4. <i>Le déclin important des récifs coralliens caraïbes</i>	7
3. LES MODÈLES D'ÉTUDE	9
3.1. <i>Les coraux Scléactiniaires</i>	9
3.2. <i>Les espèces de coraux caraïbes du genre Acropora</i>	9
3.2.1. <i>Acropora cervicornis</i>	10
3.2.2. <i>Acropora palmata</i>	11
3.2.3. <i>Acropora prolifera</i>	12
3.2.4. Deux « modes de reproduction »	13
3.2.5. Symbiose et holobionte corallien	16
3.2.6. Des espèces autrefois emblématiques des récifs caraïbes aujourd'hui menacées	17
4. LA ZONE D'ÉTUDE	19
4.1. <i>Les Petites Antilles</i>	19
4.2. <i>La Guadeloupe</i>	20
5. PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS DE LA THÈSE.....	22
 CHAPITRE II. CLONALITÉ, DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE ET CONNECTIVITÉ DES ESPÈCES DU GENRE	
ACROPORA DANS LES PETITES ANTILLES	24
1. INTRODUCTION	24
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	30
2.1. <i>Localisation des sites d'étude</i>	30
2.2. <i>Échantillonnage</i>	30
2.2.1. Échantillonnage exhaustif sur le site de la Caye à Dupont en Guadeloupe.....	32
2.2.2. Échantillonnage opportuniste dans les Petites Antilles.....	32
2.3. <i>Prélèvement des échantillons</i>	33
2.4. <i>Extraction de l'ADN génomique total</i>	34
2.5. <i>Génotypage</i>	35
2.5.1. Principe.....	35

2.5.2. Conditions de réalisation des PCR	35
2.5.3. Traitement des données issues du génotypage	37
2.6. Pouvoir discriminant des marqueurs microsatellites pour séparer les espèces.....	37
2.7. Analyses génétiques	38
2.7.1. Indices génotypiques.....	38
2.7.2. Diversité génétique	39
2.7.3. Différenciation et structuration génétique des populations	39
3. RÉSULTATS.....	43
3.1. Nombre de génotypes identifiés.....	43
3.2. Pouvoir discriminant des marqueurs microsatellites pour dissocier les espèces <i>Acropora</i>	43
3.2.1. Analyse Factorielle des Correspondances	43
3.2.2. Analyse bayésienne	44
3.3. Clonalité comparée pour <i>A. cervicornis</i> et <i>A. palmata</i> sur le site de la Caye à Dupont.....	45
3.4. Diversité génotypique et clonalité dans les Petites Antilles.....	46
3.4.1. Pour <i>Acropora palmata</i>	46
3.4.2. Pour <i>Acropora cervicornis</i>	49
3.4.3. Pour <i>Acropora prolifera</i>	49
3.5. Diversité génétique dans les Petites Antilles	50
3.5.1. Pour <i>Acropora palmata</i>	50
3.5.2. Pour <i>Acropora cervicornis</i>	51
3.5.3. Pour <i>Acropora prolifera</i>	52
3.6. Structure génétique des populations d' <i>Acropora palmata</i> dans les Petites Antilles	52
3.6.1. Comparaison entre sites.....	52
3.6.2. Comparaison entre îles.....	57
3.7. Structure génétique des populations d' <i>Acropora cervicornis</i> dans les Petites Antilles	62
4. DISCUSSION	63
4.1. <i>Acropora prolifera</i> et hybridation pour les espèces caraïbes du genre <i>Acropora</i>	63
4.2. Faible abondance de l'espèce <i>A. cervicornis</i> dans les Petites Antilles	66
4.3. Influence possible de conditions environnementales spécifiques aux sites sur la clonalité.....	67
4.3.1. Le site de la Caye à Dupont comme cas d'étude de la clonalité sur un récif	67
4.3.2. Clonalité chez <i>Acropora palmata</i> dans les Petites Antilles	69
4.4. Faible diversité génétique estimée pour <i>Acropora palmata</i> dans les Petites Antilles	71
4.5. Isolement par la distance et dispersion larvaire limitée chez <i>Acropora palmata</i> dans les Petites Antilles.....	73
CHAPITRE III. DIVERSITÉ DES COMMUNAUTÉS DE SYMBIODINIUM POUR HUIT ESPÈCES DE CORAUX DES PETITES ANTILLES DES GENRES ACROPORA, PORITES ET PSEUDODIPLORIA	76
1. INTRODUCTION	76
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	83
2.1. Échantillonnage.....	83

2.1.1. Les espèces du genre <i>Acropora</i> en Guadeloupe	83
2.1.2. Les espèces <i>Acropora palmata</i> et <i>Porites astreoides</i> dans les Petites Antilles.....	84
2.2. <i>Stratégie de prélèvement des échantillons</i>	86
2.3. <i>Extraction de l'ADN génomique total</i>	86
2.4. <i>Identification et quantification des Symbiodinium par PCR quantitative en temps réel</i>	87
2.4.1. Principe de la qPCR.....	87
2.4.2. Conditions de réalisation de la qPCR.....	90
2.4.3. Interprétation des données obtenues par qPCR.....	90
2.4.4. Analyses statistiques des quantités de Symbiodinium estimées par qPCR.....	91
2.5. <i>Caractérisation des clades et sous-clades de Symbiodinium par séquençage direct</i>	91
2.5.1. Amplification de la région 28S de l'ADN ribosomique nucléaire.....	92
2.5.2. Amplification de la région ITS1 de l'ADN ribosomique nucléaire.....	92
2.5.3. Amplification de la région cp23S de l'ADN ribosomique du chloroplaste.....	92
2.5.4. Séquençage.....	92
2.5.5. Analyses des séquences obtenues.....	92
2.6. <i>Diversité et analyses phylogéographiques des clades de Symbiodinium</i>	93
2.6.1. Richesse haplotypique, diversités haplotypique et nucléotidique.....	93
2.6.2. Analyses phylogéographiques.....	93
3. RÉSULTATS.....	95
3.1. <i>Variations quantitatives des communautés de Symbiodinium associées aux trois espèces caraïbes du genre Acropora en Guadeloupe</i>	95
3.1.1. Variations quantitatives entre colonies clonales, entre genets et dans le temps pour <i>Acropora cervicornis</i> et <i>Acropora palmata</i> sur le site de la Caye à Dupont.....	95
3.1.2. Variations quantitatives entre 7 sites de Guadeloupe pour <i>Acropora palmata</i>	100
3.1.3. Variations quantitatives entre les espèces <i>Acropora cervicornis</i> , <i>Acropora palmata</i> et <i>Acropora prolifera</i> sur le site de l'îlet Fajou.....	102
3.2. <i>Diversité des sous-clades de Symbiodinium</i>	103
3.2.1. Choix du marqueur génétique cp23S pour définir les sous-clades de Symbiodinium par séquençage direct.....	103
3.2.2. Diversité pour <i>Acropora palmata</i> et pour <i>Porites astreoides</i> dans les Petites Antilles.....	104
3.2.3. Diversité pour l'ensemble des huit espèces coralliennes étudiées.....	112
4. DISCUSSION.....	115
4.1. <i>Description des associations symbiotiques observées par genre corallien</i>	115
4.1.1. Pour les espèces du genre <i>Acropora</i>	115
4.1.2. Pour les espèces du genre <i>Porites</i>	125
4.1.3. Pour les espèces du genre <i>Pseudodiploria</i>	126
4.1.4. Caractéristiques des clades de Symbiodinium identifiés.....	127
4.2. <i>Diversité des sous-clades A3 et A4 de Symbiodinium dans les Petites Antilles</i>	127
5. CONCLUSION.....	130

CHAPITRE IV. RESTAURATION EXPÉRIMENTALE DES POPULATIONS DES ESPÈCES DU GENRE	
ACROPORA EN GUADELOUPE : ESSAI DE CULTURE DE BOUTURES CORALLIENNES	132
1. INTRODUCTION	132
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	136
2.1. Localisation et caractéristiques des sites	136
2.1.1. Site de prélèvement	136
2.1.2. Site de transplantation	136
2.2. Stratégie de prélèvement et transport des fragments coralliens	137
2.3. Structures des dispositifs de culture des boutures.....	138
2.3.1. Culture en suspension	138
2.3.2. Culture par fixation.....	139
2.4. Caractérisation du site de transplantation par des données environnementales	140
2.5. Analyses génétiques	141
2.6. Mesure de la croissance des boutures.....	141
2.6.1. Technique de pesée in situ	141
2.6.2. Indices de croissance des boutures	142
2.6.3. Analyses statistiques	143
3. RÉSULTATS.....	144
3.1. Survie des boutures	144
3.2. Croissance comparée des trois « espèces » d'Acropora	144
3.3. Recherche des facteurs influençant la croissance des boutures coralliennes.....	147
3.3.1. Influence du dispositif de croissance.....	147
3.3.2. Influence des données environnementales mesurées	149
3.3.3. Influence du génotype.....	152
3.3.4. Influence de la lignée de Symbiodinium.....	152
4. DISCUSSION	153
4.1. Différentiel de croissance entre les trois « espèces » caraïbes du genre Acropora	153
4.2. Différentiel de croissance entre les deux méthodes de culture utilisées	154
4.3. Influence du génotype sur la croissance des boutures	155
4.4. Influence des associations symbiotiques sur la croissance des boutures	157
4.5. Viabilité de la culture de boutures coralliennes pour les espèces du genre Acropora	158
5. CONCLUSION	160
CHAPITRE V. DISCUSSION GÉNÉRALE	
161	
1. SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS	161
1.1. Capacités de résilience des espèces d'Acropora dans les Petites Antilles.....	161
1.2. Aspects de conservation pour les populations d'Acropora des Petites Antilles.....	164
1.3. Restauration des populations d'Acropora par transplantation de boutures coralliennes.....	165
1.4. Autres apports scientifiques de l'étude	166

1.4.1. Potentiel rôle évolutif de l'hybride <i>Acropora prolifera</i>	166
1.4.2. <i>Acropora prolifera</i> comme nouvel écotype.....	168
2. PERSPECTIVES.....	170
2.1. <i>Étude du complexe d'hybridation entre Acropora palmata et Acropora cervicornis</i>	170
2.2. <i>Étude de l'holobionte corallien</i>	170
2.2.1. Études complémentaires sur les communautés de <i>Symbiodinium</i>	170
2.2.2. Autres partenaires symbiotiques	171
2.3. <i>Étude biogéographique de la diversité des Symbiodinium</i>	171
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	173
ANNEXES	199

CHAPITRE I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

Avant-propos

Les récifs coralliens sont des écosystèmes tropicaux marins très diversifiés et leur rôle est important dans divers domaines, notamment environnemental, économique, récréatif et culturel. Ce sont des structures bioconstruites par des organismes vivants, en particulier par les coraux Scléactiniaires. Or, l'interaction de nombreux facteurs de perturbation à la fois d'origine naturelle et anthropique menace ces coraux et ces écosystèmes. Les récifs coralliens de la région Caraïbe sont biogéographiquement isolés d'autres écosystèmes comparables depuis l'émersion de l'isthme de Panama, les rendant à la fois uniques mais vulnérables, puisque peu d'espèces de coraux construisent et structurent les récifs de cette région. En outre, deux de ces espèces de coraux appartenant au genre *Acropora* sont « en danger critique d'extinction ».

L'objectif général de cette thèse est d'enrichir les connaissances associées aux populations des espèces de coraux Scléactiniaires du genre *Acropora* dans la région des Petites Antilles afin d'estimer la capacité de résilience de ces espèces menacées pour lesquelles le déclin en abondance est dramatique, et d'employer à terme des méthodes de conservation et de gestion adaptées. Le but de ce travail a été dans un premier temps d'estimer la capacité de résilience des populations de coraux des Petites Antilles à travers l'estimation de leur diversité génétique et de la connectivité. Puis dans un second temps d'estimer leur capacité de résilience *via* l'étude de la diversité des algues symbiotiques essentielles à leur développement. Enfin, puisque les populations ne semblent pas se reconstituer *via* la combinaison des processus naturels de recouvrement et la création de zones protégées, un projet de culture de boutures de coraux a été initié avec la collaboration du Parc National de Guadeloupe afin de chercher à restaurer les populations d'*Acropora* en Guadeloupe en s'appuyant sur les données et les méthodes de recherche relatives aux deux premières parties de ce travail.

Le manuscrit s'articulera en cinq chapitres. Ce premier chapitre présentera les écosystèmes récifaux coralliens et les menaces qui leurs sont associées, les modèles et la zone d'étude et exposera la problématique et les objectifs de cette thèse. Le deuxième chapitre sera axé sur une étude de la clonalité, de la diversité génétique et de la connectivité pour les populations des espèces du genre *Acropora* dans les Petites Antilles. Le troisième chapitre s'intéressera à la diversité des communautés d'algues symbiotiques du genre *Symbiodinium* pour huit espèces de coraux des Petites Antilles des genres *Acropora*, *Porites* et *Pseudodiploria*. Le quatrième chapitre sera centré sur un essai de culture de boutures de coraux dans le but d'une restauration expérimentale des populations des espèces du genre *Acropora* en Guadeloupe sur le site des Îlets de Pigeon. Enfin, le cinquième et dernier chapitre présentera la discussion, les conclusions et les perspectives relatives à ce travail.

1. Importance des écosystèmes récifaux coralliens

En écologie, le terme « écosystème » désigne l'ensemble des interactions entre des organismes constituant une communauté d'êtres vivants (ou biocénose) et leur environnement (ou biotope). Qu'ils soient marins ou terrestres, les écosystèmes se situant dans les zones géographiques tropicales et équatoriales tels que les récifs coralliens ou les forêts tropicales humides présentent les biodiversités les plus élevées (Connell 1978 ; Brown 2014). Bien que ne couvrant que 0,1 à 0,5 % des océans (Smith 1978 ; Moberg et Folke 1999), les récifs coralliens abriteraient plus de 25% de la biodiversité marine mondiale, soit 1 à 9 millions d'espèces, se trouvant ainsi en posture d'écosystèmes marins les plus diversifiés (Stone 2007 ; Allsopp et al. 2009). Les récifs coralliens actuels sont des structures naturelles « bioconstruites » par des êtres vivants, principalement les coraux Scléractiniaires. Ces récifs coralliens qui se développent dans des eaux très pauvres en nutriments (*i.e.* oligotrophes), présentent paradoxalement une diversité élevée et une forte productivité biologique, tels des oasis en plein désert (Odum et Odum 1955 ; Connell 1978). Cette forte productivité dans des eaux marines oligotrophes confère ainsi un rôle essentiel aux récifs coralliens, d'une part pour le maintien de l'ensemble d'autres écosystèmes marins qui leurs sont associés et d'autre part, pour la survie des populations locales qui en dépendent en partie ou en totalité (Hoegh-Guldberg 1999). Au-delà du seul aspect de subsistance de certaines populations, mais néanmoins toujours de manière anthropocentrique, l'importance des écosystèmes récifaux coralliens est indéniable dans divers domaines, notamment économique, environnemental, récréatif et culturel.

Les récifs coralliens situés en périphérie de plus d'une centaine de pays sont ainsi une importante source de ressources et de revenus pour des millions de personnes à travers diverses activités telles que la pêche, l'aquaculture et le tourisme ou encore les matériaux de constructions et la découverte de nouvelles substances médicinales et biochimiques (Carté 1996 ; Hoegh-Guldberg 1999 ; Moberg et Folke 1999 ; Burke et al. 2011). De manière globale et bien qu'il soit difficile de réellement faire une estimation, on évaluait en 2007 que les écosystèmes coralliens récifaux rapportaient un bénéfice net d'environ 375 milliards de dollars par an (Edwards et Gomez 2007). Le tourisme est le secteur économique associé aux récifs coralliens qui connaît la croissance la plus rapide (Hoegh-Guldberg 1999). En ce qui concerne la pêche, les récifs coralliens servent de nurserie et d'habitat pour de nombreuses espèces d'intérêt commercial (algues, poissons, mollusques et crustacés). Ainsi, on estime par exemple que 9 à 12 % du poisson consommé dans le monde seraient pêchés aux environs des récifs coralliens, ce qui correspondrait à un chiffre d'affaire de plus de 100 milliards de dollars chaque année (Smith 1978 ; Moberg et Folke 1999 ; Camargo et al. 2009 ; Hughes et al. 2010). Par ailleurs, les récifs coralliens ont un rôle physique significatif en termes de dispersion de l'énergie des vagues et de la houle, contribuant

ainsi à protéger de l'érosion les littoraux, les infrastructures côtières ou même d'autres écosystèmes tels que les mangroves ou les herbiers de phanérogames marines qui s'installent à leur abri (Hoegh-Guldberg 1999 ; Moberg et Folke 1999). La perte économique associée aux effets directs et indirects de la disparition des récifs coralliens s'élèverait à des centaines de milliards de dollars chaque année (Hoegh-Guldberg 1999).

Enfin, les écosystèmes récifaux qui sont les écosystèmes marins les plus diversifiés au monde, sont notablement reconnus pour leur beauté exceptionnelle, il convient donc de les préserver afin de les maintenir en héritage pour les générations futures. De ce fait, certains sites récifaux exceptionnels tels que la Grande Barrière de corail en Australie (2 000 km de long), les lagons de Nouvelle-Calédonie (1 600 km de long) et certains récifs de la barrière de corail de Belize ont été protégés et classés au Patrimoine Mondial de l'Humanité¹ par l'Organisation des Nations unies pour l'éducation, la science et la culture (en anglais : *United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization*, UNESCO).

- Des flores et faunes marines uniques au monde pour les récifs coralliens caraïbes

La région atlantique inclue environ 10 % des récifs coralliens du monde et la plupart sont situés dans la région Caraïbe (Burke et al. 2011). Suite à l'émersion de l'isthme de Panama, il y a environ 3 à 3,5 millions d'années, les écosystèmes marins des Caraïbes ont été isolés des autres écosystèmes marins de la zone intertropicale, les flores et les faunes de ces écosystèmes marins caraïbes évoluant alors indépendamment de celles des écosystèmes récifaux indopacifiques (Lessios 1998). De ce fait, environ 90 % des espèces de poissons, de coraux, de crustacés et des autres groupes taxonomiques ne se retrouvent nulle part ailleurs et sont ainsi endémiques à la région tropicale atlantique, les espèces de coraux *Porites astreoides*, *P. porites*, *Favia fragum* et *Siderastrea radians* existantes également sur les côtes ouest africaine (Burke et al. 2011). Séparés des écosystèmes marins de la région Indopacifique, les dernières glaciations ont entraîné une perte importante de la biodiversité des écosystèmes marins caraïbes (Budd et Johnson 1999). Actuellement, alors que plus de 750 espèces de coraux Scléactiniaires ont été identifiées dans la région indopacifique, seules 72 espèces sont présentes dans la région Caraïbe (Cairns 2000).

¹ <http://whc.unesco.org> (Dernier accès le 18 avril 2017)

2. Des écosystèmes menacés

Alors que 35 % des récifs coralliens du monde sont menacés de disparaître dans les prochaines décennies, 19 % de ces écosystèmes auraient déjà disparus (Wilkinson 2008). Si l'on ne tient pas compte des effets potentiellement néfastes et difficilement prédictibles du changement climatique, seuls 46 % des récifs coralliens seraient actuellement encore en bon état (Wilkinson 2008). La menace qui pèse sur les récifs coralliens est la résultante de l'interaction de plusieurs facteurs à la fois d'origines naturelle et anthropique. De manière générale, les épisodes qui induisent une forte diminution de la couverture corallienne sur les récifs sont couramment attribués à des phénomènes ponctuels de grande envergure difficilement prédictibles tels que les maladies, les ouragans ou le « blanchissement corallien » induit par une hausse inhabituelle de la température de l'eau (Chadwick-Furman 1996 ; Donner et al. 2005 ; Cramer et al. 2012).

2.1. Les facteurs d'origine naturelle

2.1.1. Les maladies

Les maladies sont des facteurs qui affectent naturellement les populations chez la majorité des organismes vivants. Toutefois, il semblerait que les maladies qui touchent les coraux aient augmenté à la fois en termes de prévalence et de répartition géographique au cours de ces dernières années (Harvell et al. 1999 ; Sutherland et al. 2004). Il est difficile de clairement identifier la cause de la hausse des maladies coralliennes, néanmoins il est probable que la perturbation des habitats et en particulier la dégradation de la qualité de l'eau de mer par les activités anthropiques soient à l'origine d'une baisse des défenses immunitaires des coraux et des autres organismes qui constituent les communautés récifales (Harvell et al. 1999, 2007). Par ailleurs, il est évident que les épisodes de « blanchissement corallien » sont des facteurs facilitateurs à l'émergence des maladies coralliennes (Harvell et al. 1999 ; Bruno et al. 2007 ; Miller et al. 2009 ; Precht et al. 2016). En dehors des maladies propres au coraux déjà décrites par Antonius dès 1976, les coraux présentent de plus en plus de nécroses tissulaires qui ne sont pas directement imputables à ces maladies spécifiques, mais plutôt à des stress environnementaux. Ces nécroses tissulaires représentent actuellement une cause de mortalité chronique de plus en plus importante des coraux (Bouchon et al. 2016).

2.1.2. Les ouragans

Les événements météorologiques que sont les tempêtes tropicales et les ouragans sont une composante normale du climat des régions intertropicales. Les épisodes climatiques de ce type qui sont les plus intenses constituent une cause naturelle importante de mortalité des coraux (Gardner et al. 2005 ; Garrison et Ward 2008). Par exemple, dans la région Caraïbe, la couverture corallienne d'un récif est réduite en moyenne de 17 % dans l'année qui suit un ouragan (Gardner

et al. 2005). Puisque ces phénomènes climatiques, et en particulier les plus intenses, sont ponctuels et plutôt d'ordre décennal, les dommages qui sont engendrés devraient naturellement être compensés en quelques années ou quelques décennies, par la résilience (*i.e.* la capacité à revenir à un état normal après une perturbation) des récifs coralliens *via* le recrutement larvaire et les taux de croissance des coraux Scléactiniaires « bioconstructeurs » (Burke et al. 2011). Toutefois, de nombreux autres facteurs, notamment d'origine anthropique, perturbent la résilience originelle des écosystèmes récifaux coralliens, intensifiant ainsi le déclin de ces écosystèmes en agissant en synergie avec les perturbations d'origine naturelle telles que les ouragans. Par exemple, le changement climatique devrait induire une intensification de ces épisodes météorologiques, augmentant en conséquence les dommages qui seraient induits sur les communautés récifales.

2.2. Les facteurs d'origine anthropique

Le déclin des récifs coralliens se serait particulièrement accentué durant les dernières décennies en conséquence des modifications environnementales induites par le changement climatique et les contraintes anthropiques engendrées par l'explosion démographique économique dans zone intertropicale (Wilkinson 2008). Puisque les récifs coralliens qui présentent la plus forte diversité coïncident avec les zones côtières qui sont les plus densément peuplées, ces écosystèmes et la biodiversité associée seraient ainsi particulièrement vulnérables (Chadwick-Furman 1996).

2.2.1. Le changement climatique

Le changement climatique s'installe dans un contexte mondial et les variations environnementales induites par celui-ci sont difficilement prédictibles, l'impact de ce phénomène sur les écosystèmes récifaux coralliens est donc particulièrement préoccupant (Smith et Buddemeier 1992 ; Hoegh-Guldberg 1999 ; Hoegh-Guldberg et al. 2007 ; Hernández-Delgado et al. 2014). Les écosystèmes marins tropicaux devront notamment faire face à des augmentations de la température, de l'acidité et du niveau de l'eau de mer.

Les coraux qui sont les principaux organismes bioconstructeurs vivent en symbiose avec des algues photosynthétiques essentielles à leur développement (Muller-Parker et al. 2015). Lors d'un épisode de stress thermique, la symbiose réalisée avec les algues est rompue, celles-ci sont alors expulsées et les coraux révèlent alors la couleur blanche de leur squelette en aragonite, ce phénomène est appelé le « blanchissement corallien » (Burke et al. 2011). Ce phénomène est réversible pendant une période de quelques mois, toutefois un épisode de hausse inhabituelle de la température de l'eau de mer sur une trop longue période est létal pour une partie des coraux (Miller et al. 2009). Par ailleurs, même si les coraux survivent aux épisodes de blanchissement, ces

événements sont des facteurs de stress qui peuvent diminuer les taux de croissance, la reproduction et les rendre aussi plus vulnérables aux maladies (Burke et al. 2011). La multiplication de ces perturbations climatiques extrêmes qui sont intimement liées au changement climatique ont déclenché des épisodes de blanchissement corallien dans la plupart des régions tropicales du globe, engendrant ainsi des phénomènes de mortalité massive des coraux (Baker et al. 2008 ; Bouchon et al. 2008a).

Du fait de la hausse des températures atmosphériques induites par le réchauffement climatique, le volume des océans augmente et les glaciers fondent, engendrant ainsi une hausse du niveau des océans. Ainsi, en 2100, il se pourrait que le niveau des océans ait augmenté de 90 à 200 cm par rapport à 1990 (Grinsted et al. 2010). Les récifs coralliens étant des structures bioconstruites par des organismes vivants que sont les coraux Scléactiniaires, la croissance de ces organismes (de l'ordre de 1 cm par an pour les plus lents) pourrait suffire à maintenir la majorité des récifs coralliens à une profondeur constante même si le niveau des océans vient à augmenter (Burke et al. 2011). Par ailleurs, l'augmentation du niveau de la mer pourrait modifier les courants océaniques de surface (Smith et Buddemeier 1992) et entraîner des perturbations difficiles à prévoir, de la dispersion larvaire et de manière concomitante des flux des gènes et de la diversité génétique pour les populations de certains organismes récifaux.

À une échelle de temps plus lointaine et en plus du réchauffement des océans induit par le changement climatique, une augmentation du dioxyde de carbone (CO₂) atmosphérique induirait une acidification de l'eau des océans par la réaction du CO₂ avec l'eau de mer qui conduit à la formation d'acide carbonique (Burke et al. 2011). Une telle acidification des océans aura de graves conséquences sur la composition chimique de l'eau de mer et spécialement sur la solubilité des composés minéraux tels que la calcite et l'aragonite, indispensables aux coraux et à d'autres organismes pour construire leurs squelettes *via* le processus de calcification (Cao et al. 2007 ; Hoegh-Guldberg et al. 2007 ; Silverman et al. 2009). Une augmentation de l'acidification des océans conduirait initialement à une diminution de la croissance des coraux, mais pourra également induire une diminution de la capacité de reproduction des coraux ou encore des réactions de blanchissement corallien analogues à ce qui est observé lors des épisodes de hausse de la température des océans (Hoegh-Guldberg et al. 2007 ; Burke et al. 2011). Cela aura pour conséquence de diminuer la résilience des récifs coralliens à la suite d'autres événements de perturbations qui conduisent à une érosion des récifs coralliens telles que les dommages engendrés lors d'un ouragan par exemple (Hoegh-Guldberg et al. 2007 ; Burke et al. 2011).

2.2.2. Autres facteurs d'origine anthropique

Alors que le changement climatique d'origine anthropique est un facteur qui perturbe les écosystèmes coralliens à une échelle mondiale, d'autres facteurs de dégradation des récifs

coralliens tels que la déforestation générale des forêts tropicales, les diverses sources de pollution agricoles, urbaines et industrielles et la surpêche impactent également ces écosystèmes à une échelle telle que celle du bassin caraïbe. Ainsi, l'urbanisation croissante du littoral constitue aujourd'hui une réelle menace pour les écosystèmes aquatiques environnants. La pollution des eaux côtières due au lessivage des sols est accentuée par la déforestation et l'agriculture intensive qui engendre des phénomènes d'eutrophisation (Tomascik et Sander 1985, 1987a, 1987b ; Tomascik 1991) et d'hyper sédimentation (Rogers 1990 ; Wolanski et al. 2003) qui détruisent de nombreux récifs coralliens. Cette dégradation est également aggravée par la surpêche (Jackson et al. 2001), les dragages portuaires et la destruction des écosystèmes adjacents tels que les mangroves et les herbiers de phanérogames marines (Harborne et al. 2006).

2.3. « Algal phase shift »

Les communautés coralliennes des récifs dégradés sont actuellement en voie de remplacement par des peuplements de macroalgues. Ce phénomène est connu sous l'appellation anglophone de « *coral-algal phase shift* » (Hughes 1994 ; Harvell et al. 1999 ; McManus et al. 2000 ; Edmunds et Carpenter 2001 ; Jackson 2001 ; Knowlton 2001 ; McManus et Polsenberg 2004). Ce développement de macroalgues dans des eaux qui sont à l'origine oligotrophes est probablement la conséquence de plusieurs facteurs tels que l'eutrophisation des eaux côtières et la réduction des communautés d'herbivores benthiques ou ichtyologiques qui, normalement, sont censés réguler la croissance des algues. Par exemple, la diminution des densités de populations de l'oursin herbivore *Diadema antillarum* qui a vu le jour dans les années 1983 et 1984 dans la région Caraïbe, a induit une croissance incontrôlée des macroalgues sur les récifs et conduit consécutivement à la raréfaction des coraux (Lessios et al. 1984a, 1984b ; Harvell et al. 1999 ; Sandin et McNamara 2012).

2.4. Le déclin important des récifs coralliens caraïbes

Depuis la fin des années 1970, les écosystèmes marins tropicaux caraïbes montrent des signes d'altération (Jackson et al. 2001 ; Knowlton 2001 ; Pandolfi et al. 2003 ; Burke et Maidens 2004 ; Wilkinson 2004, 2008). Depuis plusieurs décennies, la résilience des écosystèmes récifaux caraïbes est mis à mal par l'interaction de multiples menaces d'origines naturelle et anthropique énoncées plus haut. Plusieurs de ces récifs coralliens tels que ceux de la Jamaïque et des Petites Antilles, ont été successivement soumis depuis quelques décennies à des phénomènes dévastateurs que sont les maladies, les ouragans et le blanchissement corallien (Burke et al. 2011). Par exemple, les espèces de coraux du genre *Acropora* qui font partie des principales espèces de Scléactiniaires de la région Caraïbe ont été victimes d'un important épisode de la maladie de la bande blanche (*White-band disease*) au début des années 1980, qui a amorcé ainsi un déclin

sans précédent de l'abondance de ces espèces de coraux et une réduction de la complexité structurelle des récifs (Aronson et Precht 2001 ; Precht et al. 2002 ; Alvarez-Filip et al. 2009). Par ailleurs, comme présenté plus haut, le déclin de l'une des principales espèces d'herbivores, l'oursin *Diadema antillarum*, dans les 1983 et 1984, associé à une surpêche des poissons herbivores, a notamment conduit à la prolifération de macroalgues sur les récifs caraïbes et à un déclin massif des communautés coralliennes (Lessios et al. 1984a, 1984b ; Harvell et al. 1999 ; Sandin et McNamara 2012). En 2005, un épisode de blanchissement corallien de grande ampleur a particulièrement impacté la couverture corallienne dans de nombreuses localités de la région Caraïbe (Bouchon et al. 2008a ; LaJeunesse et al. 2009). En conséquence de ces nombreux évènements de perturbation, le taux de recouvrement corallien sur les récifs caraïbes aurait diminué de près de 80 % depuis la fin des années 1970 et ne représenterait plus que 10 à 50 % de la surface totale de ces récifs (Gardner et al. 2003 ; Wilkinson 2004, 2008). L'écosystème récifal corallien caraïbe est ainsi particulièrement menacé et présente actuellement le taux de recouvrement corallien le plus faible de toute son histoire géologique (Greenstein et al. 1998). Ainsi, les récifs coralliens des Caraïbes ont été classés « en danger de disparition » dans la Liste Rouge des Écosystèmes Menacés de l'Union International pour la Conservation de la Nature (UICN) depuis 2013 (Keith et al. 2013a, 2013b). L'isolement biogéographique des récifs coralliens caraïbes associé au faible nombre d'espèces de coraux qui y sont retrouvées confèrent aux communautés coralliennes caraïbes une capacité de résilience plus faible que celles des écosystèmes récifaux coralliens situés dans la région Indopacifique. En effet, si une espèce de coraux vient à disparaître, peu ou pas d'espèces seraient susceptibles de pouvoir jouer un rôle écologique comparable à l'espèce qui disparaît, cela étant particulièrement vrai pour les coraux qui structurent les récifs.

3. Les modèles d'étude

3.1. Les coraux Scléactiniaires

Les récifs coralliens sont des structures naturelles qui n'existeraient pas si elles n'étaient pas bioconstruites par des organismes vivants que l'on qualifie « d'organismes ingénieurs de l'écosystème » (Jones et al. 1994, 1997). La majorité des récifs actuels sont façonnés par les coraux Scléactiniaires qui sécrètent un squelette d'aragonite. Par ce processus de construction, les coraux ont un rôle essentiel dans l'architecture des écosystèmes récifaux, permettant ainsi la création d'une multitude de niches écologiques indispensables à la survie des nombreux organismes qui contribuent à la biodiversité de ces écosystèmes (Hoegh-Guldberg 1999). Lorsque les coraux Scléactiniaires viennent à disparaître, c'est toute la biodiversité de l'écosystème corallien qui est menacée. Ainsi, la résilience des écosystèmes coralliens est principalement assurée par le maintien d'un équilibre entre les processus d'érosion et la capacité des coraux à « entretenir » l'architecture des récifs *via* leur capacité de croissance ou le recrutement de nouvelles colonies.

3.2. Les espèces de coraux caraïbes du genre *Acropora*

La famille des Acroporidae (Verrill, 1901) est représentée dans la région indopacifique par 7 genres « étendus » dont le genre *Acropora* (Oken, 1815)². Cette famille de coraux Scléactiniaires est la plus diversifiée. Le genre *Acropora*, pour lequel plus de 300 espèces de coraux ont été décrites, est l'un des genres coralliens les plus abondants sur les récifs actuels² (Wallace 1999 ; Veron 2000). Néanmoins, de nombreuses espèces du genre *Acropora* ont été décrites plusieurs fois et du fait de cette synonymie induite, le nombre d'espèces véritables serait en réalité compris entre 113 (Wallace 1999) et 182 (Veron 2000), 162 espèces étant acceptées par le *World Register of Marine Species*. Les espèces du genre *Acropora* qui arborent une large gamme de morphologies relativement complexes, principalement décrites comme branchues ou tabulaires, sont largement responsables de la structure des récifs coralliens actuels (Wallace 1999 ; Veron 2000 ; *Acropora Biological Review Team* 2005). Alors que la majorité des espèces décrites pour le genre *Acropora* structurent les récifs coralliens indopacifiques, seulement trois espèces ont été décrites dans la région caraïbe : *Acropora cervicornis* (Lamarck 1816), *Acropora palmata* (Lamarck 1816) et *Acropora prolifera* (Lamarck 1816) (Wallace 1999, 2012 ; Veron 2000). L'aire de répartition des trois espèces du genre *Acropora* décrites dans la région caraïbe s'étend sur les récifs du golfe du Mexique, de la Floride, des Bahamas, des Grandes et des Petites Antilles et des côtes caraïbes de l'Amérique centrale et de l'Amérique du sud (Figure I.1).

² WoRMS (*World Register of Marine Species*) : <http://www.marinespecies.org/>



Figure I.1. Aire de répartition des coraux du genre *Acropora* dans la région de la Caraïbe. Figure modifiée issue de l'*Atlantic Acropora status review* (*Acropora Biological Review Team 2005*).

3.2.1. *Acropora cervicornis*

L'espèce *A. cervicornis* est plus communément appelée « corne de cerf » du fait de ces ramifications qui forment une structure complexe (Figure I.2). C'est l'une des espèces de coraux qui présentent les taux de croissance les plus importants pouvant aller jusqu'à près de 25 cm par an (Lewis et al. 1968). Les colonies sont caractérisées par des branches cylindriques d'un diamètre de 0,25 à 1,5 centimètres qui croissent courbées ou droites, les branches secondaires étant disposées avec une orientation de 60 à 90 degrés par rapport à la branche principale (*Acropora Biological Review Team 2005*). Les colonies d'*A. cervicornis* atteignent communément 1,5 m de largeur et forment souvent des « super-colonies » mono-spécifiques de plusieurs dizaines de mètres d'extension horizontale (*Acropora Biological Review Team 2005*). Les colonies qui sont généralement installées dans des eaux peu agitées peuvent ne pas être attachées solidement au fond (*Acropora Biological Review Team 2005*). Cette espèce se développe dans les zones sableuses peu profondes des lagons ou sur les pentes externes récifales à une profondeur comprise entre 1 et 20 mètres où sa morphologie branchue constitue des bosquets mono-spécifiques avec une architecture complexe qui fournit des abris pour de nombreux autres organismes (Goreau 1959 ; Gladfelter 1982 ; Bruckner 2002 ; *Acropora Biological Review Team 2005*).



Figure I.2. Colonie d'*Acropora cervicornis* (Photo de Claude Bouchon).

3.2.2. *Acropora palmata*

L'espèce *A. palmata* est aussi connue sous le nom de « corne d'élan » à cause de ses branches aplaties horizontalement (Figure I.3). Icône emblématique des récifs caraïbes, elle a été décrite comme la plus grande espèce d'*Acropora* par Veron (2000), les plus grands spécimens de cette espèce pouvant atteindre au moins deux mètres de haut et quatre mètres de diamètre. Les branches des colonies qui sont aplaties horizontalement et arrondies aux extrémités, sont rattachées à une « colonne » centrale fermement fixée au fond marin, formant une structure plus simple que pour l'espèce *A. cervicornis* mais beaucoup plus robuste (Acropora Biological Review Team 2005). La morphologie, l'abondance et les taux de croissance élevés (jusqu'à 10 cm par an) d'*A. palmata* font de cette espèce de coraux, l'une des plus importantes en termes de bioconstruction des récifs caraïbes (Gladfelter et al. 1978 ; Lirman 2000 ; Bruckner 2002), avec les coraux du genre *Orbicella*. L'espèce *A. palmata* est généralement retrouvée sur les zones peu profondes des platiers et des pentes externes récifales (entre la surface et 10 m de profondeur) où l'hydrodynamisme est élevé (Goreau 1959 ; Bak 1975 ; Acropora Biological Review Team 2005).

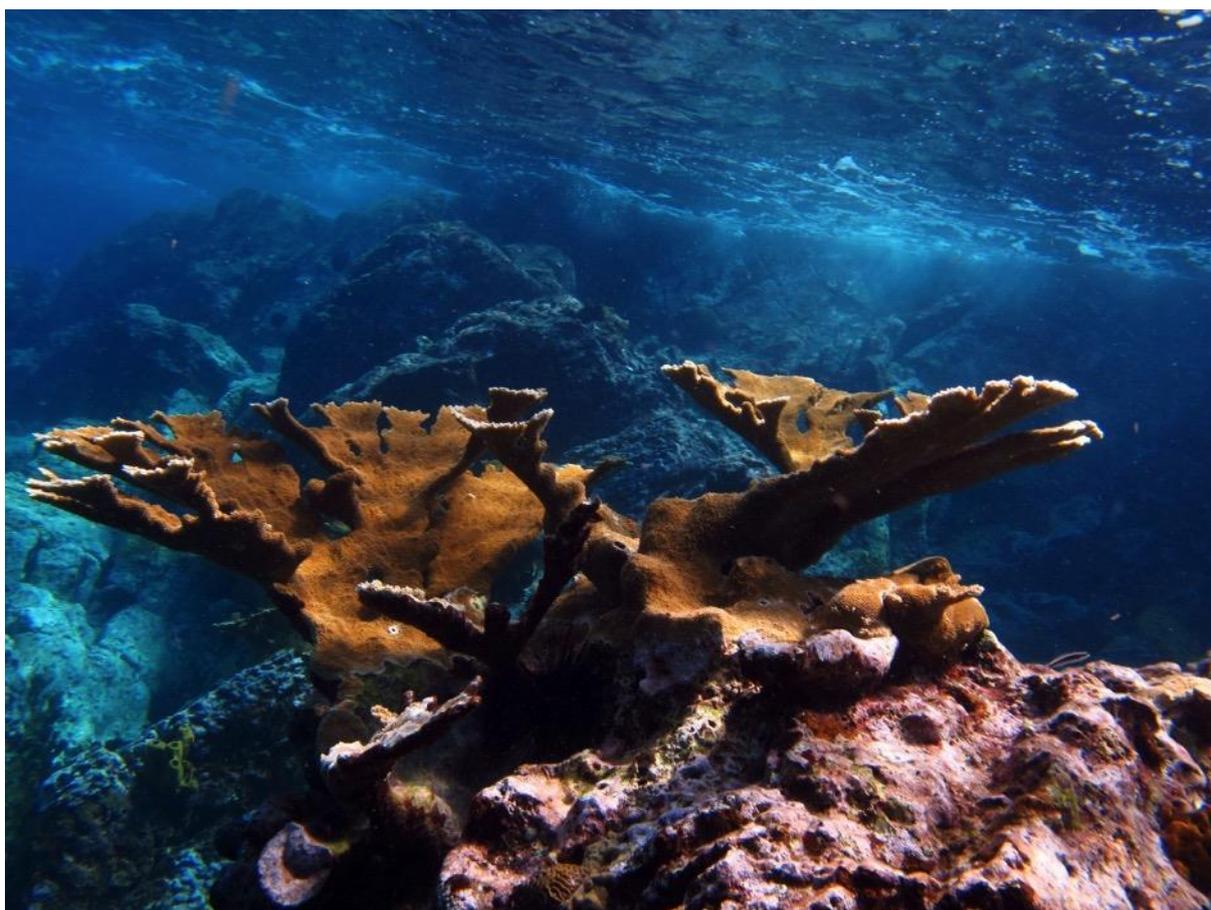


Figure I.3. Colonies d'*Acropora palmata* sur le site de la Tête à l'Anglais en Guadeloupe (Photo de Julie Mellinger).

3.2.3. *Acropora prolifera*

Le taxon nommé *A. prolifera* n'est pas une espèce à part entière bien que décrit comme telle par Lamarck en même temps que les espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* en 1816. Longtemps controversé, ce taxon est en réalité un hybride de première génération des espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* (van Oppen et al. 2000 ; Vollmer et Palumbi 2002). *A. prolifera* semble arborer deux morphologies principales, l'une « buissonnante » et l'autre « palmée » (Vollmer et Palumbi 2002). La fécondation entre des gamètes d'origine maternelle « *A. palmata* » et d'origine paternelle « *A. cervicornis* » conduirait à l'obtention de colonies avec une morphologie « buissonnante » et réciproquement pour les colonies avec une morphologie « palmée » (Vollmer et Palumbi 2002). Toutefois, cette dichotomie morphologique ne semble pas toujours strictement respectée et les colonies relatives à ce taxon hybride ont été décrites comme pouvant arborer une gamme plus large de morphologies intermédiaires à celles des espèces « parentales » (*Acropora* Biological Review Team 2005). *A. prolifera* est historiquement peu commun sur les récifs caraïbes (Veron 2000). Toutefois depuis les années 2000 des publications signalent régulièrement l'apparition de

colonies de cet hybride dans différentes localités de la région Caraïbe (Vollmer et Palumbi 2002 ; Fogarty 2010, 2012 ; Lucas et Weil 2016 ; Aguilar-Perera et Hernández-Landa 2017)³. Les colonies de cet hybride ont tendance à être observées dans des habitats peu profonds, tels que les lagons ou encore dans les zones d'arrière-récifs et sur les crêtes de récif que les deux autres espèces n'occupent pas (Willis et al. 2006).

3.2.4. Deux « modes de reproduction »

3.2.4.1. Reproduction sexuée

Les espèces caraïbes du genre *Acropora* sont qualifiées de « *broadcast-spawners* » (Figure I.4) et se reproduisent une fois par an, généralement 4 à 6 jours après la pleine lune du mois d'août entre 21h et 22h (Szmant 1986 ; de Graaf et al. 1999). Bien que ces espèces soient hermaphrodites simultanées, elles ne pratiquent pas l'autofécondation (Fogarty 2012). Lors de l'évènement annuel de reproduction sexuée, les colonies émettent de manière synchrone une grande quantité d'agrégats de gamètes (spermatozoïdes et ovules), ce processus étant induit par la sécrétion de phéromones, elle-même influencée par des *stimuli* environnementaux (Szmant 1986). La fécondation externe a lieu en pleine eau et conduit d'abord à la conception d'une cellule œuf, puis d'une larve mobile appelée « *planula* » en l'espace de quelques heures. Cette larve attirée par la lumière monte vers la surface et rejoint le plancton, entamant alors une phase de vie libre pélagique. La maturation de cette larve prend 3 à 4 jours avant qu'elle ne soit compétente, c'est-à-dire capable de se métamorphoser et de s'installer sur un récif (Fogarty 2010, 2012). Bien que le taux de survie des larves diminue dès le cinquième jour après la fécondation, si celles-ci ne rencontrent pas les conditions adéquates pour leur développement, la phase pélagique de dispersion larvaire peut être prolongée jusqu'à 20 jours environ (Harrison et Wallace 1990 ; Fogarty 2010, 2012). Lorsque cette larve *planula* s'installe enfin sur un récif, elle se métamorphose en polype avec la cavité buccale en position apicale entourée de tentacules et génère une « plaque basale » puis un premier squelette d'aragonite en forme de boîte cylindrique (*i.e.* « muraille »). Ce processus est appelé le recrutement (Ritson-Williams et al. 2010). L'expansion de l'organisme corallien se fait ensuite par le bourgeonnement asexué (ou multiplication végétative) de nouveaux polypes à partir du polype originel et la colonie s'étend alors dans toutes les directions en prenant la forme branchue qui est caractéristique des *Acropora*. Les jeunes colonies, issues de la reproduction sexuée atteignent à leur tour la faculté de se reproduire de manière sexuée après une période de croissance de plus de 2 ans (Johnson et al.

³ Une observation similaire réalisée en Guadeloupe a fait l'objet d'un article scientifique (présenté en Annexe I.1) :

Japaud A, Fauvelot C, Bouchon C (2014) Unexpected high densities of the hybrid coral *Acropora prolifera* (Lamarck 1816) in Guadeloupe Island, Lesser Antilles. *Coral Reefs* 33(3): 593

2011). En outre, la diminution en abondance de ces coraux avec des populations peu denses et des colonies dispersées a pu conduire à une perte de l'efficacité reproductive des populations, ce qui s'appelle l'effet Allee (Knowlton 1992 ; Levitan et al. 1992).

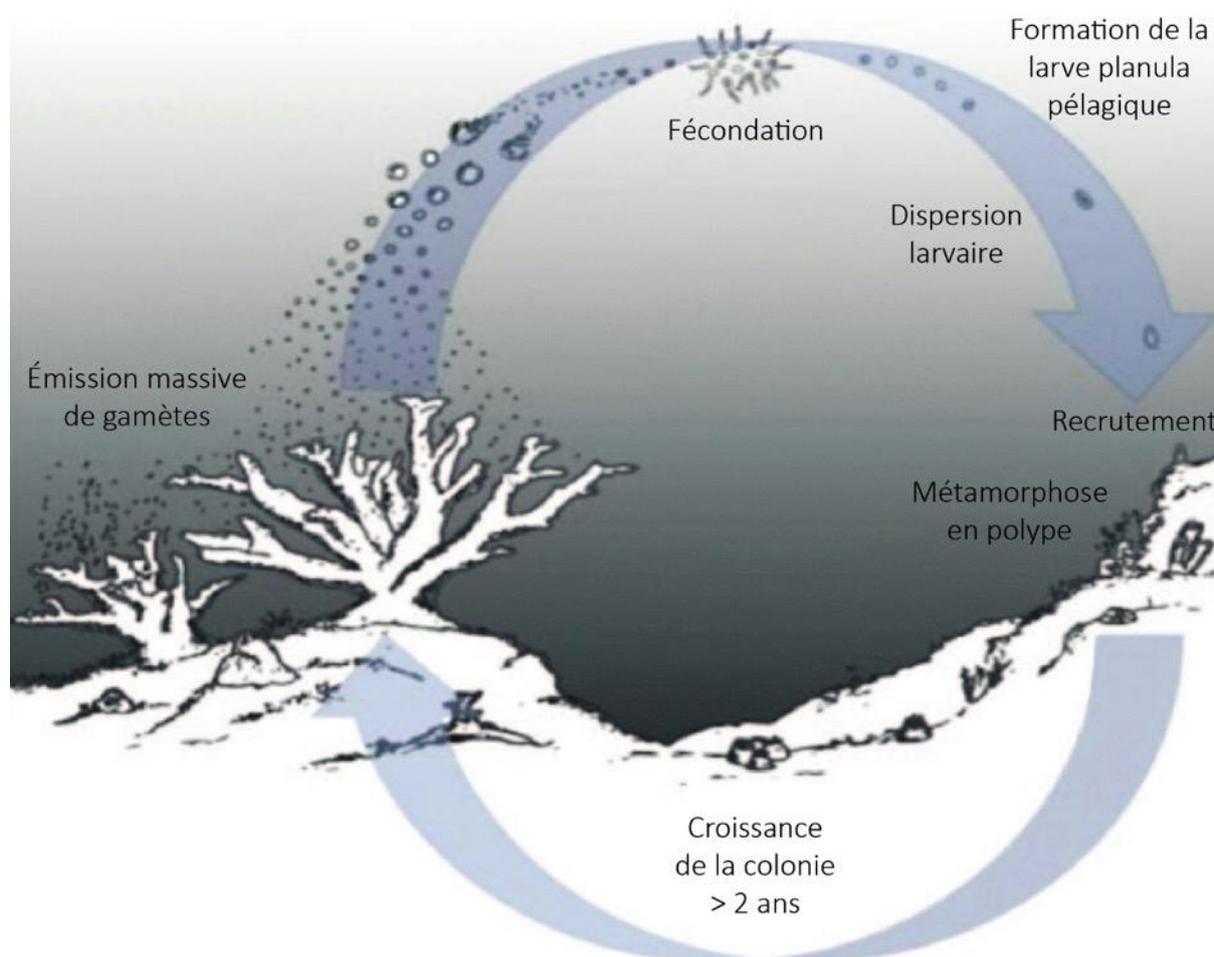


Figure I.4. Cycle de la reproduction sexuée pour les coraux « broadcast spawners » tels que les espèces *Acropora palmata* et *A. cervicornis*. Figure modifiée issue de (Johnson et al. 2011).

3.2.4.2. Reproduction asexuée

La reproduction asexuée ou reproduction clonale par le processus de fragmentation est un mode de reproduction important chez les coraux branchus qui possèdent des taux de croissance élevés, notamment pour les principales espèces « bâtisseuses de récifs » telles que *A. palmata* (Highsmith 1982). L'espèce *A. cervicornis* qui présente une structure squelettique fragile se reproduit par fragmentation, engendrant ainsi de véritables « champs » monospécifiques (Tunncliffe 1981). La reproduction asexuée par fragmentation permet l'installation d'une nouvelle colonie sur le récif par la fixation sur le fond marin d'un fragment de branche d'une colonie « donneuse » déjà en place sur le récif (Highsmith 1982) (Figure I.5).



Figure I.5. Colonie de l'espèce *A. palmata* obtenue par fragmentation : le fragment s'est fixé sur le fond et la croissance de nouvelles branches est en cours (Photo de Claude Bouchon).

La séparation du fragment de la colonie « donneuse » peut être induite par certains facteurs physiques tels les vagues ou encore par des facteurs biologiques tels que les prédateurs ou les organismes bioérodeurs (Tunncliffe 1981 ; Highsmith 1982 ; Smith et Hughes 1999). Ce mode de reproduction asexué présente quelques avantages tels qu'une expansion démographique rapide des colonies de coraux sur certains récifs, notamment après certaines perturbations comme les ouragans (Highsmith 1982). En effet, les boutures issues de la fragmentation sont, au départ, d'une taille plus conséquente que les colonies issues de la métamorphose d'une *planula* et atteignent ainsi la capacité à se reproduire de manière sexuée plus rapidement (Highsmith 1982). Par ailleurs, leur croissance ne subit pas de période de dormance bien qu'elle soit initialement diminuée (Highsmith 1982 ; Lirman 2000). De plus, elles peuvent être produites en toutes saisons et les colonies néoformées peuvent directement s'installer dans un environnement propre à leur développement puisque la zone de dispersion des fragments est limitée à la proximité des colonies « donneuses » (Highsmith 1982). Toutefois, les taux de mortalité associés aux colonies obtenues par fragmentation sont variables et directement corrélés à la taille du fragment initial (plus celui-ci est de grande taille, plus le taux de survie est important), à la distance parcourue par celui-ci (plus la distance est grande, plus les dommages subis sont importants) et à la nature du substrat sur lequel le fragment est déposé (Tunncliffe 1981 ; Highsmith 1982 ; Smith et Hughes 1999 ; Lirman 2000). Pour ce qui concerne les ouragans, les houles sont souvent très importantes et les

fragments de coraux roulés par les vagues sont souvent abrasés et dépourvus de tissus vivants et, de ce fait, impropres à recoloniser les fonds.

3.2.4.3. Plusieurs définitions pour le terme individu

Le terme individu qui vient du latin « *individuum* » et qui signifie « ce qui est indivisible » est couramment employé en écologie pour définir les « êtres » facilement dénombrables qui constituent une population d'une espèce. Pour les coraux, le terme « individu » est ainsi intuitivement employé pour désigner chacune des colonies installées sur un récif. Or, une colonie corallienne n'est autre que le résultat d'un bourgeonnement asexué d'un polype originel issu de la métamorphose d'une larve *planula* et correspond donc à un ensemble de polypes génétiquement identiques. Puisque chaque polype qui compose une colonie dispose de ses propres systèmes digestif, nerveux et reproducteur, contribuant alors de manière semi-indépendante à maintenir la colonie, le terme « individu » pourrait être également employé afin de désigner chacun des polypes qui composent une colonie. Par ailleurs, le mode de reproduction asexué par fragmentation conduit à la formation d'une nouvelle colonie à partir d'un fragment d'une colonie déjà existante. De ce fait, la colonie « donneuse » du fragment et la colonie nouvellement formée sont génétiquement identiques, le terme « individu » pouvant alors être aussi employé afin de discriminer uniquement les colonies qui seraient génétiquement différentes. Pour les coraux, le terme « individu » doit ainsi être utilisé parcimonieusement en fonction de l'entité que l'on veut désigner et préciser : un polype (*i.e.* un individu fonctionnel), une colonie (*i.e.* un individu structurel ou « *ramet* ») ou un génotype (*i.e.* un individu génétique ou « *genet* ») (Hughes et al. 1992). En outre, (Pichon 1978) a introduit le terme de « super-colonie » qui désigne un champ mono-spécifique (par exemple d'*A. cervicornis*) dont il est impossible de distinguer les colonies intriquées les unes dans les autres.

3.2.5. Symbiose et holobionte corallien

Une caractéristique des écosystèmes récifaux est la nature oligotrophe des eaux qui les abritent, puisque de tels environnements pauvres en nutriments ne sont pas propices au développement des algues avec lesquelles les coraux supportent difficilement la compétition (Odum et Odum 1955). Or, les coraux Scléactiniaires à l'origine de la construction des récifs réalisent des symbioses avec des algues unicellulaires photosynthétiques dinoflagellées appartenant au genre *Symbiodinium*, mieux connues sous le terme générique de « zooxanthelles » (Muller-Parker et al. 1997, 2015). Cette symbiose confère aux coraux la capacité d'avoir deux modes de nutrition (*i.e.* mixotrophie) (Muller-Parker et al. 1997, 2015). D'une part, les coraux sont des organismes hétérotrophes qui se nourrissent de constituants organiques présents dans leur environnement tels que la matière organique en suspension ou le plancton qu'ils capturent avec leurs tentacules qui leur procurent des acides aminés essentiels (Muller-Parker et al. 1997, 2015).

D'autre part, la symbiose avec les algues (logées dans les vacuoles des cellules gastrodermales des tissus de l'hôte corallien) confère aux coraux la particularité d'être également autotrophes puisque les zooxanthelles leur transfèrent une grande partie (jusqu'à 95 %) des molécules carbonées synthétisées lors de la photosynthèse (Muscatine 1990 ; Muller-Parker et al. 1997, 2015). Dans cette symbiose, ces micro-algues sont indispensables au métabolisme de l'hôte corallien et contribuent également à leur croissance en intervenant dans les processus de calcification du squelette (Hoegh-Guldberg 2004 ; *Acropora* Biological Review Team 2005 ; Muller-Parker et al. 2015). Par ailleurs, ces algues sont en grande partie responsables de la couleur des coraux grâce à leurs pigments (*Acropora* Biological Review Team 2005). En outre, les coraux donnent aux algues, un abri et des nutriments (dioxyde de carbone, potassium et azote) indispensables au métabolisme de la photosynthèse (Muller-Parker et al. 1997, 2015). Toutefois, les avantages de cette symbiose sont contrebalancés par le fait que les zooxanthelles, au cours de la photosynthèse, relâchent dans les cellules gastrovasculaires de coraux des dérivés réactifs de l'oxygène, tel le peroxyde d'hydrogène, qui sont des poisons cellulaires et que les coraux doivent gérer. Leur surabondance, dans les épisodes de blanchissement des coraux, sont en grande partie responsable de l'expulsion des zooxanthelles par leur hôte (Muller-Parker et al. 1997, 2015 ; Miller et al. 2009).

En dehors de la symbiose réalisée avec les « zooxanthelles », les coraux forment des systèmes symbiotiques multipartenaires complexes puisqu'ils vivent également dans un équilibre dynamique avec une communauté microbienne mutualiste qui incluent des bactéries, des archées, des virus, des champignons ou encore des microalgues endolithiques, constituant alors un ensemble appelé « holobionte corallien » (Knowlton et Rohwer 2003 ; Rosenberg et al. 2007). Ces divers organismes mutualistes interagissent plus ou moins avec l'hôte corallien et peuvent contribuer positivement ou négativement à son état de santé et à sa survie (Knowlton et Rohwer 2003 ; Rosenberg et al. 2007). Alors que les symbioses entre les algues du genre *Symbiodinium* et les coraux Scléactiniaires sont étudiés depuis longtemps, les interactions mutualistes avec ces autres partenaires sont moins connues (Knowlton et Rohwer 2003)

3.2.6. Des espèces autrefois emblématiques des récifs caraïbes aujourd'hui menacées

Par le passé, les espèces *A. palmata* et dans une moindre mesure *A. cervicornis*, formaient des champs denses et mono-spécifiques, qui structuraient de manière importante les récifs coralliens caraïbes à faible profondeur (Goreau 1959 ; Bak 1975 ; *Acropora* Biological Review Team 2005). Généralement, la zone à *A. palmata* s'étendait depuis les platiers récifaux jusqu'à la partie supérieure des pentes externes récifales, vers 10 m de profondeur (Figure I.6). *A. cervicornis* occupait les pentes externes récifales entre 7 et 15 m de profondeur, à l'abri de la houle, ainsi que les fonds des lagons (Goreau 1959 ; Bak 1975 ; *Acropora* Biological Review Team

2005). Actuellement, leurs colonies sont, soit disparues, soit mortes et colonisées par des algues (*Acropora* Biological Review Team 2005).



Figure I.6. « Zone à *Acropora palmata* » en Guadeloupe en 1982 (Photo de Claude Bouchon).

Parallèlement à la dégradation des récifs de la région Caraïbe, les populations des espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* ont considérablement diminué dans les Caraïbes durant les quatre dernières décennies. Certains épisodes de perturbation tels que la maladie de la bande blanche dans les années 1980, ont plus particulièrement frappé les espèces caraïbes du genre *Acropora*, engendrant une diminution de l'abondance de ces espèces de près de 95 % dans certaines localités depuis les années 1970, sans qu'elles n'aient pu naturellement se restaurer par la suite (Aronson et Precht 2001 ; Precht et al. 2002). Par ailleurs, les récifs sur lesquels les colonies d'*Acropora* ont été particulièrement endommagées voient les populations de certains Gastéropodes corallivores (*Corralliophila abbreviata*) augmenter, ce qui accélérerait d'autant plus le déclin des populations d'*Acropora* (Williams et Miller 2012 ; Bright et al. 2016).

4. La zone d'étude

4.1. Les Petites Antilles

L'Arc des Petites Antilles est un archipel formé par une chaîne semi-circulaire (de 18°N à 11°N et de 59°O à 70°O) d'îles qui bordent la partie orientale de la Mer des Caraïbes depuis Anguilla au nord jusqu'aux îles des Antilles néerlandaises du sud (Aruba, Curaçao et Bonaire ; Figure I.7). Les îles les plus au sud sont appelées « Îles Sous-le-Vent » alors que les îles les plus à l'est sont appelées « Îles du Vent ». Pour la suite du manuscrit, ce sont ces dernières qui seront considérées comme étant les Petites Antilles.



Figure I.7. Carte des Petites Antilles.

Dans les Petites Antilles, trois grands types de formations coralliennes sont présents : 1) le récif frangeant qui borde la côte ; 2) le récif barrière, ceinture récifale séparée de la côte par un lagon, de profondeur variable ; 3) les fonds coralliens non bioconstruits qui, sur les côtes caraïbes

des Petites Antilles, constituent des communautés souvent plus riches et plus florissantes que sur les formations récifales des côtes atlantiques (Bouchon et al. 2008b).

4.2. La Guadeloupe

La Guadeloupe est un département français d'Outre-Mer localisé dans la partie orientale de la région des Caraïbes (Figure I.7) au sein de l'Arc des Petites Antilles entre les îles de Montserrat et Antigua au nord et de la Dominique au sud par 16°30'N et 61°30'O (Bouchon et al. 2008b). Appelée communément « l'île de la Guadeloupe », c'est en réalité un archipel (Figure I.8) composé de deux îles principales qui sont la Basse-Terre (848 km² ; point culminant : le volcan de la Soufrière, 1467 m) et la Grande-Terre (590 km² ; point culminant : 135 m) séparées par un bras de mer (la Rivière Salée) et d'autres îles plus petites : Marie-Galante (158 km² ; point culminant : 204 m), la Désirade (22 km² ; point culminant : 275 m), Les Saintes (13 km² ; point culminant : 306 m) et Petite-Terre (1,7 km² ; point culminant : 8 m), correspondant à une superficie totale de 1 705 km² (Figure I.8) (Bouchon et al. 2008b).

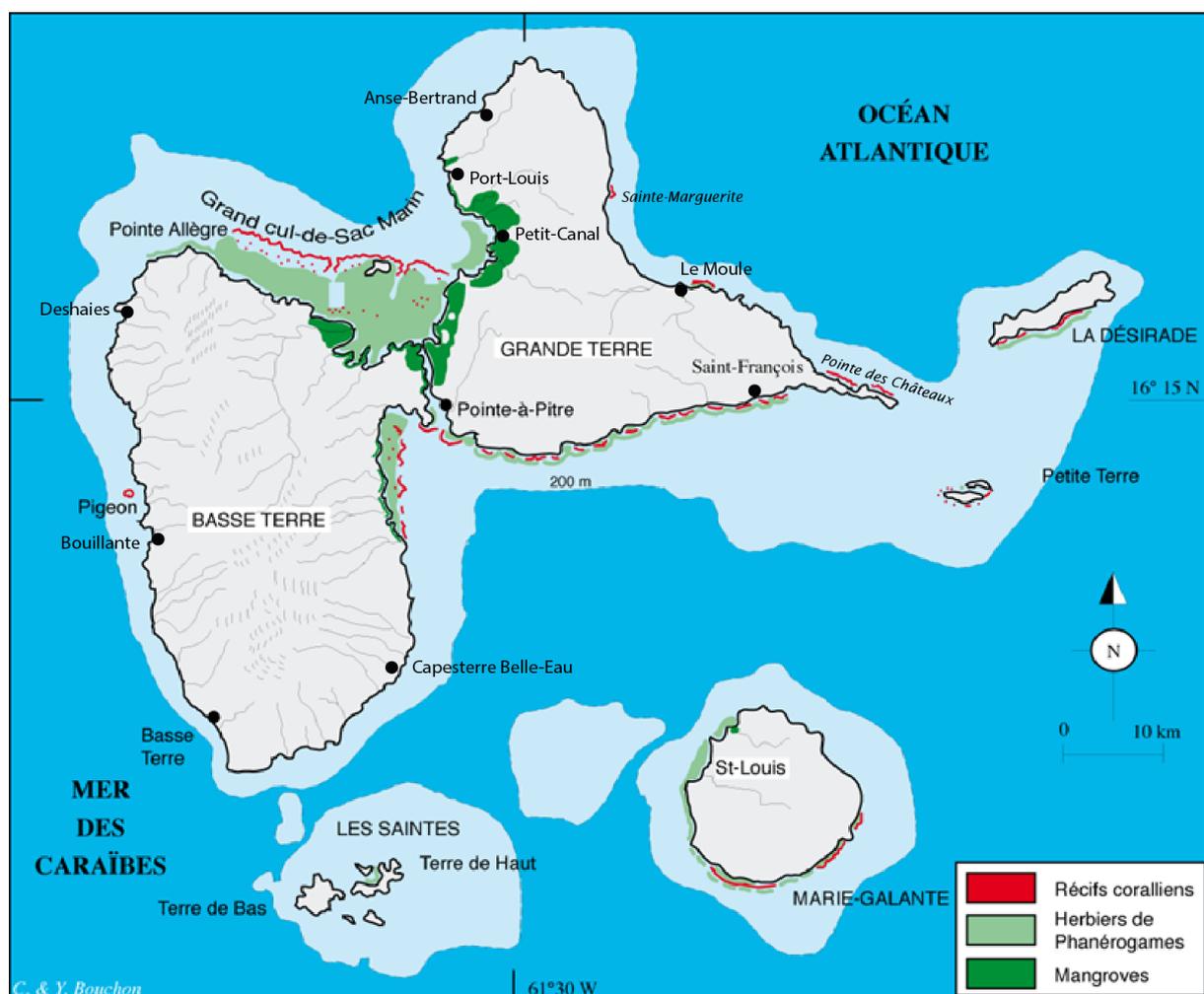


Figure I.8. Carte de la Guadeloupe. (d'après Bouchon-Navaro,1996).

Les trois types de récifs coralliens décrits pour les îles des Petites Antilles sont présents autour de la Guadeloupe (Figure I.8) (Bouchon et al. 2008b). Les récifs coralliens les plus importants en Guadeloupe sont situés dans la baie du Grand Cul-de-Sac Marin qui est fermée, au nord, par une barrière récifale de près de 30 km de long et qui délimite ainsi un lagon d'une surface d'environ 11 000 ha, qui mesure 10 km dans sa plus grande largeur et de 30 m profondeur maximale (Bouchon et al. 2008b). La côte atlantique de la Basse-Terre possède des formations bioconstruites frangeantes, entre Pointe-à-Pitre et Capesterre Belle-Eau. La côte caraïbe de la Basse-Terre ne possède pas de récifs coralliens *stricto sensu*, mais les fonds rocheux supportent des communautés coralliennes dont la biodiversité est la plus élevée de l'île, tout particulièrement entre Bouillante et Deshaies (en incluant les îlets Pigeon). La côte méridionale de la Grande-Terre présente une ligne discontinue de récifs frangeants peu développés, de Pointe-à-Pitre à la pointe des Châteaux. Les côtes nord-est et nord-ouest sont essentiellement constituées par des falaises et dépourvues de récifs, à l'exception des régions du Moule, de Sainte-Marguerite et d'Anse-Bertrand. De Port-Louis à Petit-Canal, le rivage est occupé par des plages de sable et des mangroves.

5. Problématique et objectifs de la thèse

Le déclin observé actuellement des populations de coraux caraïbes du genre *Acropora* est important et représente un événement unique de l'histoire écologique de ces espèces emblématiques (Greenstein et al. 1998 ; Aronson et Precht 2001 ; Wapnick et al. 2004). À ce titre, les espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* sont classées « en danger critique d'extinction » sur la Liste Rouge des Espèces Menacées de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) depuis 2008 (Aronson et al. 2008a, 2008b, Carpenter et al. 2008a, 2008b). Parmi les 7 statuts affichés par l'UICN, cette dénomination alarmiste correspond à la catégorie qui précède tout juste celle qui comprend les espèces considérées comme « éteintes dans la nature ». De plus, ces espèces sont également réglementées par « l'*US Endangered Species Act* » et figurent sur la Convention de Washington (CITES, Annexe II).

Le principal objectif de ce travail a ainsi été d'estimer la capacité de résilience des populations de ces espèces menacées dans les Petites Antilles et de fournir des informations permettant de définir des méthodes de gestion et de conservation appropriées.

Dans le contexte où des espèces sont menacées, les approches génétiques qui intègrent notamment des techniques de biologie moléculaire font partie des outils qui peuvent contribuer à améliorer notablement les objectifs de conservation et de gestion de ces espèces et des écosystèmes marins qui leurs sont associés. En effet, l'un des facteurs prépondérants à la résilience des populations est le maintien d'un certain niveau de diversité génétique, celle-ci étant notamment influencée par la connectivité entre les populations. Estimer la capacité de résilience des populations d'*Acropora* dans les Petites Antilles à travers l'estimation de leur diversité génétique, de la structure génétique et de la connectivité constitue ainsi le premier axe de recherche de ce travail.

Dans ce but, des échantillons des deux espèces d'acropores ont été prélevés sur onze îles de l'Arc des Petites Antilles, afin d'estimer la diversité génétique et les échelles spatiales de dispersion larvaire pour les populations d'*Acropora* de manière à appréhender la distance maximale à laquelle un récif sain peut éventuellement servir de source de larves pour des récifs dégradés. Ce travail a été abordé par l'étude de marqueurs génétiques microsatellites. Ces informations permettraient *in fine* d'améliorer la gestion, la protection et la conservation de ces espèces menacées à l'échelle des Petites Antilles. Cette étude a fait l'objet de deux articles, l'un publié dans le journal *Marine & Freshwater Research* et l'autre soumis dans le journal *Conservation Genetics*.

Les zooxanthelles (*Symbiodinium sp.*) essentielles aux développements de ces coraux présentent des propriétés physiologiques et des exigences écologiques particulières liées à

certaines facteurs environnementaux. De ce fait, la résilience des hôtes coralliens face à certaines fluctuations des conditions environnementales peut être influencée par la nature des de leur symbionte. Les hôtes coralliens qui seraient alors capables d'abriter simultanément plusieurs clades ou encore ceux qui présenteraient une facilité à changer de lignée de *Symbiodinium* au cours du temps pourraient alors être favorisés. L'étude de la diversité des communautés d'algues symbiotiques du genre *Symbiodinium* correspond au second axe de recherche abordé dans cette thèse. Des échantillons de coraux des genres *Acropora*, *Porites* et *Pseudodiploria* de Guadeloupe et des Petites Antilles ont été analysés avec deux techniques de biologie moléculaire (PCR et qPCR) afin d'identifier les lignées de *Symbiodinium* qui peuvent être hébergées (même si elles sont présentes en petites quantités) et (ou) de les quantifier en considérant des facteurs génétiques, spatiales, temporels et taxonomiques.

Enfin, il semblerait, d'après les résultats issus de ce travail de thèse que les populations d'*Acropora* des Petites Antilles semblent montrer des difficultés à se reconstituer *via* la combinaison des processus naturels de recouvrement et la création de zones protégées. Un projet portant sur la culture de boutures d'*Acropora* a été développé en collaboration avec le Parc National de Guadeloupe. Le but de cette expérimentation était d'évaluer les possibilités de restaurer les populations d'*Acropora* en Guadeloupe, par la méthode de transplantation de boutures. Il a constitué le troisième axe de recherche de cette thèse. Pour ce faire, des boutures d'*Acropora cervicornis*, *A. palmata* et de l'hybride *A. prolifera* ont été mises en culture pendant plus de 100 jours et leur croissance a été mesurée en considérant les facteurs environnementaux, taxonomique et génétiques.

Ces trois axes de recherche font l'objet, ci-après, d'un chapitre distinct et le manuscrit se termine par un chapitre de discussion, conclusions et perspectives, regroupant les discussions et conclusions partielles qui terminent chacune des trois parties.

CHAPITRE II. CLONALITÉ, DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE ET CONNECTIVITÉ DES ESPÈCES DU GENRE *ACROPORA* DANS LES PETITES ANTILLES⁴

⁴ Ce chapitre a fait l'objet de deux articles scientifiques (présentés en annexe), le premier publié et le second soumis :

Japaud A, Manceau J-L, Bouchon C, Fauvelot C (2015) High clonality in *Acropora palmata* and *Acropora cervicornis* populations of Guadeloupe, French Lesser Antilles. *Marine and Freshwater Research* 66: 847-851

Japaud A, Bouchon C, Magalon H, Fauvelot C. Geographic distances and ocean currents influence Caribbean *Acropora palmata* population connectivity in the Lesser Antilles. Soumis à *Conservation Genetics*

1. Introduction

Dans un contexte global de déclin des populations marines et de risques d'extinction de certaines espèces, estimer les capacités de résilience des populations d'espèces menacées devient indispensable afin de définir au mieux les méthodes de conservation à employer. L'un des facteurs prépondérants à la résilience des populations est le maintien d'un certain niveau de diversité génétique. En effet, le maintien d'une diversité génétique élevée est crucial pour le maintien du potentiel évolutif, la survie et la résilience des espèces (Frankham et al. 2002 ; England et al. 2003 ; Balloux et al. 2004), en particulier dans des environnements très variables ou sujets à des changements anthropiques rapides (Ayre et Miller 2004 ; Reusch et al. 2005 ; Yeoh et Dai 2009). De plus, en influant sur la productivité des espèces, la croissance et la stabilité des populations, la diversité génétique joue un rôle analogue en importance aux processus mis en jeu à travers les interactions qui s'établissent entre les espèces à l'échelle des communautés et des écosystèmes (Booth et Grime 2003 ; Reusch et al. 2005 ; Hughes et al. 2008). Les niveaux de diversité génétique des populations de nombreux organismes marins tels que les coraux, les phanérogames, les macroalgues, les éponges ou les holothuries par exemple, peuvent être affectés par la nature des processus de reproduction qui peut être sexuée ou asexuée pour ces organismes.

Le mode de reproduction asexué par fragmentation est un processus de reproduction clonal qui permet une croissance démographique des populations *via* la duplication d'individus génétiques déjà existants (cf. Chapitre I). Dans le cas des coraux du genre *Acropora*, par exemple, un individu génétique (ou génotype) représenté par de nombreuses colonies clonales « en âge de se reproduire » a une valeur sélective (*i.e.* succès reproducteur ou « *fitness* ») plus importante qu'un génotype représenté par une unique colonie corallienne, puisqu'un plus grand nombre de colonies conduit nécessairement à une plus grande production de gamètes à chaque événement de reproduction (Coffroth et Lasker 1998). En outre, le risque de mortalité d'un génotype représenté par de nombreuses colonies clonales est moindre car réparti à travers tous ses représentants clonaux. Dans un contexte particulier où des individus sont isolés et bien adaptés à un environnement stable, une population peut se maintenir *via* la reproduction asexuée. Cependant, pour une petite population isolée et sexuellement éteinte, une expansion clonale prolongée peut conduire à de faibles niveaux de diversités génotypique et génétique et à des conséquences dramatiques (*i.e.* « *ecologically driven sexual extinction* ») (Honnay et Bossuyt 2005). En effet, une population peu diversifiée génotypiquement et génétiquement possède un faible potentiel évolutif et donc une capacité de résilience réduite en cas de perturbation de l'habitat puisque les individus pourraient être mal-adaptés à de nouvelles conditions environnementales (Booth et Grime 2003 ; Miller et Ayre 2004 ; Reusch et al. 2005). En conséquence, les effets à long terme de la reproduction clonale dépendent de l'équilibre entre les

coûts et les avantages de ce processus (Lirman 2000). À l'inverse, chez les coraux du genre *Acropora*, le mode de reproduction sexué à fécondation externe met en jeu la fécondation de gamètes issus de deux individus génétiques distincts, aboutissant d'abord à la conception de larves pélagiques appelées « *planula* ». Celles-ci deviennent compétentes (*i.e.* capables de se métamorphoser) quand elles rencontrent un récif présentant des conditions environnementales adaptées. Les larves peuvent alors s'installer (*i.e.* recruter) afin de donner *in fine* de nouvelles colonies coralliennes correspondant à de nouveaux individus génétiques dans la population (cf. Chapitre I).

La connectivité (*via* les évènements de migration) entre des populations séparées géographiquement joue aussi un rôle important dans le maintien de la diversité génétique et donc dans la capacité de résilience des populations (Hastings et Harrison 1994 ; Botsford et al. 2001 ; Cowen et al. 2007). La connectivité entre les populations est intimement liée aux traits de vie et aux comportements migratoires des espèces. Pour les organismes marins, elle est principalement assurée par les processus que sont la dispersion larvaire et le déplacement des adultes (Cowen et al. 2007). Bien que les coraux du genre *Acropora* présentent un mode de reproduction asexué par fragmentation des colonies, permettant la dispersion des fragments sur des échelles spatiales restreintes (à l'échelle du récif), ce processus limité spatialement ne peut pas être considéré comme un facteur de connectivité pour des populations géographiquement éloignées. Ainsi, dans le contexte où les coraux du genre *Acropora* sont des espèces marines benthiques et sessiles, la connectivité entre les populations repose principalement sur le mode de reproduction sexué et notamment sur la capacité de dispersion des larves. Plus largement, la connectivité des populations est influencée par de nombreux processus qui s'étendent depuis l'émission des gamètes jusqu'à la survie et à la reproduction des colonies coralliennes nouvellement installées dans une population, en passant par la probabilité de fécondation, la survie et la capacité de dispersion des larves, le choix de l'habitat et la métamorphose (Cowen et al. 2006, 2007 ; Pineda et al. 2007).

Lors de la phase larvaire pélagique, le déplacement des larves dans la masse d'eau est soumis à deux phénomènes : le transport passif influencé notamment par les courants océaniques de surface, et le transport actif, non négligeable, via le comportement natatoire des larves (Pineda et al. 2007 ; Ayata 2010 ; Vermeij et al. 2010). En effet, certaines études ont mis en évidence que les larves ne se comportent pas simplement comme des particules passives uniquement influencées par les courants, mais qu'au contraire, elles seraient notamment capables de se mouvoir verticalement dans la colonne d'eau afin de rencontrer des courants marins avec des orientations distinctes et qu'elles pourraient également s'orienter sur de grandes distances avec le son émis par le récif une fois compétente pour recruter (voir la synthèse par Pineda et al. 2007 ;

Vermeij et al. 2010). En outre, de nombreux facteurs, biotiques et abiotiques, sont susceptibles d'influencer et de limiter le recrutement et la dispersion des larves (Edmunds et Carpenter 2001 ; Mason et al. 2011). Toutefois, les larves coralliennes sont difficiles à observer *in situ* en raison de leur petite taille et leur comportement natatoire reste ainsi largement inconnu (Vermeij et al. 2010). En conséquence, la durée exacte de la phase larvaire est souvent difficile à estimer, limitant par exemple l'estimation de la connectivité des populations de coraux Scléactiniaires *via* des approches utilisant des modèles hydrodynamiques.

Deux principaux types de connectivité sont classiquement estimés : la connectivité démographique et la connectivité génétique. D'une part, la connectivité démographique quantifie les échanges d'individus entre les populations à l'échelle d'une génération *via* le marquage d'individus potentiellement migrants ou l'estimation des liens de parenté. D'autre part, la connectivité génétique s'applique aux flux de gènes qui existent entre les populations et permet d'appréhender l'histoire évolutive des populations sur plusieurs générations. Alors que le marquage et le suivi d'individus sont rendus impossibles par la petite taille des larves qui assurent la connectivité entre les populations, l'utilisation de l'outil génétique est particulièrement appropriée pour l'étude de la connectivité des populations des espèces marines telles que les coraux du genre *Acropora* qui présentent une unique phase de dispersion *via* des propagules que sont les gamètes et les larves (von der Heyden et al. 2014). L'utilisation de marqueurs génétiques permet ainsi d'appréhender la connectivité génétique entre les populations par l'étude de leur similarité (ou dissimilarité) génétique. Le niveau de similarité génétique entre des populations est la résultante de l'action combinée des processus de migration, de dérive génétique, de sélection naturelle et de mutation sur la diversité génétique de chaque population (Wright 1940 ; Hamilton 2009). Dans une population de taille finie et notamment pour de petites populations, les processus de dérive génétique ou de sélection naturelle amplifient la dominance de certains allèles jusqu'à leur fixation éventuelle, conduisant globalement à diminuer la diversité génétique. *A contrario*, les mutations génétiques et la migration tendent à augmenter localement la diversité génétique. La dérive génétique, la sélection naturelle et les mutations génétiques influencent les fréquences alléliques à l'intérieur de chaque population de manière indépendante et conduisent ainsi à une différenciation génétique des populations génération après génération, en particulier dans le cas de petites populations isolées. À l'inverse, lorsque des individus s'établissent avec succès dans une nouvelle population *via* le processus de migration (*i.e.* s'ils participent aux événements de reproduction) cela conduit alors à un transfert d'allèles (ou flux de gènes) entre les populations et augmente ainsi la similarité génétique entre ces populations par homogénéisation des fréquences alléliques.

Chez les coraux du genre *Acropora*, étant donné que (1) la reproduction sexuée ne se produit généralement qu'une à deux fois par an *via* la libération synchronisée et massive de gamètes dans la colonne d'eau (Szmant 1986) et (2) la durée de la phase pélagique des larves depuis le processus de fécondation jusqu'au processus de recrutement dure entre 4 et 20 jours (Szmant 1986 ; Harrison et Wallace 1990 ; Fogarty 2010, 2012 ; Ritson-Williams et al. 2010), l'étendue spatiale de la dispersion larvaire et la connectivité génétique pour les populations des espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* semblent donc limitées. C'est pour vérifier cette hypothèse que de nombreux travaux ont porté sur l'étude de la structure génétique des populations de l'espèce *A. palmata* à l'échelle de son aire de répartition, à travers les nombreuses régions de la Caraïbe (*i.e.* le Panama, le Mexique, la Floride, les Bahamas, Navassa, l'Île de Mona, Porto Rico, les Îles Vierges américaines, la Guadeloupe, Saint-Vincent et les Grenadines, Bonaire et Curaçao). Les principales études, basées sur l'analyse du polymorphisme de cinq marqueurs microsatellites, ont révélé une séparation phylogéographique majeure à cette échelle, divisant les populations de cette espèce en deux lignées génétiquement divergentes (Baums et al. 2005b, 2006a, 2006b ; Mège et al. 2014). Si l'on considère la région caraïbe tel un anneau entourant la mer des Caraïbes, la séparation génétique des populations de l'espèce *A. palmata* est localisée au nord-est dans la région de Porto Rico, et de façon moins précise au sud entre le Panama et Curaçao, divisant ainsi l'aire de répartition de l'espèce *A. palmata* en deux provinces phylogéographiques ouest et est (Baums et al. 2005b ; Mège et al. 2014). Au sein de chacune de ces deux provinces phylogéographiques, la différenciation génétique estimée entre les populations (à l'aide des cinq même marqueurs génétiques) est faible, bien que le plus souvent significative (Mège et al. 2014). Un modèle d'isolement génétique par la distance géographique (*i.e.* « *isolation by distance* », ou IBD) a été observé dans la région de Porto Rico, probablement induit par le « mélange » d'individus issus des deux populations génétiquement divergentes (semblable à une zone d'hybridation), relatives aux deux lignées phylogéographiques (Mège et al. 2014).

De manière générale, il semble que les populations de l'espèce *A. palmata* présentent un recrutement autochtone et que le recrutement sexué soit plus répandu dans la province est que dans la province ouest (Baums et al. 2005b, 2006a). Néanmoins, la contribution des modes de reproduction sexué et asexué pour la structure des populations n'est pas liée à une division purement géographique entre les provinces génétiquement distinctes (Baums et al. 2006a ; Mège et al. 2014). En effet, il semble que la part de reproduction asexuée par fragmentation dans les populations d'*A. palmata* s'explique par des différences entre les récifs, relatives aux caractéristiques de l'habitat et aux conditions environnementales connexes (Baums et al. 2006a ; Mège et al. 2014). Jusqu'à présent, la plupart des travaux génétiques ont été menés sur des populations d'*A. palmata* majoritairement échantillonnées dans la province ouest (principalement en Floride, aux Bahamas et dans les Grandes Antilles) et seules quelques

populations d'*A. palmata* de la province est ont ainsi été étudiées de façon anecdotique. Cette province est principalement composée par les îles des Petites Antilles qui bordent l'extrémité orientale de la mer des Caraïbes et correspond à une écorégion distincte (Spalding et al. 2007), globalement beaucoup moins étudiée que le reste de la Caraïbe.

Pour l'espèce *A. cervicornis*, les études précédentes utilisant des marqueurs nucléaires (*Mini-Collagen*, *calmodulin*, *PaxC*) et mitochondriaux (dont la région de contrôle de l'ADN mitochondrial) ont montré une structure génétique significative des populations de cette espèce sur l'ensemble de son aire de répartition, à travers de nombreux sites étudiés dans la Caraïbe (*i.e.* le Panama, Belize, la péninsule du Yucatan, la Floride, les Bahamas, les Îles Turks-et-Caïcos, la Jamaïque, Porto Rico), avec des flux de gènes limités et des populations génétiquement différenciées pour des distances géographiques supérieures à 500 kilomètres (Vollmer et Palumbi 2007 ; Garcia Reyes et Schizas 2010 ; Hemond et Vollmer 2010). Les premières études génétiques concernant les populations de Floride de l'espèce *A. cervicornis* ont montré qu'elles ne différaient pas génétiquement de manière significative et semblaient connectées entre elles par un flux de gènes élevé à l'échelle de la Floride, mais qu'une différenciation génétique significative existait entre ces populations de Floride et des populations issues d'autres sites de la région Caraïbe telles que celles des Bahamas, pourtant peu éloignées (Hemond et Vollmer 2010). Une étude génomique plus récente réalisée à partir de 77 génotypes de la Floride (*Florida Reef Tract* ; n = 66) et de la République Dominicaine (n = 11) a toutefois mis en évidence une structure significative des populations de l'espèce *A. cervicornis* en Floride, probablement révélée par un polymorphisme élevé, induit par la technique de biologie moléculaire employée (Drury et al. 2016). Par ailleurs, une introgression de gènes de l'espèce *A. palmata* vers l'espèce *A. cervicornis* a été mise en évidence sur l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce *A. cervicornis* et il semblerait que cette introgression soit contrastée en fonction des sites et des gènes étudiés (Vollmer et Palumbi 2007). La prise en compte d'une telle introgression de gènes dans l'étude de la structure génétique des populations de l'espèce *A. cervicornis* a révélé une structure génétique à une échelle spatiale relativement fine de moins de 100 km, voire de l'ordre de quelques kilomètres seulement comme dans la région portoricaine de La Parguera (Vollmer et Palumbi 2007 ; Garcia Reyes et Schizas 2010).

Les études génétiques précédentes concernant les populations d'*A. palmata* et d'*A. cervicornis* ont ainsi principalement été menées sur les récifs de Floride, des Bahamas et des Grandes Antilles, et très peu de populations des Petites Antilles ont été étudiées. Dans ce contexte, et étant données les menaces qui pèsent sur ces populations dans l'ensemble de la Caraïbe, il est nécessaire d'estimer la diversité génétique et la connectivité des populations des Petites Antilles de ces espèces, de manière à fournir des informations quant aux échelles spatiales de dispersion

larvaire. Ceci permettra notamment d'estimer la distance maximale à laquelle un récif sain peut éventuellement servir de source de larves pour des récifs dégradés, afin d'améliorer *in fine* la gestion, la protection et la conservation de ces espèces en voie de disparition. Avec cet objectif, cette étude cherche à répondre à plusieurs questions : (1) Quels sont les niveaux de diversité génétique des populations d'*Acropora* des Petites Antilles par rapport aux populations caraïbes déjà étudiées ? (2) À quelle distance les larves de ces espèces peuvent-elles se disperser et ainsi s'installer au sein des récifs des Petites Antilles ? (3) Quels sont les éventuels facteurs qui contribuent à expliquer les différences génétiques observées entre les populations d'*Acropora* des Petites Antilles ? Afin de répondre à ces questions, des colonies des espèces caraïbes du genre *Acropora* ont été échantillonnées sur 42 sites répartis sur 11 îles des Petites Antilles. Ne pas tenir compte de la clonalité qui influence la distribution des allèles dans les populations *via* la répartition spatiale des individus clonaux qui composent ces populations introduirait un biais dans l'interprétation qui pourrait être faite des résultats issus de l'étude de la structure génétique de ces populations (Reusch et al. 1999). Ainsi, en utilisant 14 marqueurs microsatellites très polymorphes (*i.e.* neuf marqueurs de plus que dans les études précédentes), il conviendra d'abord de prendre en compte le processus de clonalité en déterminant le nombre d'individus génétiquement uniques (ou génotypes) afin de pouvoir estimer ensuite la diversité génétique et, grâce à l'analyse des flux de gènes, la structure génétique et le niveau de connectivité des populations de ces espèces dans les Petites Antilles. De manière à appréhender la clonalité au sein des populations des espèces *A. palmata* et *A. cervicornis*, et, en particulier, afin d'évaluer les échelles spatiales de la propagation clonale via le processus de fragmentation. Une étude préliminaire a été réalisée sur le site de la Caye à Dupont en Guadeloupe en utilisant une stratégie d'échantillonnage exhaustive qui diffère de la stratégie d'échantillonnage opportuniste utilisée pour l'ensemble des autres sites étudiés dans les îles des Petites Antilles. Le site de la Caye à Dupont a été spécifiquement choisi car c'est l'un des seuls sites de Guadeloupe où des populations denses des deux espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* ont été observées dans une relative proximité (environ 200 m de distance), permettant de comparer la clonalité chez ces deux espèces dans des conditions environnementales relativement similaires.

2. Matériel et méthodes

2.1. Localisation des sites d'étude

Au total, 42 sites répartis sur 11 îles des Petites Antilles ont été échantillonnés, représentant un transect latitudinal de près de 600 kilomètres de long qui s'étend des îles septentrionales de Saint-Martin et de Saint-Barthélemy, aux îles du sud de Saint-Vincent et les Grenadines (Figure II.1). Les sites codés de PAC01 à PAC28 ont été échantillonnés en avril et mai 2015 lors de la campagne océanographique PACOTILLES à bord du N/O ANTEA (IRD). Les autres sites situés en Guadeloupe et à Saint-Barthélemy ont été échantillonnés entre mai 2011 et octobre 2014 lors de collectes spécifiques.

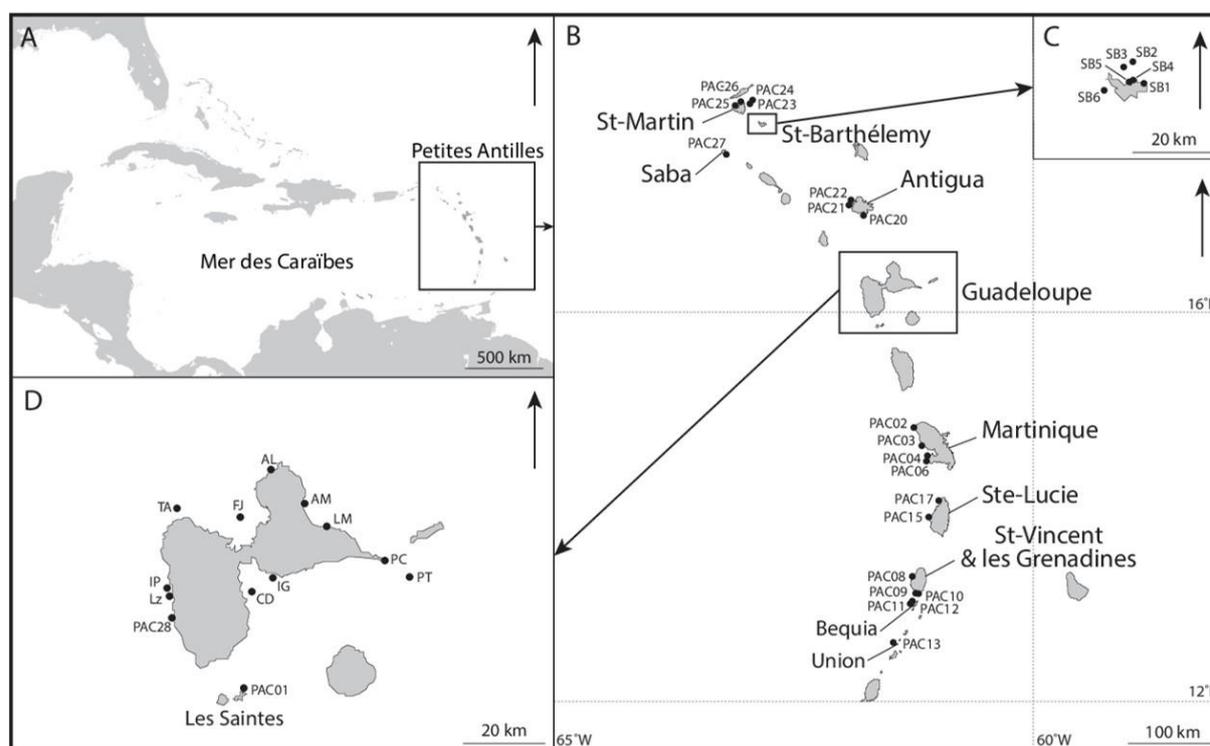


Figure II.1. Cartes de la zone d'étude et des sites d'échantillonnage des colonies d'*Acropora*. A : Carte de la région caraïbe et position géographique des Petites Antilles. B : Carte des Petites Antilles et positions géographiques des îles prospectées. C : Carte détaillée de Saint-Barthélemy. D : Carte détaillée de la Guadeloupe.

2.2. Échantillonnage

Deux stratégies d'échantillonnage différentes ont été utilisées dans cette étude. L'une, exhaustive, a été appliquée sur le seul site de la Caye à Dupont en Guadeloupe et l'autre, opportuniste, a été employée sur l'ensemble des autres sites des Petites Antilles. Sur l'ensemble des 42 sites prospectés provenant de 11 îles des Petites Antilles, 1259 colonies des « espèces » caraïbes du genre *Acropora* ont été échantillonnées (Figure II.1 ; Tableau II.1).

Tableau II.1. Nombre de colonies d'*Acropora* échantillonnées pour chaque site. Ap : *A. palmata* ;Ac : *A. cervicornis* et Ah : *A. prolifera*.

Île	Site	Code	Latitude (N)	Longitude (O)	Ap	Ac	Ah
Saint-Martin		SM			102	31	
	Île Tintamarre I	PAC23	18°06'34"	62°58'51"	4		
	Île Tintamarre II	PAC24	18°07'33"	62°58'21"	50		
	Trou David	PAC25	18°04'24"	63°07'09"	48		
	Rocher Créole	PAC26	18°07'02"	63°03'25"		31	
Saint-Barthélemy		SB			47	18	14
	Anse du Grand Cul-de-Sac	SB1	17°54'46"	62°47'59"	19		6
	Îlet Toc	SB2	17°56'39"	62°49'12"		1	
	Îlet Frégate	SB3	17°56'22"	62°49'55"	15		
	Pointe Milou	SB4	17°54'50"	62°49'04"	13	5	
	Baie de Lorient	SB5	17°54'42"	62°49'16"			8
	Îlet Pain de Sucre	SB6	17°53'50"	62°52'33"		12	
Saba		Sa			40		
	Southeast coast	PAC27	17°37'04"	63°13'35"	40		
Antigua		An			61		
	Nanton Point	PAC20	16°59'52"	61°45'37"	7		
	Five Islands	PAC21	17°04'53"	61°54'50"	28		
	Shipstern Point	PAC22	17°07'46"	61°53'31"	26		
Guadeloupe		Gu			401	137	17
	Anse à la Barque	PAC28	16°05'16"	61°46'14"	48		
	Anse Laborde	AL	16°29'11"	61°29'50"	15		
	Anse Maurice	AM	16°23'38"	61°24'13"	18		
	Caye à Dupont I	CD I	16°09'27"	61°32'42"		80	
	Caye à Dupont II	CD II	16°09'26"	61°32'33"	80		
	Îlet Fajou I	FJ I	16°21'24"	61°35'35"		43	13
	Îlet Fajou II	FJ II	16°21'16"	61°34'21"	31		
	Îlet Fajou III	FJ III	16°21'35"	61°35'32"	45	9	
	Îlet Gosier	IG	16°11'60"	61°29'20"	17		
	Îlets de Pigeon	IP	16°10'00"	61°47'24"	15	2	4
	Le Moule	LM	16°20'05"	61°20'30"	14		
	Pointe à Lézard	Lz	16°08'29"	61°46'47"	50		
	Pointe des Châteaux	PC	16°15'00"	61°10'50"	16		
	Îles de la Petite Terre	PT	16°10'36"	61°06'17"	16		
	Tête à l'Anglais	TA	16°22'54"	61°45'50"	36	3	
Les Saintes		LS			75		
	Pointe Zozio	PAC01	15°52'60"	61°34'15"	75		
Martinique		Ma			70		
	Caye de la Perle	PAC02	14°50'27"	61°13'31"	21		
	Les Roches Rouges	PAC03	14°38'15"	61°08'21"	23		
	Îlet Ramier	PAC04	14°32'40"	61°04'50"	7		
	Pointe Burgos	PAC06	14°29'28"	61°05'20"	19		
Sainte-Lucie		SL			60		
	Jambette Point	PAC15	13°51'39"	61°04'28"	42		
	Pigeon Island	PAC17	14°05'31"	60°58'05"	18		
Saint-Vincent		SV			84		
	Châteaubelair Island	PAC08	13°17'58"	61°14'54"	42		
	Duvernette Island	PAC09	13°07'36"	61°12'29"	7		
	Blue Lagoon	PAC10	13°07'33"	61°11'40"	35		
Bequia		Be			52		
	Ships Stern	PAC11	12°59'43"	61°16'29"	2		
	Wash Rock	PAC12	13°00'44"	61°14'59"	50		
Union		Un			50		
	Rapid Point	PAC13	12°36'43"	61°27'08"	50		
11	42				1042	186	31

2.2.1. Échantillonnage exhaustif sur le site de la Caye à Dupont en Guadeloupe

Une population de l'espèce *A. palmata* et une population de l'espèce *A. cervicornis* ont été échantillonnées exhaustivement sur le site de la Caye à Dupont. Cette stratégie d'échantillonnage exhaustive a permis d'étudier la dispersion clonale pour ces deux espèces sur un même récif à partir d'un grand nombre de colonies à une résolution d'échantillonnage fine. Le site de la Caye à Dupont est situé sur un récif isolé dans la baie du Petit Cul-de-Sac Marin au large de la ville de Goyave, en Guadeloupe. Les colonies d'*A. cervicornis* sont situées sur le platier du récif (16°09'27,07"N ; 61°32'42,36"O) entre 2 et 3 m de profondeur, tandis que les colonies d'*A. palmata* sont distantes d'environ 200 mètres et situées sur la zone supérieure de la pente externe du récif (16°09'25,60"N ; 61°32'33,18"O) à environ 2 m de profondeur. Pour chaque espèce, un cercle de 30 m de rayon a été défini dans des zones denses en colonies et une colonie centrale a été désignée comme repère et géo-référencée. Chaque autre colonie a ensuite été géographiquement localisée à partir de la première, en mesurant la distance séparant chaque colonie de la colonie initiale et des colonies voisines en prenant en compte les orientations avec un compas. Pour chaque espèce, toutes les colonies situées dans le cercle de 30 m de rayon ont été identifiées, marquées, géolocalisées et échantillonnées. Pour l'espèce *A. palmata* et pour l'espèce *A. cervicornis*, 80 colonies ont été échantillonnées.

2.2.2. Échantillonnage opportuniste dans les Petites Antilles

- Principe

Pour la majorité des autres sites de la Guadeloupe, de Saint-Barthélemy et de ceux relatifs à la campagne océanographique PACOTILLES, l'échantillonnage a été réalisé de façon opportuniste et non exhaustif en suivant un transect parallèle au rivage. Cette seconde stratégie d'échantillonnage plus facile à mettre en œuvre et moins chronophage que la méthode d'échantillonnage exhaustive a été appliquée pour l'ensemble des sites d'échantillonnage des Petites Antilles à l'exception du seul site de la Caye à Dupont. Bien que permettant une comparaison de la clonalité entre les sites, le but premier a été de prélever des échantillons afin d'étudier la diversité génétique et la connectivité des populations des îles des Petites Antilles. Jusqu'à 50 colonies par site ont alors été échantillonnées entre 1 et 5 mètres de profondeur. Pour la plupart des sites ($n = 15/21$) relatifs à la campagne PACOTILLES, les colonies échantillonnées ont été photographiées.

- Pour *Acropora palmata*

Pour l'espèce *A. palmata*, un total de 1042 colonies ont été échantillonnées dans 36 localités provenant des onze îles prospectées dans les Petites Antilles (Tableau II.1). La plupart des colonies échantillonnées ($n = 642$) ont été échantillonnées en avril et mai 2015 sur les sites

prospectés lors de la croisière scientifique PACOTILLES, codés de PAC01 à PAC28. Les autres colonies ont été échantillonnées entre mai 2011 et octobre 2014 sur les îles de la Guadeloupe ($n = 353$; sans considérer les 48 colonies échantillonnées sur le site de l'Anse à la Barque, PAC28) et de Saint-Barthélemy ($n = 47$). Si on exclut le site de la Caye-à-Dupont échantillonné de manière spécifique, entre 2 (PAC11 à Bequia) et 75 colonies (PAC01 aux Saintes) ont été échantillonnées par site.

- Pour *Acropora cervicornis*

Pour l'espèce *A. cervicornis*, 186 colonies ont été échantillonnées entre mai 2011 et mai 2015 sur neuf sites répartis entre les trois îles de la Guadeloupe ($n = 137$), de Saint-Martin ($n = 31$) et de Saint-Barthélemy ($n = 18$) (Tableau II.1). Sans tenir compte du site de la Caye-à-Dupont (Guadeloupe) échantillonné de manière différente, entre 1 (SB2 à Saint-Barthélemy) et 43 colonies (FJ I en Guadeloupe) ont été échantillonnées par site. Il faut noter que de nombreux sites additionnels ont été prospectés afin de trouver *A. cervicornis* (en moyenne un site par île), sans succès.

- Pour *Acropora prolifera*

Sur deux sites de la Guadeloupe (IP et FJ I) et deux sites de Saint-Barthélemy (SB1 et SB5), des colonies d'*Acropora* avec des morphologies intermédiaires à celles communément arborées par les espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* ont été observées et ont ainsi, sur une base morphologique, été identifiées comme des colonies relatives au taxon hybride *A. prolifera*. Au total, entre 4 (IP en Guadeloupe) et 13 colonies (FJ I en Guadeloupe) ont été échantillonnées par site. Un total de 31 colonies d'*A. prolifera* ont été collectées (Tableau II.1).

2.3. Prélèvement des échantillons

Un fragment de 3-4 centimètres a été prélevé à l'extrémité d'une branche de chaque colonie corallienne échantillonnée. Pour l'espèce *A. cervicornis* et l'hybride *A. prolifera* qui présente des branches relativement fines, les fragments ont été prélevés en introduisant l'extrémité d'une branche dans un tube Falcon de 15 ml et en le cassant en faisant levier. Pour l'espèce *Acropora palmata* qui présente des branches plus robustes, chaque fragment a été sectionné à l'extrémité d'une branche en utilisant une pince coupante. Les fragments ont été placés dans des sacs en plastique numérotés avec fermeture à « zip » pour les échantillons issus de la campagne PACOTILLES ou directement glissés dans un tube Falcon de 50 ml pour les autres échantillons. Après la plongée, les fragments coralliens ont été transférés dans des tubes Falcon contenant 70% d'éthanol et conservés à température ambiante jusqu'à l'analyse.

2.4. Extraction de l'ADN génomique total

L'ADN génomique total (*i.e.* de l'hôte corallien, de *Symbiodinium* et des micro-organismes associés) a été extrait en utilisant un kit de purification d'ADN (GENTRA PUREGENE, QIAGEN, Valencia, CA, USA) en suivant le protocole suivant :

1. La préparation de l'échantillon : en amont de l'extraction d'ADN proprement dite, une première étape a consisté à récupérer un petit fragment de l'échantillon corallien d'environ 0,5 cm³ contenant des polypes, puis à le rincer avec de l'eau distillée et le sécher par dépôt sur du papier absorbant afin d'enlever les traces de mucus et les excédents d'éthanol qui auraient pu nuire aux étapes suivantes.

2. La lyse cellulaire : cette étape a consisté à introduire le fragment ainsi préparé dans un tube EPPENDORF de 1,5 ml et à ajouter 300 µl de tampon de lyse cellulaire et 2 µl de protéinase K. L'incubation a eu lieu toute la nuit dans une étuve programmée à une température de 56°C correspondant à l'optimum thermique de fonctionnement de la protéinase K. La préparation a été mélangée par vortex un minimum de 3 fois espacées par une demi-heure, au début et à la fin de l'étape d'incubation.

3. La purification de l'ADN par précipitation des protéines : après la phase de lyse cellulaire, 100 µl de solution de précipitation de protéines ont été ajoutés à la préparation et mélangés par vortex. La préparation a été ensuite centrifugée à une vitesse de 14 000 rotations par minute (RPM) pendant 5 minutes. Le surnageant contenant l'ADN extrait a été ensuite récupéré dans de nouveaux tubes EPPENDORF de 1,5 ml.

4. La précipitation et le rinçage de l'ADN : 300 µl d'isopropanol ont été ajoutés au surnageant et homogénéisés en retournant les tubes une dizaine de fois. La solution a alors été à nouveau centrifugée à une vitesse de 14 000 RPM pendant 5 minutes pour faire précipiter l'ADN. Le surnageant a été alors éliminé et 300 µl d'éthanol à 70% y ont été ajoutés. La solution a été à nouveau centrifugée à une vitesse de 14 000 RPM pendant 5 minutes. Le surnageant a été une nouvelle fois éliminé. Le tube contenant le culot d'ADN a été alors mis à sécher, retourné et laissé ouvert sur une feuille de papier absorbant pour éliminer les résidus d'éthanol.

5. La réhydratation de l'ADN : Le culot d'ADN extrait ainsi obtenu a été remis en suspension dans 50 µl de solution d'hydratation d'ADN.

La qualité et la quantité d'ADN obtenu par extraction pour chaque échantillon ont été contrôlées à l'aide d'un spectrophotomètre NANODROP® 2000 (THERMO SCIENTIFIC) et les solutions d'extraction d'ADN ont été diluées au 1/10^{ème}.

2.5. Génotypage

2.5.1. Principe

Dans cette étude, les fragments amplifiés, puis génotypés correspondent à des régions non codantes de l'ADN génomique nucléaire très polymorphes et appelées « microsatellites ». Les séquences microsatellites sont des régions (ou *loci*) qui présentent des motifs de quelques nucléotides (ici 3 à 4) répétés en tandem de 8 à n fois. Après amplification, le polymorphisme de longueur des fragments obtenus permet de caractériser génétiquement les colonies échantillonnées. D'une part, cela permet de discriminer au sein des populations échantillonnées, les colonies qui sont génétiquement différentes et les colonies clonales, même en présence d'éventuels individus qui possèderaient des liens de parenté étroits et qui seraient très proches génétiquement. D'autre part, cela permet d'estimer les fréquences alléliques dans les populations échantillonnées afin d'estimer les flux géniques entre les populations des Petites Antilles. Les coraux du genre *Acropora* sont des organismes diploïdes. De ce fait, lorsqu'un individu est homozygote à un locus, deux fragments de même taille sont obtenus. En revanche, si un individu est hétérozygote à un locus, deux fragments de tailles différentes sont alors obtenus. Les amorces spécifiques aux régions flanquantes de 14 *loci* microsatellites d'*A. palmata* ont été utilisées dans cette étude (Baums et al. 2005a, 2009) (Tableau II.2). Bien que non-spécifiques à l'espèce *A. cervicornis*, les mêmes amorces ont également pu être utilisées pour cette espèce génétiquement proche d'*A. palmata*. Pour chaque *locus* microsatellite, un marqueur fluorescent (ou fluorochrome) d'une certaine couleur (bleu : 6-FAM, vert : VIC, jaune : NED ou rouge : PET ; APPLIED BIOSYSTEMS) a été ligé à l'extrémité 5' de l'amorce '*forward*' (Tableau II.2). Avec cette technique, chaque fluorochrome est incorporé à chacun des brins d'ADN néo-synthétisé lors de l'amplification par réaction de polymérisation en chaîne (*Polymerase Chain Reaction* ou PCR).

2.5.2. Conditions de réalisation des PCR

Les PCR ont été réalisées à l'aide d'un kit spécifique aux PCR microsatellites (TYPE-IT® MICROSATELLITE PCR KIT ; QIAGEN, Germantown, États-Unis). Chaque amplification de PCR a été effectuée dans un volume final de 5 µl contenant du tampon Master Mix à la concentration 1X (TYPE-IT MULTIPLEX PCR Master Mix), de la solution Q à la concentration 1X, chaque amorce à la concentration de 0,2 µM et environ 60 à 80 ng d'ADN. Pour amplifier tous les *loci* de chaque échantillon en un minimum de réactions, deux PCR multiplexées ont été réalisées avec des mélanges d'amorces (ou Primer Mix) différents (Tableau II.2). La première PCR a été réalisée avec les couples d'amorces qui correspondent aux marqueurs génétiques du Primer Mix 1 en suivant le programme suivant : 5 min de dénaturation à 95°C, suivi de 28 cycles de 30 s à 95°C, 1 min 30 s à la température d'hybridation des amorces de 57°C, 30 s à 72°C et une phase d'élongation final de 30 min à 60°C. La seconde PCR a été effectuée avec les couples d'amorces relatifs aux

marqueurs génétiques du Primer Mix 2 en suivant le même programme, excepté pour la température d'hybridation des amorces qui est de 55°C. Les thermocycleurs utilisés pour les PCR sont le GeneAmp®PCR System 2700 et le Veriti™ (APPLIED BIOSYSTEMS). Pour le génotypage des échantillons, 1 µl de chaque produit de PCR a été envoyé à la plate-forme Gentyane (INRA, Clermont-Ferrand, France). Les fragments amplifiés ont été séparés sur un séquenceur ABI 3730XL (APPLIED BIOSYSTEMS) avec pour marqueur de taille interne le GeneScan LIZ-500 (APPLIED BIOSYSTEMS).

Tableau II.2. Caractéristiques des couples d'amorces utilisés pour le génotypage des colonies d'*Acropora palmata* et *A. cervicornis*, telles que l'appartenance au Primer Mix 1 ou 2, les séquences des amorces, les fluorochromes utilisés pour marquer les amorces 'forward' (Fluo ; APPLIED BIOSYSTEMS) et les gammes de taille allélique (données en paire de bases) pour l'ensemble des marqueurs utilisés et relatives à chacune des deux espèces *Acropora palmata* (Taille Ap) et *A. cervicornis* (Taille Ac).

Marqueur	Séquence des amorces (5'-3')	Fluo	Taille Ap	Taille Ac
Primer Mix 1				
#0192	F : TTTGAGCATTTAAGGAGCAACA R : CAGCAGACTCAACAGCAGGA	6-FAM	136-197	150-185
#0207	F : ATCCACGCCCAACAATGTA R : CTATTGCTACCCACGCTTC	VIC	154-205	157-208
#2637	F : GCGGCGATAGTAATTGGTC R : TGGTGGTTCAGCTTTGGC	VIC	235-268	251-271
#0007	F : GTCGAACAAAGAGTTTCCAGC R : AACCACTGACTGGGCAGGTT	NED	108-161	120-157
#5047	F : TCGGGTATATTGCGAGTAGC R : GCAGGATCGTTCATTTGTATGC	NED	212-236	218-236
#0166	F : TCTACCCGCAATTTTCATCA R : CGCTCTCCTATGTTTCGATTG	PET	115-189	135-150
#1195	F : CACCCGACGATTCGAAAGC R : TGACAAGGGATCAAATCAAGTTC	PET	203-239	203-230
Primer Mix 2				
#0513	F : AGCAAGACAGGAATGTGG R : CCGGAAGCAACCTCATTGG	6-FAM	185-215	185-215
#0585	F : TGGGCAAAGTTGATTTCTCTG R : TGAGACCCAAAGAAGTGGC	VIC	148-178	157-172
#9253	F : ACCCAAGTGTATAAATGCAGGATG R : TCAACTCTTACCACAGGCAC	VIC	215-269	236-239
#0181	F : TTCTCCACATGCAAACAAACA R : GCCAGGATAGCGGATAATGA	NED	152-164	149-179
#6212	F : TTACAAGGTGCATAGGACCC R : CCTCTCCATCAGCCATTTCC	NED	218-266	227-266
#0182	F : TCCACAACCTCACACTCTGC R : ACGCGGAAATAGTGATGCTC	PET	139-199	145-187
#1490	F : TTCCTCACTTCGGTTGGGC R : ACGTTCCTTCATACCAAGAGC	PET	239-257	239-254

2.5.3. Traitement des données issues du génotypage

Le génotypage a permis d'obtenir des spectres de fluorescence qui ont été analysés avec le logiciel GENEMAPPER v. 4.0 (APPLIED BIOSYSTEMS) de manière à déterminer les allèles associés à chacun des *loci* microsatellites pour tous les échantillons et ainsi d'identifier l'ensemble des génotypes « multilocus » (ou genets) des colonies échantillonnées. Le logiciel GMCONVERT (Faircloth 2006) a été utilisé afin de convertir les fichiers issus de GENEMAPPER. Afin de tester la présence d'allèles nuls et de mettre en évidence d'éventuelles erreurs inhérentes au génotypage, l'ensemble des données a été testé à l'aide du logiciel MICRO-CHECKER v. 2.2.3 (van Oosterhout et al. 2004). Le logiciel GENALEX v. 6.502 a été utilisé afin de dissocier les colonies génétiquement différentes des colonies clonales (Peakall et Smouse 2006, 2012). Le pouvoir statistique discriminant des 14 marqueurs microsatellites utilisés conjointement a été évalué à l'aide du logiciel GENALEX v. 6.502, en estimant la probabilité d'identité (PI) moyenne qu'un génotype identique soit attribué par hasard à deux colonies de natures génétiques différentes compte tenu des 14 marqueurs microsatellites utilisés.

2.6. Pouvoir discriminant des marqueurs microsatellites pour séparer les espèces

Des colonies avec des morphologies intermédiaires à celles généralement décrites pour les espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* ont été identifiées comme étant de probables colonies relatives au taxon hybride *A. prolifera*. Afin de confirmer cette hypothèse par des critères génétiques, mais aussi afin d'évaluer le pouvoir discriminant des marqueurs microsatellites pour la reconnaissance des deux espèces et de l'hybride, une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été réalisée avec le logiciel GENETIX v. 4.05.2 (Belkhir et al. 2004) et une analyse bayésienne (plus robuste que l'AFC) a été effectuée à l'aide du logiciel STRUCTURE v. 2.3.4 (Pritchard et al. 2000) à partir des génotypes « multilocus » identifiés pour les colonies échantillonnées. L'analyse bayésienne a été réalisée en fixant le paramètre K égal à 2 (*i.e.* en cherchant à discriminer les génotypes en les séparant en deux groupes génétiques). Les génotypes étaient ainsi forcés d'appartenir soit à un premier groupe génétique relatif à l'espèce *A. palmata*, soit à un second groupe génétique correspondant à l'espèce *A. cervicornis*. Le logiciel STRUCTURE a été exécuté sous le modèle « *admixture ancestry model* » à 10 reprises (50 000 itérations ; « burn-in » = 5 000) en supposant que les fréquences alléliques sont corrélées entre elles et en utilisant au préalable comme '*locprior*' l'information d'identification à l'espèce suggérée par la morphologie des colonies (*i.e.* chaque colonie a été identifiée comme *A. palmata*, *A. cervicornis* ou *A. prolifera*). Les pourcentages d'appartenance à chacun des deux groupes et relatifs à chacun des génotypes ont été obtenus avec le logiciel CLUMPP v. 1.1.2 en regroupant les résultats des 10 séries exécutées de manière indépendante (Jakobsson et Rosenberg 2007).

2.7. Analyses génétiques

2.7.1. Indices génotypiques

Les indices de richesse génotypique, de diversité génotypique et d'uniformité génotypique ont été estimés pour évaluer l'importance relative de la clonalité (*i.e.* de la reproduction asexuée) dans les populations échantillonnées sur chacun des sites.

- Richesse génotypique

La richesse génotypique (N_g / M) a été calculée comme le nombre de génotypes distincts (N_g) sur le nombre total de colonies échantillonnées (M). La richesse génotypique varie entre 0 et 1 : plus la valeur estimée est près de 1, plus la richesse génotypique est élevée et donc plus le nombre de clones est faible.

- Diversité génotypique

La diversité génotypique (G_o / G_E) a été estimée comme le rapport entre la diversité génotypique observée (G_o , Stoddart and Taylor 1988) et la diversité génotypique attendue (G_E) afin d'évaluer l'importance relative de la reproduction sexuée dans chaque population. La diversité génotypique observée (G_o) a été calculée comme suit :

$$G_o = \frac{1}{\sum_i^k g_i^2}$$

Avec g_i la fréquence relative du $i^{\text{ème}}$ génotype sur k génotypes. La diversité génotypique attendue (G_E) a été définie ici comme égale au nombre total de colonies échantillonnées (M), comme cela est attendu dans une population qui se reproduit uniquement de manière sexuée. La diversité génotypique varie de 0 à 1 : plus la valeur estimée est près de 1, plus la diversité génotypique est élevée et donc plus la population se reproduit de manière sexuée.

- Uniformité génotypique

L'uniformité génotypique (G_o / N_g ; Coffroth et Lasker 1998) a été calculée comme le rapport entre la diversité génotypique observée (G_o) et le nombre de génotypes uniques identifiés (N_g). L'uniformité génotypique mesure la répartition en abondance des génotypes dans une population et est comprise entre 0 et 1. Alors que la valeur d'uniformité génotypique d'une population ayant des génotypes en égale abondance donne une valeur égale à 1, la valeur obtenue pour une population dominée par un seul génotype est proche de 0. Pour une population ne présentant que des colonies clonales relatives à un unique génotype, l'uniformité génotypique est égale à 1, mais n'est alors pas informative.

En combinant les valeurs de diversité génotypique (G_o / G_E) et d'uniformité génotypique (G_o / N_g), les populations échantillonnées sur chacun des sites ont pu être classées en quatre

catégories en fonction de l'importance de la clonalité dans chacune d'elle : (1) asexuée, (2) principalement asexuée, (3) principalement sexuée et (4) sexuée, de manière à faciliter la discussion (Baums et al. 2006a). L'appartenance des populations à chacun de ces quatre groupes a été définie dans R en utilisant la fonction 'kmeans' du *package* 'Stats' (R Core Team 2016).

2.7.2. Diversité génétique

Toutes les analyses suivantes ont été effectuées par site d'échantillonnage et en ne gardant qu'un seul représentant de chaque génotype identifié.

Les fréquences en allèles nulles (r) ont été estimées pour chaque locus et pour les populations de chaque site d'échantillonnage en utilisant l'algorithme « *expectation maximization algorithm* » (Dempster et al. 1977) intégré dans le logiciel FREENA (Chapuis et Estoup 2007). Les déséquilibres de liaison, les estimations d'indice de fixation (F_{IS} , Weir et Cockerham 1984) et les écarts significatifs à l'équilibre de Hardy-Weinberg ont été estimés et testés en utilisant les tests exacts du logiciel GENEPOP v. 4.2 (Raymond et Rousset 1995) via des chaînes de Markov dont les paramètres ont été définis par défaut. L'hétérozygotie observée (H_o) et l'hétérozygotie attendue (H_E) ont été estimées avec le logiciel GENALEX v. 6.502 (Peakall et Smouse 2006, 2012). La richesse allélique (raréfiée ou extrapolée pour un nombre de 50 génotypes) a été estimée dans R avec un intervalle de confiance à 95% pour les populations de chaque site d'échantillonnage en utilisant le *package* 'ARES' (van Loon et al. 2007 ; R Core Team 2016).

2.7.3. Différenciation et structuration génétique des populations

2.7.3.1. Différenciation génétique : F_{ST} et PCoA

- F_{ST}

La différenciation génétique des populations entre les sites d'échantillonnage et entre les îles a été estimée via l'estimation d'indices F_{ST} à l'aide du logiciel FREENA en intégrant une correction pour les allèles nuls via la méthode ENA (Weir et Cockerham 1984 ; Weir 1996 ; Chapuis et Estoup 2007). La significativité des valeurs de F_{ST} estimées a été testée en estimant un intervalle de confiance à 95% par la méthode de « *bootstrap resampling over loci* » (Chapuis et Estoup 2007) et le F_{ST} a été considéré significatif quand l'intervalle de confiance à 95% n'incluait pas 0. Cet indice varie théoriquement entre 0 et 1. Une valeur de 1 exprime une différenciation totale entre des sous-populations.

- PCoA

Pour *A. palmata*, les similitudes ou les différences entre les populations relatives aux différentes îles échantillonnées ont été visualisées avec une analyse en coordonnées principales (PCoA) dans GENALEX v. 6.502 (Peakall et Smouse 2006, 2012) à partir d'une matrice de

distances génétiques obtenues en utilisant l'option « *Codom-Genotypic* » et convertie en une matrice de covariance via la méthode « *Covariance-Standardized* ».

2.7.3.2. Structuration génétique par approche bayésienne

Pour l'espèce *A. palmata*, le logiciel STRUCTURE v. 2.3.4 a été utilisé afin d'évaluer la structuration génétique des populations sur l'ensemble de la zone d'étude à travers une approche bayésienne consistant à définir le nombre le plus probable de groupes génétiques, noté K (Pritchard et al. 2000). Les valeurs de vraisemblance log-transformées relatives à chaque valeur présumée de K ont été calculées en exécutant le modèle « *admixture ancestry model* » et en supposant des fréquences alléliques corrélées, mais sans utiliser la fonction '*locprior*' qui aurait permis d'attribuer au préalable une localité à chacun des génotypes. Les nombres de groupes génétiques (*i.e.* les valeurs de K) à tester ont été définis en fonction du nombre supposé de populations génétiquement différenciées. Sans information préalable, il ne peut pas être exclu que la totalité des individus échantillonnés sur l'ensemble des sites soient issus d'une seule population génétiquement homogène, mais également que chacun des sites d'échantillonnage présente une population génétiquement différenciée des autres. Ainsi, des valeurs de K allant de 1 au nombre total de sites d'échantillonnage +1 (par exemple 37 pour l'espèce *A. palmata*) ont ici été testées (5 répétitions, 500 000 itérations, *burn-in* = 200 000). Suite aux recommandations d'Evanno et al. (2005), la statistique ad hoc ΔK a été estimée à l'aide de STRUCTURE HARVESTER (Earl et VonHoldt 2012).

2.7.3.3. Isolement par la distance et échelles de dispersion larvaire

Les analyses suivantes n'ont été réalisées que pour l'espèce *A. palmata*.

- Tests de Mantel

Pour tester spécifiquement un modèle d'isolement génétique par la distance géographique (IBD), des tests de Mantel (1967) ont été effectués dans R avec la fonction '*mantel.rtest*' du *package* '*ade4*', entre les matrices de distances génétiques (*i.e.* les matrices corrigées qui ont été estimées dans FREENA, puis standardisées ($F_{ST} / (1 - F_{ST})$)) et de distances géographiques obtenues par paires de populations à la fois à l'échelle des sites d'échantillonnages et des îles échantillonnées. Les plus courtes distances géographiques entre les différents sites d'échantillonnage ont été estimées dans R en utilisant la fonction '*costDistance*' du *package* '*gdistance*' afin de considérer les îles comme des barrières à la dispersion larvaire (van Etten 2015 ; R Core Team 2016). Les distances géographiques entre les différentes îles échantillonnées ont été estimées en considérant le centre de chaque île comme point de repère.

- Analyse d'autocorrélation spatiale

Une analyse d'autocorrélation spatiale a été réalisée avec le logiciel SPAGEDI v. 1.5 afin d'estimer la distance de dispersion génétique au sein des îles des Petites Antilles dans un contexte d'isolement par la distance (Hardy et Vekemans 1999, 2002). Pour cela, l'indice de Moran (I) a été utilisé. Par définition, l'indice de Moran est une estimation moyenne d'un coefficient de relation p de Wright entre deux individus (via leurs fréquences alléliques) dans un certain intervalle de distance spatiale (ou géographique) (Cockerham et Weir 1987 ; Heywood 1991). En théorie, les valeurs de l'indice de Moran peuvent varier de -1 lorsque les individus (*i.e.* les colonies échantillonnées) sont génétiquement totalement différents (*i.e.* s'ils ne partagent aucun allèle en commun) à 1 lorsqu'ils sont génétiquement semblables (*i.e.* si ce sont des clones). L'indice de Moran a été calculé pour dix intervalles de distance définis automatiquement par le logiciel SPAGEDI, de manière à atteindre un nombre homogène de paires d'individus à l'intérieur de chacun des dix intervalles de distance. Pour chaque intervalle de distance, la significativité des valeurs de l'indice de Moran a été estimée avec un intervalle de confiance de 95% en réalisant 10 000 permutations des individus entre les différents intervalles de distance définis. Des valeurs significatives de l'indice de Moran indiquent que les individus dans une classe de distance particulière sont génétiquement plus similaires entre eux que des individus prélevés au hasard dans n'importe quelle classe de distance.

- Calcul de coefficients de migration directionnelle

La direction des flux de gènes entre les populations des îles prospectées des Petites Antilles a été étudiée en calculant des coefficients de migration directionnelle (MD) entre chacune des paires de populations insulaires (*i.e.* en regroupant les génotypes par île d'appartenance) en utilisant le logiciel DIVMIGRATE (Sundqvist et al. 2016). Les coefficients de migration directionnels MD sont calculés via l'analyse de la distribution des fréquences alléliques dans les paires de populations à tester et en partant du scénario hypothétique et théorique qui suppose deux populations A et B avec un fort flux de gènes directionnel de A vers B, mais aucun flux de gènes dans la direction opposée. En outre, la population B peut échanger des gènes avec d'autres populations génétiquement distinctes de A et peut ainsi contenir des allèles non présents dans la population A. La plupart des allèles présents dans la population A seraient alors également présents dans la population B. En revanche, les allèles présents dans la population B pourraient ou non être présents dans la population A, en raison de l'absence de flux de gène de B vers A. Dans le cas de *loci* neutres non soumis à la sélection, les fréquences alléliques relatives à la population A devraient alors être transmises dans des proportions égales lors de la migration à la population B, mais néanmoins réduites du fait de la présence d'autres allèles dans la population B. À partir du scénario décrit ci-dessus, du calcul d'indices D de Jost (Jost 2008) et des équations décrites

dans Sundqvist et al. (2016), les coefficients de migration directionnels *MD* ont été calculés entre paires de populations et leur significativité estimée par *bootstrap*, en utilisant un seuil de significativité fixé à 0,05 (5 000 *bootstraps*). Pour chaque paire de populations, deux valeurs de coefficient de *MD* ont été estimées afin de représenter les deux directions éventuelles du flux de gènes : de la population A vers la population B et inversement. Ainsi, puisque les îles des Petites Antilles sont plus ou moins réparties le long d'un axe latitudinal, cela permet dans un même temps de tester si le flux génique est plutôt orienté du nord ou vers le sud et *vice versa*.

3. Résultats

3.1. Nombre de génotypes identifiés

Sur l'ensemble des 42 sites d'échantillonnage provenant de 11 îles des Petites Antilles, 1259 colonies des « espèces » caraïbes du genre *Acropora* ont été échantillonnées. À partir de ces 1259 colonies d'*Acropora* échantillonnées, 761 génotypes distincts ont été identifiés. La probabilité (PI) que deux colonies d'*Acropora* génétiquement différentes aient un génotype identique en utilisant les 14 marqueurs génétiques microsatellites (PI) a été estimée de $4,2 \cdot 10^{-16}$. Par conséquent, les colonies pour lequel le même génotype a été attribué sont interprétées comme de réels clones biologiques.

3.2. Pouvoir discriminant des marqueurs microsatellites pour dissocier les espèces *Acropora*

3.2.1. Analyse Factorielle des Correspondances

L'ensemble des 761 génotypes identifiés à partir des 1259 colonies d'*Acropora* échantillonnées ont été utilisés afin de réaliser une analyse factorielle des correspondances avec le logiciel GENETIX (Belkhir et al. 2004) (Figure II.2).

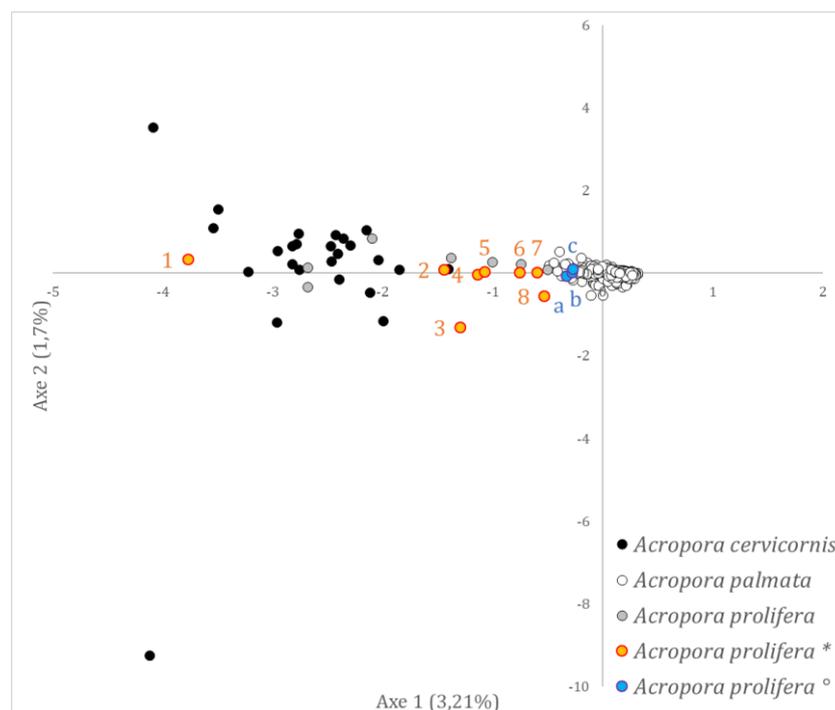


Figure II.2. Analyse factorielle des correspondances représentant l'ensemble des 761 génotypes distincts obtenus à partir des 14 loci microsatellites et relatifs aux 1259 colonies d'*Acropora* échantillonnées. Les points gris représentent les 7 génotypes qui correspondent aux colonies morphologiquement identifiées comme *A. prolifera* lors de l'échantillonnage. Les points orangés et numérotés correspondent à des génotypes de colonies identifiées morphologiquement comme *A. palmata* dont la position est génétiquement plus proche de celle des génotypes d'*A. cervicornis* ou intermédiaire à celles des génotypes d'*A. cervicornis* (points noirs) et d'*A. palmata* (points blancs) et donc proche de celle des génotypes hybrides. Les points bleutés libellés d'une lettre correspondent à des génotypes de colonies identifiées morphologiquement comme *A. cervicornis* mais dont les génotypes sont très proches de ceux d'*A. palmata*.

L'axe 1 avec 3,21% d'inertie sépare les génotypes des espèces *A. palmata* et *A. cervicornis*, les deux espèces semblant peu diverger génétiquement. Une zone de chevauchement médiane regroupe les 7 génotypes de l'hybride *A. prolifera* (points gris). L'AFC a révélé la présence de 8 génotypes (points orangés) relatifs à 8 colonies présentant une morphologie d'*A. palmata* dans la zone de chevauchement à proximité des génotypes d'*A. prolifera*, illustrant ainsi une nature génétique (*i.e.* des génotypes) intermédiaire à celles des espèces *A. cervicornis* et *A. palmata*. Les génotypes des points **1**, **2** et **7** correspondent à trois colonies retrouvées sur le site FJ III en Guadeloupe, le point **3** correspond à une colonie échantillonnée sur le site PAC08 à Saint-Vincent, les points **4**, **5** et **6** sont relatifs à trois colonies trouvées sur le site AL en Guadeloupe et enfin le point **8** représente une colonie du site PAC27 à Saba. Le génotype du point **a** correspond à une colonie retrouvée sur le site PAC26 à Saint-Martin et les génotypes **b** et **c** correspondent à des colonies du site FJ III en Guadeloupe.

3.2.2. Analyse bayésienne

Pour réaliser l'analyse bayésienne à l'aide du logiciel STRUCTURE, l'ensemble des 761 génotypes relatifs aux colonies échantillonnées d'*Acropora* ont été utilisés, à l'exception des 3 génotypes d'*A. cervicornis* pour lesquels la position dans l'AFC (représentés par les points bleutés **a**, **b** et **c**) étaient plus proches des génotypes d'*A. palmata* que de ceux de l'espèce *A. cervicornis* (*A. palmata* : $n_g = 726$; *A. cervicornis* : $n_g = 25$ et *A. prolifera* : $n_g = 7$). En fixant le paramètre K égal à 2, les génotypes étaient ainsi forcés d'appartenir soit au groupe génétique relatif à l'espèce *A. palmata*, soit au groupe génétique correspondant à l'espèce *A. cervicornis*.

Sous ces conditions, les 7 génotypes d'*A. prolifera* de référence (*i.e.* ceux correspondants aux 7 colonies directement identifiées comme *A. prolifera* sur le terrain du fait de leurs morphologies) présentaient une probabilité d'appartenance au groupe génétique relatif à l'espèce *A. palmata* variant de 0,03 à 73%. Réciproquement, les 7 génotypes d'*A. prolifera* présentaient ainsi une probabilité d'appartenance au groupe génétique relatif à l'espèce *A. cervicornis* de 0,27 à 0,97 %. Par conséquent, le seuil de 73% d'adhésion a été appliqué pour l'ensemble des génotypes relatifs aux colonies morphologiquement identifiées comme *A. palmata* afin de discriminer par la génétique les éventuels individus génétiques d'*A. prolifera* cryptiques et de décider à terme de conserver ou non l'ensemble des génotypes pour les analyses ultérieures relatives à l'espèce *A. palmata*. En accord avec les résultats de l'AFC réalisée précédemment, à partir des 1042 colonies d'*A. palmata* échantillonnées et génotypées, les 5 génotypes relatifs aux numéros **1** à **5** sur l'AFC (Figure II.2) ont présenté des pourcentages d'appartenance inférieurs à 73% au groupe génétique relatif à l'espèce *A. palmata* (entre 13 et 65%) et ont donc été considérés comme de possibles hybrides cryptiques. Par sécurité, les 3 autres colonies (relatives aux numéros **6** à **8**) discriminées uniquement avec l'AFC réalisée dans GENETIX ont également été

exclus en raison de la proximité étroite de leurs génotypes avec ceux correspondant à l'hybride *A. prolifera* (Figure II.2), alors même que les pourcentages d'appartenance à *A. palmata* étaient supérieurs à 73%. Par conséquent, 8 génotypes relatifs à 8 colonies ont *a posteriori* été identifiés comme de possibles génotypes hybrides via des critères génétiques et ont ainsi été exclus des analyses de génétique des populations relatives à l'espèce *A. palmata*. En revanche, l'ensemble des 28 génotypes correspondant aux 186 colonies échantillonnées comme étant des *A. cervicornis* ont été conservés.

3.3. Clonalité comparée pour *A. cervicornis* et *A. palmata* sur le site de la Caye à Dupont

Pour l'espèce *A. palmata*, sur les 80 colonies échantillonnées, seuls 10 génotypes ont été identifiés (Figure II.3 ; Tableau II.3). Pour l'espèce *A. cervicornis*, sur les 80 colonies échantillonnées, un seul génotype a été identifié (Figure II.3 ; Tableau II.3). L'ensemble des colonies de l'espèce *A. cervicornis* échantillonnées dans un cercle de 30 m de rayon équivalent à une surface de 2826 m² ont ainsi été identifiées comme des clones d'un unique individu génétique. Sur ce même récif, l'espèce *A. palmata* a présenté un nombre de génotypes et une richesse génotypique par 10 fois supérieurs à ceux de l'espèce *A. cervicornis* (*A. palmata* : $N_g / N = 0,125$; *A. cervicornis* : $N_g / N = 0,0125$; Tableau II.3).

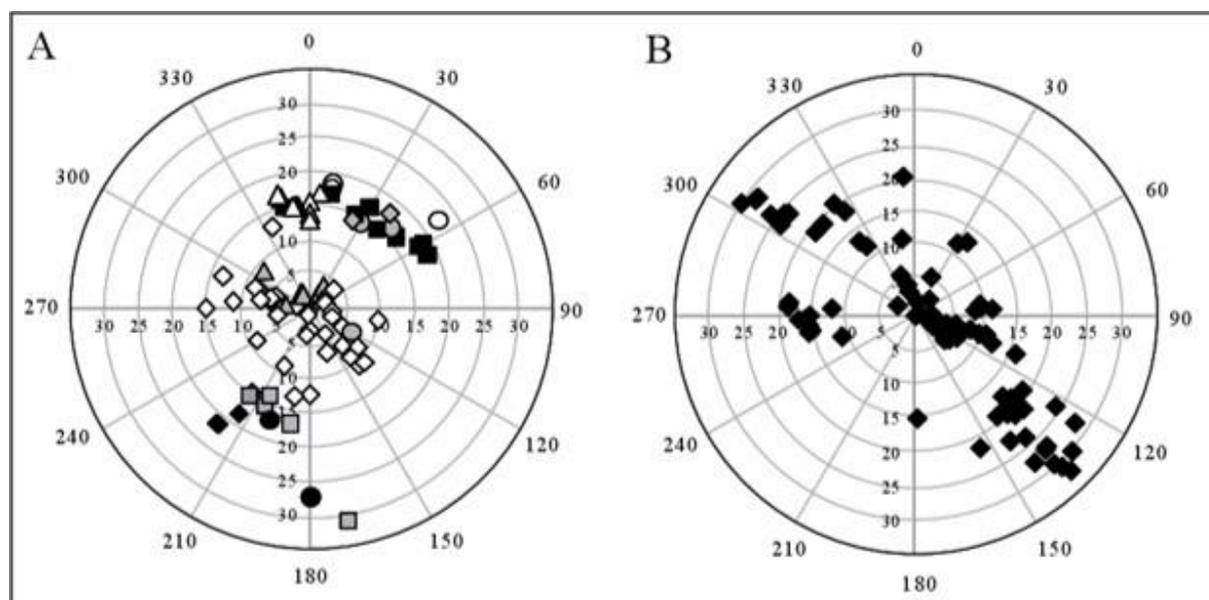


Figure II.3. Cartes ordonnées selon les points cardinaux représentant la distribution et la diversité génétique des colonies échantillonnées sur le site de la Caye-à-Dupont pour les espèces *Acropora palmata* (A) et *Acropora cervicornis* (B). Chaque symbole représente une colonie échantillonnée et des symboles identiques représentent des colonies clonales d'un même génotype.

Tableau II.3. Diversité clonale pour *A. palmata* et *A. cervicornis* sur le site de la Caye à Dupont. N : nombre de colonies échantillonnées ; N_g : nombre de génotypes identifiés ; N_g/N : richesse génotypique et Distance maximale : la distance maximale estimée entre deux colonies clonales.

	<i>Acropora palmata</i>	<i>Acropora cervicornis</i>
N	80	80
N_g	10	1
N_g/N	0,125	0,0125
Distance maximale (en m)	≥ 25	≥ 60

3.4. Diversité génotypique et clonalité dans les Petites Antilles

3.4.1. Pour *Acropora palmata*

Sur l'ensemble des 1034 colonies de l'espèce *A. palmata* conservées après exclusion des 8 génotypes relatifs aux 8 colonies cryptiques potentielles d'*A. prolifera*, 718 génotypes distincts ont été identifiés dont 96 (13%) étaient représentés par au moins deux colonies. La probabilité (PI) que deux colonies d'*A. palmata* génétiquement différentes aient un génotype identique en utilisant les 14 marqueurs génétiques microsatellites (PI) a été estimée de $9,9 \cdot 10^{-15}$.

Un seul génotype a été identifié pour les sites FJ III (Guadeloupe) et PAC09 (Saint-Vincent). C'est sur le site PAC01 aux Saintes que le plus grand nombre de génotypes a été trouvé, avec 50 génotypes d'identifiés. Les estimations de richesse génotypique (N_g/N) et de diversité génotypique (G_o/G_E) ont varié de près de 0 pour les deux sites FJ II (Guadeloupe) et PAC09 (Saint-Vincent) (*i.e.* un seul génotype ayant été défini pour l'un et l'autre de ces deux sites à partir de toutes les colonies échantillonnées) à 1 pour les sites de PAC23 (Saint-Martin), PAC27 (Saba), AL et AM (Guadeloupe), PAC04 et PAC06 (Martinique) et PAC11 à Bequia (*i.e.* chaque colonie échantillonnée a correspondu à un génotype distinct pour chacun de ces 7 sites) (Tableau II.4). La richesse génotypique moyenne par site (\pm SE) était de $0,75 \pm 0,04$ ($n = 35$) et la diversité génotypique moyenne par site était de $0,64 \pm 0,05$ ($n = 35$). La plus petite valeur d'uniformité génotypique (G_o/N_g) a été trouvée pour le site PAC15 à Sainte-Lucie (0,21) où 17 génotypes ont été identifiés dont l'un représentait 50% des 42 colonies qui y ont été échantillonnées. L'uniformité génotypique a été maximale (*i.e.* $G_o/N_g = 1$) pour les 7 sites où toutes les colonies échantillonnées ont présenté des génotypes distincts (*i.e.* PAC23, PAC27, AL, AM, PAC04, PAC06 et PAC11), ainsi que pour les deux sites où un seul génotype a été identifié (*i.e.* FJ II et PAC09), bien que cette valeur ne soit pas informative pour ces deux derniers sites. La valeur de l'uniformité génotypique moyenne par site, estimée sans ces deux derniers sites a été de $0,79 \pm 0,04$ ($n = 33$).

Tableau II.4. Estimations de la diversité génotypique pour les colonies d'*A. palmata* échantillonnées dans les Petites Antilles. N : nombre de colonies échantillonnées; N_g : nombre de génotypes multilocus distincts; N_g/N : richesse génotypique; G_o : diversité génotypique observée; G_o/G_E : diversité génotypique avec G_E : diversité génotypique attendue; G_o/N_g : uniformité génotypique; Cat.: à partir de la combinaison des valeurs de richesse génotypique (N_g/N) et de diversité génotypique (G_o/G_E), les récifs ont été classés en quatre catégories (Cat.): asexuée (1), principalement asexuée (2), principalement sexuée (3) et sexuée (4) (Baums et al. 2006a). Les valeurs en gras sont des moyennes calculées par site (\pm erreur standard) sans le site de la Caye à Dupont (*) pour lequel la stratégie d'échantillonnage diffère.

Île	Site	Code	N	N_g	N_g/N	G_o	G_o/G_E	G_o/N_g	Cat.
Saint-Martin		SM	102	97	0.97 \pm 0.02	30.58 \pm 13.35	0.93 \pm 0.05	0.96 \pm 0.03	
	Île Tintamarre I	PAC23	4	4	1.00	4.00	1.00	1.00	4
	Île Tintamarre II	PAC24	50	46	0.92	41.67	0.83	0.91	4
	Trou David	PAC25	48	47	0.98	46.08	0.96	0.98	4
Saint-Barthélemy		SB	47	28	0.59 \pm 0.08	6.24 \pm 1.41	0.41 \pm 0.1	0.68 \pm 0.1	
	Anse de Grand Cul-de-Sac	SB1	19	11	0.58	5.39	0.28	0.49	2
	Îlet Frégate	SB3	15	11	0.73	9.00	0.60	0.82	3
	Pointe Milou	SB4	13	6	0.46	4.33	0.33	0.72	3
Saba		Sa	39	39	1.00	39.00	1.00	1.00	
	Southeast coast	PAC27	39	39	1.00	39.00	1.00	1.00	4
Antigua		An	61	44	0.76 \pm 0.05	10.14 \pm 2.52	0.57 \pm 0.12	0.74 \pm 0.1	
	Nanton Point	PAC20	7	6	0.86	5.44	0.78	0.91	4
	Five Islands	PAC21	28	19	0.68	10.89	0.39	0.57	3
	Shipstern Point	PAC22	26	19	0.73	14.08	0.54	0.74	3
Guadeloupe		Gu	395	256	0.79 \pm 0.08	17.86 \pm 3.5	0.71 \pm 0.08	0.89 \pm 0.03	
	Anse à la Barque	PAC28	48	41	0.85	31.14	0.65	0.76	3
	Anse Laborde	AL	12	12	1.00	12.00	1.00	1.00	4
	Anse Maurice	AM	18	18	1.00	18.00	1.00	1.00	4
	Îlet Fajou II	FJ II	31	1	0.03	1.00	0.03	1.00	1
	Îlet Fajou III	FJ III	42	39	0.93	36.75	0.88	0.94	4
	Îlet Gosier	IG	17	16	0.94	15.21	0.89	0.95	4
	Îlets de Pigeon	IP	15	14	0.93	13.24	0.88	0.95	4
	Le Moule	LM	14	11	0.79	9.80	0.70	0.89	3
	Pointe à Lézard	Lz	50	45	0.90	40.32	0.81	0.90	4
	Pointe des Châteaux	PC	16	11	0.69	8.00	0.50	0.73	3
	Îles de la Petite Terre	PT	16	12	0.75	9.85	0.62	0.82	3
	Tête à l'Anglais	TA	36	26	0.72	19.06	0.53	0.73	3
	<i>Caye à Dupont II*</i>	<i>CD II</i>	<i>80</i>	<i>10</i>	<i>0.13</i>	<i>4.33</i>	<i>0.05</i>	<i>0.43</i>	2
Les Saintes		LS	75	50	0.67	32.89	0.44	0.66	
	Pointe Zoio	PAC01	75	50	0.67	32.89	0.44	0.66	3
Martinique		Ma	70	53	0.81 \pm 0.15	10.94 \pm 3.76	0.71 \pm 0.21	0.71 \pm 0.17	
	Caye de la Perle	PAC02	21	18	0.86	15.21	0.72	0.84	3
	Les Roches Rouges	PAC03	23	9	0.39	2.56	0.11	0.28	2
	Îlet Ramier	PAC04	7	7	1.00	7.00	1.00	1.00	4
	Pointe Burgos	PAC06	19	19	1.00	19.00	1.00	1.00	4
Sainte-Lucie		SL	60	30	0.56 \pm 0.16	7.19 \pm 3.61	0.34 \pm 0.25	0.52 \pm 0.31	
	Jambette Point	PAC15	42	17	0.40	3.59	0.09	0.21	2
	Pigeon Island	PAC17	18	13	0.72	10.80	0.60	0.83	3
Saint-Vincent		SV	83	44	0.41 \pm 0.25	12.28 \pm 11.02	0.34 \pm 0.25	0.73 \pm 0.24	
	Châteaubelair Island	PAC08	41	37	0.90	34.31	0.84	0.93	4
	Duvernette Island	PAC09	7	1	0.14	1.00	0.14	1.00	1
	Blue Lagoon	PAC10	35	6	0.17	1.54	0.04	0.26	2
Bequia		Be	52	37	0.85 \pm 0.15	12.57 \pm 10.57	0.73 \pm 0.27	0.83 \pm 0.17	
	Ships Stern	PAC11	2	2	1.00	2.00	1.00	1.00	4
	Wash Rock	PAC12	50	35	0.70	23.15	0.46	0.66	3
Union		Un	50	40	0.80	29.07	0.58	0.73	
	Rapid Point	PAC13	50	40	0.80	29.07	0.58	0.73	3
Total			1034	718	0.75 \pm 0.04	16.47 \pm 2.29	0.64 \pm 0.05	0.79 \pm 0.04	

En combinant les estimations de diversité génotypique (G_o/G_E) et d'uniformité génotypique (G_o/N_g), les populations d'*A. palmata* correspondant à chacun des sites d'échantillonnage ont été classées en quatre catégories (Cat.): asexuée (1), principalement asexuée (2), principalement sexuée (3) et sexuée (4) (Tableau II.4 et Figure II.4). La catégorie « asexuée » regroupe les deux sites avec un seul génotype identifié : FJ II et PAC09. La catégorie « principalement asexuée » comprend quatre sites caractérisés par des valeurs très faibles de diversité génotypique et d'uniformité génotypique : SB1, PAC03, PAC10 et PAC15. La catégorie « principalement sexuée » est composée de 14 sites présentant des valeurs modérées de diversité génotypique et d'uniformité génotypique (SB3, SB4, PAC21, PAC22, PAC28, LM, PC, PT, TA, PAC01, PAC02, PAC17, PAC12 et PAC13). La catégorie « sexuée » rassemble 15 sites présentant les valeurs les plus élevées de diversité génotypique et d'uniformité génotypique (PAC23, PAC24, PAC25, PAC27, PAC20, AL, AM, FJ III, IG, IP, Lz, PAC04, PAC06, PAC08, PAC11) (Figure II.4).

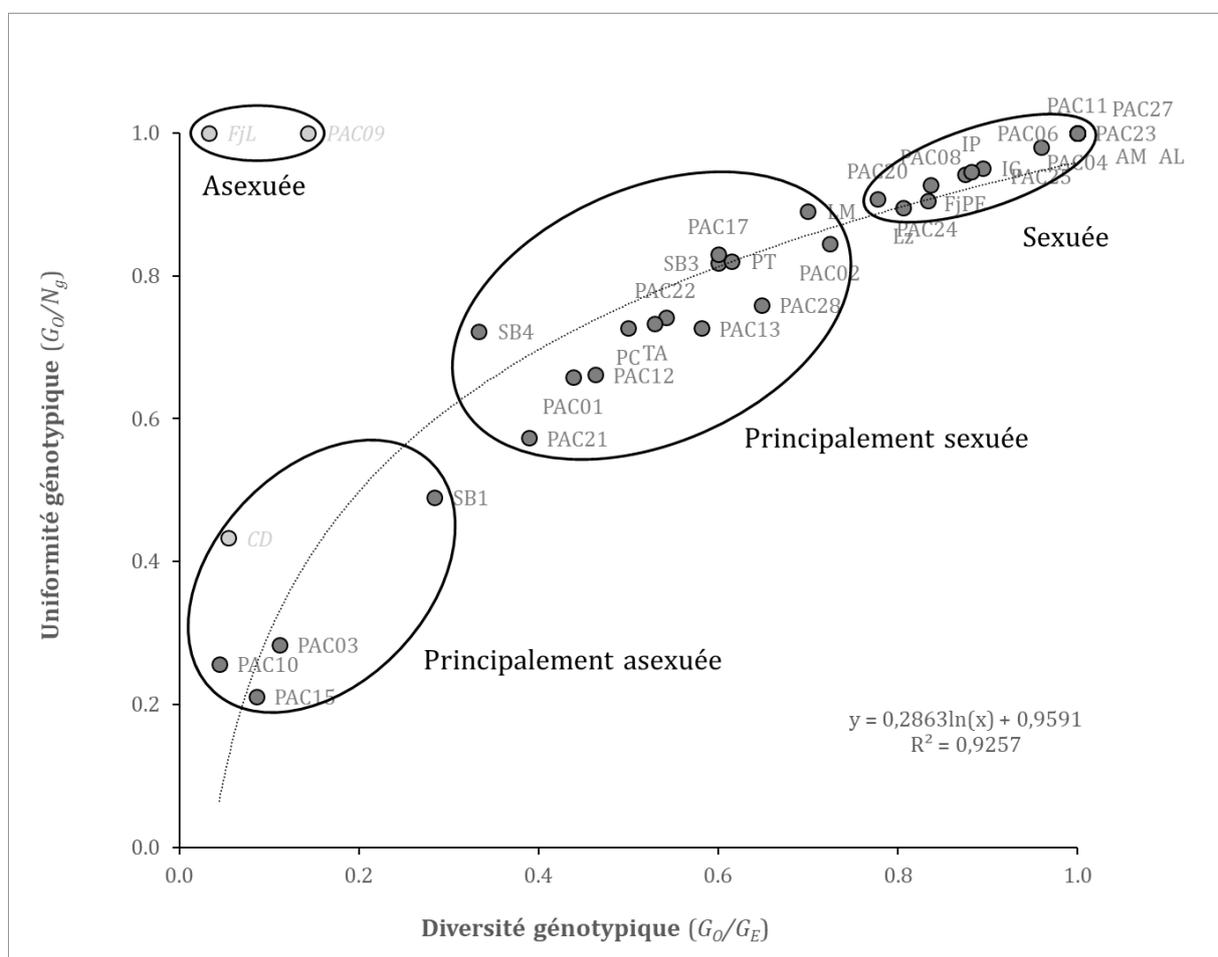


Figure II.4. Dynamique sexuelle des 36 sites où des colonies de l'espèce *A. palmata* ont été échantillonnées dans les Petites Antilles, réalisée à partir de 14 loci microsatellites et dérivée de leur structure clonale, en fonction de la combinaison de l'uniformité génotypique (G_o/N_g) et de la diversité génotypique (G_o/G_E). Les sites ont été séparés de la même manière que dans l'étude de Baums et al. (2006a) en quatre groupes afin de faciliter la discussion.

À l'échelle des îles, le nombre de génotypes distincts variait de 30 (à Sainte-Lucie, $N = 60$) à 256 (en Guadeloupe, $N = 395$). La richesse génotypique moyenne (N_g / N) par île a varié de $0,41 \pm 0,25$ ($n = 3$, à Saint Vincent) à 1 pour Saba avec un seul site d'échantillonnage et toutes les colonies correspondant à des génotypes distincts. La diversité génotypique moyenne (G_o / G_E) par île a varié de 0,34 pour Sainte-Lucie ($0,34 \pm 0,25$; $n = 2$) et Saint Vincent ($0,34 \pm 0,25$; $n = 3$) à 1 pour Saba. L'uniformité génotypique moyenne (G_o / N_g) par île a varié de $0,52 \pm 0,31$ ($n = 2$, à Sainte-Lucie) à $0,96 \pm 0,03$ ($n = 3$, à Saint-Martin). L'estimation de l'uniformité génotypique pour Saba a été maximale ($G_o / N_g = 1$) car toutes les colonies relatives au seul site d'échantillonnage relatif à cette île correspondraient à un génotype unique. Les valeurs d'erreur standard (SE) associées aux valeurs moyennes des indices génotypiques calculés par île étaient très hautes, illustrant ainsi une grande hétérogénéité entre les valeurs estimées d'indices génotypiques pour des sites d'une même île (Tableau II.4).

3.4.2. Pour *Acropora cervicornis*

Sur l'ensemble des 186 colonies de l'espèce *A. cervicornis* échantillonnées sur 9 sites répartis sur les trois îles de Saint-Martin, Saint-Barthélemy et de la Guadeloupe, 28 génotypes distincts ont été identifiés.

Entre 1 (SB2 à Saint-Barthélemy, CD I et IP en Guadeloupe) et 8 génotypes (SB6 à Saint-Barthélemy) ont été détectés par site. Les estimations de richesse génotypique (N_g / N) et de diversité génotypique (G_o / G_E) ont varié de près de 0 pour le site de la Caye à Dupont (CD I) en Guadeloupe où un seul génotype a été identifié pour les 80 colonies échantillonnées, à 1 pour le site de l'îlet Toc (SB2) à Saint-Barthélemy où une seule colonie a été échantillonnée (Tableau II.5). La richesse génotypique moyenne par site (\pm SE) était de $0,44 \pm 0,23$ et la diversité génotypique moyenne par site était de $0,37 \pm 0,23$. La plus petite valeur d'uniformité génotypique (G_o / N_g) était de 0,37 pour le site PAC26 à Saint-Martin où 5 génotypes ont été identifiés et dont l'un représentait 71 % des 31 colonies qui y ont été échantillonnées. L'uniformité génotypique a été maximale pour les 3 sites où un seul génotype a été identifié (*i.e.* SB2, CD I et IP), bien que cette valeur ne soit pas informative pour ces sites. La valeur de l'uniformité génotypique moyenne par site, estimée sans ces trois derniers sites a été de $0,66 \pm 0,16$ ($n = 6$).

3.4.3. Pour *Acropora prolifera*

Pour le taxon hybride *A. prolifera*, 31 colonies ont été échantillonnées sur 4 sites des îles de Saint-Barthélemy et de la Guadeloupe et 7 génotypes distincts ont été identifiés.

Sur trois des quatre sites, un seul génotype a été détecté (SB1 à Saint-Barthélemy et FJ I et IP en Guadeloupe). Sur le site SB5 à Saint-Barthélemy, 4 génotypes ont été identifiés. Les estimations de richesse génotypique (N_g / N) ont varié de près de 0 pour le site de l'îlet Fajou (FJ I)

en Guadeloupe où un seul génotype a été identifié pour les 13 colonies qui y ont été échantillonnées, à 0,50 pour le site de la Baie de Lorient (SB5) à Saint-Barthélemy où 8 colonies ont été échantillonnées et 1 génotype a été identifié (Tableau II.5). Les valeurs de diversité génotypique (G_o / G_E) ont respectivement varié de près de 0 à 0,29 pour ces deux mêmes sites. La richesse génotypique moyenne par site (\pm SE) était de $0,25 \pm 0,13$ et la diversité génotypique moyenne par site était de $0,19 \pm 0,06$. La seule valeur d'uniformité génotypique (G_o / N_g) qui était informative était de 0,57 pour le site de la Baie de Lorient (SB5) car plus d'un génotype y a été détecté, l'uniformité génotypique ayant été maximale (*i.e.* égale à 1) pour les 3 autres sites où un seul génotype a été identifié (*i.e.* SB1, FJ I et IP).

Tableau II.5. Estimations de la diversité génotypique pour les colonies d'*A. cervicornis* et d'*A. prolifera* échantillonnées dans les Petites Antilles. N : nombre de colonies échantillonnées ; N_g : nombre de génotypes multilocus distincts ; N_g / N : richesse génotypique ; G_o : diversité génotypique observée ; G_o / G_E : diversité génotypique avec G_E : diversité génotypique attendue ; G_o / N_g : uniformité génotypique. Les valeurs en gras sont des moyennes calculées par site (\pm erreur standard) sans le site de la Caye à Dupont (*) pour lequel la stratégie d'échantillonnage diffère.

Île	Site	Code	N	N_g	N_g / N	G_o	G_o / G_E	G_o / N_g
<i>A. cervicornis</i>								
Saint-Martin		SM	31	5	0.16	1.84	0.06	0.37
	Rocher Créole	PAC26	31	5	0.16	1.84	0.06	0.37
Saint-Barthélemy		SB	18	11	0.69 ± 0.17	2.67 ± 1.44	0.59 ± 0.21	0.71 ± 0.02
	Îlet Toc	SB2	1	1	1.00	1.00	1.00	1.00
	Pointe Milou	SB4	5	2	0.40	1.47	0.29	0.74
	Îlet Pain de Sucre	SB6	12	8	0.67	5.54	0.46	0.69
Guadeloupe		Gu	137	12	0.43 ± 0.12	1.97 ± 0.46	0.38 ± 0.12	0.72 ± 0.13
	Caye à Dupont I*	CD I	80	1	0.01	1.00	0.01	1.00
	Îlet Fajou I	FJ I	43	4	0.09	1.55	0.04	0.39
	Îlet Fajou III	FJ III	9	4	0.44	3.52	0.39	0.88
	Îlets de Pigeon	IP	2	1	0.50	1.00	0.50	1.00
	Tête à l'Anglais	TA	3	2	0.67	1.80	0.60	0.90
			186	28	0.44 ± 0.23	2.08 ± 1.07	0.37 ± 0.23	0.66 ± 0.16
<i>A. prolifera</i>								
Saint-Barthélemy		SB	14	5	0.33 ± 0.17	1.64 ± 0.64	0.23 ± 0.06	0.57
	Anse du Grand Cul-de-Sac	SB1	6	1	0.17	1.00	0.17	1.00
	Baie de Lorient	SB5	8	4	0.50	2.29	0.29	0.57
Guadeloupe		Gu	17	2	0.16 ± 0.09	1.00	0.16 ± 0.09	
	Îlet Fajou I	FJ I	13	1	0.08	1.00	0.08	1.00
	Îlets de Pigeon	IP	4	1	0.25	1.00	0.25	1.00
			31	7	0.25 ± 0.13	1.32 ± 0.45	0.19 ± 0.06	0.57

3.5. Diversité génétique dans les Petites Antilles

3.5.1. Pour *Acropora palmata*

En ne gardant qu'un seul représentant de chaque génotype ($N_g = 718$), les valeurs d'hétérozygotie observée (H_o) pour l'ensemble des *loci* ont varié de 0,493 pour le site PAC10 à Saint Vincent à 0,714 pour le site de PAC11 à Bequia (moyenne par site \pm SE = $0,624 \pm 0,008$; Annexe II.1). Pour l'ensemble des *loci*, les estimations d'hétérozygotie attendue (H_E) ont varié de 0,571 pour le site de PAC09 à Saint Vincent à 0,742 pour le site IP en Guadeloupe (moyenne par

site \pm SE = $0,684 \pm 0,006$; Annexe II.1). Les valeurs de F_{IS} estimées par site pour l'ensemble des *loci* variaient entre $-0,001$ et $0,215$, respectivement pour le site LM en Guadeloupe et pour le site PAC10 à Saint Vincent. Des écarts significatifs à l'équilibre de Hardy-Weinberg ont été trouvés pour 12 sites d'échantillonnage sur les 36 sites prospectés après correction de Bonferroni, l'ensemble des populations de ces sites présentant un déficit en hétérozygotes (ou effet Wahlund). Parmi les 3 276 tests par paires de déséquilibre de liaison comparant tous les *loci* pour chacun des 36 sites d'échantillonnage, 5 (0,15 % ; $P < 0,05$) ont été significatifs après correction de Bonferroni. Pour l'ensemble des *loci*, la richesse allélique (AR) estimée par site a varié entre 87,5 pour le site PAC20 à Antigua et 191,6 pour le site PT en Guadeloupe (Annexe II.1).

Lorsque tous les sites issus d'une même île ont été regroupés (*i.e.* comme si chaque île représentait une population), les valeurs moyennes d'hétérozygotie observée (H_O ; moyenne \pm SE) pour l'ensemble des *loci* ont varié de $0,553 \pm 0,031$ pour Saint-Vincent à $0,663 \pm 0,051$ pour Bequia (Annexe II.1), les valeurs moyennes d'hétérozygotie attendue (H_E ; moyenne \pm SE) pour l'ensemble des *loci* ont varié entre $0,618 \pm 0,027$ pour Saint-Vincent et $0,704 \pm 0,023$ pour Bequia, et la richesse allélique moyenne a varié de $102,1 \pm 8,6$ pour Antigua à $137,0 \pm 7,4$ pour la Guadeloupe.

Étant donné que la proportion d'allèles nuls pour le marqueur #1490 a dépassé les 20% dans la plupart des populations relatives aux différents sites d'échantillonnage (Annexe II.1, avec $n = 25/36$), le marqueur #1490, initialement conservé pour l'identification des génotypes a été exclu des analyses génétiques relatives à la structure et à la connectivité des populations (Chapuis et Estoup 2007).

3.5.2. Pour *Acropora cervicornis*

En ne gardant qu'un seul représentant de chaque génotype ($N_g = 28$), les valeurs d'hétérozygotie observée (H_O) pour l'ensemble des *loci* ont varié de $0,214$ à $0,714$, respectivement pour les sites TA et CD I en Guadeloupe (moyenne par site \pm SE = $0,437 \pm 0,055$; Annexe II.2). Pour l'ensemble des *loci*, les estimations d'hétérozygotie attendue (H_E) ont varié de $0,238$ à $0,714$, respectivement pour les sites de TA et CD I en Guadeloupe (moyenne par site \pm SE = $0,49 \pm 0,06$; Annexe II.2). Les valeurs de F_{IS} estimées par site pour l'ensemble des *loci* variaient entre $0,056$ et $0,429$, respectivement pour le site FJ III en Guadeloupe et pour le site SB4 à Saint-Barthélemy (Annexe II.2). Les valeurs de F_{IS} n'ont pas pu être estimées pour les sites où un seul génotype a été identifié (SB2 à Saint-Barthélemy, et CD I et IP en Guadeloupe) (Annexe II.2). Aucun écart significatif à l'équilibre de Hardy-Weinberg n'a été trouvé pour les 9 sites d'échantillonnage. Parmi les 819 tests par paires de déséquilibre de liaison comparant tous les *loci* pour chacun des 9 sites d'échantillonnage, aucun n'a été significatif.

Lorsque tous les génotypes d'une même île ont été regroupés (*i.e.* comme si chaque île correspondait à une population), les valeurs moyennes d'hétérozygotie observée (H_O ; moyenne \pm SE) pour l'ensemble des *loci* ont varié de $0,367 \pm 0,042$ pour Saint-Barthélemy à $0,586$ pour Saint-Martin (Annexe II.2), les valeurs moyennes d'hétérozygotie attendue (H_E ; moyenne \pm SE) pour l'ensemble des *loci* ont varié entre $0,462 \pm 0,089$ pour Saint-Barthélemy et $0,687$ pour Saint-Martin.

3.5.3. Pour *Acropora prolifera*

En ne gardant qu'un seul représentant de chaque génotype ($N_g = 7$), les valeurs d'hétérozygotie observée (H_O) pour l'ensemble des *loci* ont varié de $0,452$ pour le site de SB5 à Saint-Barthélemy à $0,643$ pour les sites de SB1 à Saint-Barthélemy et FJ I en Guadeloupe (moyenne par site \pm SE = $0,56 \pm 0,049$; Annexe II.2). Pour l'ensemble des *loci*, les estimations d'hétérozygotie attendue (H_E) ont varié de $0,5$ pour le site de IP en Guadeloupe à $0,643$ pour les sites de SB1 à Saint-Barthélemy à FJ I en Guadeloupe (moyenne par site \pm SE = $0,583 \pm 0,036$; Annexe II.2). Les valeurs de F_{IS} n'ont pas pu être estimées pour les trois sites avec un seul génotype d'identifié (SB1 à Saint-Barthélemy, et FJ I et IP en Guadeloupe) (Annexe II.2). Les valeurs de F_{IS} estimées pour le site SB5 à Saint-Barthélemy pour l'ensemble des *loci* était de $0,196$ (Annexe II.2). Aucun écart significatif à l'équilibre de Hardy-Weinberg n'a été trouvé pour les 4 sites. Parmi les 364 tests par paires de déséquilibre de liaison comparant tous les *loci* pour chacun des 4 sites d'échantillonnage, aucun test n'a été significatif.

Lorsque tous les génotypes issus d'une même île ont été regroupés (*i.e.* comme si chaque île correspondait à une population), les valeurs moyennes d'hétérozygotie observée (H_O ; moyenne \pm SE) et d'hétérozygotie attendue (H_E ; moyenne \pm SE) pour Saint-Barthélemy ont été respectivement de $0,548 \pm 0,095$ et de $0,595 \pm 0,048$. Lorsque tous les sites issus d'une même île ont été regroupés, les valeurs moyennes d'hétérozygotie observée (H_O ; moyenne \pm SE) et d'hétérozygotie attendue (H_E ; moyenne \pm SE) pour la Guadeloupe ont été de $0,571 \pm 0,071$ et de $0,571 \pm 0,071$.

3.6. Structure génétique des populations d'*Acropora palmata* dans les Petites Antilles

3.6.1. Comparaison entre sites

Un seul génotype a été identifié pour les sites FJ II en Guadeloupe et PAC09 à Saint Vincent, chaque génotype de ces sites monoclonaux a donc été regroupé avec les génotypes du site le plus proche, respectivement FJ III (à $2,1$ km de distance environ de FJ II) et PAC10 (à 1 km de distance environ de PAC09), afin de garder le maximum d'informations génétiques pour les analyses ultérieures. Les matrices de distances génétiques (F_{ST}) par paires calculées à l'aide des logiciels GENEPOP et de FREENA étaient significativement corrélées ($R^2 = 0,94$; $P < 0,0001$). En raison de

la présence d'allèles nuls dans presque tous les *loci* (Annexe II.1), seules les estimations obtenues avec FREENA en tenant compte de la présence d'allèles nuls ont été considérées (en supposant que les populations sont à l'équilibre de Hardy-Weinberg).

- Au sein d'une même île : la Guadeloupe comme cas d'étude

Avec 13 sites étudiés, la Guadeloupe est l'île des Petites Antilles qui présente le plus de colonies échantillonnées ($N = 395$) et le plus grand nombre de géotypes identifiés ($N_g = 256$). Une faible structure génétique a été observée entre les populations relatives aux 13 sites de la Guadeloupe. Des valeurs de F_{ST} faibles et non-significatives ont été observées entre toutes les paires de sites, à l'exception de deux paires de sites qui ont montré une différenciation génétique significative. L'une est relative aux sites de l'Anse Laborde (AL) et de la Tête à l'Anglais (TA) ($\theta = 0,02$; 95% IC : [0,002 - 0,040] ; Tableau II.6) qui sont localisés sur des zones géographiques opposées de la Guadeloupe, respectivement sur la Grande-Terre et la Basse-Terre (Figure II.1). L'autre correspond aux sites de la Caye à Dupont (CD) et de l'Anse à la Barque (PAC28) ($\theta = 0,011$; 95% IC : [0,0005 - 0,023] ; Tableau II.6) qui sont situés de part et d'autre de la Basse-Terre (Figure II.1). En accord avec ces résultats, aucun groupe génétique apparent n'a été identifié avec le logiciel STRUCTURE en considérant l'ensemble des géotypes issus des sites d'échantillonnage de la Guadeloupe. De même, la réalisation d'une PCoA avec GENALEX n'a pas permis d'observer de structure génétique qui serait corrélée à la répartition géographique des sites d'échantillonnage en Guadeloupe (Données non présentées).

Tableau II.6. Matrices de distances : génétiques (F_{ST} ; inférieure) et géographiques (Géo. en km ; supérieure) par paires entre les populations d'*A. palmata* des sites d'échantillonnage de la Guadeloupe. N_g : nombre de géotypes identifiés. Les valeurs de F_{ST} ont été estimées en utilisant la méthode ENA et avec le logiciel FREENA. Les valeurs en gras représentent des valeurs de F_{ST} qui sont significatives (i.e. l'intervalle de confiance de 95% obtenu via la méthode de « *bootstrap resampling over loci* » n'inclut pas la valeur 0). Les noms des îles et des sites relatifs aux codes utilisés dans ce tableau sont donnés dans le Tableau II.4. Le site FJ* regroupe les géotypes identifiés sur le site FJ II et FJ III.

Île	Site	Géo. N_g	Guadeloupe											
			AL 12	AM 18	CD 10	FJ* 40	IG 16	IP 14	LM 11	Lz 45	PAC28 41	PC 11	PT 12	TA 26
Gu	AL	12	0	19,5	78,6	18,7	70,3	58,6	27,8	60,8	67,8	45,3	57,2	33,5
	AM	18	0,009	0	63,2	38,2	54,9	78,0	9,2	80,2	87,3	30,6	42,4	53,0
	CD	10	0,024	0,017	0	97,3	8,3	60,5	54,0	58,3	51,2	42,7	48,0	87,5
	FJ*	40	0,002	0,002	0,018	0	89,0	41,8	46,5	44,0	51,1	64,0	75,9	19,6
	IG	16	0,012	0,006	0,010	0,004	0	67,5	45,7	65,3	58,3	34,4	41,6	94,5
	IP	14	0,013	0,000	0,011	0,005	0,000	0	86,4	2,2	9,3	96,9	102,1	26,9
	LM	11	0,019	0,000	0,003	0,014	0,007	0,010	0	88,6	95,7	21,3	33,2	61,4
	Lz	45	0,008	0,003	0,004	0,004	0,000	0,001	0,005	0	7,1	94,7	99,9	29,1
	PAC28	41	0,008	0,002	0,011	0,006	0,000	0,004	0,009	0,000	0	87,6	92,9	36,2
	PC	11	0,013	0,006	0,000	0,007	0,000	0,007	0,010	0,000	0,000	0	11,8	78,9
	PT	12	0,007	0,009	0,003	0,005	0,000	0,000	0,011	0,002	0,000	0,000	0	90,7
	TA	26	0,020	0,006	0,010	0,003	0,006	0,008	0,009	0,000	0,006	0,000	0,001	0

De manière analogue à ce qui est observé entre les sites d'échantillonnage situés sur l'île de la Guadeloupe, pour chacune des 10 autres îles des Petites Antilles qui ont été étudiées, des valeurs de F_{ST} faibles et non-significatives ont été généralement obtenues pour des paires de sites appartenant à une même île, révélant de faibles différenciations génétiques entre des sites situés sur une même île (Tableau II.7). Seuls les sites de Jambette Point (PAC15) et de Pigeon Island (PAC17) se trouvant sur l'île de Sainte-Lucie ont montré une différenciation génétique significative ($\theta = 0,012$; 95% IC : [0,002 - 0,029] ; Tableau II.7).

- Pour l'ensemble des sites étudiés dans les îles des Petites Antilles

En général, à l'échelle des Petites Antilles, les sites issus des îles les plus proches n'étaient pas significativement différenciés (Tableau II.7). Aucune différence génétique significative n'a été observée entre les sites d'échantillonnage relatifs aux îles du Nord : Saint-Martin, Saint-Barthélemy, Saba et Antigua, à l'exception d'une seule estimation significative de F_{ST} entre un site de l'île d'Antigua (PAC20) et un site de Saint-Barthélemy (SB3) ($\theta = 0,019$; 95% IC : [0,00003 - 0,041] ; Tableau II.7). De même, aucune différenciation génétique significative n'a été observée entre les sites des îles de Sainte-Lucie et de Saint-Vincent, ou même entre les sites des îles du Sud (comprenant Saint-Vincent, Bequia et Union) (Tableau II.7), à l'exception d'une seule estimation significative de F_{ST} entre un site de Bequia (PAC12) et l'unique site d'échantillonnage d'Union (PAC13) ($\theta = 0,009$; 95% IC : [0,001 - 0,018] ; Tableau II.7). Aucune différenciation génétique apparente n'a permis de déterminer des groupes génétiques distincts lors des analyses bayésiennes de structure génétique (STRUCTURE, données non présentées). La différenciation génétique entre des sites issus d'îles distinctes était généralement plus élevée que pour des sites issus d'une même île, les comparaisons révélant alors des différenciations significatives (Tableau II.7 et Annexe II.3).

En accord avec les résultats décrits ci-dessus, une corrélation significative a été observée entre les distances géographiques entre sites et les divergences génétiques standardisées ($F_{ST} / (1 - F_{ST})$) estimées en considérant l'ensemble des sites d'échantillonnage ($R^2 = 0,35$; $P < 0,0001$; Figure II.5). En outre, lorsque les sites avec moins de 10 génotypes distincts identifiés ont été exclus de l'analyse, les distances géographiques ont expliqué 46 % de la variation génétique ($R^2 = 0,46$; $P < 0,0001$; Figure II.5) et jusqu'à 75 % lorsque les sites avec moins de 20 génotypes étaient exclus ($R^2 = 0,75$; $P < 0,001$; Figure II.5).

Par conséquent, en raison du nombre restreint de génotypes respectifs à certains sites et de la différenciation génétique faible, et en général, non significative observée pour des sites situés dans une même île, les génotypes ont été regroupés par île dont ils sont issus afin d'effectuer des analyses supplémentaires. Alors 11 populations d'*A. palmata*, qui correspondent aux 11 îles échantillonnées à travers les Petites Antilles, ont été observées.

Tableau II.7. Matrice de distances génétique (F_{ST} ; inférieure) et géographique (Géo. en km ; supérieure) par paires entre les sites d'échantillonnage pour l'espèce *A. palmata* avec N_g : le nombre de géotypes identifiés pour chaque site d'échantillonnage. Les valeurs de F_{ST} ont été estimées en utilisant la méthode ENA et avec le logiciel FreeNA. Les valeurs orangées représentent des valeurs de F_{ST} qui sont significatives (i.e. l'intervalle de confiance de 95% obtenu via la méthode de « bootstrap resampling over loci » n'inclut pas la valeur 0). Les cases colorées en jaune ou vert représentent des comparaisons entre sites appartenant à une même île. Les noms des îles et des sites relatifs aux codes utilisés dans ce tableau sont donnés dans le Tableau II.4. Pour la Guadeloupe seuls 4 sites ont été conservés, l'intégralité de la matrice de distances avec tous les sites étant présente en Annexe II.3. Le site PAC10* regroupe les géotypes détectés sur les sites PAC09 et PAC10.

Île	Site	Géo.	Saint-Martin			Saint-Barthélemy			Saba	Antigua			Guadeloupe				LS	Martinique				Sainte-Lucie		Saint-Vincent		Bequia		Union
			F_{ST}	N_g	PAC23	PAC24	PAC25	SB1	SB3	SB4	PAC27	PAC20	PAC21	PAC22	AL	PAC28	PT	TA	PAC01	PAC02	PAC03	PAC04	PAC06	PAC15	PAC17	PAC08	PAC10*	PAC11
			4	46	47	11	11	6	39	6	19	19	12	41	12	26	50	18	9	7	19	17	13	37	7	2	35	40
SM	PAC23	4	0	2,6	16,1	29,1	25,2	28,3	64,4	183,0	161,7	161,9	275,2	268,2	294,1	242,5	309,9	436,3	463,5	475,7	481,2	551,3	530,7	607,0	628,6	638,8	638,0	673,0
	PAC24	46	0,000	0	17,2	30,9	27,0	30,0	67,1	183,5	161,6	161,8	277,0	269,9	295,9	244,2	311,6	438,1	465,3	477,4	483,0	553,1	532,5	608,7	630,4	640,6	639,7	674,8
	PAC25	47	0,000	0,003	0	45,2	40,0	43,1	55,6	199,1	177,8	178,0	279,2	272,2	307,6	246,5	313,9	440,3	467,5	479,7	485,2	555,3	534,7	611,0	632,6	642,8	642,0	677,0
SB	SB1	11	0,000	0,006	0,002	0	5,2	2,1	59,8	153,9	132,6	132,8	246,1	239,1	265,0	213,4	280,8	407,2	434,4	446,6	452,1	522,2	501,6	577,9	599,5	609,7	608,9	643,9
	SB3	11	0,000	0,005	0,003	0,007	0	3,1	56,5	159,1	137,8	138,0	250,1	243,0	269,0	217,3	284,7	411,2	438,3	450,5	456,0	526,2	505,5	581,8	603,5	613,7	612,8	647,9
	SB4	6	0,002	0,027	0,027	0,002	0,033	0	57,6	156,0	134,7	134,9	247,0	239,9	265,9	214,2	281,6	408,1	435,3	447,4	453,0	523,1	502,5	578,7	600,4	610,6	609,7	644,8
Sa	PAC27	39	0,000	0,001	0,001	0,004	0,000	0,022	0	185,4	164,1	164,3	231,6	224,5	293,4	213,4	266,2	392,7	419,9	432,0	437,6	507,7	487,1	563,3	585,0	595,2	594,3	629,4
An	PAC20	6	0,013	0,002	0,001	0,008	0,019	0,027	0,000	0	23,2	26,8	104,1	97,1	118,7	67,9	138,8	263,3	290,5	302,6	308,2	378,3	357,7	435,7	457,6	467,8	466,9	501,9
	PAC21	19	0,000	0,000	0,000	0,002	0,002	0,023	0,004	0,000	0	5,3	116,7	109,6	135,6	83,9	151,3	277,8	305,0	317,1	322,6	392,8	372,2	448,4	470,1	480,3	479,4	514,5
	PAC22	19	0,000	0,000	0,000	0,002	0,004	0,027	0,001	0,004	0,000	0	120,3	113,2	139,1	87,5	154,9	281,4	308,5	320,7	326,2	396,3	375,7	452,0	473,7	483,9	483,0	518,1
Gu	AL	12	0,019	0,021	0,010	0,027	0,019	0,049	0,011	0,022	0,007	0,000	0	67,8	57,2	33,5	34,6	161,1	188,3	200,4	206,0	276,1	255,5	331,7	353,4	363,6	362,7	397,8
	PAC28	41	0,006	0,007	0,005	0,011	0,013	0,020	0,008	0,000	0,000	0,001	0,008	0	92,9	36,2	41,7	168,2	195,3	207,5	213,0	283,2	262,5	338,8	360,5	370,7	369,8	404,9
	PT	12	0,003	0,010	0,012	0,027	0,025	0,031	0,015	0,005	0,001	0,000	0,007	0,000	0	90,7	63,9	152,4	179,5	191,7	197,2	267,4	246,7	324,7	349,0	359,2	358,3	409,1
	TA	26	0,000	0,012	0,018	0,030	0,027	0,041	0,016	0,009	0,007	0,008	0,020	0,006	0,001	0	70,8	197,3	224,5	236,6	242,2	312,3	291,7	367,9	389,6	399,8	398,9	434,0
LS	PAC01	50	0,000	0,006	0,006	0,010	0,011	0,026	0,004	0,005	0,003	0,000	0,004	0,000	0,003	0,006	0	130,3	157,4	169,6	175,1	245,3	224,6	300,9	322,6	332,8	331,9	367,0
Ma	PAC02	18	0,003	0,028	0,020	0,013	0,016	0,022	0,014	0,017	0,017	0,011	0,016	0,017	0,023	0,020	0,011	0	27,2	39,3	44,9	115,0	94,4	172,4	196,7	206,9	206,0	256,8
	PAC03	9	0,000	0,017	0,012	0,007	0,014	0,022	0,006	0,010	0,006	0,004	0,010	0,002	0,015	0,017	0,001	0,002	0	12,1	17,7	87,8	67,2	153,1	172,8	187,6	185,9	237,5
	PAC04	7	0,003	0,027	0,013	0,014	0,012	0,052	0,010	0,028	0,007	0,003	0,008	0,012	0,027	0,016	0,012	0,000	0,000	0	6,4	76,6	55,9	145,3	163,2	179,8	176,3	229,8
	PAC06	19	0,000	0,014	0,008	0,010	0,007	0,019	0,007	0,000	0,002	0,001	0,002	0,006	0,008	0,015	0,004	0,006	0,000	0,000	0	70,1	49,5	139,8	157,7	174,3	170,8	224,2
SL	PAC15	17	0,000	0,030	0,033	0,046	0,016	0,068	0,023	0,024	0,023	0,020	0,010	0,023	0,022	0,016	0,016	0,020	0,011	0,006	0,002	0	30,3	70,6	88,5	105,1	101,6	155,0
	PAC17	13	0,008	0,030	0,025	0,015	0,013	0,042	0,015	0,029	0,024	0,011	0,015	0,025	0,035	0,032	0,017	0,011	0,001	0,000	0,006	0,012	0	100,8	118,7	135,3	131,8	185,3
SV	PAC08	37	0,008	0,030	0,040	0,054	0,031	0,070	0,029	0,036	0,030	0,025	0,028	0,031	0,032	0,017	0,024	0,025	0,016	0,012	0,018	0,008	0,016	0	24,3	34,5	33,6	84,5
	PAC10*	7	0,005	0,030	0,034	0,046	0,020	0,061	0,029	0,043	0,024	0,023	0,033	0,030	0,026	0,020	0,028	0,011	0,018	0,000	0,013	0,013	0,003	0,000	0	17,9	14,4	67,9
Be	PAC11	2	0,000	0,048	0,035	0,045	0,016	0,080	0,003	0,037	0,033	0,016	0,035	0,032	0,045	0,038	0,026	0,022	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,012	0	4,2	50,0
	PAC12	35	0,019	0,028	0,030	0,049	0,025	0,066	0,025	0,034	0,019	0,020	0,018	0,024	0,024	0,020	0,020	0,021	0,012	0,011	0,011	0,011	0,019	0,002	0,000	0,010	0	53,6
Un	PAC13	40	0,018	0,037	0,042	0,059	0,032	0,080	0,036	0,031	0,031	0,030	0,039	0,030	0,032	0,024	0,031	0,035	0,013	0,020	0,016	0,014	0,031	0,003	0,007	0,000	0,009	0

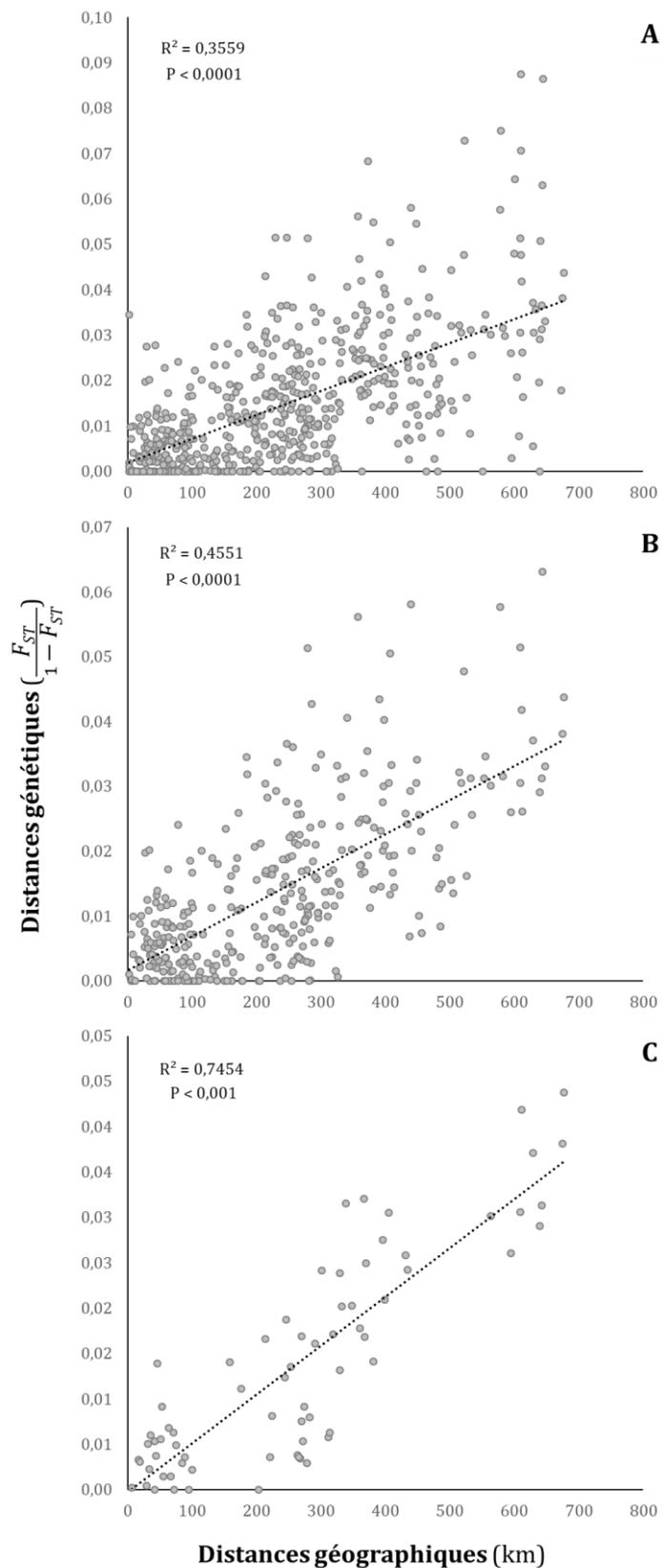


Figure II.5. Corrélation entre les distances génétiques ($F_{ST} / (1 - F_{ST})$) et géographiques (en km) estimées entre les sites d'échantillonnage pour *Acropora palmata*. A : Tous les sites d'échantillonnage ont été considérés (34 sites). B : Seuls les sites d'échantillonnage avec plus de 10 géotypes ($N_g \geq 10$) ont été conservés (27 sites). C : Seuls les sites d'échantillonnage avec plus de 20 géotypes ($N_g \geq 20$) ont été conservés (11 sites).

3.6.2. Comparaison entre îles

- Matrice de distance génétique (F_{ST})

Les populations des îles les plus proches géographiquement n'étaient en général pas significativement différenciées génétiquement (Tableau II.8). Ainsi les îles du Nord (Saint-Martin, Saint-Barthélemy et Saba) n'ont pas présenté de différenciation génétique significative. De plus Antigua n'a pas présenté de différenciation génétique significative avec l'île de Saint-Martin ($\theta = 0,001$; 95 % IC : [-0,003 - 0,005] ; Tableau II.8). Les îles de Guadeloupe et des Saintes n'étaient pas significativement différenciées génétiquement ($\theta = 0,005$; 95 % IC : [-0,002 - 0,002] ; Tableau II.8), de même pour les îles du Sud, Saint-Vincent et les Grenadines (Bequia et Union), à l'exception de la paire d'îles composée par Bequia et Union ($\theta = 0,008$; 95 % IC : [0,0002 - 0,017] ; Tableau II.8).

Tableau II.8. Matrice de distances : génétique (F_{ST} ; inférieure) et géographique (en km ; supérieure) par paires de populations d'*Acropora palmata* relatives aux îles échantillonnées. Les valeurs de F_{ST} ont été estimées en utilisant la méthode ENA et avec le logiciel FREENA. Les valeurs en gras représentent des valeurs de F_{ST} qui sont significatives (i.e. l'intervalle de confiance de 95% obtenu via la méthode de « bootstrap resampling over loci » n'inclut pas la valeur 0).

		SM	SB	Sa	An	Gu	LS	Ma	SL	SV	Be	Un
Saint-Martin	SM	0	31	53	175	257	292	440	514	573	597	634
Saint-Barthélemy	SB	0.002	0	52	144	227	263	411	486	546	570	608
Saba	Sa	0.001	0.000	0	165	235	264	408	479	535	557	592
Antigua	An	0.001	0.006	0.004	0	92	135	281	361	429	454	498
Guadeloupe	Gu	0.009	0.013	0.008	0.003	0	45	189	269	337	363	408
Les Saintes	LS	0.005	0.008	0.005	0.005	0.005	0	149	227	294	319	364
Martinique	Ma	0.016	0.010	0.009	0.008	0.009	0.009	0	82	156	182	231
Sainte-Lucie	SL	0.025	0.021	0.017	0.019	0.015	0.013	0.006	0	77	103	154
Saint-Vincent	SV	0.033	0.039	0.030	0.030	0.024	0.025	0.019	0.009	0	27	77
Bequia	Be	0.027	0.033	0.024	0.022	0.019	0.020	0.013	0.009	0.002	0	51
Union	Un	0.036	0.044	0.034	0.030	0.027	0.031	0.021	0.018	0.004	0.008	0

- Analyse en Coordonnées Principales

Pour l'espèce *A. palmata*, une analyse en coordonnées principales (PCoA) a permis de représenter spatialement les 11 populations relatives à chacune des îles échantillonnées à partir de l'estimation d'indices de distance génétique. L'axe 1 avec 72,88% d'inertie (86,29 % d'inertie cumulée pour les deux axes principaux) a séparé les 11 populations de façon corrélée avec la distribution géographique réelle des îles le long du gradient latitudinal formé par l'arc des Petites Antilles (Figure II.6). Seules les îles pour lesquelles les populations n'étaient pas significativement différenciées génétiquement n'ont pas été disposées en corrélation avec la distribution géographique réelle des îles (Tableau II.8 et Figure II.6).

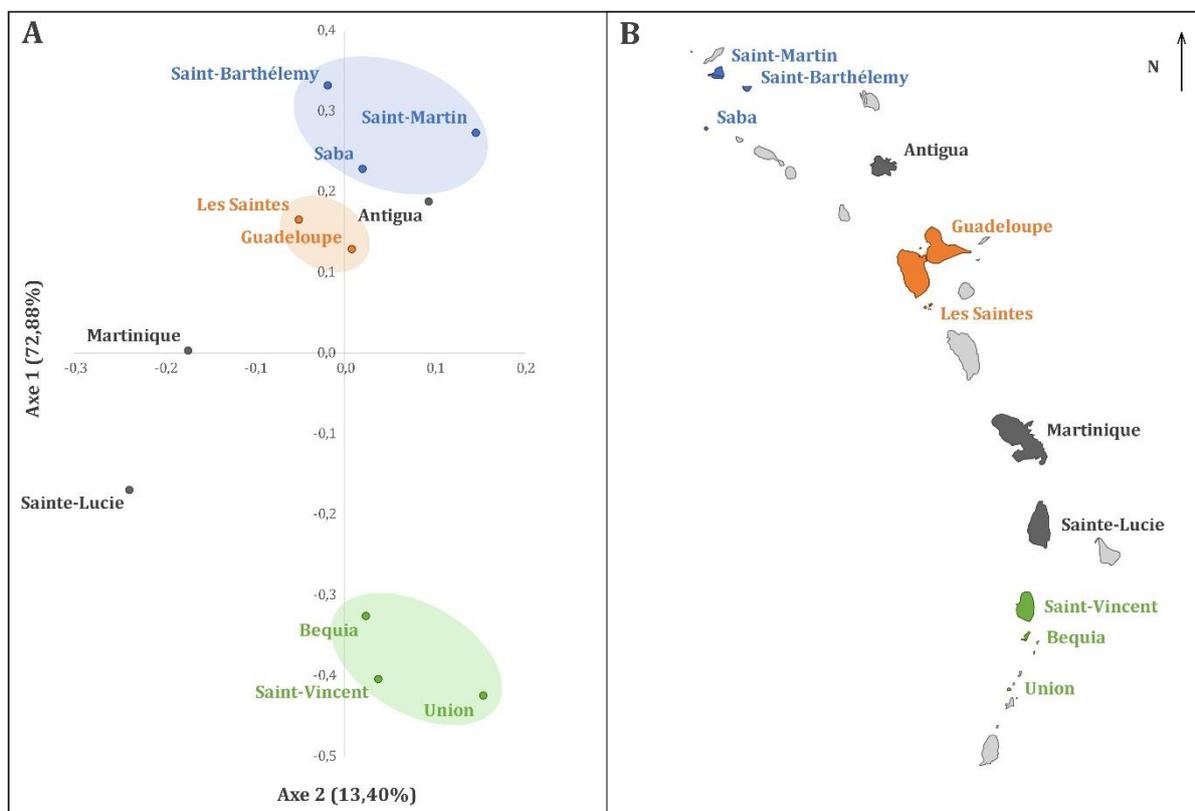


Figure II.6. Corrélation des distances génétiques entre les populations d'*A. palmata* et la distribution géographique des îles sur lesquelles elles ont été échantillonnées dans les Petites Antilles. A : analyse en coordonnées principales des Coordonnées (PCoA) fondée sur les distances génétiques estimées à partir de 13 marqueurs génétiques microsatellites pour les populations échantillonnées sur les 11 îles des Petites Antilles. B : Distribution géographique entre les 11 îles prospectées dans les Petites Antilles.

- Corrélation des distances génétiques et géographiques

En accord avec les résultats précédents, une corrélation hautement significative a été observée entre les distances géographiques entre les îles et les différenciations génétiques standardisées ($F_{ST} / (1 - F_{ST})$) entre les îles ($R^2 = 0,72$; $P < 0,0001$; Figure II.7), révélant ainsi clairement un schéma d'isolement par la distance (IBD) au sein des populations d'*A. palmata* dans la région des Petites Antilles.

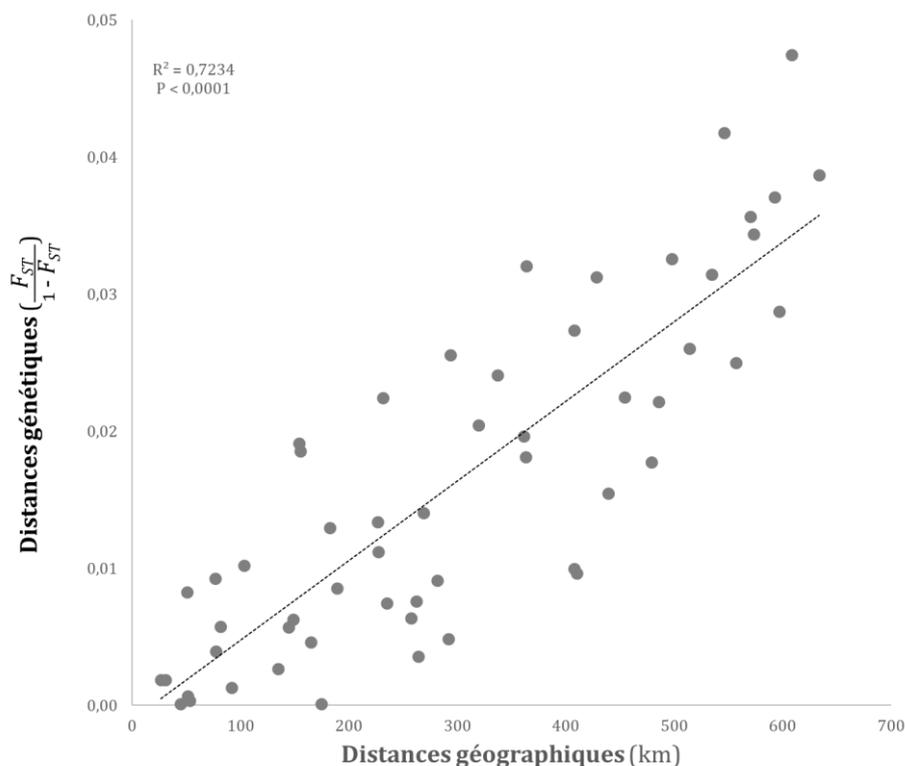


Figure II.7. Corrélation entre les distances génétiques ($F_{ST} / (1 - F_{ST})$) et géographiques (en km) estimées entre les populations d'*Acropora palmata* réparties sur les îles.

- Analyse d'autocorrélation spatiale

Ce motif d'IBD a également été mis en évidence à l'échelle même du récif. En effet, des colonies échantillonnées sur un seul site (ou récif) (< 10 km) étaient significativement plus similaires génétiquement que des colonies échantillonnées sur des sites distincts, avec une similarité génétique décroissante entre les colonies au fur et à mesure que la distance géographique entre des sites d'échantillonnage augmente (Figure II.8). L'analyse d'autocorrélation spatiale obtenue à partir d'estimations de l'indice de relation de Moran (I) a révélé un noyau de dispersion des larves inférieur à 190 kilomètres pour l'espèce *A. palmata* dans les Petites Antilles (Figure II.8).

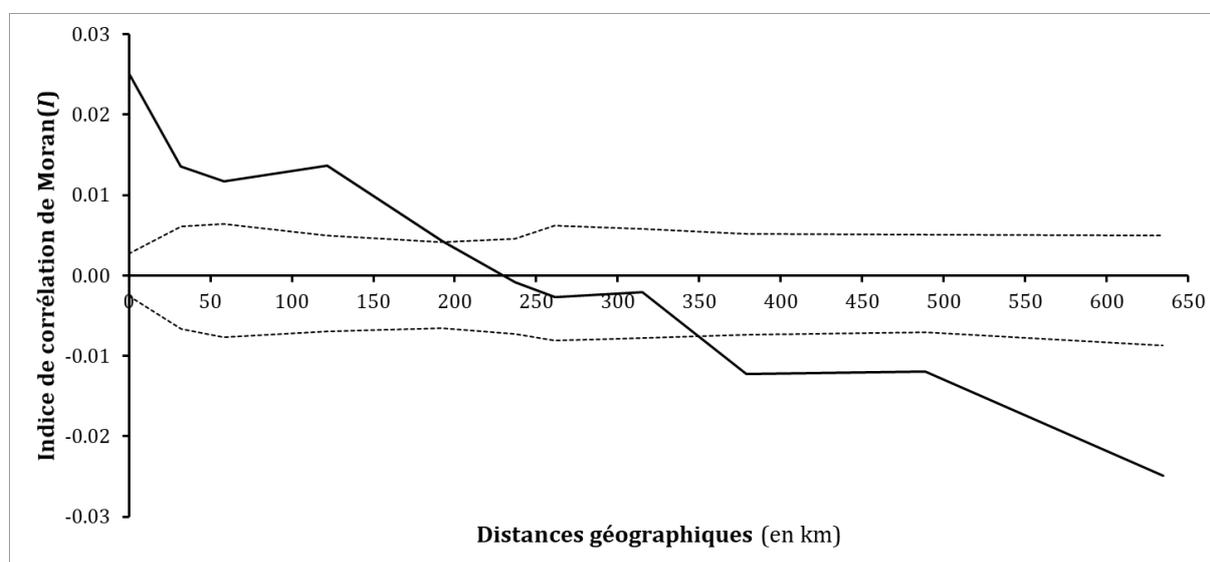


Figure II.8. Autocorrélogramme spatial fondé sur l'indice de Moran (I) estimé à partir de 13 marqueurs microsatellites et de l'ensemble des colonies d'*A. palmata* échantillonnées. Le trait plein représente les valeurs estimées et les traits en pointillés représentent les valeurs limites supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance à 95% pour l'indice de Moran, obtenues à partir des permutations des géotypes pour les 10 classes de distance qui ont été définies.

- Estimation de coefficients de migration directionnelle

Bien que la variation génétique entre les populations d'*A. palmata* semble être organisée le long d'un gradient latitudinal (Figure II.6), il n'a pas été mis en évidence de flux de gènes directionnels significatif le long de l'Arc Antillais. En effet, seule une estimation de coefficient de migration directionnelle (*MD*) entre les paires d'îles a été significative, de l'île d'Union vers la Guadeloupe située plus au nord ($\alpha = 0,05$; Tableau II.9). Néanmoins, en soustrayant pour chaque paire d'île, le coefficient de *MD* estimé dans le sens sud-nord au coefficient de *MD* estimé dans le sens nord-sud, des valeurs positives (obtenues lorsque les coefficients de *MD* estimés dans le sens sud-nord étaient supérieurs à ceux estimés dans le sens nord-sud), ont été obtenus pour 36 des 55 comparaisons effectuées par paires d'îles (soit 65%), ce qui suggère globalement une tendance du sud vers le nord pour le flux génique (bien que non significative) pour les populations d'*A. palmata* retrouvées sur les récifs des îles distribuées le long de l'arc des Petites Antilles.

Tableau II.9. Direction estimée du flux génique pour *A. palmata* dans les Petites Antilles. La demi-matrice inférieure représente le résultat de la soustraction des coefficients de migration directionnelle (*MD*) pour chaque paire d'îles estimé à partir de l'indice de Jost (*D*). La seule valeur significative est indiquée en gras ($\alpha = 0,05$). La demi-matrice supérieure représente schématiquement le sens relatif du flux de gènes entre chaque paire d'île. Les valeurs positives représentent un flux de gènes relatif du sud vers le nord et sont représentées par le symbole ▲ (n = 36) et les valeurs négatives indiquent un flux génique relatif du nord vers le sud et sont représentées par le symbole ▼ (n = 19).

		SM	SB	Sa	An	Gu	LS	Ma	SL	SV	Be	Un
St-Martin	SM		▼	▼	▲	▼	▲	▼	▼	▲	▲	▲
St-Barthélemy	SB	-0.019		▼	▲	▼	▲	▼	▼	▲	▲	▲
Saba	Sa	-0.163	-0.063		▲	▼	▲	▼	▼	▲	▲	▲
Antigua	An	0.024	0.039	0.222		▼	▲	▼	▼	▲	▲	▲
Guadeloupe	Gu	-0.194	-0.035	0.011	-0.465		▲	▲	▼	▲	▲	▲
Les Saintes	LS	0.209	0.006	0.138	0.102	0.402		▼	▼	▲	▲	▲
Martinique	Ma	-0.086	-0.065	-0.058	-0.102	0.052	-0.114		▲	▲	▲	▲
Ste-Lucie	SL	-0.055	-0.035	-0.076	-0.041	-0.048	-0.085	0.074		▲	▲	▲
St-Vincent	SV	0.028	0.009	0.122	0.073	0.238	0.208	0.219	0.207		▼	▲
Bequia	Be	0.008	0.006	0.051	0.06	0.147	0.085	0.139	0.047	-0.009		▼
Union	Un	0.081	0.036	0.135	0.1	0.165	0.111	0.134	0.065	0.084	-0.001	

3.7. Structure génétique des populations d'*Acropora cervicornis* dans les Petites Antilles

Étant donné le peu de génotypes identifiés par site pour l'espèce *A. cervicornis*, les valeurs de distances génétiques (F_{ST}) entre les différentes populations à l'échelle des sites n'étaient pas fiables et ne sont pas présentées. Les génotypes ont donc été regroupés directement par île d'appartenance pour estimer les distances génétiques (F_{ST}) entre les populations à l'échelle des îles.

Lorsque les génotypes ont été regroupés par île d'appartenance, seule la valeur de F_{ST} estimée entre l'île de Saint-Barthélemy et de la Guadeloupe a été significative ($\theta = 0,054$; 95 % IC : [0,022 - 0,096] ; Tableau II.10). Les valeurs de F_{ST} estimées entre les îles de Saint-Martin et de Saint-Barthélemy ($\theta = 0,006$; 95 % IC : [-0,027 - 0,050]), et de Saint-Martin et de la Guadeloupe ($\theta = 0,071$; 95 % IC : [-0,006 - 0,166] ; Tableau II.10) n'étaient pas significatives.

Tableau II.10. Matrice de distances : génétique (F_{ST} ; inférieure) et géographique (en km ; supérieure) par paires de populations d'*Acropora cervicornis* relatives aux îles échantillonnées. Les valeurs de F_{ST} ont été estimées en utilisant la méthode ENA et avec le logiciel FREENA. Les valeurs en gras représentent des valeurs de F_{ST} qui sont significatives (i.e. l'intervalle de confiance de 95% obtenu via la méthode de « *bootstrap resampling over loci* » n'inclut pas la valeur 0).

Île	Site	N_g	SM	SB	Gu
			5	11	12
Saint-Martin	SM	5	0	31	257
Saint-Barthélemy	SB	11	0,006	0	227
Guadeloupe	Gu	12	0,071	0,054	0

4. Discussion

4.1. *Acropora prolifera* et hybridation pour les espèces caraïbes du genre *Acropora*

De manière surprenante, des colonies coralliennes ont présenté des morphologies intermédiaires à celles communément observées pour les espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* et ont ainsi été identifiées comme étant des colonies relatives au taxon hybride connu sous le nom d'*A. prolifera*. Ces colonies hybrides ont été observées sur quatre sites, répartis sur les îles de Saint-Barthélemy (SB1 et SB5) et de la Guadeloupe (FJ I et IP). Les colonies d'*A. prolifera* retrouvées sur les sites de la Guadeloupe, en janvier 2013 dans le lagon de l'îlet Fajou (FJ I) et en février 2016 aux îlets de Pigeon (IP), n'avaient pas été observées lors de précédentes prospections, respectivement en mai 2011 pour le lagon de l'îlet Fajou et en septembre 2011 pour les îlets de Pigeon. De plus, sans information complémentaire et en se servant de la taille des colonies d'*A. prolifera* (environ 30 cm de haut) comme indicateur approximatif de l'âge des colonies présentes sur les sites de Saint-Barthélemy, il est fortement probable que les colonies d'*A. prolifera* retrouvées sur l'ensemble des quatre sites de la Guadeloupe et de Saint-Barthélemy soient issues de recrutements larvaires relativement récents, très probablement au cours des cinq dernières années. Par ailleurs, alors qu'un seul génotype d'*A. prolifera* a été identifié sur le site de Fajou (IF) à partir de l'échantillonnage de janvier 2013 relatif à cette étude, un deuxième génotype a été identifié en février 2016 dans le cadre de l'expérimentation de culture de fragments coralliens (cf. Chapitre IV). Ainsi, au vu des résultats obtenus pour les colonies échantillonnées, deux des quatre sites (SB1 et IP) où ont été trouvées les colonies d'*A. prolifera* ont présenté des « populations » quasi-monoclonales, reflétant pour chacun des sites un recrutement limité de larves issues de la fécondation inter-spécifique de gamètes des espèces parentales *A. palmata* et *A. cervicornis*. En revanche, les sites de l'îlet Fajou (IF) en Guadeloupe et de la Baie de Lorient (SB5) à Saint-Barthélemy ont permis l'identification de plusieurs génotypes distincts, respectivement 2 et 4, reflétant alors le recrutement de plusieurs larves hybrides sur le même récif. L'étude de (Fogarty 2010) qui est la seule à avoir porté sur l'aspect de diversité génotypique des « populations » d'*A. prolifera*, a révélé une grande variabilité de la diversité génotypique sur l'ensemble des sites étudiés (à Belize, à Curaçao, à Antigua, à Saint-Thomas, à Porto Rico et aux Bahamas), similairement à ce qui a pu être observé et discuté précédemment pour les populations des espèces parentales, *A. cervicornis* et *A. palmata*. De plus, cette étude (Fogarty 2010) a mis en évidence à plusieurs reprises des génotypes distincts d'*A. prolifera* sur un même site, révélant que les évènements de reproduction sexuée avec une fécondation inter-spécifique entre des gamètes des espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* (*i.e.* le processus d'hybridation) n'étaient pas rares. Par ailleurs, de manière analogue pour les deux sites étudiés ici qui ne présentaient pas de « population monoclonale » pour *A. prolifera* (IF et SB5), les tailles des colonies étaient

relativement similaires pour un site donné, il est ainsi possible sans pour autant que cela soit certain, que le recrutement de ces larves ait été issu d'une émission synchrone de gamètes, *i.e.* que celles-ci soient le fruit d'un seul évènement de reproduction sexuée. En outre, des colonies relatives aux espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* ont toujours été aperçues non loin (*i.e.* à quelques centaines de mètres) des sites où *A. prolifera* a été trouvé, à l'exception de l'Anse du Grand Cul-de-Sac (SB1) à Saint-Barthélemy où seule l'espèce *A. palmata* a été observée. Par exemple, des colonies relatives aux espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* ont été simultanément retrouvées sur le site des îlets de Pigeon (IP) en Guadeloupe et sur le site de la Pointe Milou (SB4) située à quelques centaines de mètres (500 m) de la Baie de Lorient (SB5) à Saint-Barthélemy. De plus, les sites des îlets de Pigeon (IP) et de la Pointe Milou (SB4) n'ont présenté que très peu de génotypes distincts pour l'espèce *A. cervicornis*, respectivement un seul sur les îlets de Pigeon (IP) et deux au niveau de la Pointe Milou (SB4). Dans ce contexte, illustrant un probable « effet Allee » pour l'espèce *A. cervicornis*, la probabilité de fécondation intra-spécifique est ainsi fortement limitée et a pu alors être propice à un scénario analogue favorable à l'émergence de colonies hybrides sur le site des îlets de Pigeon (IP) en Guadeloupe et sur le site de la Baie de Lorient (SB5) à Saint-Barthélemy (Knowlton 1992 ; Levitan et al. 1992 ; Fogarty 2010 ; Fogarty et al. 2012). Ces observations récentes associées à l'hypothèse que le déclin des espèces caraïbes du genre *Acropora* peut conduire à une hausse de la probabilité des phénomènes d'hybridation seraient en accord avec le fait que depuis le début des années 2000, des publications signalent régulièrement l'apparition de cet hybride sur les récifs caraïbes alors même qu'il était reconnu comme relativement rare jusqu'à maintenant (van Oppen et al. 2000 ; Vollmer et Palumbi 2002 ; Willis et al. 2006 ; Fogarty 2010, 2012 ; Lucas et Weil 2016 ; Aguilar-Perera et Hernández-Landa 2017).

Une faible divergence génétique a été observée entre les génotypes des espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* (voir Figure II.2), confirmant les faibles divergences observées entre ces espèces avec d'autres marqueurs génétiques (van Oppen et al. 2000, 2001). Or, des études ont récemment décrit que l'hybride *A. prolifera* qui pratique la gamétogénèse peut se reproduire à de rares occasions avec l'espèce *A. cervicornis*, mais non avec *A. palmata*. En effet, les ovules d'*A. palmata* seraient plus résistants à l'hybridation que les ovules d'*A. cervicornis*, cette compatibilité de fécondation asymétrique engendrant alors une introgression unidirectionnelle de certains gènes d'*A. palmata* dans le génome d'*A. cervicornis* (Fogarty 2010, 2012 ; Palumbi et al. 2012). Cette introgression de gènes expliquerait ainsi que les génotypes des colonies correspondant à l'espèce *A. cervicornis* et à l'hybride *A. prolifera* soient représentés de manière relativement proche sur l'AFC qui a été réalisée (Figure II.2). De la même manière, cela permettrait de justifier que certains génotypes relatifs à des colonies identifiées morphologiquement comme *A. cervicornis* puissent présenter des génotypes très proches de ceux de l'espèce *A. palmata* sur l'AFC (Figure II.2). En outre, certaines colonies d'*A. palmata* ont été génétiquement identifiées comme des colonies

relatives au taxon hybride *A. prolifera* après avoir été identifiées morphologiquement comme appartenant à l'espèce *A. palmata*. Or, le morphotype « palmé » (ou « *palmate-morph* ») défini par Vollmer et Palumbi (2002) pour certaines colonies de l'hybride *A. prolifera* de première génération (ou F_1) n'est pas suffisant pour expliquer une confusion complète dans l'identification morphologique des colonies. De rares événements reproductifs entre l'espèce parentale *A. palmata* et le taxon hybride *A. prolifera* induisant l'existence d'hybrides de générations ultérieures et une introgression de gènes de l'espèce *A. cervicornis* dans les populations de l'espèce *A. palmata* peuvent expliquer que certaines colonies génétiquement identifiées comme des *A. prolifera* pourraient présenter une morphologie ambiguë propre à l'espèce *A. palmata* (Miller et van Oppen 2003 ; Fogarty 2012) (Figure II.9).

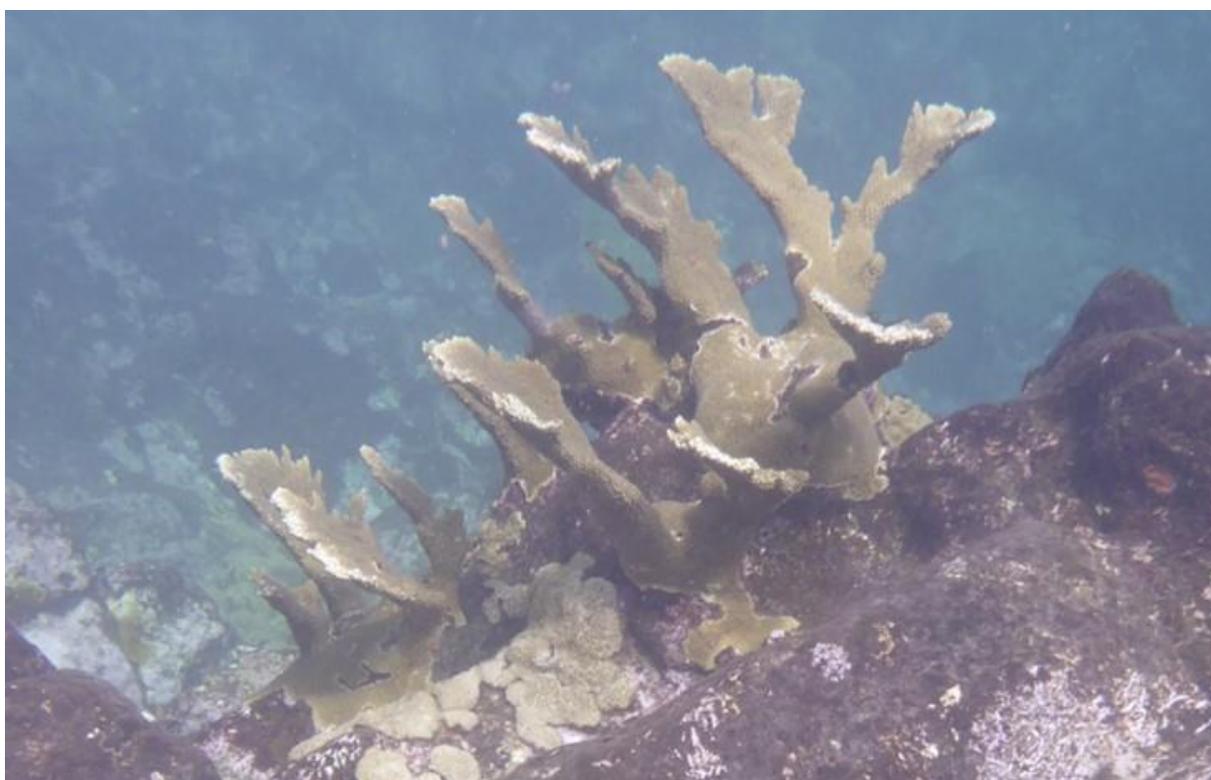


Figure II.9. Colonie génétiquement identifiée comme étant *A. prolifera* mais présentant une morphologie d'*A. palmata* retrouvée sur le site de Châteaubelair Island (PAC08) à Saint-Vincent.

Néanmoins, les précédentes études auraient pu ne pas révéler de générations hybrides ultérieures mettant en évidence ce phénomène d'introgression génique de l'espèce *A. cervicornis* vers *A. palmata*, en raison d'un échantillonnage limité ou des localités étudiées qui étaient différentes (Miller et van Oppen 2003 ; Fogarty 2010). Des colonies relatives à l'hybride *A. prolifera*, qu'elles fussent morphologiquement identifiées dès l'échantillonnage ou cryptiques puisque détectées *a posteriori* via les analyses génétiques, ont été observées sur 5 îles des Petites Antilles parmi les 11 prospectées (Saint-Martin, Saint-Barthélemy, Saba, la Guadeloupe et Saint-

Vincent), suggérant que le phénomène d'introgression génique bidirectionnelle est étendu spatialement sur toute la zone d'étude. Cette observation suggèrerait ainsi que le complexe d'hybridation des espèces caraïbes du genre *Acropora* est peut-être plus compliqué qu'une introgression unidirectionnelle de gènes de l'espèce *A. palmata* vers l'espèce *A. cervicornis* comme cela a été décrit précédemment (van Oppen et al. 2000 ; Cole et al. 2002 ; Vollmer et Palumbi 2007 ; Fogarty et al. 2012). Des études complémentaires utilisant l'outil de génomique via des méthodes de séquençage de « nouvelle génération » (*i.e.* *Next-Generations Sequencing*, ou NGS) pourraient permettre de confirmer cette hypothèse d'une introgression génique bidirectionnelle via des rétrocroisements entre l'hybride et les espèces parentales, conduisant à la génération d'hybrides de générations ultérieures à la F₁.

4.2. Faible abondance de l'espèce *A. cervicornis* dans les Petites Antilles

De manière préoccupante, moins de 200 colonies de l'espèce *A. cervicornis* ont été observées sur les îles prospectées dans les Petites Antilles durant cette étude. De plus, les populations de cette espèce ont présenté un très faible nombre d'individus génétiques distincts, reflétant une prédominance du mode de reproduction asexué et de colonies clonales dans les populations et une diversité génétique plus faible que pour l'espèce *A. palmata*. Les neuf sites où ont été observées les colonies de l'espèce *A. cervicornis* se situent sur les îles de Saint-Martin, de Saint-Barthélemy et de la Guadeloupe, pour lesquelles des collaborations de plusieurs années existent entre l'équipe de recherche BOREA-DYNECAR et les gestionnaires des structures respectives suivantes : la Réserve Nationale Naturelle de Saint-Martin, la Réserve Naturelle de Saint-Barthélemy et le Parc National de la Guadeloupe. Ainsi, les observations de l'espèce *A. cervicornis* sont majoritairement le fruit de collaborations avec des organismes gestionnaires qui savaient où trouver des colonies de l'espèce *A. cervicornis* sur ces îles, et non le résultat d'une recherche spontanée qui se serait soldée par la découverte de « nouvelles » colonies coralliennes « non encore connues », semblant ainsi révéler des populations relictuelles de cette espèce. Par ailleurs, une soixantaine de colonies de l'espèce *A. cervicornis* ont été trouvées en 2015 sur le site de la Caravelle en Martinique, alors même que cette espèce n'avait plus été observée sur cette île depuis 2007 (Impact-Mer 2015). Lors de la campagne océanographique PACOTILLES, la prospection spontanée des récifs peu profonds (*i.e.* moins de 5 m de profondeur) des côtes-sous-le-vent des sept autres îles étudiées n'a permis l'observation d'aucune colonie de l'espèce *A. cervicornis*, malgré des recherches actives dans des sites de prédilection d'*Acropora cervicornis* (*i.e.* en condition d'eaux plus calmes, dans des lagons, etc.). Toutefois, cette espèce est décrite historiquement comme pouvant évoluer jusqu'à une profondeur de 20 m sur les pentes externes récifales (Goreau 1959), comme cela a été illustré par la redécouverte récente de l'espèce *A. cervicornis* à une profondeur de 17 m sur le site de la caravelle à la Martinique (Impact-Mer

2015). Par ailleurs, la majorité des colonies de l'espèce *A. cervicornis* ont été observées dans cette étude sur des fonds sableux peu profonds tel que dans les lagons. Ainsi, il aurait été probablement nécessaire de prospecter d'avantage les pentes externes récifales et les lagons des îles des Petites Antilles pour lesquelles l'espèce *A. cervicornis* n'a pas été retrouvée dans cette étude afin de potentiellement retrouver plus de colonies de cette espèce et dresser un bilan plus précis du statut de celle-ci dans les Petites Antilles. Cependant, de très rares observations de l'espèce *A. cervicornis* sur les îles de Saint-Martin, de Saint-Barthélemy, de la Guadeloupe et de la Martinique, associées à des diversités génotypiques et génétiques globalement faibles sont alarmantes et suggèrent une disparition lente et programmée de l'espèce *A. cervicornis* de la région des Petites Antilles. Par exemple, alors que 80 colonies clonales de l'espèce *A. cervicornis* ont été identifiées en décembre 2011 sur le site de la Caye-à-Dupont, seules cinq colonies ont pu y être à nouveau observées en juillet 2014, reflétant ainsi une quasi-disparition de cette population monoclonale en l'espace de tout juste 30 mois.

4.3. Influence possible de conditions environnementales spécifiques aux sites sur la clonalité

4.3.1. Le site de la Caye à Dupont comme cas d'étude de la clonalité sur un récif

Les populations d'*Acropora* du récif de la Caye-a-Dupont (CD) en Guadeloupe présentent de manière analogue des valeurs très faibles de richesse génotypique (*i.e.* 0,125 pour *A. palmata* et près de 0 pour *A. cervicornis*), un seul génotype ayant par ailleurs été détecté pour *A. cervicornis*. Ces résultats suggèrent que les populations d'*Acropora* sur ce site se maintiennent principalement de manière asexuée et que le recrutement de larves issues de la reproduction sexuée est limité pour les deux espèces. Ces estimations sont plus faibles que les valeurs moyennes par site de richesse génotypique estimées dans cette étude pour les populations d'*A. palmata* dans l'ensemble des Petites Antilles ($N_g / N : 0,75 \pm 0,04$) et que les valeurs estimées dans les Caraïbes par Baums et al. (2006a) et Mège et al. (2014) (moyenne par récif de 0,50 et 0,75 respectivement). Les autres populations d'*A. palmata* de Guadeloupe étudiées dans cette étude et précédemment par Mège et al. (2014) ont montré en moyenne une richesse génotypique beaucoup plus élevée (respectivement $0,79 \pm 0,08$ et 0,96) que celle estimée ici pour la Caye-à-Dupont (0,125). Ainsi, seuls les sites monoclonaux de l'îlet Fajou II (FJ II) en Guadeloupe et de Duvernette Island (PAC09) à Saint-Vincent ont présenté des estimations de richesse génotypique faibles et comparables au site de la Caye à Dupont, respectivement de 0,03 pour l'îlet Fajou II et de 0,14 pour Duvernette Island. Cependant, la méthode d'échantillonnage employée pour étudier les autres sites de Guadeloupe relatifs à cette étude et à celle de Mège et al. (2014) était non-aléatoire et opportuniste afin d'éviter la surreprésentation des colonies clonales au profit des analyses de structure génétique des populations (Mège et al. 2014). *A contrario*, pour le site de la Caye-à-Dupont, les colonies d'*Acropora* ont été échantillonnées de manière exhaustive dans un cercle de 30 m de

rayon afin de mieux évaluer la contribution de la reproduction clonale et la dispersion clonale au sein des populations. La différence observée entre les estimations de richesse génotypique pourrait ainsi partiellement être expliquée par l'utilisation de ces deux stratégies d'échantillonnage relativement distinctes : non-aléatoire et opportuniste pour l'une et exhaustive pour l'autre. Baums et al. (2006a) ont précédemment cherché à mesurer l'impact que pourrait avoir l'utilisation de deux stratégies d'échantillonnage distinctes (aléatoire⁵ vs opportuniste) sur les estimations moyennes de richesse génotypique à travers plusieurs populations d'*A. palmata* issues de nombreux récifs de la région Caraïbe (Bahamas, Curaçao, Floride, Navassa, et Panama notamment) sans avoir observé une telle divergence.

Par ailleurs, la proportion de reproduction asexuée dans une population via la fragmentation des branches des colonies coralliennes est connue pour être assimilée à des conditions géo-climatiques spécifiques auxquelles sont soumis les sites telles que l'intensité et la fréquence de la houle et des vagues, ou l'action des ouragans en relation avec la topographie (Coffroth et Lasker 1998 ; Baums et al. 2006a). Par exemple, la houle affecte de manière significative la répartition spatiale des populations de coraux, en particulier dans le cas de colonies clonales qui sont dérivées de la fragmentation. Sur le site de la Caye-à-Dupont, la forte capacité des populations d'*Acropora* à se reproduire spontanément de manière asexuée est probablement induite par un mode hydrodynamique actif (houle dominante induite par les alizés de l'est) et une capacité de fragmentation efficace. Pendant les épisodes de fortes houles, les vagues se brisent sur le platier récifal et la topologie plane du fond empêche la dispersion des fragments coralliens tout en avantageant leur fixation. En revanche, le récif d'Anse-Bertrand étudié par Mège et al. (2014) est positionné le long d'une petite falaise et les colonies d'*A. palmata* ont été échantillonnées à des profondeurs où elles croissaient avec une morphologie incrustante, limitant probablement leur capacité à produire des colonies de manière asexuée par fragmentation (Mège et al. 2014). Par conséquent, le choix des sites d'échantillonnage peut probablement expliquer davantage l'écart observé entre les estimations de richesse génotypique estimées pour le site de la Caye-à-Dupont et celles obtenues pour les autres localités de Guadeloupe pour l'espèce *A. palmata*.

La distance maximale entre deux colonies clonales pour *A. cervicornis* était d'au moins 60 m (*i.e.* la distance maximale retrouvée entre deux colonies échantillonnées) alors qu'elle était de 25 m pour l'espèce *A. palmata*. Ces deux distances sont des estimations minimales, car elles ont été évaluées sur la base de colonies échantillonnées dans un cercle de rayon de 30 m et sans considérer toutes les colonies clonales potentielles situées à l'extérieur de ce cercle. Le squelette

⁵ *i.e.* en générant aléatoirement des coordonnées à échantillonner dans un cercle prédéfini pour une certaine population.

des colonies d'*A. cervicornis* est plus fragile que celui d'*A. palmata*, ce qui explique probablement la plus grande capacité de fragmentation d'*A. cervicornis* (Bottjer 1980 ; Tunnicliffe 1981 ; Garcia Reyes et Schizas 2010 ; Mercado-Molina et al. 2016). Ainsi, la propagation clonale par fragmentation est plus élevée chez *A. cervicornis* que chez *A. palmata*, comme cela est illustré par la distance maximale estimée entre deux colonies clonales. Par ailleurs, l'étendue spatiale du processus de fragmentation dépend du poids des fragments qui sont générés et donc de la morphologie relative aux espèces puisqu'un petit fragment se propagera plus loin.

Pour *A. palmata*, bien que cette population soit principalement asexuée, les 10 génotypes identifiés parmi les 80 colonies échantillonnées s'expliquent par un recrutement de larves issues de reproduction sexuée. À l'inverse, le fait que la population d'*A. cervicornis* soit monoclonale (*i.e.* avec un seul génotype d'identifié) démontre un mauvais recrutement de nouvelles colonies issues de la reproduction sexuée. Parce que la diversité génétique contribue à la capacité des organismes à évoluer et à s'adapter à de nouvelles conditions, ce résultat est préoccupant. En effet, certains génotypes peuvent être plus résistants face à des perturbations environnementales telles que le blanchissement corallien par exemple (Edmunds et Gates 2003). En outre, l'association d'une absence de recrutement de larves et d'une forte croissance clonale dans une population sur une longue période peut conduire à une extinction de la population (Honnay et Bossuyt 2005). Lorsqu'une nouvelle prospection du site de la Caye-à-Dupont a été réalisée 30 mois plus tard en juillet 2014 (cf. Chapitre III), seules 5 colonies vivantes de l'espèce *A. cervicornis* ont été retrouvées, illustrant ainsi le déclin de cette population monoclonale peut-être prédit avec l'échantillonnage de 2011.

4.3.2. Clonalité chez *Acropora palmata* dans les Petites Antilles

Dans les Petites Antilles, les estimations des indices génotypiques pour l'espèce *A. palmata* ont ainsi considérablement varié entre les sites d'échantillonnage, même pour des sites relativement proches ou des sites situés sur une même île. L'estimation de la richesse génotypique moyenne par site de 0,75 est similaire à celles estimées précédemment pour l'espèce *A. palmata* par Mège et al. (2014). De même que dans l'étude de Mège et al. (2014), une stratégie d'échantillonnage opportuniste non aléatoire a été choisie afin d'évaluer la structure génétique des populations d'*A. palmata* dans les Petites Antilles (et d'éviter ainsi la représentation excessive de colonies clonales) puisque la caractérisation spécifique de la diversité génotypique et de la clonalité de ces populations n'était pas là notre objectif principal. Y fait exception le site de la Caye-à-Dupont en Guadeloupe échantillonné de manière exhaustive. Par ailleurs, les estimations de richesse génotypique estimées pour les populations des Petites Antilles étudiées ici sont beaucoup plus élevées que celles estimées par Baums et al. (2006a) en ayant utilisé des stratégies d'échantillonnage aléatoire ou opportuniste (N_g/N moyen par site = 0,52 et 0,51

respectivement), ou même que celle estimée sans tenir compte de la méthode d'échantillonnage pour des récifs de la province phylogéographique de l'est ($N_g/N = 0,64 \pm 0,17$ pour les Îles Vierges des États-Unis, Saint-Vincent et les Grenadines, Bonaire et Curaçao). Pour cette raison, les raisonnements appliqués aux dynamiques des populations fondées sur les estimations des indices génotypiques doivent être interprétés avec précaution.

Toutefois, les différences d'estimations de richesse génotypique entre des populations issues de récifs différents semblent plus probablement associées à des conditions environnementales spécifiques aux sites d'échantillonnage, plutôt qu'à d'autres facteurs comme une différence dans la stratégie d'échantillonnage utilisée (Baums et al. 2006a ; Fogarty 2010 ; Mège et al. 2014). Ainsi il semblerait que des populations denses de colonies coralliennes relativement grandes sur un site caractérisé par un fond peu profond, plat et balayé régulièrement par des houles et (ou) des courants importants correspondent à des caractéristiques générales qui semblent favoriser l'expansion des coraux branchus du genre *Acropora* de manière asexuée (Coffroth et Lasker 1998 ; Baums et al. 2006a ; Fogarty 2010). Les sites de la Caye à Dupont (CD) et de l'îlet Fajou II (FJ II) en Guadeloupe présentent des caractéristiques relativement similaires à celles qui viennent d'être décrites et ont présenté de manière analogue des estimations faibles de richesse génotypique ($N_g/N = 0,125$ pour la Caye à Dupont et $N_g/N = 0,03$ pour l'îlet Fajou II), révélant ainsi une expansion active de ces populations via le processus de fragmentation. Toutefois, il serait nécessaire de caractériser formellement l'environnement hydrodynamique des sites qui ont été prospectés afin de vérifier si de telles caractéristiques des populations et de l'habitat sont significativement associées à des valeurs de richesse génotypique faibles, et par conséquent si elles favoriseraient effectivement un processus de fragmentation actif des colonies coralliennes. À l'inverse, les récifs où l'espèce *A. palmata* a présenté peu ou pas de clones pourraient représenter des zones relatives à des habitats moins adaptés et des faibles densités de population (Mège et al. 2014). Alternativement, les populations d'*A. palmata* présentant une densité faible de colonies, avec peu ou pas de clones, pourraient être des reliques de populations anciennes et denses qui ont fait face à d'importants événements de perturbation (tels que des épisodes de la maladie de la bande blanche, de blanchissement corallien, des ouragans, une croissance importantes de macroalgues, une forte prédation...), résultant alors en des pertes massives de colonies sans résilience efficace et consécutive de ces populations (Bruckner 2002 ; *Acropora Biological Review Team* 2005). Par exemple, les colonies d'*A. palmata* situées sur le haut de la pente externe du lagon du Grand Cul-de-Sac Marin en Guadeloupe (FJ III) ont d'abord été décimées par la maladie de la bande blanche (ou *White-Band Disease*) au début des années 80, puis ont subies l'ouragan Hugo en 1989 sans réussir par la suite à se reconstituer (Aronson et Precht 2001 ; Bouchon, comm. pers.). Ce site présente aujourd'hui des colonies relictuelles

d'*A. palmata* éparses vivantes, au milieu de nombreuses colonies mortes qui témoignent d'une zone historique avec une forte densité en colonies d'*A. palmata*.

4.4. Faible diversité génétique estimée pour *Acropora palmata* dans les Petites Antilles

La résilience des populations dépend en partie de la diversité génétique qui est nécessaire au succès d'adaptation des espèces face à des changements des conditions environnementales (Miller et Ayre 2004 ; Yeoh et Dai 2009). Pour *A. palmata*, la diversité génétique estimée dans cette étude était globalement plus faible (H_E moyen par site = $0,684 \pm 0,038$) que toutes les autres estimations de diversité génétique rapportées dans les études similaires menées par Baums et al. (2005b ; H_E par site = 0,75) et Mège et al. (2014 ; H_E par site = 0,761). La différence de diversité génétique s'explique en partie par le fait que ce ne sont pas exactement les mêmes marqueurs microsatellites qui ont été utilisés dans la présente étude. En effet, sur les 14 *loci* que nous avons utilisés, seuls cinq d'entre eux ont été exclusivement utilisés dans les études précédentes. Par conséquent, afin de comparer nos estimations de diversité génétique à celles trouvées dans les études antérieures, seuls ces cinq *loci* communs avec les études précédentes ont été utilisés afin de réévaluer les estimations précédentes (Annexe II.4). Des valeurs moyennes de diversité génétique par site un peu plus grandes ont ainsi été obtenues (H_E moyen = 0,71), bien que globalement inférieures à celles publiées dans les études similaires concernant *A. palmata* (Baums et al. 2005b ; Mège et al. 2014). Alors que l'estimation de diversité génétique moyenne pour la Guadeloupe (H_E moyen = 0,73 ; Annexe II.4) est proche de celle rapportée précédemment par Mège et al. (2014 ; $H_E = 0,74$), l'estimation de diversité génétique pour les îles de Saint Vincent et des Grenadines (ou SVG ; H_E moyen = 0,65 ; Annexe II.4) reste inférieure à celle estimée par Baums et al. (2005b ; $H_E = 0,69$). Cette différence pourrait s'expliquer en partie par la présence du site monoclonal PAC09 ($H_E = 0,40$ pour PAC09 avec les cinq *loci* communs) et (ou) par un déclin des populations depuis 2005. De manière générale, les plus faibles valeurs de diversité génétique observées dans les Petites Antilles par rapport aux précédentes valeurs estimées pour d'autres récifs de la Caraïbe pourraient révéler un potentiel évolutif moindre, et donc une plus faible capacité de résilience pour les populations de l'espèce *A. palmata* dans les Petites Antilles. Ce constat est d'autant plus préoccupant compte tenu de la localisation périphérique de ces populations à la limite orientale de la mer des Caraïbes et de l'existence d'une barrière au flux génique prononcée entre les parties occidentale et orientale de la mer des Caraïbes (Baums et al. 2005b, 2006a, 2006b ; Mège et al. 2014). Néanmoins, la diversité génétique n'est pas le seul facteur à prendre en compte pour prédire la capacité de résilience d'une population. En effet, les modes de reproduction et le recrutement sont également essentiels.

L'espèce *Acropora palmata* est une espèce corallienne dite « *broadcast-spawner* ». Pendant les événements massifs de reproduction sexuée, la probabilité que des gamètes se rencontrent en

plein eau est renforcée par des densités élevées de gamètes relâchés de manière synchrone par un grand nombre de colonies. Étant donné que l'espèce *A. palmata* est une espèce corallienne pour laquelle l'autofécondation est impossible, la production de larves provenant de la reproduction sexuée n'est possible qu'après une fécondation entre des gamètes produits par des colonies génétiquement distinctes (Fukami et al. 2003 ; Baums et al. 2005b). Par conséquent, étant donné qu'un recrutement efficace de larves issues d'un événement de reproduction sexuée améliore la diversité génétique des populations, des niveaux de diversité génétique plus faibles pourraient refléter un déficit de recrutement larvaire associé à des conditions défavorables. En effet, il a été démontré que le rétablissement des populations d'*A. palmata* via un recrutement larvaire efficace issu de la reproduction sexuée peut être limité en présence ou suite à des perturbations des conditions environnementales (Quinn et Kojis 2005 ; Bouchon et al. 2008 ; Williams et al. 2008).

Par ailleurs, Miller et al. (2016) ont récemment montré que des génotypes distincts de l'espèce *A. palmata* situés sur un même récif et appartenant donc à une même population ne participaient pas systématiquement à l'évènement annuel de reproduction sexuée ou alors pas toujours de manière synchrone. Par conséquent, la diversité génétique estimée à partir des colonies coralliennes échantillonnées pourrait uniquement refléter des événements de recrutement passés, datant de plusieurs années voire même décennies, et non un état actuel réel des populations. Cela pourrait en particulier être associé au fait que très peu de petites colonies ont été vues et échantillonnées. En outre, une taille réduite pour des colonies coralliennes ne garantit pas nécessairement qu'elles soient issues d'un événement de reproduction sexuée puisque même des colonies de 2 centimètres de diamètre à la morphologie incrustante sont susceptibles d'être clonales (Miller et al. 2007). Par ailleurs, sans événements de stress, une colonie corallienne peut vivre pendant des décennies ou des siècles. Cependant, estimer l'âge d'une colonie corallienne via sa taille reste hasardeux, notamment pour les espèces branchues en raison des taux de croissance importants (pouvant atteindre près de 10 centimètres par an pour *A. palmata*) et de l'éventuelle succession des processus de fragmentation et de croissance des branches (Bak 1976 ; Highsmith 1982 ; Bak et al. 2009). Par conséquent, puisqu'il est difficile d'évaluer à quel point les colonies échantillonnées sont issues de populations relictuelles, il est également difficile de savoir si les résultats obtenus reflètent vraiment la situation actuelle. En conclusion, l'estimation de la diversité génétique pourrait ne pas être suffisante pour prédire la résilience des populations de l'espèce *A. palmata* dans les Petites Antilles, et en particulier sans tenir compte de l'efficacité des processus de reproduction sexuée et de recrutement larvaire pour ces populations qui devraient être nécessairement étudiés.

4.5. Isolement par la distance et dispersion larvaire limitée chez *Acropora palmata* dans les Petites Antilles

De précédentes études, incluant celles précédemment citées qui utilisaient cinq loci microsatellites, ont montré que la population caraïbe de l'espèce *A. palmata* était génétiquement divisée en lignées, correspondant à deux provinces phylogéographiques distinctes, séparées au nord dans la région de Porto Rico et au sud-ouest entre Panama et Curaçao (Baums et al. 2005b, 2006a, 2006b ; Mège et al. 2014). De ce fait, compte tenu de la localisation géographique des Petites Antilles dans la région caraïbe, toutes les populations d'*A. palmata* relatives aux 11 îles échantillonnées dans l'étude semblent appartenir à la province phylogéographique est. En outre, une étude sur la structure génétique des populations de coraux dans la région caraïbe utilisant un modèle mixte, océanographique et génétique, testé *a posteriori* avec des données génétiques acquises pour l'espèce *A. cervicornis* (Vollmer et Palumbi 2007) suggère que les populations de coraux des Petites Antilles retrouvées des Îles Vierges au nord à Trinidad et Tobago au sud, constituerait un groupe génétique homogène, plus restreint que la province phylogéographique identifiée pour *A. palmata* à l'est de la région caraïbe (de Porto Rico à Curaçao) (Baums et al. 2005b ; Galindo et al. 2006). Ceci étant par ailleurs confirmé par nos résultats puisqu'aucun clivage génétique n'a été détecté parmi les populations d'*A. palmata* relatives aux îles des Petites Antilles étudiées ici. Néanmoins, cette présente étude, la première à être réalisée pour une espèce marine sur un si grand nombre d'îles des Petites Antilles, a permis de mettre en évidence une structure génétique importante au sein des populations d'*A. palmata* échantillonnées, révélant ainsi pour la première fois un patron en accord avec le paysage géographique de la région des Petites Antilles. En effet, pour les populations de l'espèce *A. palmata* dans les Petites Antilles, une différenciation génétique croissante entre les populations, significativement corrélée avec un éloignement géographique croissant entre les îles a été mise en évidence, révélant ainsi un net isolement par la distance (*i.e. isolation by distance*, ou IBD). Ce modèle d'isolement par la distance a été identifié entre les populations géographiquement isolées à la fois à l'échelle des îles et à l'échelle de l'Arc des Petites Antilles avec un flux génique probablement orienté du sud vers le nord. Bien qu'un tel IBD ait déjà été observé pour l'espèce *A. palmata*, celui-ci était limité à la région de Porto Rico et résultant d'une zone de mélange génétique de deux lignées génétiquement différenciées appartenant respectivement aux provinces phylogéographiques de l'ouest et de l'est (Mège et al. 2014). D'autres études antérieures menées dans de nombreuses et diverses autres localités de la région des Caraïbes (*i.e.* Panama, Mexique, Floride, Bahamas, Navassa, Porto Rico, Îles Vierges des États-Unis, Saint-Vincent et les Grenadines, Bonaire et Curaçao) n'ont pas montré un tel IBD pour des populations de l'espèce *A. palmata* (Baums et al. 2005b, 2006a). Néanmoins, les échelles spatiales alors étudiées s'étendaient sur des distances géographiques bien plus importantes que cette étude des populations des îles des Petites Antilles et les localités étaient

ainsi bien plus distantes les unes des autres. Les résultats obtenus dans cette présente étude mettent ainsi en évidence l'importance d'étudier les modèles génétiques et les processus écologiques à plusieurs échelles.

Le contexte géographique spécifique à l'archipel des Petites Antilles, avec de petites îles plus ou moins régulièrement espacées les unes des autres par quelques kilomètres et plus ou moins alignées le long d'un axe nord-sud, explique probablement le schéma d'IBD observé pour les populations d'*A. palmata*. Un modèle d'IBD caractérise habituellement des populations réparties à travers différentes zones d'habitat adaptées avec une connectivité reflétant un flux de gènes qui se propage de proches en proches comme décrit dans un modèle « *stepping-stone* » (Kimura et Weiss 1964). Ce type de modèle a déjà été évoqué dans un contexte d'habitat fragmenté pour expliquer des flux géniques entre des populations d'autres espèces marines, et notamment coralliennes, pour lesquelles la dispersion larvaire est aussi limitée (Palumbi 2003 ; Cowen et al. 2006 ; Galindo et al. 2006 ; Hellberg 2007 ; Andras et al. 2013 ; Postaire et al. 2017). Chez *A. palmata*, la phase larvaire pélagique semble être relativement courte puisque les larves d'*Acropora* sont compétentes pour s'installer au bout de 4 à 5 jours après la fécondation (Szmant 1986 ; Harrison et Wallace 1990 ; Fogarty 2010, 2012 ; Ritson-Williams et al. 2010). Si l'on applique une phase larvaire de 5 jours, le potentiel de dispersion des larves pélagiques des espèces caraïbes du genre *Acropora* a été estimé à quelques dizaines de kilomètres (Baums et al. 2005b ; Hemond et Vollmer 2010). Cependant, il a été également observé que dans des conditions environnementales non propices au recrutement larvaire, la phase pélagique pour les larves d'*A. palmata* pouvait être prolongée jusqu'à 20 jours (Harrison et Wallace 1990 ; Hayashibara et al. 1993 ; Baums et al. 2005b ; Hemond et Vollmer 2010 ; Ritson-Williams et al. 2010), suggérant ainsi un potentiel de dispersion larvaire plus élevé. Nos résultats issus de l'analyse d'autocorrélation spatiale entre individus d'*A. palmata* dans les Petites Antilles couplés aux analyses populationnelles suggèrent que l'échelle spatiale de dispersion larvaire pour cet habitat géographiquement fragmenté serait inférieure à 200 kilomètres et que cette dispersion larvaire est probablement influencée par les courants océaniques de surface (Heck et McCoy 1978 ; Veron 1995), avec une direction dominante nord-ouest pendant la période de reproduction de l'espèce *A. palmata* (Figure II.10). En effet, même si les résultats ne permettent pas de mettre en évidence une significativité des flux de gènes du sud vers le nord le long des îles des Petites Antilles, 65% des estimations observées du coefficient de migration directionnel (*MD*) suggèrent une direction analogue entre les flux de gènes de l'espèce *A. palmata* et les principaux courants océaniques de surface. Toutefois, les côtes sous-le-vent des îles sont susceptibles de générer des gyres et des contre-courants tels que les courants portant au sud qui sont suggérés à l'ouest de la Dominique, de la Martinique et de Sainte-Lucie sur la figure II.10. Puisque ce sont principalement les côtes sous-le-vent des îles qui ont été échantillonnées lors de la campagne océanographique

PACOTILLES, le flux de gènes pourrait ne pas être si simple qu'un flux unidirectionnel du sud vers le nord, mais tout au plus une tendance globale. Cette observation nécessiterait d'autres études afin d'être confirmée, comprenant par exemple plus d'échantillons en provenance des récifs au vent des îles des Petites Antilles ou concernant d'autres taxons ayant des caractéristiques de dispersion larvaire similaires, ainsi que la réalisation de modèles biophysiques intégrant l'hydrodynamisme et les caractéristiques biologiques des espèces. Bien que l'étude de Baums et al. (2005b) n'ait considéré que 4 localités relativement distantes les unes des autres au sein de la province phylogéographique identifiée pour l'espèce *A. palmata* à l'est de la région Caraïbe (*i.e.* les Îles Vierges des États-Unis, Saint-Vincent et les Grenadines, Bonaire et Curaçao), il a déjà été émis en évidence que les îles de Saint-Vincent et les Grenadines (incluant les sites de Blue Lagoon, Petit Byahaut, Bequia, Mustique, Canouan, Mayreaux Gardens, Tobago Cays et Union Island) avaient un rôle important quant à la connectivité des populations dans cette province. Si cela était confirmé alors ces récifs serviraient de potentielle source de gamètes et de larves pour les îles des Petites Antilles situées plus au nord, comme l'ont suggéré Baums et al. (2005b).

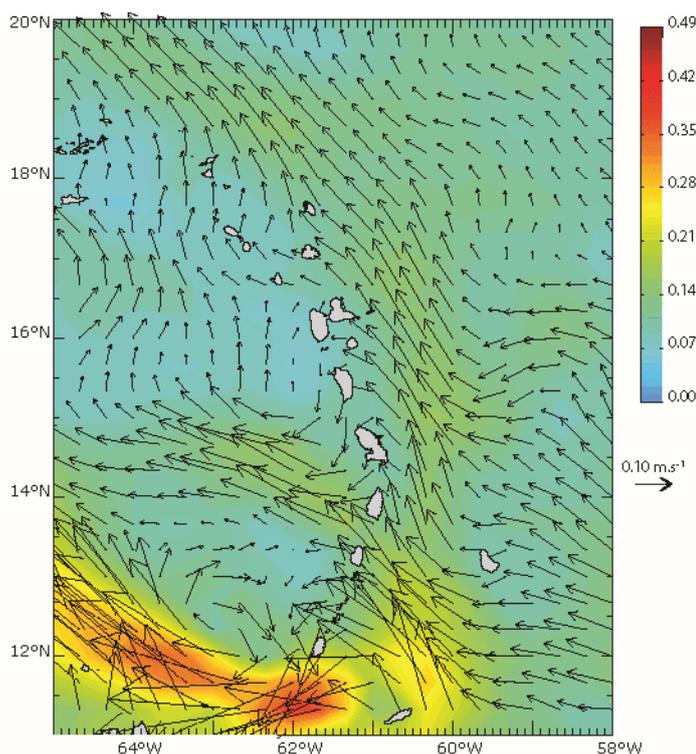


Figure II.10. Carte illustrant la force et l'orientation des courants océaniques de surface dans les Petites Antilles estimés durant les mois d'août et septembre sur une période de 20 ans, depuis 1993 à 2012 en utilisant OSCAR (*Ocean Surface Current Analyse Real-time*). La modélisation a été réalisée à partir de données satellitaires et de données directement collectées par des instruments de mesure *in situ*. La résolution spatiale est de 1/3 de degré et la résolution temporelle est de 5 jours.

CHAPITRE III. DIVERSITÉ DES COMMUNAUTÉS DE *SYMBIODINIUM* POUR
HUIT ESPÈCES DE CORAUX DES PETITES ANTILLES DES
GENRES *ACROPORA*, *PORITES* ET *PSEUDODIPLORIA*

1. Introduction

Dans le domaine de l'écologie, l'une des préoccupations majeures est d'appréhender le devenir des écosystèmes et de la biodiversité qui leur est associée face aux perturbations annoncées dans le contexte du changement climatique en cours (Walther 2010 ; Bellard et al. 2012 ; Keith et al. 2013). Pour les écosystèmes coralliens en particulier, cela implique d'estimer les capacités de tolérance, de résistance et de résilience des communautés récifales vis-à-vis des variations environnementales prévues (Smith et Buddemeier 1992 ; Hoegh-Guldberg et al. 2007 ; Schuttenberg et Hoegh-Guldberg 2007 ; Stone 2007 ; Carpenter et al. 2008 ; Jackson 2010). De nombreux organismes récifaux appartenant au moins aux 5 groupes taxonomiques suivants : Foraminifères, Spongiaires, Cnidaires, Mollusques et Plathelminthes, vivent en symbiose avec des algues unicellulaires photosynthétiques du genre *Symbiodinium*, également appelées « zooxanthelles » (Trench 1993 ; Pochon et al. 2014). Lors de telles symbioses, ces micro-algues endosymbiotiques contribuent fortement au développement et à la survie de leurs hôtes récifaux, notamment pour les emblématiques coraux Scléactiniaires « bâtisseurs de récifs » pour lesquels la symbiose est obligatoire (Muller-Parker et al. 2015). En plus d'être indispensables au métabolisme de nombreux taxons récifaux, ces algues unicellulaires sont également essentielles au sein des écosystèmes récifaux coralliens puisqu'en pratiquant la photosynthèse, elles sont responsables d'une grande partie de l'énergie nécessaire à alimenter la productivité des récifs (Muller-Parker et al. 2015). Les préoccupations grandissantes concernant les changements environnementaux et la dégradation des écosystèmes récifaux dans le monde entier ont accentué la nécessité de caractériser la diversité de ces algues Dinoflagellés du genre *Symbiodinium* afin de mieux appréhender la nature des associations symbiotiques qu'elles réalisent avec de nombreux hôtes récifaux (Rowan et Knowlton 1995 ; LaJeunesse 2001 ; Pochon et al. 2014).

La nomenclature phylogénétique fondée sur l'ADN ribosomique permet de distinguer 9 clades différents de *Symbiodinium* classés de A à I et plusieurs sous-clades (Rowan et Powers 1991 ; Baker 2003 ; Stat et al. 2006 ; Pochon et Gates 2010 ; Hill et al. 2011 ; Pochon et al. 2014). Alors que certaines de ces lignées semblent plus sujettes à réaliser des symbioses avec certains groupes taxonomiques en particulier, d'autres lignées ne semblent pas pouvoir établir de symbiose de manière pérenne et sont alors essentiellement observées dans un mode de vie à l'état libre (Rowan et Powers 1991 ; LaJeunesse et al. 2003, 2004a, 2004b ; Pochon et al. 2014). Les lignées A, B, C et D1 de *Symbiodinium* sont principalement décrites en association symbiotique avec les Mollusques et les Cnidaires dont les coraux Scléactiniaires, les lignées B, D2 et G2 avec les Spongiaires et les lignées F, G1, H et I avec les Foraminifères (Rodriguez-Lanetty et al. 2002 ; LaJeunesse et al. 2003, 2004b ; Pochon et Gates 2010 ; Hill et al. 2011 ; Pochon et al. 2014 ; Granados-Cifuentes et al. 2015). Les *Symbiodinium* de clade E regroupent des algues qui ont

principalement été décrites jusqu'à présent comme évoluant à l'état libre, de manière non-symbiotique, et dans des zones géographiques au climat tempéré (Pochon et al. 2006 ; Jeong et al. 2014).

Alors que la diversité des communautés de *Symbiodinium* peut notamment varier en fonction de la nature des hôtes avec lesquels s'effectue la symbiose, elle serait également influencée par les facteurs environnementaux qui caractérisent l'habitat dans lequel l'hôte doit subsister (Baker et al. 1997 ; Rowan et al. 1997 ; Baums et al. 2010 ; Kennedy et al. 2015). Les clades de *Symbiodinium* principalement associés en symbiose avec des hôtes coralliens semblent notamment présenter des exigences écologiques particulières liées à certains facteurs environnementaux tels que l'éclairement, la profondeur, la température de l'eau, la sédimentation ou la turbidité (Baker et al. 1997 ; Garren et al. 2006 ; Baums et al. 2010 ; LaJeunesse et al. 2010). L'éclairement est assurément un facteur environnemental prédominant dans un contexte où les organismes d'intérêt pratiquent la photosynthèse. Les *Symbiodinium* appartenant aux clades A et B sont par exemple décrits dans la région Caraïbe comme dominants au sein des coraux vivant dans les habitats peu profonds soumis à un fort éclairement (Rowan et al. 1997 ; LaJeunesse 2002). *A contrario*, les *Symbiodinium* de clade C sont particulièrement trouvés dans la Caraïbe en association avec des colonies coralliennes échantillonnées à de plus grandes profondeurs, semblant ainsi être inféodés à des intensités lumineuses plus faibles que d'autres clades (Baker et al. 1997 ; Rowan et al. 1997 ; Toller et al. 2001 ; Kemp et al. 2015 ; Serrano et al. 2016). Certaines lignées de *Symbiodinium* relatives au clade C ont également été observées dans des conditions de forte sédimentation (Garren et al. 2006). Dans le contexte actuel du réchauffement climatique, certains *Symbiodinium* relatifs à la lignée D1 sont particulièrement étudiés car ils conféreraient une thermo-tolérance accrue aux hôtes symbiotiques qui leurs sont associés (Berkelmans et van Oppen 2006 ; Jones et al. 2008). Par ailleurs, la lignée D1 a également été décrite en association avec des colonies coralliennes soumises à des conditions environnementales perturbées telles qu'une turbidité élevée ou une forte sédimentation (Garren et al. 2006 ; LaJeunesse et al. 2010). Il apparaît donc que des lignées de *Symbiodinium* distinctes possèdent des propriétés physiologiques différentes et que la résilience des hôtes coralliens face à certaines conditions environnementales pourrait être influencée par la nature des symbiontes algaux qu'ils hébergent, favorisant de ce fait les hôtes coralliens qui seraient capables d'arborer simultanément plusieurs clades ou ceux qui présenteraient une facilité à changer de lignée de *Symbiodinium* au cours du temps (Baker 2003 ; Knowlton et Rohwer 2003 ; van Oppen et Gates 2006 ; Camargo et al. 2009 ; Lirman et al. 2014).

Bien que la symbiose soit obligatoire pour la majorité des coraux et en particulier pour les coraux Scléactiniaires bioconstructeurs, la transmission verticale de *Symbiodinium* à la

progéniture ne semble concerner que 20% des coraux qui incubent leurs larves, les 80% restants devant ainsi faire l'acquisition de symbiontes de novo par transmission horizontale via les symbiontes évoluant à l'état libre (*i.e.* forme dinomastigoïde) dans l'environnement (Loh et al. 2001 ; Harrison 2011 ; Granados-Cifuentes et al. 2015). Il semblerait donc que les éventuelles lignées de *Symbiodinium* qui se trouvent à l'état libre dans l'environnement immédiat des colonies coralliennes puissent être accessibles pour au moins 80% des espèces coralliennes, via la transmission horizontale. Néanmoins, il a d'abord été avancé que la grande majorité des coraux ne présentaient qu'un seul clade de *Symbiodinium* et qu'il n'était pas possible d'en changer pour un grand nombre d'entre eux (Goulet 2006, 2007). Une première hypothèse a été émise comme quoi les quelques espèces qui avaient la capacité de remplacer la lignée de *Symbiodinium* initiale avec laquelle elles étaient en association le faisaient alors via le processus de '*switching*' (ou échange) à l'occasion des crises de « blanchissement » des coraux lorsque les colonies se débarrassaient de leurs symbiontes et devenaient alors aptes à acquérir une nouvelle lignée de *Symbiodinium* éventuellement plus adéquates aux nouvelles conditions environnementales (Buddemeier et Fautin 1993). L'hypothèse comme quoi la majorité des espèces coralliennes peuvent héberger plusieurs lignées de *Symbiodinium* a depuis été validée, en particulier depuis l'émergence de la technique de PCR quantitative en temps réel (qPCR) (Baker et Romanski 2007 ; Silverstein et al. 2012). En effet, bien plus sensible que les méthodes conventionnelles, la qPCR a permis de mettre en évidence qu'il n'était pas rare que plusieurs clades de *Symbiodinium* puissent être hébergés par une même colonie corallienne. Autrefois non identifiables, certains clades de *Symbiodinium* étaient en réalité présents de manière cryptique, *i.e.* en très faible quantité (Mieog et al. 2007, 2009 ; Yamashita et al. 2011 ; Silverstein et al. 2012). Au processus de '*switching*' s'est alors rajouté celui de '*shuffling*' (ou remaniement) qui illustre un phénomène de réorganisation interne des différents clades de *Symbiodinium* présents dans l'hôte corallien en fonction de leurs sensibilités et de leurs tolérances réciproques vis-à-vis des variations des facteurs environnementaux (Fautin et Buddemeier 2004). Par exemple, bien que sa distribution soit globale, le clade D de *Symbiodinium* est un clade relativement rare et la lignée D1 est rarement retrouvée de façon majoritaire au sein des hôtes coralliens, mais plus généralement en faibles quantités associée à une ou plusieurs autres lignées de *Symbiodinium* prédominantes (Kennedy et al. 2015 ; Serrano et al. 2016). En revanche, à la suite d'un épisode de blanchissement corallien ou sous certaines autres conditions environnementales perturbantes telles qu'une turbidité élevée ou une forte sédimentation, la lignée D1 semble plus fréquemment observée et en plus grandes proportions au sein des colonies coralliennes tolérantes et résistantes (Garren et al. 2006 ; Jones et al. 2008 ; LaJeunesse et al. 2009, 2010 ; Finney et al. 2010 ; Silverstein et al. 2015). Il a ainsi été démontré que la lignée D1 de *Symbiodinium* même initialement présente de manière cryptique (*i.e.* en très faible quantité) au sein des colonies coralliennes pouvait améliorer la

tolérance de celles-ci face à des hausses de températures inhabituelles, et dans certains cas extrêmes devenir la lignée majoritaire via le processus de ‘*shuffling*’ si les autres lignées de *Symbiodinium* ne se maintenaient pas au sein de l’hôte (Berkelmans et van Oppen 2006 ; Mieog et al. 2007 ; Silverstein et al. 2015). Des phénomènes analogues d’augmentation de tolérance face à des variations inusuelles de certains paramètres environnementaux et liés à la présence cryptique d’autres clades ne devraient pas être exclus. Toutefois, toutes les espèces coralliennes ne semblent pas posséder la capacité d’acquérir des symbiotes présents dans leur environnement de façon durable (Coffroth et al. 2010). De ce fait, toutes les espèces coralliennes ne seraient pas susceptibles de s’adapter à des perturbations de leur habitat via l’acquisition de symbiotes ayant des propriétés qui confèreraient des capacités de tolérance accrues face à une perturbation des caractéristiques environnementales.

Les espèces *Acropora palmata* et *A. cervicornis*, considérées comme étant « en danger critique d’extinction » par l’UICN, reflètent ainsi le déclin des récifs coralliens caraïbes constaté au cours de ces dernières décennies (cf. Chapitre I). Alors que dans la région Indopacifique les espèces du genre *Acropora* semblent être des espèces généralistes qui peuvent arborer plusieurs lignées de *Symbiodinium*, il semble que dans la région caraïbe, les espèces du genre *Acropora* soient, à quelques rares exceptions près, toujours associées au sous-clade A3, notamment pour ce qui concerne *Acropora palmata* (Baker et al. 1997 ; LaJeunesse 2002 ; Thornhill et al. 2006 ; Baums et al. 2010 ; Bowden-Kerby et Carne 2012 ; Lirman et al. 2014). Néanmoins, l’espèce *A. cervicornis* a parfois été décrite en association symbiotique avec les lignées B et C (Baker et al. 1997 ; LaJeunesse 2002 ; Thornhill et al. 2006 ; Lirman et al. 2014). Le taxon hybride *A. prolifera* n’a été étudié qu’une fois et là encore, la lignée A3 avait été identifiée (Bowden-Kerby et Carne 2012).

La grande majorité des études précédentes réalisées sur les *Acropora* des Caraïbes ont utilisé des techniques de biologie moléculaire classiques, par séquençage direct des produits amplifiés par PCR, ne permettant pas de détecter et de quantifier l’ensemble des clades de *Symbiodinium* potentiellement hébergés par les colonies des différents *Acropora*, et notamment la présence éventuelle de clades cryptiques qui se trouveraient en très faible quantité (Mieog et al. 2007, 2009 ; Yamashita et al. 2011 ; Silverstein et al. 2012). Seules quelques études ont utilisé la technique de qPCR, permettant de mettre en évidence des associations symbiotiques avec des clades cryptiques de *Symbiodinium*, et notamment avec le clade D (Correa et al. 2009 ; Bowden-Kerby et Carne 2012 ; Silverstein et al. 2012 ; Lirman et al. 2014). Néanmoins, ces études n’ont bien souvent pris en compte qu’un petit nombre d’échantillons, ou n’ont pas toujours porté sur l’ensemble des trois taxons d’*Acropora* de la Caraïbe. Enfin, certaines n’ont pas considéré l’ensemble des clades de *Symbiodinium* A à D, qui sont pourtant communément décrits en

association symbiotique avec les Scléactiniaires récifaux. De plus, ces études n'ont que très peu, voire jamais, tenu compte des variations quantitatives des communautés de *Symbiodinium* alors qu'il semblerait que la quantité de symbiontes puissent avoir un rôle fondamental pour les coraux en fonction du contexte environnemental dans lequel elles évoluent (Cunning et Baker 2013, 2014 ; Cunning et al. 2015). Ainsi, bien que Correa et al. (2009) aient mis au point des marqueurs génétiques pour détecter les clades A à D de *Symbiodinium* par la méthode de qPCR, ils n'ont analysé que 8 échantillons d'*A. palmata* et 7 d'*A. cervicornis* sur les récifs de Belize, des Bahamas et du Panama, et ce uniquement dans le but de détecter la présence cryptique éventuelle du clade D en sus du clade A, sans prise en considération des clades B et C. Aussi, bien que les sous-clades n'aient ici pas été déterminés, l'étude a toutefois permis de mettre en évidence la présence du clade A pour tous les échantillons d'*Acropora* analysés et la présence du clade D de manière cryptique pour 3 échantillons d'*A. cervicornis* (Correa et al. 2009). De même, dans l'étude de Bowden-Kerby et Carne (2012) réalisée sur les récifs de Belize, seuls 8 échantillons des espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* ont été analysés par qPCR dans le but d'estimer les proportions des clades A (A3) et D (D1), toujours sans considérer la présence éventuelle des clades B et C. De plus, leur étude a porté sur des colonies soumises à des épisodes de blanchissements annuels, donc à un stress particulier, ne reflétant donc pas un état potentiellement neutre des communautés symbiotiques (Bowden-Kerby et Carne 2012). À l'inverse, Silverstein et al. (2012) ont mis en évidence la présence cryptique des clades B, C et D en sus du clade A dans quelques échantillons des deux espèces sur les récifs de Belize, du Panama et des Bahamas (n=10 pour *Acropora palmata* et n=8 pour *Acropora cervicornis*), mais les assemblages de clades observés n'ont pas été décrits, ni les sous-clades identifiés. Enfin, l'étude de Lirman et al. (2014) qui ne concernait que la seule espèce *A. cervicornis* a mis en évidence la présence du clade A (probablement A3) majoritaire en combinaison avec les clades B, C et D (probablement D1a) en proportions variables chez certaines colonies sur les récifs de Floride et de la République Dominicaine.

Bien que ces quatre études récentes dont les résultats sont résumés ci-dessus aient montré des limites, elles ont ouvert la voie vers une description plus complète des communautés de *Symbiodinium* associées aux espèces caraïbes du genre *Acropora*. Cependant, ces études ont été réalisées sur les récifs de Belize, des Bahamas, du Panama, de Floride et de la République Dominicaine et aucune étude n'a encore porté sur les récifs des Petites Antilles. Or, les Petites Antilles se trouvent dans une écorégion différente et en périphérie de la zone caraïbe qui a déjà été étudiée (Spalding et al. 2007). Les communautés de *Symbiodinium* associées aux espèces d'*Acropora* pourraient donc être différentes de celles précédemment décrites.

Dans ce contexte, décrire qualitativement et quantitativement les dynamiques et la diversité des communautés de *Symbiodinium* associées aux espèces du genre *Acropora* dans les

Petites Antilles est nécessaire afin d'appréhender les potentiels de tolérance et de résistance que pourraient conférer les éventuels clades de *Symbiodinium* associés, notamment les clades qui pourraient être présents en très faible quantité. En effet, les populations du genre *Acropora* des Petites Antilles situées en périphérie de leur aire de répartition, présentent une diversité génétique plus faible et une connectivité relativement limitée (cf. Chapitre II). Cet isolement pourrait être responsable d'une plus grande vulnérabilité de ces populations. Par ailleurs, alors que le phénomène de « blanchissement corallien » est une preuve manifeste des variations massives des quantités de *Symbiodinium* auxquelles doivent faire face les coraux, les dynamiques fines concernant l'évolution des quantités de *Symbiodinium* au sein des colonies sont bien moins connues. Tout particulièrement, parce que les estimations quantitatives en *Symbiodinium* sont rarement comparables entre études différentes (Cunning et Baker 2013, 2014 ; Cunning et al. 2015). Par ailleurs, d'autres espèces de coraux présentes sur les récifs caraïbes, telles que *Porites astreoides*, *P. divaricata*, *P. furcata*, *Pseudodiploria clivosa* et *P. strigosa* sont classées par l'UICN sous la dénomination de « préoccupation mineure », bien qu'elles soient tout autant soumises aux perturbations environnementales induites notamment par le changement climatique (Bassim et al. 2002 ; Edmunds et al. 2005 ; Wagner et al. 2010 ; Fournie et al. 2012 ; Pratte et Richardson 2014). À l'instar de *Porites astreoides*, il semblerait donc que jusqu'à présent les populations de ces espèces appartenant aux genres *Porites* et *Pseudodiploria* soient plus enclines à se maintenir que les espèces du genre *Acropora* (Green et al. 2008). Initier et (ou) poursuivre la description des communautés de *Symbiodinium* associées à des espèces coralliennes appartenant à des genres *a priori* moins vulnérables tels que *Porites* et *Pseudodiploria* présente également un intérêt dans le contexte actuel du déclin des communautés coralliennes des récifs caraïbes.

Dans ce contexte, la présente étude a pour but d'approfondir les connaissances relatives aux communautés symbiotiques de certaines espèces de coraux des Petites Antilles, et en particulier des espèces emblématiques et menacées du genre *Acropora*. Les études précédentes ont surtout cherché à définir les communautés de *Symbiodinium* en fonction du seul critère spécifique sans réellement considérer les variations liées aux facteurs génétiques de l'hôte ou leurs dynamiques temporelles. Ainsi, de manière complémentaire et pour la première fois, cette étude considérera, entre autres les facteurs génétiques (de l'hôte) et les variations temporelles et cherchera à répondre à ces questions : est-ce que les communautés de *Symbiodinium* varient (1) entre des colonies coralliennes clonales, (2) entre des genets distincts, (3) de façon temporelle (4) et spatialement pour une même espèce corallienne ? (5) Est-ce que la diversité en clades de *Symbiodinium* varie d'une espèce corallienne à une autre ? Afin de répondre à ces questions, 132 échantillons des trois espèces caraïbes du genre *Acropora* provenant de Guadeloupe ont été analysés par qPCR afin d'identifier les clades qui composent les communautés de *Symbiodinium* associées et de les quantifier sous 5 conditions de variation : clonale, génotypique, temporelle,

spatiale et taxonomique. De plus, 128 échantillons d'*Acropora palmata* et 93 de *Porites astreoides* ont été analysés par PCR et séquençage direct afin d'appréhender la diversité en clades et sous-clades de *Symbiodinium* associée aux populations de ces deux espèces réparties sur 10 îles (24 sites) des Petites Antilles constituant ainsi un transect latitudinal de près de 600 kilomètres le long de l'Arc Antillais. Enfin, des échantillons provenant de Guadeloupe pour 4 autres espèces de coraux : *P. divaricata* (n = 2), *P. furcata* (n = 2), *Pseudodiploria clivosa* (n = 2) et *P. strigosa* (n = 1) ont également été analysés par PCR et séquençage direct.

2. Matériel et méthodes

2.1. Échantillonnage

2.1.1. Les espèces du genre *Acropora* en Guadeloupe

En Guadeloupe, 132 échantillons de colonies des trois espèces caraïbes du genre *Acropora* ont été prélevés sur 7 sites afin d'étudier les communautés de *Symbiodinium* associées. Cet échantillonnage s'est déroulé en deux temps afin d'étudier les variations temporelles : en 2011 (n = 29) et en 2014 (n = 103) (Tableau III.1).

Tableau III.1. Colonies des genres *Acropora*, *Porites* et *Pseudodiploria* échantillonnées en Guadeloupe.

N : nombre de colonies échantillonnées.

Espèce	Sites	Latitude N	Longitude O	Date	N
<i>Acropora</i>					132
<i>A. palmata</i>					96
	Anse Laborde	16°29'11"	61°29'50"	sept.14	10
	Anse Maurice	16°23'38"	61°24'13"	sept.14	10
	Caye à Dupont	16°09'26"	61°32'33"	déc.11	18
				sept.14	18
	Îlet Fajou	16°21'16"	61°34'21"	sept.14	10
	Îlet Gosier	16°11'60"	61°29'20"	oct.14	10
	Le Moule	16°20'05"	61°20'30"	sept.14	10
	Pointe des Châteaux	16°15'00"	61°10'50"	oct.14	10
<i>A. cervicornis</i>					26
	Caye à Dupont	16°09'27"	61°32'42"	déc.11	11
				juil.14	5
	Îlet Fajou	16°21'24"	61°35'35"	sept.14	10
<i>A. prolifera</i>					10
	Îlet Fajou	16°21'24"	61°35'35"	sept.14	10
<i>Porites</i>					4
<i>P. divaricata</i>					2
	Îlet à Cochons	16°12'53"	61°32'27"	avr.15	1
	Îlet à Cochons	16°12'53"	61°32'27"	juil.15	1
<i>P. furcata</i>					2
	Îlet à Cochons	16°12'53"	61°32'27"	juil.15	2
<i>Pseudodiploria</i>					3
<i>P. clivosa</i>					2
	Îlet Fajou	16°21'16"	61°34'21"	avr.15	1
	Îlet Fajou	16°21'16"	61°34'21"	juil.15	1
<i>P. strigosa</i>					1
	Îlet Fajou	16°21'16"	61°34'21"	avr.15	1

2.1.1.1. Échantillonnage de 2011 sur le site de la Caye à Dupont

Les colonies d'*Acropora palmata* et d'*Acropora cervicornis* présentes sur le site de la Caye à Dupont ont été étiquetées et échantillonnées en décembre 2011, puis génotypées, afin d'étudier la clonalité dans les populations de ces deux espèces sur ce récif (cf. Chapitre II). Les colonies issues de cet échantillonnage précédent (*Acropora palmata* : n = 18 ; *A. cervicornis* : n = 11) et qui ont pu être retrouvées en 2014 grâce à leurs étiquettes ont été étudiées dans ce chapitre afin d'étudier l'évolution temporelle des communautés de *Symbiodinium* au sein des mêmes colonies, ou entre colonies clonales.

2.1.1.2. Échantillonnage de 2014

En 2014, 103 échantillons des trois espèces du genre *Acropora* ont été prélevés en Guadeloupe. Pour *Acropora palmata*, 78 colonies issues de 7 sites ont été échantillonnées en septembre et octobre 2014. Pour *Acropora cervicornis*, 15 colonies ont été échantillonnées en juillet et septembre 2014 : 5 provenant de la Caye à Dupont et 10 du platier récifal à proximité de l'îlet Fajou. Pour *Acropora prolifera*, 10 colonies ont été échantillonnées sur le platier récifal près de l'îlet Fajou en septembre 2014.

2.1.2. Les espèces *Acropora palmata* et *Porites astreoides* dans les Petites Antilles

Un sous-échantillonnage des colonies d'*Acropora palmata* et de *Porites astreoides* collectés en avril et mai 2015 lors de la campagne « Pacotilles » (cf. Chapitre II) a été utilisé. Un minimum de 10 colonies par île prospectée et par espèce a été sélectionné afin d'appréhender la diversité spatiale en *Symbiodinium* associée à chacune de ces deux espèces (Tableau III.2).

Pour *Acropora palmata*, 127 échantillons ont été retenus, correspondant à 20% de l'ensemble des échantillons d'*A. palmata* récoltés lors de la campagne « Pacotilles » (n = 642). Ces échantillons sont répartis sur 22 sites, à travers 10 îles des Petites Antilles.

Pour *Porites astreoides*, 93 échantillons ont été retenus, correspondant à 19% de l'ensemble des échantillons de *P. astreoides* récoltés lors de la campagne « Pacotilles » (n = 495). Ces échantillons sont répartis sur 17 sites, issus de 9 îles des Petites Antilles.

Tableau III.2. Colonies d'*Acropora palmata* et de *Porites astreoides* échantillonnées dans les Petites Antilles.N *A. palmata* : nombre de colonies échantillonnées de l'espèce *A. palmata*.N *P. astreoides* : nombre de colonies échantillonnées de l'espèce *P. astreoides*.

Île	Site	Code	Latitude N	Longitude O	N <i>A. palmata</i>	N <i>P. astreoides</i>
Saint-Martin		SM			13	10
	Tintamarre I	PAC23	18°06'34"	62°58'51"	2	5
	Tintamarre II	PAC24	18°07'33"	62°58'21"	6	0
	Trou David	PAC25	18°04'24"	63°07'09"	5	5
Saba		Sa			12	10
	Southest Coast	PAC27	17°37'04"	63°13'35"	12	10
Antigua		An			13	12
	Nanton Point	PAC20	16°59'52"	61°45'37"	3	6
	Five Islands	PAC21	17°04'53"	61°54'50"	5	0
	Shipstern Point	PAC22	17°07'46"	61°53'31"	5	6
Guadeloupe		Gu			10	10
	Anse à la Barque	PAC28	16°05'16"	61°46'14"	10	10
Les Saintes		LS			14	10
	Pointe Zozio	PAC01a	15°52'60"	61°34'15"	10	0
	Pointe Bombarde	PAC01b	15°52'34"	61°35'28"	4	5
	Pain de Sucre	PAC18	15°51'50"	61°36'08"	0	5
Martinique		Ma			14	10
	La Perle	PAC02	14°50'27"	61°13'31"	5	4
	Case Pilote	PAC03	14°38'15"	61°08'21"	4	2
	Îlet Ramier	PAC04	14°32'40"	61°04'50"	2	2
	Le Diamant	PAC05	14°26'39"	61°02'25"	0	2
	Pointe Burgos	PAC06	14°29'28"	61°05'20"	3	0
Sainte-Lucie		SL			12	10
	Jambette Point	PAC15	13°51'39"	61°04'28"	8	5
	Pigeon Island	PAC17	14°05'31"	60°58'05"	4	5
Saint-Vincent		SV			13	11
	Châteaubelair Island	PAC08	13°17'58"	61°14'54"	6	5
	Duvernette Island	PAC09	13°07'36"	61°12'29"	2	6
	Blue Lagoon	PAC10	13°07'33"	61°11'40"	5	0
Bequia		Be			13	0
	Ships Stern	PAC11	12°59'43"	61°16'29"	3	0
	Wash Rock	PAC12	13°00'44"	61°14'59"	10	0
Union		Un			13	10
	Rapid Point	PAC13	12°36'43"	61°27'08"	13	10
10	24				127	93

2.1.3. Échantillonnage opportuniste de quatre autres espèces coralliennes appartenant aux genres *Porites* et *Pseudodiploria*

Un échantillonnage complémentaire a pu être réalisé de façon opportuniste en Guadeloupe pour quatre autres espèces de coraux (Tableau III.1). Ainsi, 2 colonies de *Porites divaricata*, 2 colonies de *P. furcata*, 2 colonies de *Pseudodiploria clivosa* et 1 colonie de *P. strigosa* ont été échantillonnées afin d'identifier les clades de *Symbiodinium* associés. Les échantillons relatifs aux espèces du genre *Porites* ont été prélevés sur le site de l'îlet à Cochons et les échantillons concernant les espèces du genre *Pseudodiploria* sur le site à proximité de l'îlet Fajou.

2.2. Stratégie de prélèvement des échantillons

Toutes les colonies coralliennes ont été échantillonnées entre 1 et 5 mètres de profondeur. Un fragment unique de 3-4 centimètres a été prélevé par colonie. Les outils et les méthodes utilisés pour l'échantillonnage des colonies dépendent de la morphologie des colonies relative à chaque espèce corallienne (branchue ou massive par exemple).

Pour les espèces *Acropora cervicornis*, *A. prolifera*, *Porites divaricata* et *P. furcata* qui présentent des branches fines, les fragments ont été prélevés en introduisant l'extrémité d'une branche dans un tube Falcon de 15 ml et en la brisant en faisant levier.

Pour l'espèce *Acropora palmata* qui présente des branches plus robustes, chaque fragment a été sectionné à l'extrémité d'une branche en utilisant une pince coupante. Les fragments ont été placés dans des sachets en plastique numérotés avec fermeture à zip pour les échantillons issus de la campagne « Pacotilles » ou directement glissés dans un tube Falcon de 50 ml pour les autres échantillons.

Pour *Porites astreoides*, *Pseudodiploria clivosa* et *P. strigosa* qui sont des coraux massifs, chaque fragment a été prélevé à l'aide d'un marteau et d'un burin, puis placé dans un tube Falcon de 50 ml.

Après leur collecte, les échantillons de coraux ont été conservés dans des tubes Falcon contenant de l'éthanol à 70% et stockés à température ambiante jusqu'à analyse.

2.3. Extraction de l'ADN génomique total

L'ADN génomique total (*i.e.* de l'hôte corallien, de *Symbiodinium* et des micro-organismes associés) a été extrait en utilisant un kit de purification d'ADN (GENTRA PUREGENE, QIAGEN, Valencia, CA, USA), en suivant le protocole défini dans le chapitre précédent (cf. Chapitre II – Partie 2.2). La qualité et la quantité d'ADN obtenu par extraction pour chaque échantillon ont été contrôlées à l'aide d'un spectrophotomètre NANODROP® 2000 (THERMO SCIENTIFIC). Les solutions d'extraction d'ADN de chaque échantillon à analyser par la méthode de PCR quantitative en temps réel ont été

diluées en cascade par addition d'eau ultra-pure afin de parvenir à une concentration de 10 ng.µL⁻¹, puis de 1 ng.µL⁻¹. Les solutions d'extraction d'ADN des autres échantillons à analyser par la méthode de PCR classique ont été systématiquement diluées au 1/20^{ème} par addition d'eau ultra-pure.

2.4. Identification et quantification des *Symbiodinium* par PCR quantitative en temps réel

L'étude des communautés de *Symbiodinium* par PCR quantitative en temps réel (qPCR) a été réalisée à la « Plateforme du Vivant » de Nouvelle-Calédonie au Centre IRD de Nouméa en collaboration avec Héloïse Rouzé.

2.4.1. Principe de la qPCR

La technique de PCR quantitative en temps réel a été utilisée afin d'identifier et de quantifier les clades de *Symbiodinium* associés aux coraux du genre *Acropora* échantillonnés en Guadeloupe. En plus de détecter le clade majoritaire associé à chaque colonie corallienne, la technique de qPCR permet de mettre en évidence les associations symbiotiques simultanées de l'hôte corallien avec plusieurs clades et notamment l'association éventuelle du corail avec des clades cryptiques (*'background clades'*) retrouvés en très faible quantité et difficilement détectable par l'utilisation de méthodes moléculaires plus conventionnelles qui sont moins sensibles (Thornhill et al. 2006 ; Mieog et al. 2007, 2009 ; Yamashita et al. 2011). Fondée sur le principe de la réaction en chaîne de polymérase (PCR), la qPCR permet de détecter une séquence d'ADN d'intérêt par simple copie et amplification de celle-ci via des amorces spécifiques préalablement définies. À la différence d'une PCR classique, l'amplification de l'ADN est mesurée en temps réel par quantification de la fluorescence émise à chaque cycle d'amplification en utilisant un agent intercalant fluorescent dans la solution réactionnelle (méthode SYBR GREEN). La fluorescence émise est directement proportionnelle à la quantité d'ADN générée par amplification durant la réaction de PCR car l'agent intercalant émet de la fluorescence lorsqu'il est inséré à chaque cycle dans les double-brins d'ADN néoformés (amplicons) (Figure III.1). La quantité d'ADN amplifié qui augmente de façon constante et à un taux exponentiel au début, évolue en réalité selon une courbe sigmoïde (Figure III.2). La phase d'amplification qui évolue d'abord de façon exponentielle, laisse place à une phase d'évolution linéaire puis à une phase finale en plateau où la quantité maximale d'amplicons est obtenue et au cours de laquelle très peu de nouveaux amplicons d'ADN sont générés. Au début de la réaction de qPCR, la quantité d'amplicons générés n'est pas suffisante pour être détectée par la mesure de l'émission de fluorescence. Ce n'est qu'après un certain nombre de cycles, que l'intensité de la fluorescence émise par l'amplification de l'ADN devient statistiquement plus élevée que le bruit de fond, on parle alors de seuil de fluorescence basal ou de cycle seuil (Ct) (Figure III.2).

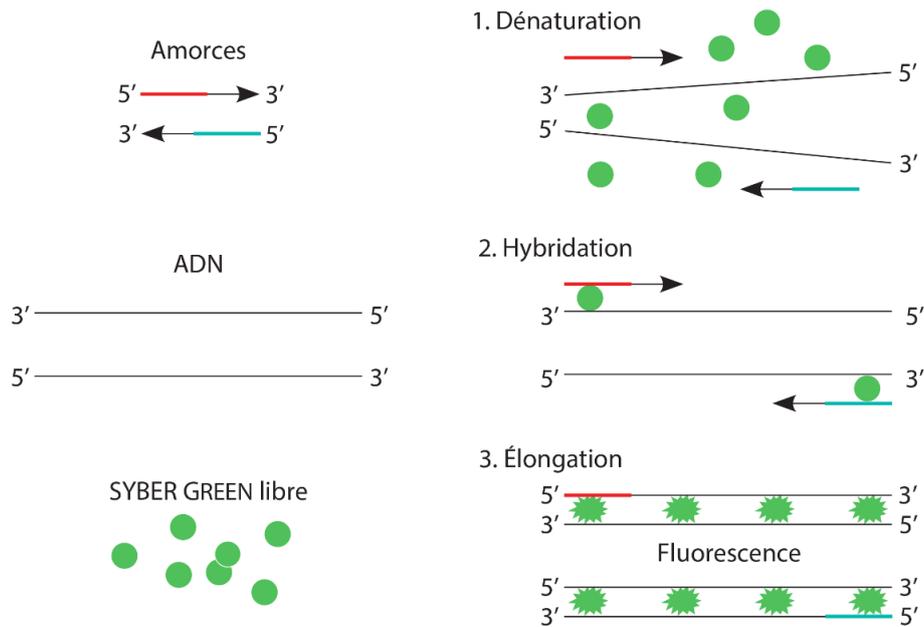


Figure III.1. Principe de la qPCR.

1. Dénaturation de l'ADN double brin avec l'agent intercalant fluorescent sous sa forme libre (SYBER GREEN) qui n'émet qu'une fluorescence minimale. 2. Hybridation des amorces sur l'ADN simple brin. 3. Élongation et insertion de l'agent intercalant fluorescent qui émet alors de la fluorescence détectée par le thermocycleur qPCR.

Figure modifiée issue de 'Quantitative polymerase chain reaction' (Miller et Andre 2014).

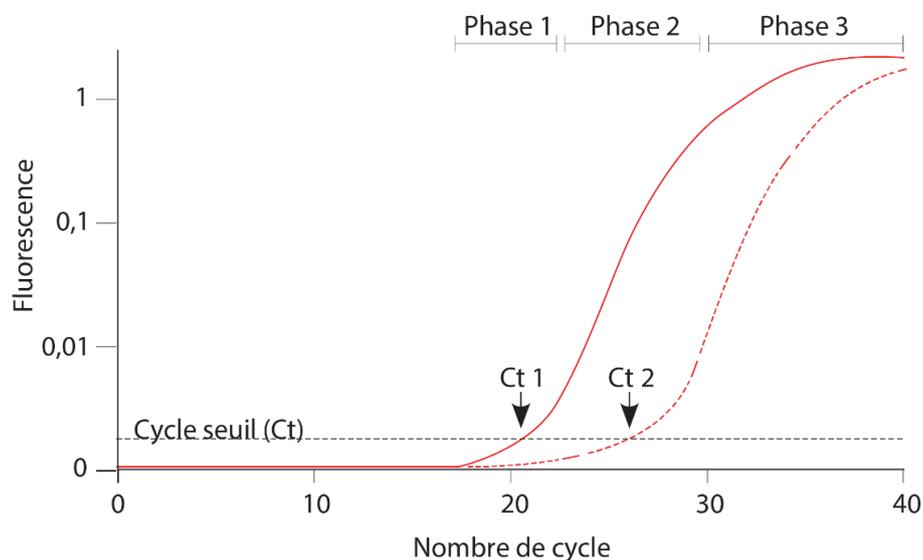


Figure III.2. Exemple d'une courbe d'amplification d'ADN par qPCR.

Le cycle seuil (Ct) correspond au seuil de fluorescence basal auquel l'intensité de la fluorescence générée par l'amplification de l'ADN devient statistiquement plus élevée que le bruit de fond. Ct 1 : Ct relatif à l'échantillon 1 et Ct 2 : Ct relatif à l'échantillon 2. Dans cet exemple, l'échantillon 1 a une concentration d'ADN plus élevée que l'échantillon 2, de sorte qu'il atteint le seuil de fluorescence basal plus tôt. La courbe d'amplification de l'ADN par qPCR évolue de manière sigmoïdale en trois phases : la phase exponentielle (Phase 1), la phase linéaire (Phase 2) et la phase plateau (Phase 3).

Figure modifiée issue de 'Quantitative polymerase chain reaction' (Miller et Andre 2014).

Les données quantitatives correspondantes à l'ADN amplifié sont estimées de façon fiable lors de la phase d'évolution exponentielle et sont recueillies lorsque ce cycle seuil est atteint. En effet, plus la séquence d'ADN d'intérêt est représentée au départ de la réaction de qPCR, moins le nombre de cycle de PCR requis pour atteindre le cycle seuil sera élevé. La quantité initiale de séquence d'ADN d'intérêt se mesure donc en fonction du nombre de cycles effectués pour atteindre ce cycle seuil. Le cycle seuil est inversement proportionnel au logarithme décimal du nombre initial de copies de gène de la séquence d'ADN d'intérêt. Toutefois, avant d'effectuer la quantification, la spécificité de l'amplification doit être vérifiée. À chaque cycle d'amplification, lors de la dénaturation des double-brins d'ADN (fusion), l'agent intercalant fluorescent est relâché et l'émission de fluorescence est alors stoppée. Puisque la température de fusion dépend directement de la composition nucléotidique des brins d'ADN, chaque fragment d'ADN possède une température de fusion qui lui est caractéristique. À chaque cycle de PCR, la température de fusion spécifique aux brins d'ADN amplifiés peut donc être vérifiée par observation de la température à laquelle est constatée la perte du signal de fluorescence.

Yamashita et al. (2011) ont développé 6 couples d'amorces clade-spécifiques adaptés à la méthode de qPCR à partir de la région 28S du gène nucléaire de l'ADN ribosomique 45S (nr28S), représentant ainsi le plus grand nombre de clades (A à F) qu'il est possible de détecter par qPCR jusqu'à présent. Dans cette étude, seuls les 5 clades de *Symbiodinium* A, B, C, D et F ont été recherchés pour chaque échantillon à travers l'utilisation de 5 couples d'amorces clade-spécifiques (Tableau III.3). Le clade E n'a volontairement pas été recherché dans cette étude du fait qu'il est associé à des algues principalement décrites comme non-symbiotiques et observées dans des zones géographiques au climat tempéré (Pochon et al. 2006 ; Jeong et al. 2014).

Tableau III.3. Caractéristiques des couples d'amorces utilisés pour l'identification par qPCR des communautés de *Symbiodinium* associées aux coraux caraïbes du genre *Acropora*

Amorces	Séquence (5'-3')	Taille (pb)	Ct seuil
<i>Symbiodinium</i>			
A SymA-28S F	GATTGTGGCCTTTAGACATACTACC	126	32,5
SymA-28S R	CTCTGAGAGCAAGTACCGTGC		
B SymB-28S F	CACATGTGCTGCTGAGATTGC	108	30,14
SymB-28S R	CTCGCATGCTGAGAAACACTG		
C SymC-28S F	TTGCTGAGATTGCTGTAGGCT	124	31,6
SymC-28S R	TCCTCAAACAGGTGTGGC		
D SymD-28S F	AATGCTTGTGAGCCCTGGTC	114	29
SymD-28S R	AAGGCAATCCTCATGCGTATG		
F SymF-28S F	ACAGATCTTGCTGAGATTGCTGTG	143	31,6
SymF-28S R	GAAGGCCGTCCTCAAACAGAC		
Polype			
UnivPolyp-18S F	ATCGATGAAGAACGCCAGCCA	90	30
UnivPolyp-18S R	CAAGAGCGCCATTTGCGTTC		

Afin de comparer les quantités estimées pour chaque clade de *Symbiodinium* entre des échantillons coralliens différents, il a été nécessaire de normaliser la quantité estimée pour chaque clade de *Symbiodinium* par une valeur propre à l'hôte corallien du même échantillon. Ainsi, un couple d'amorces universelles de la région 18S de l'ADN nucléaire ribosomique pour les polypes de l'hôte corallien développé par Rouzé et al. (2017) a également été utilisé pour réaliser des réactions de qPCR avec chacun des échantillons (Tableau III.3). Les quantités estimées de chaque clade de *Symbiodinium* pour chaque échantillon ont ainsi été exprimées après avoir rapporté le nombre de copies de gène 28S de symbionte par le nombre de copies de gène 18S de l'hôte. Le seuil de quantification par qPCR pour chacun des 5 clades recherchés était de l'ordre d'une cellule de *Symbiodinium*, soit inférieur ou égal à 200 copies de gène 28S (Herzog et Maroteaux 1986; Stat et al. 2006).

2.4.2. Conditions de réalisation de la qPCR

Toutes les réactions de qPCR ont été réalisées dans un volume final de 25 µl contenant : 12,5 µl de Master Mix QPCR BRILLANT II SYBR® GREEN (AGILENT TECHNOLOGIES), 0,4 µM de chaque amorce, et 10 µl d'ADN extrait dilué à la concentration de 1 ng.µL⁻¹ (spectrophotomètre NANODROP® 2000). Toutes les réactions de qPCR ont été réalisées en microplaque de 96 puits sur un thermocycleur 7300 REAL TIME PCR SYSTEM (APPLIED BIOSYSTEMS) en suivant ce programme : une pré-incubation à 95°C pendant 10 min, suivi de 40 cycles d'amplification avec 30 s de dénaturation à 95°C, 1 min à 60°C pour l'hybridation des amorces clade-spécifiques de *Symbiodinium* ou à 64°C pour les amorces 18S relatives à l'hôte corallien, 1 min d'élongation à 72°C et une étape finale d'analyse de la courbe de température de fusion à 95°C pendant 1 min, 60°C pendant 30 s et 95°C pendant 30 s.

2.4.3. Interprétation des données obtenues par qPCR

Pour chaque couple d'amorces, des réactions dupliquées de qPCR (*i.e.* des copies identiques pour limiter les erreurs techniques) ont été réalisées dans la même microplaque de 96 puits pour chaque échantillon. Afin de pouvoir comparer les échantillons analysés pour un même couple d'amorces mais sur des microplaques différentes, un échantillon témoin de calibration inter-plaques a également été rajouté en trois exemplaires dans chacune d'elle. Ce témoin de calibration inter-plaques, constitué d'un mélange d'ADN de *Symbiodinium* de l'ensemble des clades à identifier, est un témoin positif d'amplification pour lequel les concentrations d'ADN et les valeurs de Ct sont connues. Pour chaque échantillon, les amplifications n'ont été considérées positives que lorsque les deux valeurs de Ct obtenues avec les dupliquas techniques ont été inférieures aux plages de seuil estimées après correction avec le témoin de calibration inter-plaques et si l'écart entre ces deux valeurs de Ct n'a pas dépassé 1. Si ces deux conditions étaient validées, alors la moyenne des deux valeurs de Ct obtenues par duplication de la réaction pour

chaque échantillon a été calculée et utilisée pour estimer une quantification relative. La même procédure a été répétée pour chacun des 5 couples d'amorces clade-spécifiques (A, B, C, D et F), ainsi que pour le couple d'amorces universelles de la région 18S de l'ADN ribosomique pour les polypes de l'hôte corallien.

2.4.4. Analyses statistiques des quantités de *Symbiodinium* estimées par qPCR

Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel R v. 3.3.1 en utilisant les packages 'stats' et 'PMCMR' (R Core Team 2016). Initialement estimées en nombre de copies de gène 28S de symbionte, les données brutes de quantification de chaque clade de *Symbiodinium* obtenues par qPCR pour chaque échantillon ont été systématiquement normalisées par une transformation logarithmique (\log_{10}). La normalité et l'homoscédasticité des données transformées ont été systématiquement testées en amont des analyses statistiques, respectivement via le test de Shapiro-Wilk et le test de Bartlett. Des tests paramétriques, ANOVA à facteur unique ou multiples, ont ensuite été effectués dans les cas où la normalité et l'homoscédasticité des données étaient vérifiées. Afin d'étudier la variation temporelle des communautés de *Symbiodinium*, les mesures répétées sur de même colonies coralliennes (en 2011 et en 2014) ont été prises en compte pour la réalisation des ANOVA. Lorsque des tests paramétriques ont été effectués, des comparaisons par paires ont également été réalisées via des tests post-hoc de Tukey. Des tests non paramétriques de Kruskal-Wallis ont été effectués lorsque l'une des deux conditions (normalité ou homoscédasticité) n'était pas vérifiée. Lorsque des tests non-paramétriques ont été effectués, des comparaisons par paire ont également été réalisées via des tests post-hoc de Dunn avec correction de Bonferroni. Tous les tests statistiques effectués se sont fondés sur un intervalle de confiance à 95%.

2.5. Caractérisation des clades et sous-clades de *Symbiodinium* par séquençage direct

Afin de caractériser par séquençage direct (méthode de Sanger) les clades et sous-clades majoritaires de *Symbiodinium* associés aux échantillons coralliens, trois marqueurs génétiques ont été utilisés. Il s'agit des régions 28S et ITS1 de l'ADN ribosomique nucléaire (nr28S et ITS1) et de la région 23S de l'ADN ribosomique du chloroplaste (cp23S).

Les réactions d'amplification par PCR des trois régions nr28S, ITS1 et cp23S ont été réalisées sur un thermocycleur VERITY™ (APPLIED BIOSYSTEMS) en utilisant un mélange réactionnel pour PCR en kit (TYPE-IT® MICROSATELLITE PCR KIT ; QIAGEN, Germantown, États-Unis) dans un volume total de 10 μ l : avec 5 μ l de tampon Master Mix (TYPE-IT MULTIPLEX PCR 2X Master Mix), 1 μ l de solution Q (5X), 0,2 μ M de chaque amorce, 7 à 20 ng d'ADN.

2.5.1. Amplification de la région 28S de l'ADN ribosomique nucléaire

La région 28S de l'ADN ribosomique nucléaire a été amplifiée par PCR avec les amorces universelles de *Symbiodinium* Symb28S-F (5'-CCTCAGTAATGGCGAATGAACA-3') et Symb28S-R (5'-CCTTGGTCCGTGTTTCAAGA-3') (Loh et al. 2001; Richter et al. 2008). Les réactions d'amplification par PCR de la région nr28S ont réalisées avec le programme suivant : 7 min de dénaturation à 94°C, suivi de 33 cycles d'amplification avec 45 s de dénaturation à 94°C, 45 s d'hybridation des amorces à 54°C, 45 s d'élongation à 72°C, et une phase d'élongation finale de 10 min à 72°C.

2.5.2. Amplification de la région ITS1 de l'ADN ribosomique nucléaire

La région ITS1 a été amplifiée par PCR avec le couple d'amorces ITS-for (5'-CGGTGAATTATTCGGACTGAC-3') et ITSint-rev (5'-GAATTGCAGAACTCCGTG-3') (Magalon et al. 2007). Les réactions d'amplification par PCR de la région ITS1 ont réalisées avec le programme suivant : 10 min de dénaturation à 94°C, suivi de 37 cycles d'amplification avec 45 s de dénaturation à 94°C, 45 s d'hybridation à 54°C, 30 s d'élongation à 72°C et une phase d'élongation finale de 8 min à 72°C.

2.5.3. Amplification de la région cp23S de l'ADN ribosomique du chloroplaste

La région cp23S a été amplifiée par PCR avec le couple d'amorces 23S1 (5'-GGCTGTA ACTATAACGGTCC-3') et 23S2 (5'-CCATCGTATTGAACCCAGC-3') (Zhang et al. 2000; Kemp et al. 2015). Les réactions d'amplification par PCR de la région cp23S ont été réalisées avec le programme suivant : 7 min de dénaturation à 95°C, suivi de 37 cycles d'amplification avec 45 s de dénaturation à 95°C, 45 s d'hybridation à 55°C, 45 s d'élongation à 72°C, et une phase d'élongation finale de 7 min à 72°C.

2.5.4. Séquençage

Tous les produits de PCR ont été contrôlés par électrophorèse sur gel d'agarose à 1,5% avant d'être séquencés. Les produits de PCR ont été séquencés par les entreprises GENOSCREEN (Lille, France) et EUROFINS GENOMICS (Ebersberg, Allemagne). Pour chacune des trois régions génétiques amplifiées, les réactions de séquence n'ont été réalisées qu'avec une seule des amorces utilisées pour la PCR : Symb28S-F pour la région nr28S, ITS for pour la région ITS1 et 23S1 pour la région cp23S. Le séquençage a été réalisé sur un séquenceur ABI 3730 XL (APPLIED BIOSYSTEMS).

2.5.5. Analyses des séquences obtenues

L'analyse des séquences a été réalisée à l'aide du logiciel MEGA v. 7.0.21 et de manière indépendante pour les trois régions amplifiées : nr28S, ITS1 et cp23S (Kumar et al. 2016). La correction des séquences a été réalisée à la main par comparaison de l'enchaînement

nucléotidique de la séquence avec le chromatogramme qui lui correspondait. Après correction, les séquences ont ensuite été alignées avec la méthode « ClustalW » implémentée dans MEGA. Les séquences de chaque haplotype (*i.e.* séquences différant d'au moins un nucléotide) ont ensuite été comparées aux séquences référencées dans la base de données GENBANK afin de déterminer les clades et les sous-clades de *Symbiodinium* (Thompson et al. 1994; Benson et al. 2009; Sayers et al. 2009; Kumar et al. 2016). Lorsqu'une séquence haplotypique n'a pas présenté de différence avec une séquence référencée dans GENBANK et que la séquence de référence correspondait à un sous-clade connu (par exemple : A3), le nom du sous-clade identifié a été attribué à la séquence de l'haplotype (A3 dans cet exemple). En revanche, lorsqu'une séquence haplotypique a présenté des mutations par rapport à la séquence de référence la plus proche, le nom du sous-clade qui correspondait à la séquence de référence la plus proche lui a été attribué avec un suffixe (exemple : A3.n ; n correspondant ici à un nombre entier).

2.6. Diversité et analyses phylogéographiques des clades de *Symbiodinium*

2.6.1. Richesse haplotypique, diversités haplotypique et nucléotidique

Afin de comparer la richesse en haplotypes pour une espèce entre plusieurs localités (sites ou îles) ou encore pour plusieurs espèces dans la même localité, un indice de richesse haplotypique a été calculé. La richesse haplotypique (notée H) a été abordée de manière empirique et se calcule avec la formule suivante :

$$H = \frac{N_H - 1}{n - 1}$$

N_H : nombre d'haplotypes

n : nombre de séquences totales

La diversité haplotypique (h) permet d'estimer la probabilité que deux individus pris au hasard dans une même localité présentent des séquences différentes. La diversité nucléotidique (π) correspond au nombre moyen de différences en nucléotides par localité entre deux séquences. La diversité haplotypique et la diversité nucléotidique ont été calculées avec le logiciel DNASP v. 5.10.1 (Rozas et Rozas 1995 ; Librado et Rozas 2009).

2.6.2. Analyses phylogéographiques

Les relations phylogénétiques entre les séquences haplotypiques de *Symbiodinium* obtenues pour la région cp23S ont été visualisées à l'aide de réseaux d'haplotypes réalisés avec le logiciel POPART⁶ et à travers la construction d'arbres phylogénétiques. Le logiciel MODELTEST a été

⁶ <http://popart.otago.ac.nz>

utilisé pour identifier le meilleur modèle d'évolution de l'ADN relatif aux données à partir du critère d'information d'Akaike (AIC) (Posada et Crandall 1998). Des reconstructions d'arbres phylogénétiques par approche du « maximum de vraisemblance » ont été réalisées avec PHYML v. 3.0 (Guindon et al. 2010) en utilisant le modèle d'évolution de l'ADN proposé par MODELTEST (GTR+G). La fiabilité des branches internes a été évaluée par « bootstrap » avec 1 000 répétitions. Des reconstructions d'arbres phylogénétiques par approche bayésienne ont également été réalisées avec MRBAYES v. 3.1.2 (Huelsenbeck et Ronquist 2001 ; Ronquist et Huelsenbeck 2003) en utilisant le même modèle d'évolution de l'ADN que pour les analyses par maximum de vraisemblance. Les supports de branche ou probabilités postérieures de l'approche bayésienne ont été estimés via une chaîne de Markov avec technique de Monte Carlo exécutée pour 10^7 générations avec des arbres échantillonnés toutes les 1 000 générations et un « burn-in » de 25%. Les séquences de la région cp23S relatives aux espèces *Gymnodinium simplex* et *Polarella glacialis* ont été utilisées afin d'enraciner les arbres phylogénétiques (identifiants GENBANK respectifs : [AJ872114] et [JN558039] ; Pochon et al. 2006, 2012).

3. Résultats

3.1. Variations quantitatives des communautés de *Symbiodinium* associées aux trois espèces caraïbes du genre *Acropora* en Guadeloupe

Bien que les figures et les tests statistiques aient été réalisés avec des quantités de *Symbiodinium* exprimées en \log_{10} de copies de gène 28S de *Symbiodinium*, elles sont exprimées en copies de gène 28S de *Symbiodinium* (*i.e.* sans transformation mathématique en \log_{10}) dans le texte afin de rendre compte au mieux de l'ordre de grandeur et de la variance entre les données. Les quantités de *Symbiodinium* estimées en nombre de copies de gène 28S et en nombre de copies de gène 28S \log_{10} -transformées pour l'ensemble des échantillons de Guadeloupe des trois espèces caraïbes du genre *Acropora* sont données dans le tableau en Annexe III.1.

3.1.1. Variations quantitatives entre colonies clonales, entre genets et dans le temps pour *Acropora cervicornis* et *Acropora palmata* sur le site de la Caye à Dupont

En 2011, 80 colonies d'*A. cervicornis* et autant d'*A. palmata* ont été étiquetées et génotypées sur le site de la Caye à Dupont (cf. Chapitre II). En 2014, 5 colonies d'*A. cervicornis* et 18 colonies d'*A. palmata* ont été retrouvées et échantillonnées à nouveau. Seul le clade A de *Symbiodinium* a été détecté pour l'ensemble des échantillons d'*A. cervicornis* (n = 16) et d'*A. palmata* (n = 36) prélevés en 2011 et en 2014 sur le site de la Caye à Dupont (Tableau III.4).

Tableau III.4. Clades et sous-clades de *Symbiodinium* identifiés par qPCR pour tous les échantillons de Guadeloupe des trois espèces caraïbes du genre *Acropora*. ND : Non déterminé.

Espèce	Sites	Date	N	Clade	Sous-clade
<i>Acropora</i>			132	A ; B	A3 ; ND
	<i>A. palmata</i>		96	A	A3
	Anse Laborde	sept.14	10	A	A3
	Anse Maurice	sept.14	10	A	A3
	Caye à Dupont	déc.11	18	A	A3
		sept.14	18	A	A3
	Îlet Fajou	sept.14	10	A	A3
	Îlet Gosier	oct.14	10	A	A3
	Le Moule	sept.14	10	A	A3
	Pointe des Châteaux	oct.14	10	A	A3
	<i>A. cervicornis</i>		26	A ; B	A3 ; ND
	Caye à Dupont	déc.11	11	A	A3
		juil.14	5	A	A3
	Îlet Fajou	sept.14	10	A ; B	A3 ; ND
	<i>A. prolifera</i>		10	A	A3
	Îlet Fajou	sept.14	10	A	A3

3.1.1.1. Variations quantitatives entre colonies clonales pour *Acropora cervicornis* en 2011 et en 2014

L'analyse génotypique a révélé que toutes les colonies d'*Acropora cervicornis* échantillonnées sur le site de la Caye à Dupont en 2011 étaient des clones d'un même individu génétique (genet) (cf. Chapitre II). Pour 11 échantillons de colonies clonales de cet unique genet prélevés en 2011, la quantité moyenne de *Symbiodinium* était de $4,53.10^7 \pm 4,64.10^7$ copies de gène 28S et variait d'un facteur 30 entre les valeurs extrêmes (Figure III.3A). Pour les 5 échantillons de 2014 de ce même genet, la quantité moyenne de *Symbiodinium* était de $1,10.10^9 \pm 6,47.10^8$ copies de gène 28S et variait d'un facteur 4,2 entre les valeurs minimale et maximale (Figure III.3B).

3.1.1.2. Variations quantitatives entre colonies clonales et entre genets pour *Acropora palmata* en 2011 et en 2014

Parmi les 80 colonies d'*Acropora palmata* étiquetées en 2011 sur le site de la Caye à Dupont, l'analyse génotypique avait permis d'identifier 10 genets distincts (cf. Chapitre II). Sur les 18 colonies d'*A. palmata* qui ont été ré-échantillonnées en 2014 sur ce même site, 5 des 10 genets identifiés en 2011 ont alors été retrouvés. Parmi ces 5 genets, 2 genets étaient représentés par 1 seule colonie, le genet majoritaire G1 était représenté par 11 colonies clonales et les deux derniers genets G2 et G3, étaient respectivement représentés par 3 et 2 colonies clonales.

- Variations quantitatives entre colonies clonales

Pour 11 échantillons de 2011 relatifs aux colonies clonales du genet G1, la quantité moyenne de *Symbiodinium* était de $9,88.10^6 \pm 4,04.10^6$ copies de gène 28S et variait d'un facteur 3,4 entre les valeurs extrêmes (Figure III.3C). Pour les 11 échantillons de 2014 de ces mêmes colonies clonales du genet G1, la quantité moyenne de *Symbiodinium* était de $9,06.10^5 \pm 8,69.10^5$ copies de gène 28S et variait d'un facteur 44,1 entre les valeurs minimale et maximale (Figure III.3D). Pour 3 échantillons de 2011 relatifs aux colonies clonales du genet G2, la quantité moyenne de *Symbiodinium* était de $2,8.10^6 \pm 2,01.10^6$ copies de gène 28S et variait d'un facteur 6,5 entre les valeurs extrêmes. Pour les 3 échantillons de 2014 de ces mêmes colonies clonales du genet G2, la quantité moyenne de *Symbiodinium* était de $3,69.10^6 \pm 3,93.10^5$ copies de gène 28S et variait d'un facteur 6,5 entre les valeurs minimale et maximale. Pour 2 échantillons de 2011 relatifs aux colonies clonales du genet G3, la quantité moyenne de *Symbiodinium* était de $3,72.10^6 \pm 1,16.10^6$ copies de gène 28S et variait d'un facteur 1,6 entre les valeurs extrêmes. Pour les 2 échantillons de 2014 de ces mêmes colonies clonales du genet G3, la quantité moyenne de *Symbiodinium* était de $1,3.10^6 \pm 1,07.10^6$ copies de gène 28S et variait d'un facteur 3,7 entre la valeur minimale et la valeur maximale.

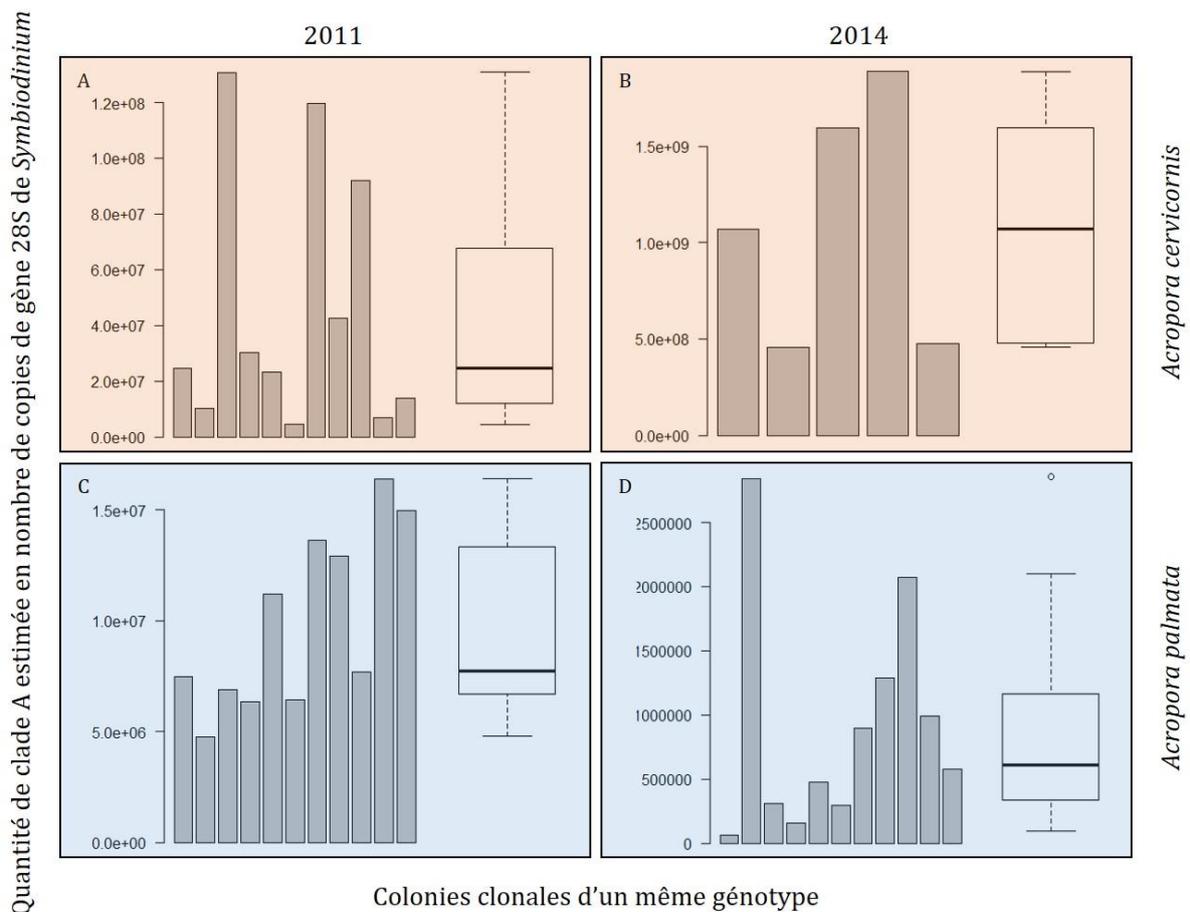


Figure III.3. Quantité de clade A estimée en nombre de copies de gène 28S de *Symbiodinium* pour des colonies clonales d'un même génotype.

A : Pour 11 colonies clonales d'un génotype d'*Acropora cervicornis* échantillonnées en 2011.

B : Pour 5 colonies clonales d'un génotype d'*Acropora cervicornis* échantillonnées en 2014.

C : Pour 11 colonies clonales d'un génotype d'*Acropora palmata* échantillonnées en 2011.

D : Pour 11 colonies clonales d'un génotype d'*Acropora palmata* échantillonnées en 2014.

- Variations quantitatives entre genets

Seules les données de quantification en *Symbiodinium* relatives aux colonies clonales des genets présentant plus d'une colonie, G1 (n = 11), G2 (n = 3) et G3 (n = 2) ont ensuite été comparées afin de rechercher un effet possible du facteur génétique via l'appartenance des colonies à tel ou tel genet. Les quantités moyennes de *Symbiodinium* diffèrent significativement entre les genets G1, G2 et G3 pour les échantillons de 2011 (Kruskal-Wallis : $X^2 = 9,7059$; $df = 2$; $P = 0,008$) (Figure III.4). La quantité moyenne de *Symbiodinium* estimée pour G1 est significativement supérieure d'un facteur 3,5 à celle estimée pour G2 (test post-hoc de Dunn : $P = 0,03$; Figure III.4). La quantité moyenne de *Symbiodinium* estimée pour G1 est supérieure d'un facteur 2,7 à celle estimée pour G3 mais n'en diffère pas significativement (test post-hoc de Dunn : $P = 0,086$; Figure III.4). Enfin, la quantité moyenne de *Symbiodinium* estimée pour G2 est

inférieure d'un facteur 1,3 à celle estimée pour G3 et n'en diffère pas significativement (test post-hoc de Dunn : $P = 0,03$; Figure III.4). En revanche, les quantités moyennes de *Symbiodinium* ne diffèrent pas significativement entre ces genets pour les échantillons de 2014 (Kruskal-Wallis : $X^2 = 3,2293$; $df = 2$; $P = 0,199$) (Figure III.4). Néanmoins, pour les échantillons de 2014, la quantité moyenne de *Symbiodinium* estimée pour G2 est supérieure à celles estimées pour les deux autres genets, d'un facteur 4 avec G1 et d'un facteur 2,8 avec G3. La quantité moyenne de *Symbiodinium* estimée en 2014 pour G1 est inférieure d'un facteur 1,4 à celle estimée pour G3 (Figure III.4).

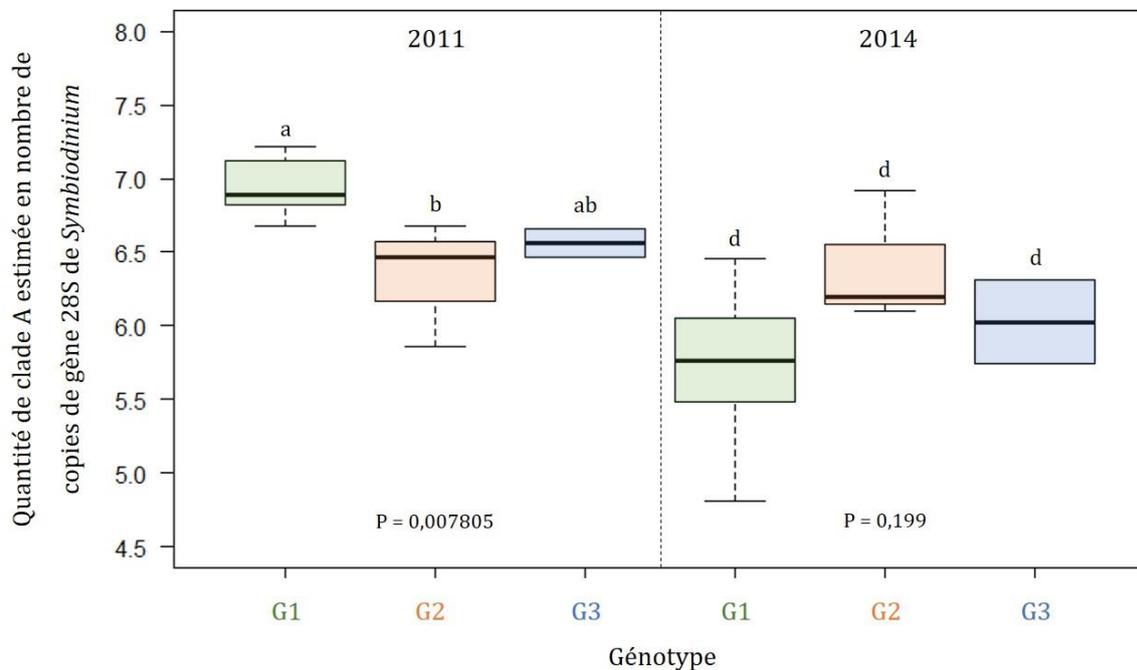


Figure III.4. Quantité de clade A estimée en nombre de copies de gène 28S de *Symbiodinium* \log_{10} -transformées pour les génotypes d'*Acropora palmata* G1 (n = 11), G2 (n = 3) et G3 (n = 2), par période d'échantillonnage et P-values associées.

3.1.1.3. Variations quantitatives entre 2011 et 2014 pour *Acropora cervicornis* et *Acropora palmata*

Si l'on considère l'ensemble des échantillons de ces deux espèces, la quantité moyenne de *Symbiodinium* était de $2,4 \cdot 10^7 \pm 3,7 \cdot 10^7$ copies de gène 28S pour 2011 et de $2,4 \cdot 10^8 \pm 5,4 \cdot 10^8$ copies de gène 28S pour 2014. Si l'on considère les deux espèces confondues, la quantité moyenne de *Symbiodinium* estimée pour 2011 était ainsi inférieure d'un facteur 9,9 à celle estimée pour 2014 (Figure III.5). Les quantités de *Symbiodinium* estimées en copies de gène 28S diffèrent

significativement entre 2011 et 2014 pour l'ensemble des colonies des deux espèces confondues (ANOVA : $F = 12,91$; $P = 0,0017$). Si l'on considère l'ensemble des échantillons d'*Acropora palmata* quelle que soit la période d'échantillonnage, la quantité moyenne de *Symbiodinium* était de $4,8.10^6 \pm 5,2.10^6$ copies de gène 28S. Pour l'ensemble des échantillons d'*Acropora cervicornis*, la quantité moyenne de *Symbiodinium* était de $5,9.10^8 \pm 6,9.10^8$ copies de gène 28S sur l'ensemble des deux périodes d'échantillonnage. La quantité moyenne de *Symbiodinium* estimées pour l'espèce *Acropora palmata* sur l'ensemble des deux périodes était ainsi inférieure d'un facteur 122,6 à celle estimée pour *Acropora cervicornis* (Figure III.5). Les quantités de *Symbiodinium* ont varié significativement entre les deux espèces sur l'ensemble des deux périodes (ANOVA : $F = 193,1$; $P = 4,66.10^{-12}$) (Figure III.5). Une possible interaction des facteurs croisés 'temps' et 'espèce' a été testée et a été significative (ANOVA : $F = 39,79$; $P = 2,96.10^{-6}$).

Des ANOVA ont alors été réalisées, en regardant indépendamment l'effet des facteurs 'temps' et 'espèce'. Pour *A. palmata*, 16 colonies sur les 18 échantillonnées ont présenté une quantité d'algues symbiotiques plus grande en 2011 qu'en 2014 alors que pour *A. cervicornis*, chacune des 5 colonies échantillonnées a présenté moins de symbiontes en 2011 qu'en 2014. Pour l'ensemble des 18 colonies d'*Acropora palmata* échantillonnées à la fois en 2011 et en 2014, la quantité moyenne de *Symbiodinium* estimée pour 2011 était de $8,18.10^6 \pm 5,38.10^6$ copies de gène 28S, alors qu'elle était de $1,42.10^6 \pm 1,88.10^6$ pour 2014. Pour *Acropora palmata*, la quantité moyenne de *Symbiodinium* estimée en 2011 était ainsi supérieure d'un facteur 5,8 à celle estimée pour 2014 (Figure III.5A). Pour l'ensemble des 5 colonies d'*Acropora cervicornis* échantillonnées à la fois en 2011 et en 2014, la quantité moyenne de *Symbiodinium* estimée pour 2011 était de $8,19.10^7 \pm 4,67.10^7$ copies de gène 28S, alors qu'elle était de $1,10.10^9 \pm 6,47.10^8$ pour 2014. Pour *Acropora cervicornis*, la quantité moyenne estimée pour 2011 était ainsi inférieure d'un facteur 13,4 à celle estimée pour 2014 (Figure III.5B). Les quantités de *Symbiodinium* ont significativement varié entre 2011 et 2014 pour chacune des deux espèces prise indépendamment l'une de l'autre (ANOVA : pour *A. palmata* : $F = 34,39$; $P = 1,88.10^{-5}$ et pour *A. cervicornis* : $F = 24,53$; $P = 0,007$) (Figures III.5A et III.5B). Pour 2011, la quantité moyenne de *Symbiodinium* estimée pour l'espèce *Acropora palmata* était inférieure d'un facteur 10 à celle estimée pour *A. cervicornis* (Figure III.5). Pour 2014, la quantité moyenne de *Symbiodinium* estimée pour l'espèce *Acropora palmata* était inférieure d'un facteur 771,3 à celle estimée pour *A. cervicornis* (Figure III.5). Les quantités de *Symbiodinium* diffèrent significativement entre les deux espèces et cela aux deux périodes d'échantillonnage prises indépendamment l'une de l'autre (ANOVA : pour 2011 : $F = 34,98$; $P = 7,18.10^{-6}$ et pour 2014 : $F = 142,3$; $P = 8,11.10^{-11}$) (Figure III.5).

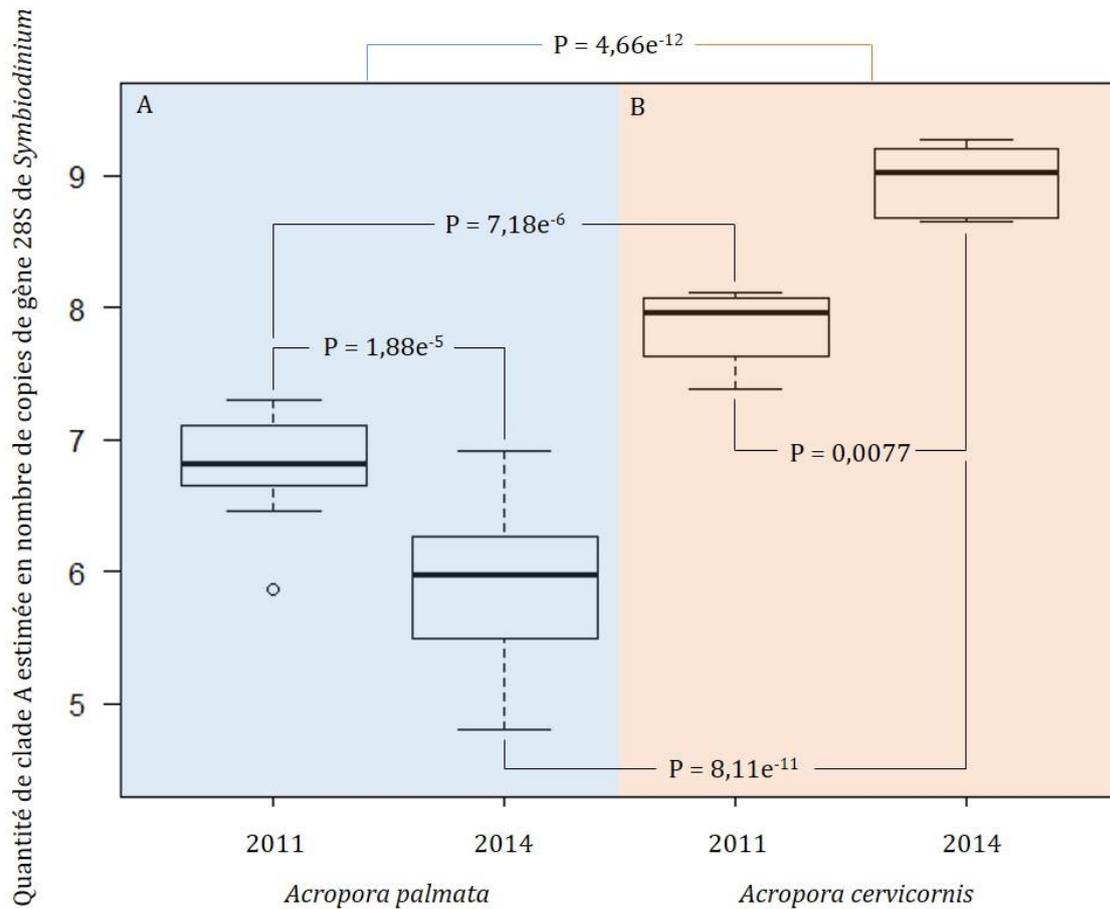


Figure III.5. Quantité de clade A estimée en nombre de copies de gène 28S de *Symbiodinium* log₁₀-transformées par espèce et par période d'échantillonnage et P-values associées.

A : Pour les 18 colonies d'*Acropora palmata* en 2011 et en 2014.

B : Pour les 5 colonies d'*Acropora cervicornis* en 2011 et en 2014.

3.1.2. Variations quantitatives entre 7 sites de Guadeloupe pour *Acropora palmata*

Les analyses ont été réalisées sur 78 échantillons de colonies d'*Acropora palmata* issues de 7 sites d'échantillonnage en Guadeloupe et seul le clade A de *Symbiodinium* a été détecté (Tableau III.4). Sur l'ensemble des sites, les quantités moyennes de *Symbiodinium* varient de $6,67.10^5 \pm 6,00.10^5$ copies de gène 28S pour le site de l'Anse Laborde à $2,44.10^7 \pm 1,48.10^7$ copies de gène 28S pour le site de l'îlet Gosier, soit d'un facteur 36,6 entre ces deux sites qui présentent les valeurs les plus extrêmes (Figure III.6). Les quantités de *Symbiodinium* de clade A estimées en copies de gène 28S diffèrent significativement entre les 7 sites étudiés (Kruskal-Wallis : $X^2 = 56,553$; $df = 6$; $P = 2,25.10^{-10}$). Néanmoins, sur l'ensemble de ces 7 sites, certains ont présenté des quantités en *Symbiodinium* comparables et deux groupes ont pu être distingués.

Ainsi, en moyenne, les sites de l'Anse Maurice (AM), de l'île Gosier (IG), du Moule (LM) et de la Pointe des Châteaux (PC) ont présenté des quantités moyennes de *Symbiodinium* supérieures d'un facteur 11,5 à celles estimées pour les sites de l'Anse Laborde (AL), de la Caye à Dupont (CD) et de l'île Fajou (IF) (Figure III.6).

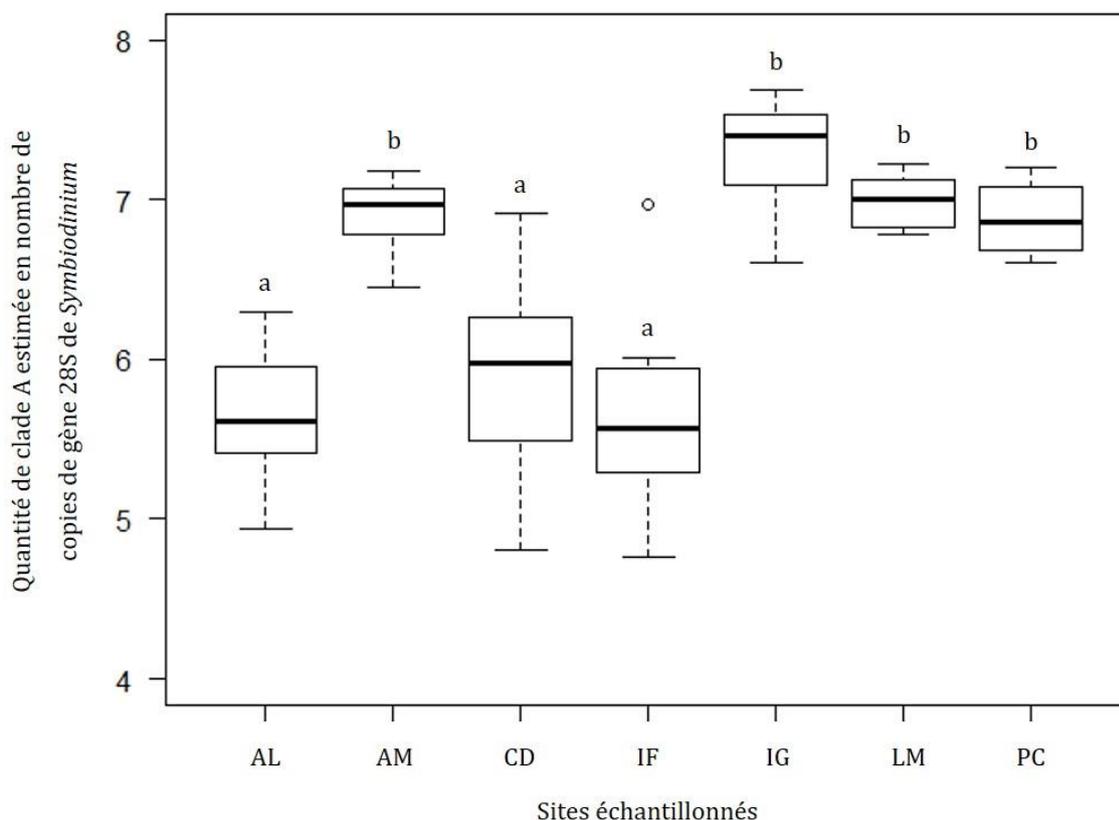


Figure III.6. Quantité de clade A estimée en nombre de copies de gène 28S de *Symbiodinium* \log_{10} -transformées par site échantillonné pour *Acropora palmata*.

Les quantités d'algues symbiotiques estimées pour tous les échantillons confondus des sites de l'Anse Maurice, de l'île Gosier, du Moule et de la Pointe des Châteaux ont varié de $8,31 \cdot 10^6 \pm 3,96 \cdot 10^6$ copies de gène 28S pour la Pointe des Châteaux à $2,44 \cdot 10^7 \pm 1,48 \cdot 10^7$ copies de gène 28S pour l'île Gosier, soit d'un facteur 2,9 et ne sont pas significativement différentes entre elles (tests post-hoc de Dunn : Tableau III.5 ; Figure III.6). Les quantités de *Symbiodinium* estimées pour tous les échantillons confondus des sites de l'Anse Laborde, de la Caye à Dupont et de l'île Fajou ont varié de $6,67 \cdot 10^5 \pm 6,00 \cdot 10^5$ copies de gène 28S pour l'Anse Laborde à $1,42 \cdot 10^6 \pm 1,88 \cdot 10^6$

copies de gène 28S pour la Caye à Dupont, soit d'un facteur 2,1 et ne sont pas significativement différentes entre elles (tests post-hoc de Dunn : Tableau III.5 ; Figure III.6).

Tableau III.5. P-values et seuils de significativité associés aux tests statistiques post-hoc de Dunn avec correction de Bonferroni pour les quantités estimées de clade A de *Symbiodinium* log₁₀-transformées pour chaque paire de sites échantillonnés pour *Acropora palmata*.

		AL	AM	CD	IF	IG	LM	PC
Anse Laborde	AL	-	**	ns	ns	***	**	*
Anse Maurice	AM	0,0074	-	*	**	ns	ns	ns
Caye à Dupont	CD	1	0,0134	-	ns	***	**	*
Îlet Fajou	IF	1	0,0077	1	-	***	**	*
Îlet Gosier	IG	1,7e-5	1	1,5e-5	1,8e-5	-	ns	ns
Le Moule	LM	0,0017	1	0,0026	0,0017	1	-	ns
Pointe des Châteaux	PC	0,015	1	0,0286	0,0155	1	1	-

ns : non significatif ; * : P < 0,05 ; ** : P < 0,01 ; *** : P < 0,001

3.1.3. Variations quantitatives entre les espèces *Acropora cervicornis*, *Acropora palmata* et *Acropora prolifera* sur le site de l'îlet Fajou

Pour chacune des trois espèces d'*Acropora*, 10 colonies ont pu être échantillonnées à proximité de l'îlet Fajou qui se présente comme l'unique site où *A. prolifera* avait été observé au moment de la période d'échantillonnage. Seul le clade A a été détecté pour les échantillons d'*A. palmata* (n = 10) et d'*A. prolifera* (n = 10) (Tableau III.4). Pour *A. cervicornis*, 8 échantillons sur 10 n'ont présenté que le clade A et 2 échantillons ont présenté une association entre les clades A et B (Tableau III.4). Pour les deux échantillons d'*A. cervicornis* qui ont présenté la combinaison des clades A et B, les proportions de clade B ont été estimées à 76,6 et 81,5% de la totalité des copies de gène 28S de *Symbiodinium*. Seules les quantités de *Symbiodinium* estimées pour les échantillons présentant uniquement le clade A ont été comparées via des tests statistiques (*A. cervicornis*, n = 8 ; *A. palmata*, n = 10 et *A. prolifera*, n = 10). Alors que la quantité moyenne de *Symbiodinium* de clade A estimée pour l'espèce *A. prolifera* (n = 10) était de $1,07.10^7 \pm 1,1.10^7$ copies de gène 28S, elles étaient respectivement de $9,73.10^5 \pm 1,59.10^6$ et de $1,31.10^6 \pm 2,81.10^6$ copies de gène 28S pour les espèces *A. cervicornis* (n = 8) et *A. palmata* (n = 10). Les quantités de *Symbiodinium* de clade A estimées pour l'ensemble des 3 espèces diffèrent significativement (ANOVA : F = 13,36 ; P = 0,0001). Néanmoins, les quantités de *Symbiodinium* estimées pour les espèces *A. cervicornis* et *A. palmata* ne diffèrent pas significativement entre elles (test post-hoc de Tukey : P = 0,998 ; Figure III.7). Les quantités de *Symbiodinium* de clade A estimées pour *A. prolifera* diffèrent significativement de celles estimées pour *A. palmata* (test post-hoc de Tukey : P = 0,0004 ; Figure III.7) et de celles estimées pour *A. cervicornis* (test post-hoc de Tukey : P = 0,0006 ; Figure III.7). Les quantités moyennes de *Symbiodinium* de clade A estimées pour

A. prolifera sont supérieures d'un facteur 8,2 à celles estimées pour *A. palmata* et d'un facteur 11 à celles estimées pour *A. cervicornis*.

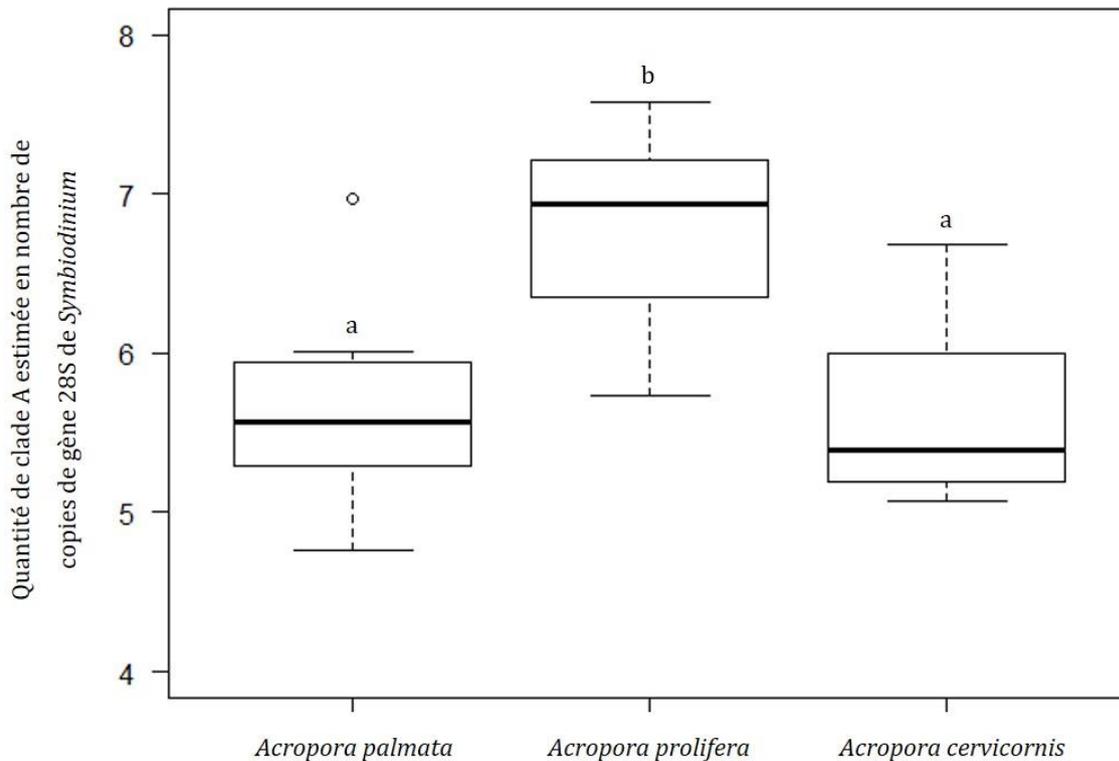


Figure III.7. Quantité de clade A estimée en nombre de copies de gène 28S de *Symbiodinium* \log_{10} -transformées pour les trois espèces caraïbes du genre *Acropora* : *A. palmata* (n = 10), *A. prolifera* (n = 10) et *A. cervicornis* (n = 8).

3.2. Diversité des sous-clades de *Symbiodinium*

3.2.1. Choix du marqueur génétique cp23S pour définir les sous-clades de *Symbiodinium* par séquençage direct

Les trois marqueurs génétiques nr28S, ITS1 et cp23S ont préalablement été comparés en utilisant 95 échantillons d'*Acropora palmata* issus des 22 sites et 10 îles prospectés lors de l'échantillonnage relatif à la mission « Pacotilles ». L'ensemble des 3 marqueurs ont fait l'objet d'un consensus et ont permis d'identifier les mêmes clades et sous-clades de *Symbiodinium* à travers le panel des 95 échantillons sélectionnés. Néanmoins, les séquences nucléotidiques obtenues avec les marqueurs nr28S et ITS1 ont souvent présenté des courbes bimodales rendant

l'interprétation des données relatives à l'étude de la diversité des clades en *Symbiodinium* incertaines. Toutefois, les trois marqueurs ont indépendamment permis de mettre en exergue un faible polymorphisme pour les séquences nucléotidiques obtenues. Le marqueur cp23S a permis toutefois de distinguer trois haplotypes différents, deux relatifs au clade A et un relatif au clade D, alors que les marqueurs nr28S et ITS1 n'ont permis de distinguer que 2 haplotypes, l'un relatif au clade A et l'autre au clade D. Les séquences correspondantes aux deux haplotypes définis avec le marqueur cp23S pour le clade A n'ont présenté qu'une différence de 1 nucléotide. Le marqueur cp23S a donc été retenu afin d'étudier la diversité en clades et sous-clades de *Symbiodinium* via la méthode de PCR. Néanmoins, le marqueur nr28S a été systématiquement utilisé afin de confirmer les clades précédemment identifiés par qPCR.

3.2.2. Diversité pour *Acropora palmata* et pour *Porites astreoides* dans les Petites Antilles

Puisque seule la lignée A3 a été identifiée, sans qu'aucun clade cryptique de *Symbiodinium* n'ait été décelé au sein des communautés symbiotiques associées à l'espèce *A. palmata* en Guadeloupe et puisque la méthode de qPCR est chronophage et coûteuse. Le choix a été fait d'utiliser uniquement et directement les méthodes de PCR et de séquençage direct afin d'étudier la diversité en clades majoritaires de *Symbiodinium* pour les échantillons d'*Acropora palmata* et de *Porites astreoides* dans les Petites Antilles.

Pour *Acropora palmata*, 127 échantillons provenant des Petites Antilles ont été analysés par séquençage direct et 124 séquences de plus de 500 paires de bases ont été obtenues et conservées pour les analyses (98% ; Tableau III.6). Sur les 93 échantillons de *Porites astreoides* provenant des Petites Antilles et analysés par séquençage direct, 74 séquences de plus de 500 paires de bases ont été obtenues et conservées pour les analyses (80% ; Tableau III.7). Bien que le clade A de *Symbiodinium* ait été majoritairement retrouvé en association avec ces deux espèces, aucun sous-clade ou haplotype n'a été retrouvé en commun entre les échantillons de *Porites astreoides* et d'*Acropora palmata* (Figures III.8 et III.9). Les valeurs de richesse et de diversité haplotypiques estimées pour l'espèce *Porites astreoides* ont toujours été supérieures ou pour le moins égales aux valeurs estimées pour *Acropora palmata* sur l'ensemble des 15 sites (9 îles) prospectés en commun (Tableaux III.6 et III.7 ; Figure III.10). Alors que les estimations de richesse haplotypique ont varié de 0 à 0,1 pour *Acropora palmata*, elles ont varié de 0 à 0,57 pour *Porites astreoides* pour les mêmes îles prospectées (Tableaux III.6 et III.7). Pour *Acropora palmata*, la richesse haplotypique relative à l'ensemble de l'échantillonnage des Petites Antilles a été de 0,02 alors que pour *Porites astreoides*, elle a été de 0,21 (Tableaux III.6 et III.7). Pour les mêmes îles, les estimations de diversité haplotypique ont varié de 0 à $0,509 \pm 0,101$ pour *Acropora palmata* alors qu'elles ont varié de 0 à $0,786 \pm 0,151$ pour *Porites astreoides* (Tableaux III.6 et III.7 ; Figure III.10). La diversité haplotypique relative à l'ensemble des Petites Antilles a été de

0,169 ± 0,045 pour *Acropora palmata* alors qu'elle a été de 0,556 ± 0,069 pour *Porites astreoides* (Tableaux III.6 et III.7 ; Figure III.10).

Tableau III.6. Clades, sous-clades et haplotypes associés aux colonies de l'espèce *Acropora palmata* échantillonnées dans les Petites Antilles.

N : nombre d'échantillons analysés, **n** : nombre de séquences conservées, **n/N (%)** : pourcentage de séquences conservées (**n**) par rapport au nombre d'échantillons analysés (**N**), **N_H** : nombre d'haplotypes de *Symbiodinium*, **H** : richesse haplotypique (**N_H/n**), **h ± SD** : diversité haplotypique et écart-type, **π ± SD** : diversité nucléotidique et écart-type. **ND** : Non déterminé.

Île	Site	Code	N	n	n/N (%)	N _H	H	h ± SD	π ± SD	Clade	Sous-clade	Haplotype
Saint-Martin		SM	13	12	92%	2	0.10	0.509 ± 0.101	0.00101 ± 0.00020	A	A3 ; ND	A3 (4) ; A3.1 (7)
	Tintamarre I	PAC23	2	2	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (1)
	Tintamarre II	PAC24	6	6	100%	2	0.20	0.600 ± 0.129	0.00119 ± 0.00026	A	A3 ; ND	A3 (3) ; A3.1 (3)
	Trou David	PAC25	5	4	80%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	ND	A3.1 (4)
Saba		Sa	12	12	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (11)
	Southest Coast	PAC27	12	12	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (11)
Antigua		An	13	12	92%	2	0.09	0.409 ± 0.133	0.08166 ± 0.02660	A ; D	A3 ; D1	A3 (9) ; D1 (3)
	Nanton Point	PAC20	3	3	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (3)
	Five Islands	PAC21	5	5	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (5)
	Shipstern Point	PAC22	5	4	80%	2	0.33	0.500 ± 0.000	0.09980 ± 0.05293	A ; D	A3 ; D1	A3 (1) ; D1 (3)
Guadeloupe		Gu	10	10	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (10)
	Anse à la Barque	PAC28	10	10	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (10)
Les Saintes		LS	14	14	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (14)
	Pointe Zozio	PAC01a	10	10	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (10)
	Pointe Bombarde	PAC01b	4	4	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (4)
	Pain de Sucre	PAC18	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Martinique		Ma	14	14	100%	2	0.08	0.143 ± 0.119	0.02851 ± 0.02372	A ; D	A3 ; D1	A3 (13) ; D1 (1)
	La Perle	PAC02	5	5	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (5)
	Case Pilote	PAC03	4	4	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (4)
	Îlet Ramier	PAC04	2	2	100%	2	1.00	1.000 ± 0.500	0.19960 ± 0.09980	A ; D	A3 ; D1	A3 (1) ; D1 (1)
	Le Diamant	PAC05	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pointe Burgos	PAC06	3	3	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (3)
Sainte-Lucie		SL	12	12	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (12)
	Jambette Point	PAC15	8	8	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (8)
	Pigeon Island	PAC17	4	4	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (4)
Saint-Vincent		SV	13	13	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (13)
	Châteaubelair Island	PAC08	6	6	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (6)
	Duvernette Island	PAC09	2	2	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (2)
	Blue Lagoon	PAC10	5	5	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (5)
Bequia		Be	13	12	92%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (12)
	Ships Stern	PAC11	3	2	67%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (2)
	Wash Rock	PAC12	10	10	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (10)
Union		Un	13	13	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (13)
	Rapid Point	PAC13	13	13	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A3	A3 (13)
10	24		127	124	98%	3	0.02	0.169 ± 0.045	0.01296 ± 0.00601	A ; D	A3 ; D1 ; ND	3

Tableau III.7. Clades, sous-clades et haplotypes associés aux colonies de l'espèce *Porites astreoides* échantillonnées dans les Petites Antilles.

N : nombre d'échantillons analysés, **n** : nombre de séquences conservées, **n/N (%)** : pourcentage de séquences conservées (**n**) par rapport au nombre d'échantillons analysés (**N**), **N_H** : nombre d'haplotypes de *Symbiodinium*, **H** : richesse haplotypique (**N_H/n**), **h ± SD** : diversité haplotypique et écart-type, **π ± SD** : diversité nucléotidique et écart-type. **ND** : Non déterminé.

Île	Site	Code	N	n	n/N (%)	N _H	H	h ± SD	π ± SD	Clade	Sous-clade	Haplotype
Saint-Martin		SM	10	10	100%	4	0.33	0.711 ± 0.117	0.03688 ± 0.02692	A ; G	A4 ; ND	A4 (5) ; A4.4 (3) ; A4.9 (1) ; G2.1 (1)
	Tintamarre I	PAC23	5	5	100%	3	0.50	0.700 ± 0.218	0.00279 ± 0.00114	A	A4	A4 (1) ; A4.4 (3) ; A4.9 (1)
	Tintamarre II	PAC24	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Trou David	PAC25	5	5	100%	2	0.25	0.400 ± 0.237	0.07015 ± 0.04162	A ; G	A4 ; ND	A4 (4) ; G2.1 (1)
Saba		Sa	10	8	80%	5	0.57	0.786 ± 0.151	0.00285 ± 0.00085	A	A4 ; ND	A4 (4) ; A4.11 (1) ; A4.12 (1) ; A4.13 (1) ; A4.14 (1)
	Southeast Coast	PAC27	10	8	80%	5	0.57	0.786 ± 0.151	0.00285 ± 0.00085	A	A4 ; ND	A4 (4) ; A4.11 (1) ; A4.12 (1) ; A4.13 (1) ; A4.14 (1)
Antigua		An	12	7	58%	2	0.17	0.571 ± 0.119	0.00114 ± 0.00024	A	A4 ; ND	A4 (3) ; A4.1 (4)
	Nanton Point	PAC20	6	4	67%	2	0.33	0.500 ± 0.265	0.00100 ± 0.00053	A	A4 ; ND	A4 (1) ; A4.1 (3)
	Five Islands	PAC21	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Shipstern Point	PAC22	6	3	50%	2	0.50	0.667 ± 0.314	0.00133 ± 0.00063	A	A4 ; ND	A4 (2) ; A4.1 (1)
Guadeloupe		Gu	10	10	100%	2	0.11	0.200 ± 0.154	0.00040 ± 0.00031	A	A4 ; ND	A4 (9) ; A4.10 (1)
	Anse à la Barque	PAC28	10	10	100%	2	0.11	0.200 ± 0.154	0.00040 ± 0.00031	A	A4 ; ND	A4 (9) ; A4.10 (1)
Les Saintes		LS	10	8	80%	2	0.14	0.250 ± 0.180	0.00050 ± 0.00036	A	A4 ; ND	A4 (7) ; A4.8 (1)
	Pointe Zozio	PAC01a	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pointe Bombarde	PAC01b	5	4	80%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A4	A4 (4)
Martinique		Ma	10	8	80%	4	0.43	0.643 ± 0.184	0.00150 ± 0.00053	A	A4 ; ND	A4 (5) ; A4.5 (1) ; A4.6 (1) ; A4.7 (1)
	La Perle	PAC02	4	2	50%	2	1.00	1.000 ± 0.500	0.00200 ± 0.00100	A	A4 ; ND	A4 (1) ; A4.5 (1)
	Case Pilote	PAC03	2	2	100%	2	1.00	1.000 ± 0.500	0.00200 ± 0.00100	A	A4 ; ND	A4 (1) ; A4.6 (1)
Sainte-Lucie		SL	10	6	60%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A4	A4 (6)
	Pointe Ramier	PAC04	2	2	100%	2	1.00	1.000 ± 0.500	0.00200 ± 0.00100	A	A4 ; ND	A4 (1) ; A4.7 (1)
	Le Diamant	PAC05	2	2	100%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A4	A4 (2)
	Pointe Burgos	PAC06	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Saint-Vincent		SV	11	7	64%	3	0.33	0.667 ± 0.160	0.00152 ± 0.00046	A	A4 ; ND	A4 (4) ; A4.2 (1) ; A4.3 (2)
	Châteaubelair Island	PAC08	5	4	80%	3	0.67	0.833 ± 0.222	0.00233 ± 0.00073	A	A4 ; ND	A4 (1) ; A4.2 (1) ; A4.3 (2)
	Duvernette Island	PAC09	6	3	50%	1	0.00	0.000 ± 0.000	0.00000 ± 0.00000	A	A4	A4 (3)
Bequia		Be	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ships Stern	PAC11	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Wash Rock	PAC12	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Union		Un	10	10	100%	3	0.22	0.600 ± 0.131	0.00133 ± 0.00037	A	A4 ; ND	A4 (6) ; A4.2 (3) ; A4.3 (1)
	Rapid Point	PAC13	10	10	100%	3	0.22	0.600 ± 0.131	0.00133 ± 0.00037	A	A4 ; ND	A4 (6) ; A4.2 (3) ; A4.3 (1)
10	24		93	74	80%	16	0.21	0.556 ± 0.069	0.00615 ± 0.00456	A ; G	A4 ; ND	16

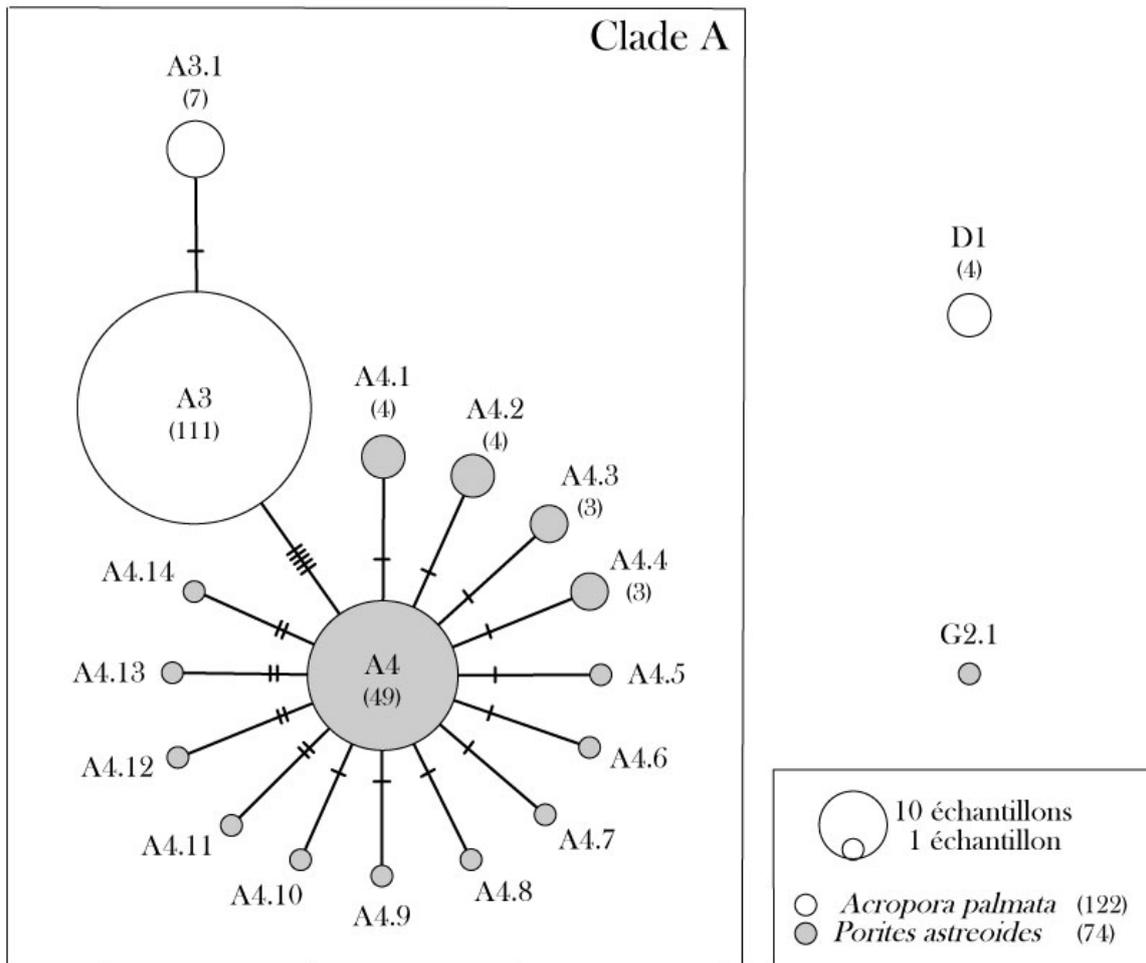


Figure III.8. Réseau d'haplotypes obtenu à partir de la région cp23S pour les clades de *Symbiodinium* associés aux espèces *Acropora palmata* et *Porites astreoides* dans les Petites Antilles.

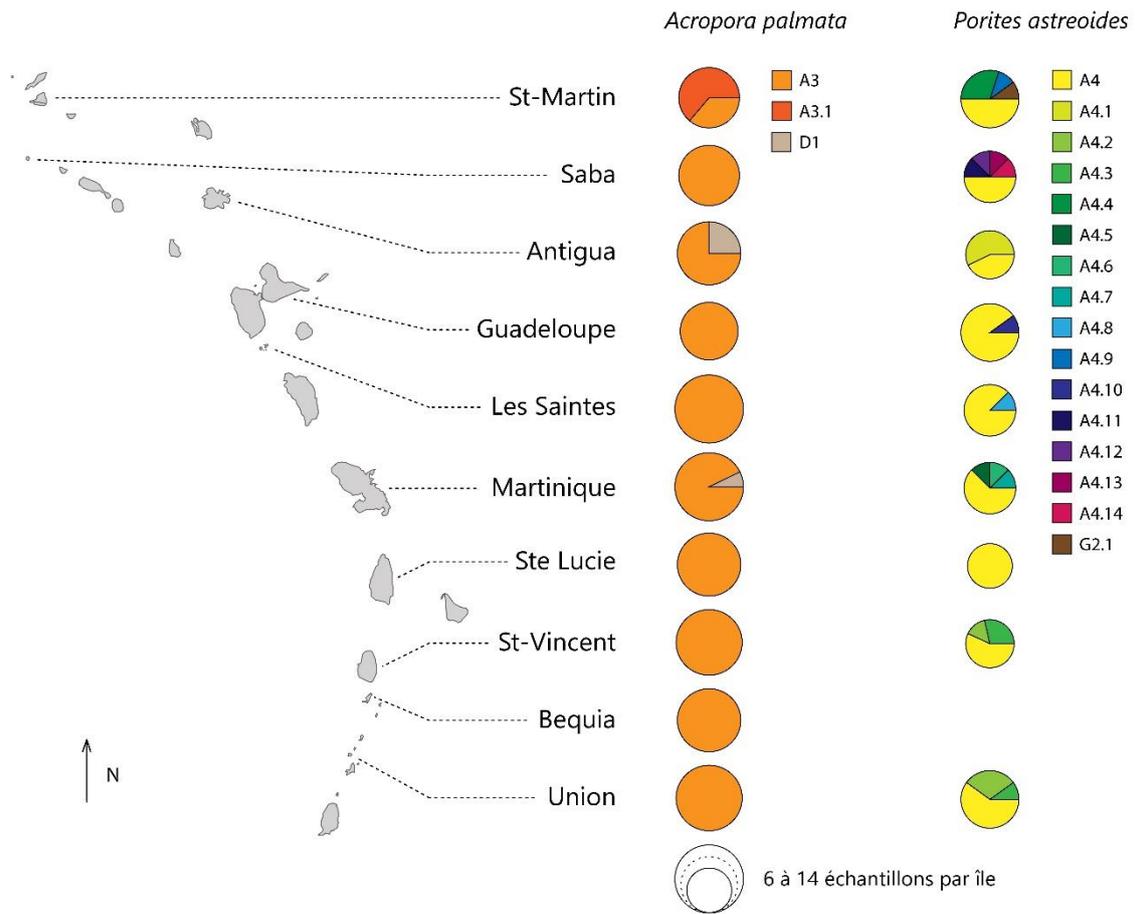


Figure III.9. Carte d'occurrence des différents haplotypes de *Symbiodinium* associés aux colonies d'*Acropora palmata* et de *Porites astreoides* échantillonnées sur 10 îles des Petites Antilles.

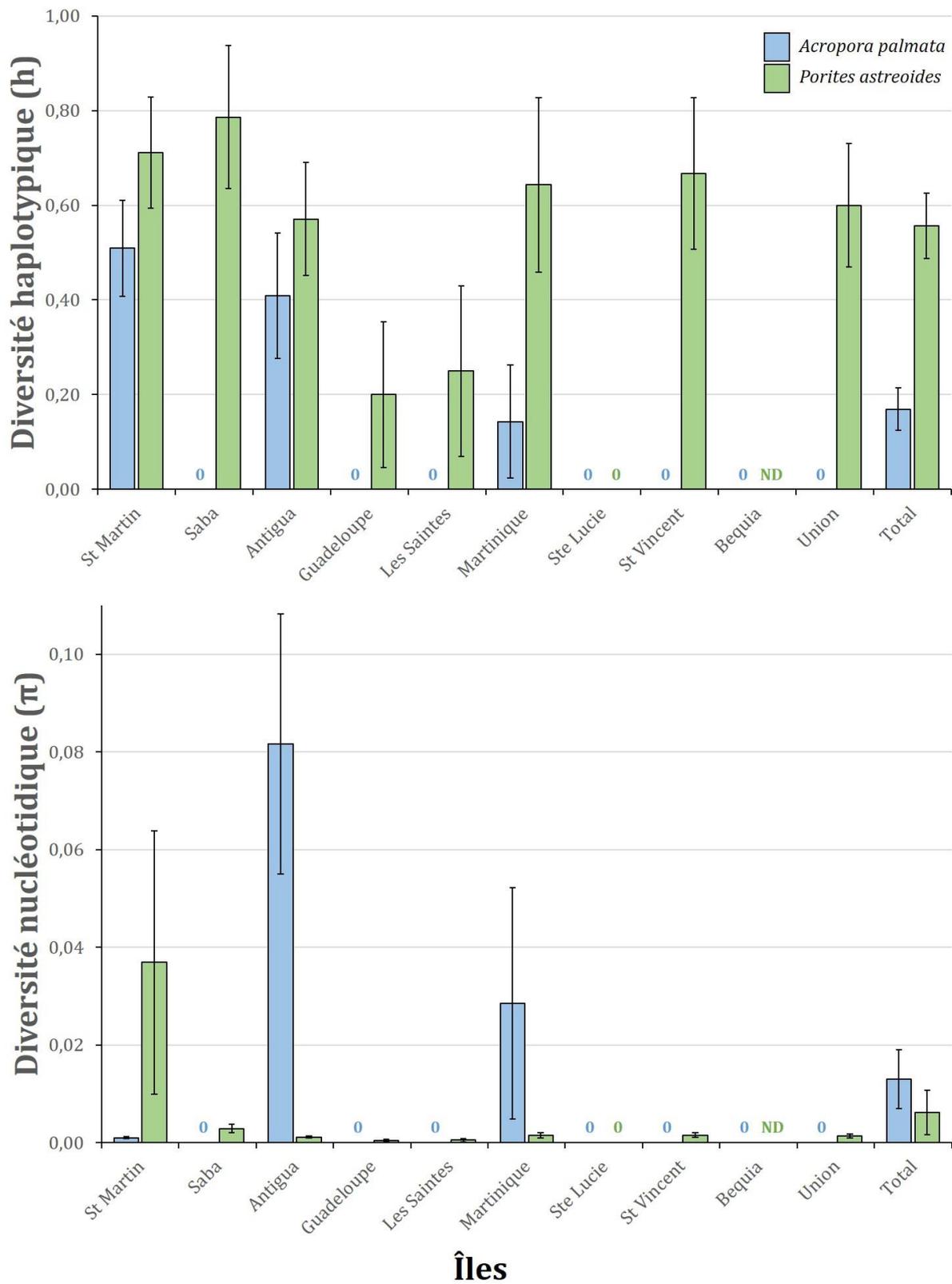


Figure III.10. Diversité haplotypique (h) et diversité nucléotidique (π) par île prospectée pour les espèces *Acropora palmata* et *Porites astreoides*. ND : Non disponible.

3.2.2.1. Diversité pour *Acropora palmata*

À partir des 124 séquences conservées pour les analyses, 3 haplotypes issus de 2 sous-clades, A3 et D1, ont été identifiés (Tableau III.6). L'haplotype A3 identifié correspond au sous-clade A3 de *Symbiodinium* (*Symbiodinium sp.* A3 'fitti'; identifiant GENBANK : [KF740695]; Jeong et al. 2014). La séquence correspondant à l'haplotype A3.1 diffère de la séquence de l'haplotype A3 par une seule substitution nucléotidique (Figure III.8). Du fait de cette faible divergence nucléotidique, les localités ne présentant que des échantillons pour lesquels les haplotypes A3 et A3.1 ont été identifiés telles que le site PAC23 et l'île de Saint-Martin sur laquelle il est situé ont présenté des estimations de diversité nucléotidique faibles (Tableau III.6; Figure III.10). L'haplotype D1 identifié correspond au sous-clade D1 de *Symbiodinium* (*Symbiodinium sp.* D1; identifiant GENBANK : [KJ801955]; Panithanarak 2015). Les localités PAC22 à Antigua et PAC04 en Martinique pour lesquelles les haplotypes A3 et D1 ont été identifiés en même temps ont présenté les valeurs de diversité nucléotidique les plus fortes, du fait de la divergence nucléotidique importante entre des séquences haplotypiques relatives à des clades différents de *Symbiodinium* (Tableau III.6 et Figure III.10). Sur la totalité des 124 séquences conservées pour les analyses, la grande majorité (n = 120; 97%) appartient au sous-clade A3 et seules 4 séquences appartiennent au sous-clade D1. L'haplotype A3 (n = 113) a été retrouvé sur l'ensemble des 10 îles prospectées alors que l'haplotype A3.1 (n = 7) n'a été détecté que sur deux sites de l'île de Saint-Martin (Tableau III.6 et Figure III.9). L'haplotype A3 a été détecté pour tous les sites échantillonnés à l'exception du site de Trou David à Saint-Martin où seul l'haplotype A3.1 a été identifié pour les 4 échantillons qui y ont été prélevés. L'haplotype A3.1 a également été détecté pour 3 des 6 échantillons du récif Tintamarre II sur l'île de Saint-Martin. L'haplotype D1 a été détecté pour 3 des 4 échantillons prélevés sur le site de Shipstern Point à Antigua et pour l'un des deux échantillons prélevés sur le site de l'îlet Ramier en Martinique. Seules les 3 îles de Saint-Martin, Antigua et la Martinique ont présenté un haplotype de *Symbiodinium* de plus que l'haplotype A3 retrouvé sur l'ensemble des 10 îles échantillonnées (Figure III.9). Par conséquent, ces trois îles ont présenté les plus fortes estimations de richesse haplotypique (de 0,08 à 0,1; Tableau III.6) et de diversité haplotypique (de 0,143 à 0,509; Tableau III.6 et Figure III.10). Les autres îles avec 1 seul haplotype de défini ont présenté des valeurs de richesse haplotypique, diversité haplotypique et diversité nucléotidique nulles (Tableau III.6).

3.2.2.2. Diversité pour *Porites astreoides*

À partir des 74 séquences conservées et analysées, 16 haplotypes appartenant à 2 sous-clades, A4 et G2, ont été identifiés (Tableau III.7). L'haplotype A4 correspond au sous-clade A4 de *Symbiodinium* (*Symbiodinium sp.* A4; identifiant GENBANK : [KF740696]; Jeong et al. 2014). Les séquences des haplotypes nommés de A4.1 à A4.10 diffèrent d'une seule substitution

nucléotidique de la séquence de l'haplotype A4 et les séquences des haplotypes A4.11 à A4.14 de 2 mutations nucléotidiques de la séquence de l'haplotype A4 (Figure III.8). Du fait de la faible divergence nucléotidique entre ces séquences haplotypiques, les localités qui n'ont présenté que des haplotypes relatifs au sous-clade A4 ont présenté des estimations de diversité nucléotidique faibles (Tableau III.7 et Figure III.10). La séquence de l'haplotype G2.1 diffère d'une substitution nucléotidique de la séquence de référence qui correspond au sous-clade G2 (identifiant GENBANK : [GU219512] ; Hill et al. 2011 ; Pochon et al. 2014). Étant donnée la divergence nucléotidique importante entre des séquences haplotypiques relatives à des clades différents de *Symbiodinium*, le site PAC25 et l'île de Saint-Martin sur laquelle il est situé pour lesquels les haplotypes A4 et G2.1 ont été identifiés en même temps, ont présenté les valeurs de diversité nucléotidique les plus fortes (pour PAC25 : $\pi = 0,070 \pm 0,042$; pour Saint-Martin : $\pi = 0,037 \pm 0,027$), (Tableau III.7 et Figure III.10). Sur l'ensemble des 74 séquences conservées, la quasi-totalité ($n = 73$) appartiennent au clade A, et une seule séquence appartient au clade G. L'haplotype A4 a été identifié pour l'ensemble des 9 îles et des 17 sites prospectés lors de l'échantillonnage de *Porites astreoides* dans les Petites Antilles (Figure III.9). L'haplotype A4.1 a été identifié dans 4 échantillons prélevés sur deux sites de l'île d'Antigua, Nanton Point ($n = 3$) et Shipstern Point ($n = 1$) (Figure III.9). L'haplotype A4.2 a été détecté dans 4 échantillons répartis sur deux îles : à Saint-Vincent sur le site de Châteaubelair Island ($n = 1$) et à Union sur le site de Rapid Point ($n = 3$) (Figure III.9). L'haplotype A4.3 a été défini dans 3 échantillons répartis sur les îles de Saint-Vincent avec le site de Châteaubelair Island ($n = 2$) et d'Union avec le site de Rapid Point ($n = 1$) (Figure III.9). L'haplotype A4.4 retrouvé trois fois a été identifié sur le seul site de Tintamarre I de l'île de Saint-Martin (Figure III.9). Les 10 haplotypes répertoriés de A4.5 à A4.14 n'ont été identifiés qu'une fois chacun (Figure III.9). Pour Saba, l'île présentant les plus fortes estimations de richesse et diversité haplotypiques ($H = 0,57$ et $h = 0,786 \pm 0,151$), 8 échantillons ont été prélevés sur un seul site et 5 haplotypes ont été définis (Tableau III.7 ; Figure III.10). Les autres îles pour lesquelles entre 2 et 4 haplotypes ont été définis, ont présentés des valeurs de richesse et de diversité haplotypiques moindres (Tableau III.7 ; Figure III.10). Sainte-Lucie, la seule île avec un unique haplotype identifié, a présenté des valeurs de richesse haplotypique, de diversité haplotypique et de diversité nucléotidique nulles (Tableau III.7 ; Figure III.10).

3.2.3. Diversité pour l'ensemble des huit espèces coralliennes étudiées

Les *Symbiodinium* de clade A ont été retrouvés en association symbiotique avec deux genres coralliens : *Acropora* et *Porites*. Le sous-clade A3 a uniquement été identifié pour la quasi-totalité des échantillons relatifs aux espèces du genre *Acropora* : *A. cervicornis*, *A. palmata* et *A. prolifera* (*Symbiodinium* sp. A3 'fitti' ; identifiants GENBANK : cp23S : [KF740695] et nr28S : [KF364601] ; Jeong et al. 2014). Le sous-clade A4 a été détecté pour l'espèce *Porites astreoides*

(*Symbiodinium* sp. A4 ; identifiant GENBANK : [KF740696] ; Jeong et al. 2014). Les espèces *Porites divaricata* et *P. furcata* ont été retrouvées en association symbiotique avec un autre sous-clade de *Symbiodinium* de clade A qui n'a pas encore été classé dans la phylogénie des *Symbiodinium* et qui a déjà été décrit chez l'espèce d'anémone *Aiptasia pallida* (identifiant GENBANK : [AY035404] ; Santos et al. 2002). Les *Symbiodinium* de clade B ont été retrouvés en association avec l'espèce *Acropora cervicornis* et les espèces du genre *Pseudodiploria* : *P. clivosa* et *P. strigosa*. Les séquences relatives aux deux échantillons d'*Acropora cervicornis* de l'îlet Fajou pour lesquels le clade B a été détecté ont présenté une différence de 4 nucléotides avec des séquences de référence correspondant au sous-clade B2, ne permettant pas de conclure avec certitude sur la nature du sous-clade B ainsi identifié (*Symbiodinium* sp. B2 ; identifiant GENBANK : [JN558060] ; Pochon et al. 2012). Le sous-clade B1 a été retrouvé pour les deux espèces de *Pseudodiploria* étudiées (*Symbiodinium* sp. B1 ; identifiant GENBANK : [JN557992] ; Pochon et al. 2012). L'un des deux échantillons de *Pseudodiploria clivosa* a permis d'obtenir une séquence haplotypique qui diffère de la séquence de référence de l'haplotype B1 par quatre substitutions nucléotidiques. Cela ne permet pas de conclure de façon certaine sur l'identification du sous-clade B ainsi détecté. Quatre échantillons d'*Acropora palmata* provenant du site de Shipstern Point à Antigua et du site de l'îlet Ramier en Martinique ont permis d'identifier le sous-clade D1 (*Symbiodinium* sp. D1 ; identifiant GENBANK : [KJ801955] ; Panithanarak 2015). Un échantillon de *Porites astreoides* prélevé sur le site du Trou David à Saint-Martin a permis d'obtenir une séquence nucléotidique différant d'un seul nucléotide d'une séquence de référence codant pour le sous-clade G2 décrit précédemment chez l'espèce d'éponge caraïbe *Cliona caribbaea* (identifiant GENBANK : [GU219512] ; Hill et al. 2011 ; Pochon et al. 2014).

La Figure III.11 de la page suivante illustre les liens phylogénétiques entre les séquences de référence GENBANK utilisées et les séquences relatives au marqueur cp23S, obtenues pour les échantillons des 8 espèces coralliennes caraïbes étudiées des genres *Acropora*, *Porites* et *Pseudodiploria*. Bien que présentant des topologies similaires, il n'a pas été possible d'obtenir un arbre phylogénétique consensus à travers les deux méthodes utilisées (« maximum de vraisemblance » et bayésienne) en considérant l'ensemble des haplotypes minoritaires identifiés correspondants au clade A, nommés A3.1 pour *Acropora palmata* et A4.1 à A4.14 pour *Porites astreoides*. À la Figure III.11 qui illustre l'arbre phylogénétique obtenu avec la méthode bayésienne, les valeurs de fiabilité relatives à l'arbre obtenu par la méthode du maximum de vraisemblance ont néanmoins été données à titre informatif lorsque les constructions de branches étaient communes aux arbres obtenus avec les deux méthodes utilisées.

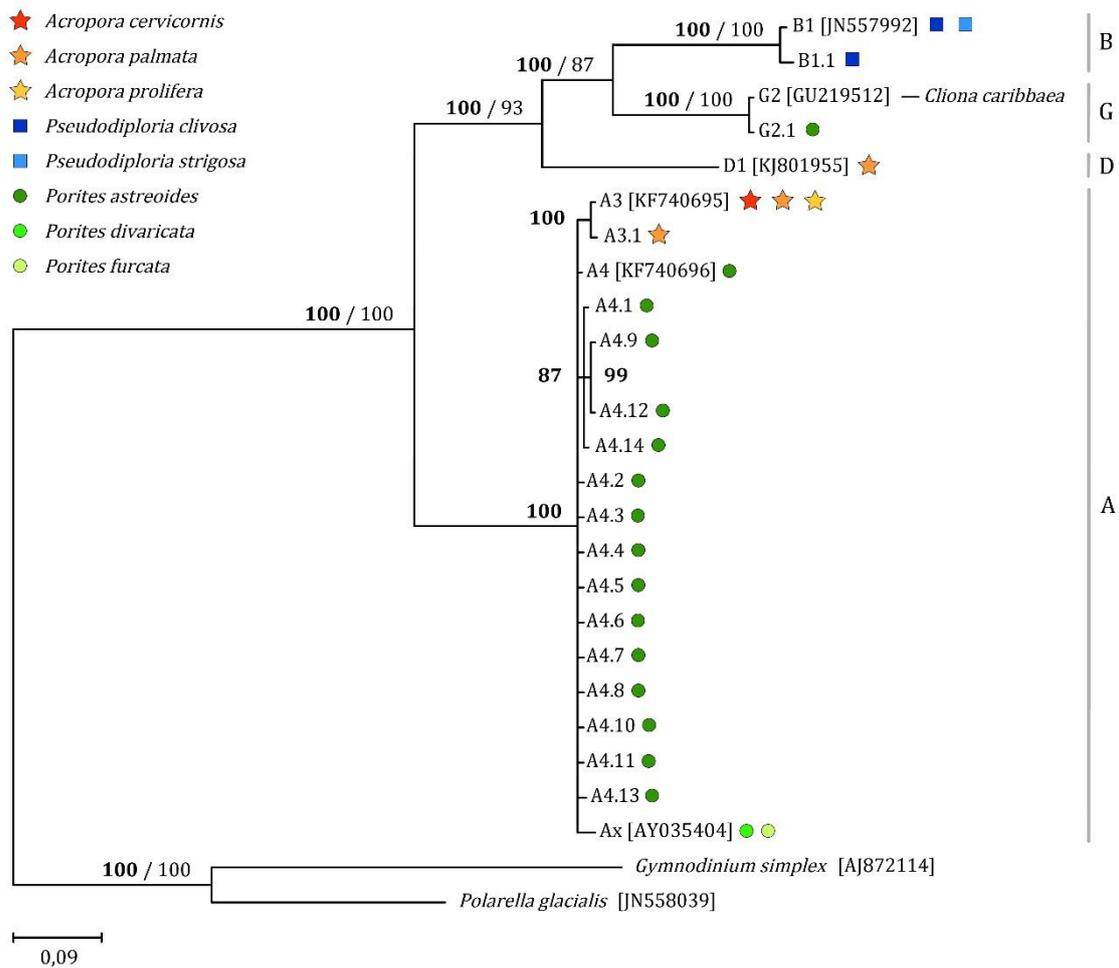


Figure III.11. Arbre phylogénétique pour le genre *Symbiodinium* construit à partir des séquences haplotypiques de la région 23S de l'ADN ribosomique chloroplastique des échantillons de 8 espèces coralliennes caraïbes.

Les nombres aux nœuds représentent les résultats du calcul de probabilités postérieures par approche bayésienne (en gras, à gauche) et du calcul de 'bootstrap' par approche du maximum de vraisemblance (à droite). Chaque nombre entre crochets représente un identifiant GENBANK. Les espèces coralliennes hôtes pour lesquelles les séquences haplotypiques ont été obtenues dans cette étude sont représentées par les icônes colorées. La séquence de référence GENBANK relative au sous-clade G2 a été obtenue à partir d'un échantillon de l'espèce hôte *Cliona caribbaea*. Les séquences de référence GENBANK relatives aux taxons *Gymnodinium simplex* et *Polarella glacialis* ont été utilisées afin d'enraciner l'arbre phylogénétique.

4. Discussion

4.1. Description des associations symbiotiques observées par genre corallien

À partir de l'ensemble des échantillons analysés provenant de colonies coralliennes de 8 espèces caraïbes échantillonnées dans les Petites Antilles, les clades de *Symbiodinium* A, B, D, G ont été identifiés.

4.1.1. Pour les espèces du genre *Acropora*

4.1.1.1. Prédominance d'une association symbiotique avec le sous-clade A3

Les échantillons de coraux caraïbes du genre *Acropora* qui ont été analysés, ont révélé des associations symbiotiques avec les clades A, B et D de *Symbiodinium*.

Les *Symbiodinium* de clade A, détectés dans tous les échantillons d'*Acropora* provenant de Guadeloupe sans distinction de la période d'échantillonnage ou des localités et également dans la quasi-totalité des échantillons d'*Acropora palmata* prélevés dans les Petites Antilles, ont été identifiés comme étant de type A3. Des résultats qui ne sont pas présentés ici concernant des échantillons analysés par PCR et séquençage direct des trois espèces d'*Acropora* de la Caraïbe et provenant de Guadeloupe, de Saint-Martin et de Saint-Barthélemy ont également confirmé cette observation. La seule étude similaire précédemment réalisée sur le taxon hybride *Acropora prolifera* avait également détecté le sous-clade A3 (Bowden-Kerby et Carne 2012). Ces résultats montrent que les coraux du genre *Acropora* des Petites Antilles présentent des associations symbiotiques relativement fidèles et stables avec la lignée A3 de *Symbiodinium*, en particulier dans les environnements peu profonds prospectés ici, comme cela a été décrit dans de précédentes études réalisées dans le reste de la Caraïbe (Baker et al. 1997 ; LaJeunesse 2002 ; Thornhill et al. 2006 ; Correa et al. 2009 ; Baums et al. 2010 ; Bowden-Kerby et Carne 2012 ; Lirman et al. 2014).

Toutefois, pour l'espèce *Acropora palmata*, des colonies provenant des sites de Shipstern Point à Antigua et de l'îlet Ramier en Martinique ont aussi permis de mettre en évidence une association avec le sous-clade D1. Cette association symbiotique particulière avec la lignée D1 n'est pas la première observation d'une association symbiotique entre le clade D et les espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* (Correa et al. 2009 ; Bowden-Kerby et Carne 2012 ; Lirman et al. 2014), mais c'est la première fois qu'elle est décrite dans la région des Petites Antilles. Deux échantillons d'*Acropora cervicornis* provenant du site de l'îlet Fajou en Guadeloupe ont permis de mettre en évidence une association du clade A (de type A3) avec le clade B dans des proportions relativement comparables (en quantité de copies de gène 28S de *Symbiodinium*). Bien que peu observées, des associations symbiotiques mixtes incluant ainsi le clade A et le clade B ont déjà été

mises en évidence chez *Acropora cervicornis* dans les Bahamas et en République Dominicaine (Thornhill et al. 2006 ; Lirman et al. 2014).

L'espèce *Acropora cervicornis* a également été décrite en association symbiotique avec le clade C de *Symbiodinium* au Panama, aux Bahamas, en Floride et en République Dominicaine, bien que cette symbiose n'ait pas ici été observée avec les échantillons analysés (Baker et al. 1997 ; LaJeunesse 2002 ; Lirman et al. 2014). Les associations symbiotiques entre des *Symbiodinium* de clade C et des coraux caraïbes, notamment avec l'espèce *Acropora cervicornis*, semblent être plus couramment observées pour des colonies échantillonnées à de plus grandes profondeurs que celles prospectées dans cette étude (Baker et al. 1997 ; Toller et al. 2001 ; LaJeunesse 2002 ; Finney et al. 2010 ; Serrano et al. 2016). Par exemple, les *Symbiodinium* de clade C ont été détectés pour des colonies d'*A. cervicornis* échantillonnées à partir de 9 mètres de profondeur (Baker et al. 1997 ; LaJeunesse 2002). Dans le même ordre d'idée, les profils de clades de *Symbiodinium* retrouvés au sein d'une même colonie peuvent varier en fonction de la partie de la colonie qui est échantillonnée (Rowan et al. 1997 ; Stat et al. 2006 ; Kemp et al. 2015). Une étude récente a par exemple montré que les clades de *Symbiodinium* A et B étaient principalement retrouvés au niveau des zones sommitales des colonies coralliennes d'*Orbicella faveolata* alors que le clade C était plus généralement retrouvé sur les côtés moins exposés à la lumière (Kemp et al. 2015). La stratégie de prélèvement d'un seul échantillon sur l'extrémité apicale d'une branche et ce, pour des colonies coralliennes retrouvées à de relativement faibles profondeurs pourraient expliquer que le clade C de *Symbiodinium* n'ait pas été détecté en association avec l'espèce *A. cervicornis*. Afin de vérifier si l'absence de détection du clade C dans les échantillons des Petites Antilles provient bien d'une influence de la stratégie d'échantillonnage et non d'une spécificité géographique, il serait nécessaire de prélever des échantillons de colonies installées à de plus grandes profondeurs.

L'analyse de 132 échantillons d'*Acropora* de Guadeloupe (*A. palmata* : n = 96, *A. cervicornis* : n = 26 ; *A. prolifera* : n = 10) par qPCR n'a révélé aucune association symbiotique de ces 3 taxons avec des clades cryptiques de *Symbiodinium* qui auraient pu être présents en très faible quantité. Or, en opposition avec ces résultats, des études précédentes relatives aux communautés de *Symbiodinium* associées aux espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* avaient permis de révéler des associations symbiotiques avec le clade A de *Symbiodinium* dominant et les clades B, C et D cryptiques (Correa et al. 2009 ; Bowden-Kerby et Carne 2012 ; Silverstein et al. 2012 ; Lirman et al. 2014). Les dynamiques d'évolution des communautés de *Symbiodinium* au sein des hôtes coralliens sont encore mal connues. Des différenciations éventuelles des dynamiques symbiotiques pourraient ainsi être influencées par de nombreux facteurs environnementaux ou même génétiques pour des populations coralliennes issues de différentes localités. D'une part, les colonies coralliennes analysées lors des études précédentes étaient toutes issues de localités

distantes de la Guadeloupe : Panama (Correa et al. 2009 ; Silverstein et al. 2012), Belize (Correa et al. 2009 ; Bowden-Kerby et Carne 2012 ; Silverstein et al. 2012), Bahamas (Silverstein et al. 2012), Floride (Lirman et al. 2014) et République Dominicaine (Lirman et al. 2014). D'autre part, une différenciation génétique entre les populations d'*A. palmata* situées à l'ouest de la région portoricaine et celles situées à l'est a été mise en évidence, divisant ainsi la région caraïbe en deux provinces phylogéographiques pour l'espèce *A. palmata* (Baums et al. 2005, 2006a, 2006b ; Mège et al. 2014). Ainsi, en plus d'une différenciation du contexte géographique *sensu stricto* entre les localités étudiées, alors que les îles des Petites Antilles telles que la Guadeloupe font partie de la province définie à l'est, les localités prospectées dans les études précédentes étaient toutes comprises dans la province ouest. Dans le cadre d'une telle division phylogéographique entre les populations de l'espèce *A. palmata*, il ne faudrait pas sous-estimer l'importance du contexte géographique quant à une possible dynamique différenciée des communautés de *Symbiodinium* entre les provinces est et ouest. Néanmoins, une analyse de colonies issues d'autres localités des Petites Antilles devraient être réalisée afin de confirmer ou infirmer cette hypothèse. Pour l'espèce *A. palmata*, une plus faible diversité génétique a été mise en évidence pour les populations situées dans les Petites Antilles que pour les populations comprises dans la province phylogéographique ouest (cf. Chapitre II). En ce qui concerne, l'espèce *A. cervicornis*, peu de colonies coralliennes ont été observées dans les Petites Antilles (cf. Chapitre II). Ainsi, l'association de communautés de *Symbiodinium* qui semblent peu diversifiées avec des colonies coralliennes issues de populations génétiquement peu diversifiées dans la province est en comparaison avec les populations de la province ouest, suggère que les populations des Petites Antilles sont probablement plus vulnérables et moins résilientes aux éventuelles perturbations environnementales dans la province est que dans la province ouest.

4.1.1.2. Variations des quantités de *Symbiodinium*

Les quantités de *Symbiodinium* exprimées en copies de gène 28S sont relatives à chaque lignée de symbiontes et ne peuvent pas être directement assimilées à une quantité « d'organisme » si un comptage de ces algues unicellulaires n'a pas été réalisé en parallèle (Mieog et al. 2007). Néanmoins, la normalisation de la quantité d'algues symbiotiques exprimée en copies de gène 28S par une valeur propre à l'hôte corallien du même échantillon permet de comparer les quantités de *Symbiodinium* obtenues pour des échantillons différents dès lors que la même lignée de *Symbiodinium* est considérée (Mieog et al. 2007 ; Rouzé et al. 2017). À l'exception des deux échantillons d'*A. cervicornis* de l'îlet Fajou pour lesquels des *Symbiodinium* des clades A et B étaient associés, le sous-clade A3 a donc été détecté seul pour l'ensemble des colonies d'*Acropora* échantillonnées en Guadeloupe et analysées par qPCR, rendant ainsi possible la comparaison des quantités de *Symbiodinium* estimées pour la quasi-totalité des échantillons.

Sur l'ensemble des échantillons analysés et quelles que soient les conditions étudiées, des variations importantes des quantités estimées de *Symbiodinium* de type A3 ont été observées et cela même lorsque des colonies clonales (avec le même patrimoine génétique) de la même espèce corallienne ont été échantillonnées à une même date et sur un même site. Or, puisque la majorité des études ont cherché à identifier les communautés symbiotiques plutôt qu'à les quantifier, les facteurs et les processus qui influencent les densités de *Symbiodinium* au sein des colonies coralliennes sont ainsi encore mal connus (Cunning et Baker 2013, 2014). Une interaction dynamique complexe entre de nombreux facteurs biotiques et abiotiques semble ainsi pouvoir donner lieu à une importante variabilité spatio-temporelle des densités de *Symbiodinium* que ce soit à petite échelle, au sein même d'une seule colonie corallienne, ou à plus grande échelle, à travers les récifs (Cunning et Baker 2014). Néanmoins, il a été admis que les densités de *Symbiodinium* chez les coraux sont en partie déterminées par les conditions environnementales (Dustan 1979 ; Brown et al. 1999 ; Fagoonee et al. 1999 ; Cunning et Baker 2014 ; Cunning et al. 2015). De plus, les facteurs environnementaux mis en cause lors des phénomènes de blanchissement corallien agissent nécessairement sur les communautés de *Symbiodinium* (Glynn 1993 ; Kushmaro et al. 1996 ; Hoegh-Guldberg 1999 ; Douglas 2003 ; Eakin et al. 2010 ; Cunning et Baker 2013). Il aurait ainsi pu être opportun de caractériser chacun des sites aux différentes périodes d'échantillonnage avec certains paramètres physico-chimiques et biologiques tels que des variables climatologiques (éclairage, pluviométrie, température), des paramètres liés à l'état d'eutrophisation des milieux (turbidité ; sédimentation ; concentrations en certains nutriments : ammonium, phosphates, nitrates, nitrites, silicates ; teneur en chlorophylle), la présence de certains pathogènes (*Vibrio* sp.) ou encore de polluants (pesticides, hydrocarbures). Cette étude a toutefois permis de mettre en évidence des variations significatives des quantités de *Symbiodinium* du sous-clade A3 chez les espèces caraïbes du genre *Acropora* lorsque les facteurs temporel, spatial et taxonomique ont été considérés.

- Variations génotypiques

La comparaison des quantités de *Symbiodinium* de clade A estimées pour des colonies clonales d'*A. palmata* de différents génotypes (= genets) sur le site de la Caye à Dupont a permis d'appréhender pour la première fois l'influence du facteur génétique. Pour *A. palmata*, les quantités moyennes estimées en *Symbiodinium* entre deux genets et à une même période ont varié au minimum d'un facteur 1,3 (G2 < G3 en 2011) et au maximum d'un facteur 4 (G1 < G2 en 2014). Alors qu'une différence significative des quantités de *Symbiodinium* a été mise en évidence entre des colonies clonales de différents genets avec des échantillons prélevés en 2011, ce n'était pas le cas avec des échantillons prélevés en 2014 pour les mêmes genets. Parmi les trois genets comparés, deux d'entre eux n'étaient représentés que par 2 et 3 colonies, les résultats ainsi

obtenus sont donc à interpréter avec précaution. D'autant plus que les quantités en *Symbiodinium* estimées en 2014 pour les colonies clonales du genet majoritaire d'*A. palmata* G1 (n = 11) ont beaucoup varié, jusqu'à atteindre un facteur de 44,1 entre les estimations les plus extrêmes. Un nombre plus important et homogène de colonies clonales de différents genets devrait ainsi être considéré afin de pouvoir tirer une conclusion pertinente quant à l'éventuelle influence du facteur génétique sur les quantités de *Symbiodinium* hébergées.

- Variations temporelles

Les quantités de *Symbiodinium* de clade A ont significativement varié entre 2011 et 2014 pour les deux espèces, *A. cervicornis* et *A. palmata*. Alors que pour l'espèce *Acropora palmata*, les quantités moyennes d'algues symbiotiques ont diminué dans le temps d'un facteur 5,8, elles ont à l'inverse augmenté pour *Acropora cervicornis* d'un facteur 13,4 pendant cet intervalle de 30 mois. À titre indicatif, les facteurs de comparaison temporelle ainsi estimés pour chacune des deux espèces entre 2011 et 2014 sont supérieurs aux facteurs de comparaison génotypique estimés entre les différents genets d'*A. palmata* quelle que soit la période d'échantillonnage (au maximum d'un facteur 4 entre G1 et G2 en 2014). Par ailleurs, les quantités de *Symbiodinium* n'ont pas évolué de la même manière au cours du temps pour chacune de ces deux espèces. Les coraux peuvent activement réguler leurs populations symbiotiques en expulsant continuellement des symbiontes, de manière à tendre vers une densité optimale en symbiontes en fonction du contexte environnemental et des types de symbiontes hébergés (Yamashita et al. 2011 ; Cunning et Baker 2014 ; Cunning et al. 2015). La première hypothèse possible serait qu'à défaut de présenter la même nature d'association symbiotique avec le sous-clade A3, ces deux espèces ne présenteraient pas les mêmes dynamiques d'évolution des quantités de *Symbiodinium* en fonction des fluctuations des conditions environnementales. Cependant, il ne faut pas sous-estimer la grande variabilité spatio-temporelle des facteurs abiotiques et cela même à l'échelle d'un récif, ne serait-ce qu'en termes d'intensité lumineuse par exemple (Brakel 1979 ; Cunning et Baker 2014). Une régulation des densités en symbiontes par les colonies coralliennes est ainsi perpétuellement engagée afin de parvenir à une abondance optimale en *Symbiodinium* relative aux conditions abiotiques qui sont continuellement changeantes (Cunning et Baker 2014). Par ailleurs, certains facteurs environnementaux tels que la lumière, la température, les nutriments, la salinité, influenceraient aussi directement les dynamiques symbiotiques en fonction des optima propres aux lignées de *Symbiodinium* (Brown et al. 1999 ; Fagoonee et al. 1999 ; Cunning et Baker 2014). Alors que la première période d'échantillonnage pour les espèces *Acropora palmata* et *A. cervicornis* a eu lieu conjointement en décembre 2011 à la fin de la saison humide appelée aussi « hivernage », la seconde période d'échantillonnage environ 30 mois après, a eu lieu en juillet 2014 pour *A. cervicornis* et en septembre 2014 pour l'espèce *A. palmata*, respectivement en début

et milieu de saison humide. Bien qu'il n'y ait qu'un écart de deux mois, les mois de juillet et de septembre ne sont pas caractérisés exactement par les mêmes valeurs de variables climatiques⁷ (Figure III.12). En effet, alors que les mois de juillet et de septembre sont notamment caractérisés par des valeurs relativement comparables de durée mensuelle moyenne d'ensoleillement (juillet : 198,3 h et septembre : 200,6 h) et de températures de l'air mensuelles moyennes minimales et maximales (juillet : min. : 24,3°C, max. : 31,6°C ; septembre : min. : 23,8°C, max. : 31,7°C), les valeurs de précipitations mensuelles moyennes sont par exemple relativement différentes (juillet : 129,6 mm et septembre : 206,2 mm).

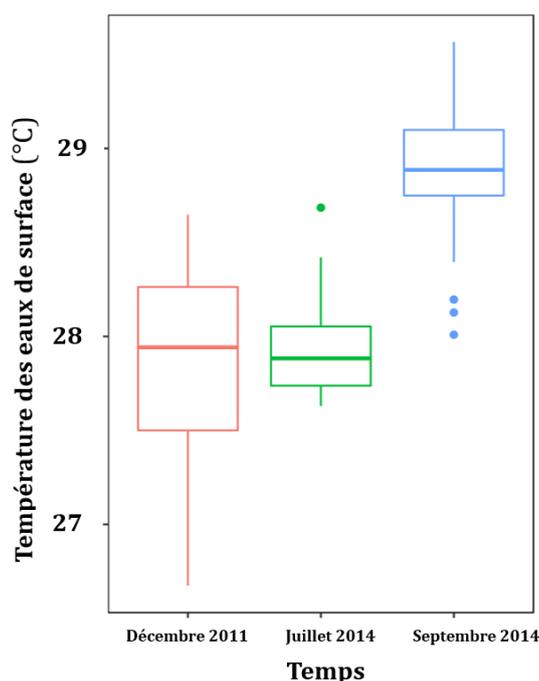


Figure III.12. Moyennes mensuelles des températures de surface de la mer sur le site de la Caye à Dupont pour les trois mois d'échantillonnage : décembre 2011, juillet 2014 et septembre 2014 obtenues à partir de données satellitaires disponibles sur le site de la NOAA (*National Oceanic and Atmospheric Administration*).

De la même manière, les moyennes mensuelles des températures de surface de la mer pour le site de la Caye-à-Dupont ont relativement varié entre les trois mois d'échantillonnage (Figure III.12). Les températures des eaux de surface sont mesurées par satellite dans les premiers millimètres de la mer et ne représentent donc pas directement les températures de l'eau auxquelles sont confrontées les colonies coralliennes. Néanmoins, les températures des eaux de surface de la mer sont influencées par plusieurs paramètres climatiques tels que l'ensoleillement

⁷ Les données climatiques mentionnées ici ont été consultées sur le site www.meteofrance.gp et sont issues de la station météorologique du Raizet aux Abymes, qui se trouve être la plus proche du site de la Caye à Dupont (12 km environ).

ou les précipitations. De ce fait, des différences de températures moyennes des eaux de surface entre les trois mois d'échantillonnage illustrent également des variations climatiques auxquelles les colonies coralliennes du site de la Caye à Dupont ont été soumises. Il est ainsi apparent que les mois de juillet et septembre 2014 n'ont pas été soumis aux mêmes conditions climatiques.

Bien qu'observées dans une toute autre région du monde, des fluctuations saisonnières des densités en *Symbiodinium* ont été observées pour 4 espèces coralliennes à Phuket (Thaïlande) pour lesquelles le nombre d'algues symbiotiques était maximal à la fin de la saison humide en novembre (Brown et al. 1999). Ainsi, une seconde hypothèse alternative pour expliquer des évolutions inverses dans le temps des quantités en *Symbiodinium* estimées pour ces deux espèces, serait que la dynamique d'évolution des quantités de *Symbiodinium* est rapide, probablement à une échelle de temps de quelques jours seulement (Brown et al. 1999 ; Cunning et Baker 2014). Ainsi, un décalage de quelques semaines entre deux échantillonnages ne peut être négligeable, et cela même si la dynamique d'évolution dans le temps devait initialement être observée pour une durée totale de 30 mois. Sans même considérer d'autres facteurs, l'impact d'un différentiel en précipitation sur un récif peu profond pourrait faire fluctuer certains paramètres qui définissent les conditions environnementales telle la turbidité par exemple. Afin d'appréhender la vitesse à laquelle les quantités de *Symbiodinium* sont susceptibles d'évoluer, un suivi temporel avec une fréquence de prélèvement de micro-échantillons, quotidienne voire même plusieurs fois par jour, pourrait être réalisé sur une courte période (Kemp et al. 2008). Il serait également possible d'observer les dynamiques saisonnières des quantités de *Symbiodinium* pour les espèces *Acropora* avec un suivi de colonies sur une période minimale d'un an. Coupler de telles études sur la dynamique des quantités de *Symbiodinium* avec des mesures *in situ* de la capacité photosynthétique des colonies coralliennes en utilisant la méthode de PAM-fluorométrie pourrait être également intéressant (Warner et Berry-Lowe 2006).

- Variations spatiales entre différents sites de Guadeloupe

Une différence significative des quantités en *Symbiodinium* de type A3 a été observée pour des colonies d'*Acropora palmata* issues de 7 sites distincts de Guadeloupe. Néanmoins, certains sites ont présenté des quantités de *Symbiodinium* comparables et deux groupes ont pu être distingués. Les colonies d'*Acropora palmata* des sites de l'Anse Laborde, de la Caye à Dupont et de l'îlet Fajou ont présenté des quantités moyennes de *Symbiodinium* comparables entre elles et inférieures, d'un facteur 11,5 en moyenne, aux quantités de *Symbiodinium* estimées pour les colonies des sites de l'Anse Maurice, de l'îlet Gosier, du Moule et de la Pointe des Châteaux également comparables entre elles. Tous les sites ont été échantillonnés en moins d'un mois entre le 12 septembre pour Le Moule et le 10 octobre 2014 pour l'îlet du Gosier sans qu'il n'y ait de corrélation temporelle entre la proximité des dates d'échantillonnage et les quantités de

Symbiodinium estimées entre les sites. De même que pour les variations temporelles, il ne faut pas sous-estimer les variations spatiales des facteurs environnementaux qui pourraient influencer les densités en symbiontes pour des sites différents, voire même à l'échelle d'un unique récif (Brakel 1979 ; Cunning et Baker 2014). Alors que les températures observées des eaux de surface de la mer entre les différents sites (en considérant leurs jours d'échantillonnage respectifs) ont varié de 28,5 à 29,2 °C ; il ne semble pas qu'il y ait de corrélation évidente entre les quantités respectives de symbiontes qui ont été estimées et la température des eaux de surface de la mer sur chaque site au jour d'échantillonnage (Figures II.13 et II.14). Sous réserve que les températures de surface de la mer puissent être utilisées comme un indicateur global des variations climatiques journalières pour chaque site, il se peut que les dynamiques de variation des quantités de *Symbiodinium* en réponse à des variations des conditions climatiques ne soient pas perceptibles à une échelle journalière ou bien que des facteurs autres que climatiques soient à considérer.

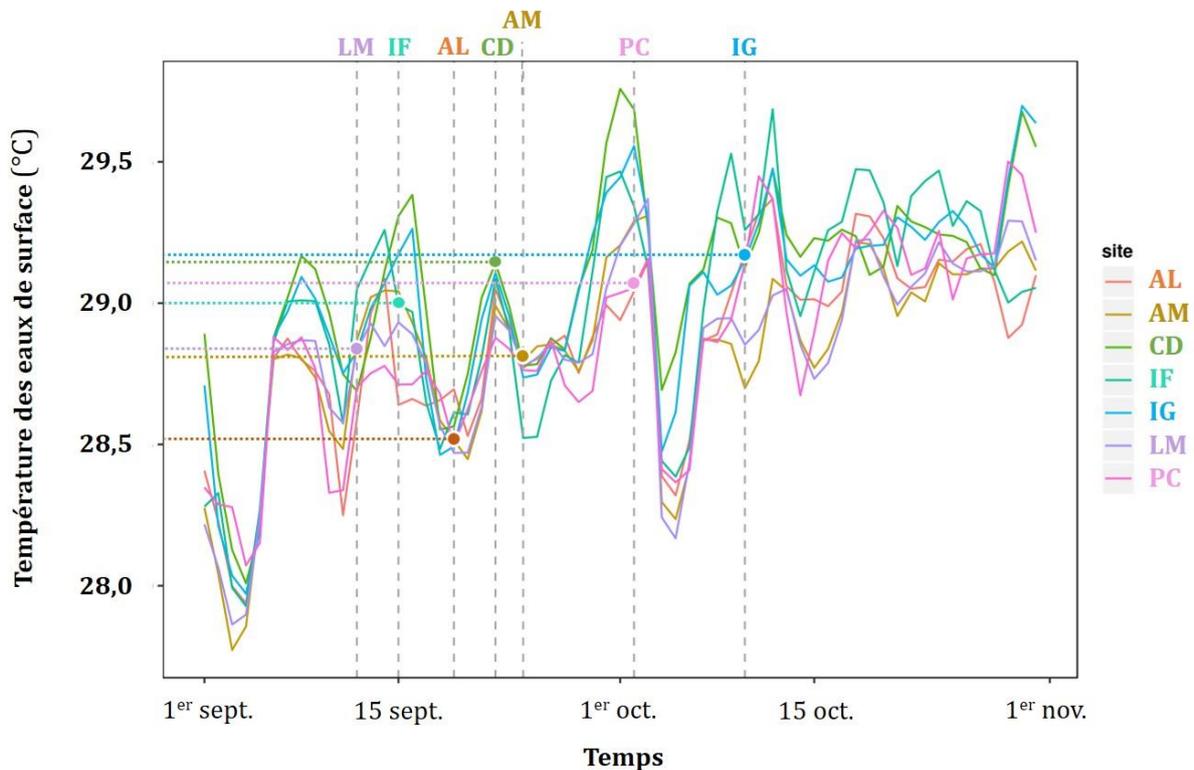


Figure III.13. Évolution des températures de surface de la mer pour la période du 1^{er} septembre au 1^{er} novembre 2014 pour les sites d'échantillonnage suivants : Le Moule (LM), Îlet Fajou (IF), Anse Laborde (AL), Caye-à-Dupont (CD), Anse Maurice (AM), Pointe des Châteaux (PC) et Îlet Gosier (IG). Les traits verticaux en pointillé représentent les dates d'échantillonnage relatives à chaque site. Les données satellitaires ont été obtenues sur le site de la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration).

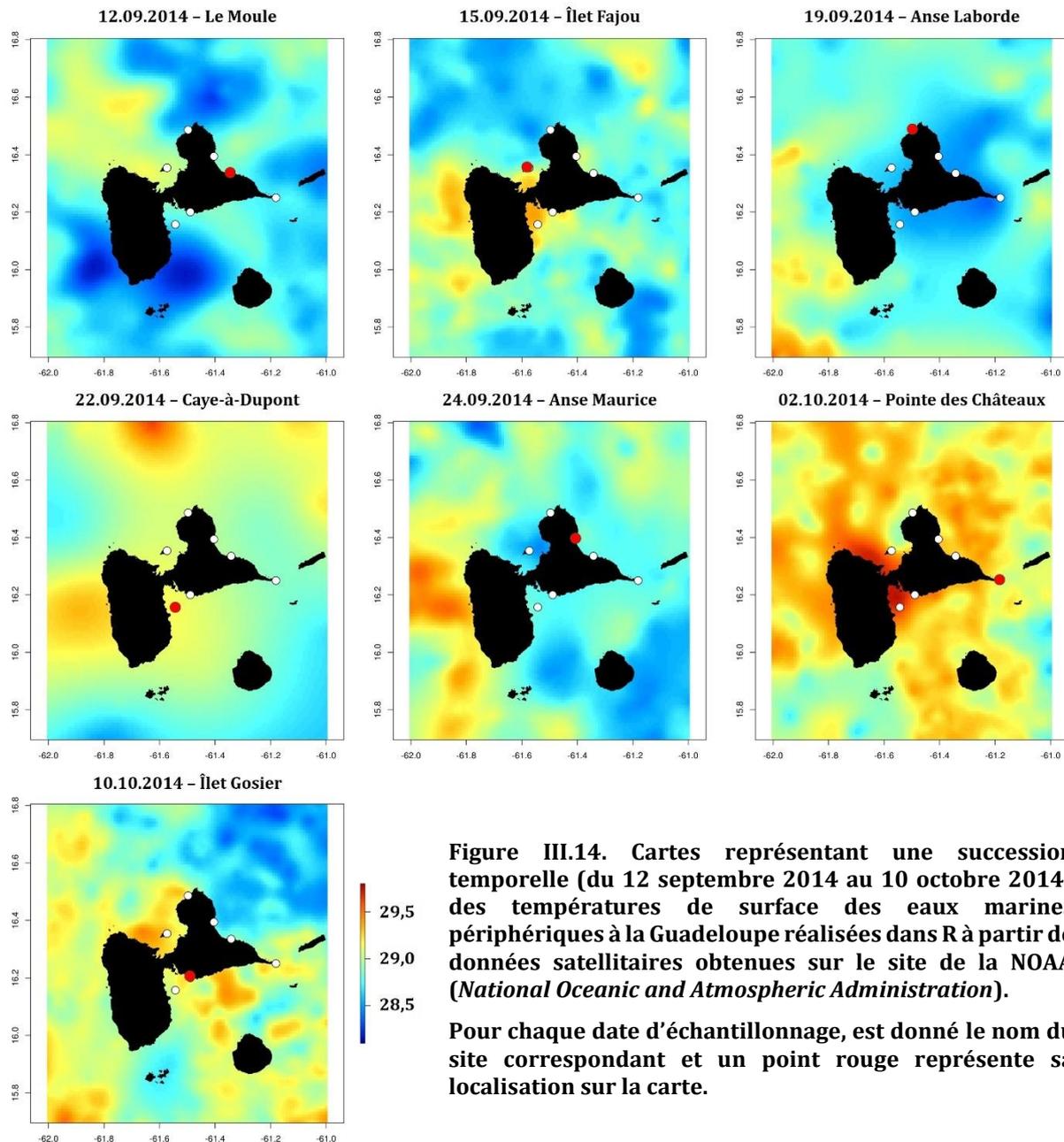


Figure III.14. Cartes représentant une succession temporelle (du 12 septembre 2014 au 10 octobre 2014) des températures de surface des eaux marines périphériques à la Guadeloupe réalisées dans R à partir de données satellitaires obtenues sur le site de la NOAA (*National Oceanic and Atmospheric Administration*).

Pour chaque date d'échantillonnage, est donné le nom du site correspondant et un point rouge représente sa localisation sur la carte.

Par ailleurs, alors même que les températures des eaux de surface de la mer, périphériques à la Guadeloupe, ont beaucoup varié (dans la gamme de température de 28 à 30 °C) entre la première et la dernière date d'échantillonnage (*i.e.* du 12 septembre au 10 octobre 2014), une certaine analogie dans l'évolution des températures des eaux de surface de la mer a été observée entre les différents sites d'échantillonnage (Figures III.13 et 14). Néanmoins, il semble que les sites qui sont le moins sous influence de l'Océan Atlantique, tels que la Caye-à-Dupont (CD) et l'îlet Fajou (IF), ont globalement présenté les températures de surface de la mer les plus élevées sur l'ensemble de la période d'échantillonnage (Figure III.13). À l'inverse, certains sites qui sont le

plus exposés à cette influence océanique atlantique, tels que Le Moule (LM) et l'Anse Maurice (AM), semblent avoir présenté les températures de surface de la mer les plus basses sur l'ensemble de la période d'échantillonnage (Figure III.13). Par conséquent, les sites de l'Anse Maurice, du Moule et de la Pointe des Châteaux qui sont situés sur la façade est atlantique de la Grande-Terre, sont probablement soumis à des conditions climatiques et environnementales relativement similaires qui pourraient ainsi expliquer des quantités estimées en *Symbiodinium* d'un même ordre de grandeur au sein des colonies coralliennes. Les variations en quantité de *Symbiodinium* dans les colonies coralliennes ne sont probablement pas influencées uniquement par des variables climatiques et certainement d'autres facteurs environnementaux propres aux habitats devraient être considérés, sans oublier les perturbations d'origine anthropique. Par ailleurs, les colonies n'ont pas été échantillonnées exactement à la même profondeur sur chaque site, il se peut donc qu'une différence de profondeur (même de quelques mètres) aient un impact non négligeable sur la densité en symbiontes algaux.

- Variations taxonomiques

Sur le site de l'îlet Fajou, les quantités moyennes de *Symbiodinium* estimées pour l'hybride *Acropora prolifera* ont été 8,2 supérieures à celles estimées pour *A. palmata* et 11 fois supérieures à celles estimées pour *A. cervicornis* et différaient significativement. Étant donné que les coraux régulent activement leurs communautés symbiotiques de manière à tendre vers une densité optimale en symbiontes en fonction du contexte environnemental et des types de symbiontes hébergés, il se peut que les dynamiques associées à la gestion des communautés de symbiontes ne soient pas les mêmes entre le taxon hybride et les espèces parentales (Yamashita et al. 2011 ; Cunning et Baker 2014 ; Cunning et al. 2015). Ainsi, il semble que l'hybride *A. prolifera* puisse héberger une densité en symbiontes plus importante que les espèces parentales pour des conditions environnementales identiques.

La densité en symbiontes peut directement influencer les coûts et les bénéfices d'une symbiose pour un hôte (Holland 2002 ; Holland et al. 2004). Pour les hôtes coralliens, les bénéfices issus de la photosynthèse peuvent augmenter en même temps qu'une augmentation de la densité en symbiontes (Hoogenboom et al. 2010). Néanmoins, lorsque les densités en symbiontes deviennent trop importantes, alors que les bénéfices de la symbiose peuvent décliner, les coûts engendrés par la présence de nombreux symbiontes continuent d'augmenter (Hoogenboom et al. 2010). Il a par exemple été démontré que pour des colonies coralliennes de l'espèce *Pocillopora damicornis*, une forte densité en symbiontes était corrélée à un plus fort phénomène de blanchissement corallien lorsqu'elles étaient soumises à un stress, du fait de la production plus importante de dérivés actifs de l'oxygène (ou ROS pour *Reactive Oxygen Species*) (Cunning et

Baker 2013). Il ne faudrait donc pas conclure trop vite qu'une forte densité de *Symbiodinium* soit nécessairement un avantage adaptatif.

4.1.2. Pour les espèces du genre *Porites*

L'ensemble des colonies coralliennes relatives au genre *Porites*, ont été observées en association symbiotique avec le clade A, à l'exception d'un échantillon de *Porites astreoides* prélevé sur l'île de Saint-Martin pour lequel le clade G (probablement G2) a été détecté.

En adéquation avec de précédentes études, le sous-clade A4 identifié est l'un des deux types (A4a étant l'autre) de *Symbiodinium* le plus fréquemment retrouvé en symbiose avec l'espèce *Porites astreoides* (LaJeunesse 2002 ; Camargo et al. 2009 ; Serrano et al. 2016). Par ailleurs, les 4 colonies coralliennes échantillonnées pour les espèces *Porites divaricata* (n = 2) et *P. furcata* (n = 2) ont été retrouvées pour la première fois en association symbiotique avec un autre type de *Symbiodinium* de clade A qui n'a encore jamais été décrit chez un hôte corallien, bien qu'il ait déjà été observé chez une espèce d'anémone caraïbe, *Aiptasia pallida* (Santos et al. 2002). Afin de caractériser plus précisément ce sous-clade, des analyses phylogénétiques qui comprendraient des séquences relatives à plus de sous-clades de la lignée A seraient nécessaires.

Bien que le clade G ait déjà été retrouvé en association symbiotique avec des hôtes coralliens issus des familles Poritidae (*Porites lobata* ; Stat et al. 2015) et Pocilloporidae (Goulet 2007) dans la région Pacifique, c'est la première fois que le clade G (probablement G2) est identifié chez des coraux de la Caraïbe. Dans la Caraïbe, le clade G, notamment le sous-clade G2, est communément décrit en association avec des espèces de spongiaires (Embranchement : Porifera) de la famille des Clionaidae (Granados et al. 2008 ; Hill et al. 2011), mais il n'avait encore jamais été décrit chez un hôte corallien. Les éponges de la famille des Clionaidae sont des espèces perforantes et incrustantes des substrats calcaires des récifs coralliens (López-Victoria et al. 2006). En compétition spatiale avec les autres espèces récifales, elles sont notamment décrites pour leur capacité à perforer les espèces coralliennes (López-Victoria et al. 2006). Étant donné l'unique observation de ce sous-clade sur l'ensemble des 74 échantillons analysés, il est envisageable que la présence du sous-clade G2 dans l'échantillon de *Porites astreoides* puisse être liée à la présence d'une éponge de la famille des Clionaidae dans l'extrait d'ADN plutôt qu'à une association symbiotique insolite entre *Porites astreoides* et le sous-clade G2.

Des études précédentes ont décrit des associations symbiotiques entre les espèces du genre *Porites* et des *Symbiodinium* des clades B et C alors que ces associations symbiotiques n'ont pas été détectées dans cette étude (LaJeunesse 2002 ; Finney et al. 2010 ; Serrano et al. 2016). Toutefois, comme pour les associations symbiotiques entre l'espèce *Acropora cervicornis* et les *Symbiodinium* de clade C, l'espèce *Porites astreoides* est le plus couramment observée avec le clade

C pour des profondeurs plus importantes que celle prospectée dans cette étude (Baker et al. 1997 ; LaJeunesse 2002 ; Finney et al. 2010 ; Serrano et al. 2016). La stratégie d'échantillonnage limitée à un seul prélèvement par colonie corallienne à de relativement faibles profondeurs pourrait ainsi justifier que le clade C de *Symbiodinium* n'ait pas été détecté pour l'espèce *Porites astreoides*. En revanche, pour les espèces *P. divaricata* et *P. furcata* qui ont aussi été décrites en association symbiotique avec différents types de *Symbiodinium* appartenant au clade C, il n'y a pas nécessairement eu de corrélation évidente avec la profondeur à laquelle les colonies ont été échantillonnées (LaJeunesse 2002 ; Finney et al. 2010). Toutefois, le nombre réduit de colonies étudiées pourrait justifier que des associations symbiotiques avec le clade C n'aient pas été observées non plus pour ces deux espèces (*P. divaricata* : n = 2 et *P. furcata* : n = 2).

Par ailleurs, certaines colonies de *Porites astreoides* de Floride installées à de faibles profondeurs, similaires à celles prospectées ici, ont été observées avec le clade A (A4/A4a) majoritaire et les clades C et D cryptiques (probablement C1 et D1a) (Serrano et al. 2016). Néanmoins, puisque la caractérisation des communautés de *Symbiodinium* pour les colonies de *Porites astreoides* n'a pas été réalisée avec la méthode de qPCR, il n'était pas possible de mettre en évidence de telles associations symbiotiques avec des clades cryptiques, mais uniquement avec la lignée de *Symbiodinium* majoritaire hébergée par chaque colonie, en l'occurrence le sous-clade A4 pour les colonies échantillonnées dans cette étude.

4.1.3. Pour les espèces du genre *Pseudodiploria*

Les espèces *Pseudodiploria clivosa* et *P. strigosa* ont été observées en association symbiotique avec le clade B, et plus particulièrement le sous-clade B1, comme cela a déjà été relaté dans de précédentes études (LaJeunesse 2002 ; Banaszak et al. 2006 ; Camargo et al. 2009 ; Finney et al. 2010). L'espèce *P. clivosa* n'a que très rarement été décrite avec un autre symbionte que le type B1, bien qu'une colonie de l'espèce *P. clivosa* ait déjà été observée en symbiose avec le type D1a sur l'île de la Barbade (Finney et al. 2010). L'espèce *P. clivosa* semble donc présenter une certaine fidélité au type B1 de *Symbiodinium*, toutefois elle semble pouvoir établir des associations symbiotiques avec des *Symbiodinium* de nature différente que le sous-clade B1. Les *Symbiodinium* de sous-clade B1 ont été décrits comme généralistes du fait que ce soit la lignée la plus répandue au sein des taxons récifaux symbiotiques dans la Caraïbe (LaJeunesse 2002 ; Santos et al. 2004).

L'espèce *P. strigosa* a fréquemment été observée en association symbiotique avec plusieurs autres types de *Symbiodinium* appartenant aux clades B et C (LaJeunesse 2002 ; Finney et al. 2010). Toutefois, puisqu'un seul échantillon de *P. strigosa* a été analysé dans notre étude, le nombre de lignées de *Symbiodinium* potentiellement identifiables s'en trouvait nécessairement limité. Par ailleurs, pour l'espèce *P. strigosa*, contrairement aux associations symbiotiques décrites précédemment entre le clade C et les espèces caraïbes *A. cervicornis* et *P. astreoides*, il n'y

aurait pas eu de corrélation évidente entre l'observation du clade C et la profondeur à laquelle les colonies ont été prélevées (LaJeunesse 2002 ; Finney et al. 2010).

4.1.4. Caractéristiques des clades de *Symbiodinium* identifiés

Les *Symbiodinium* appartenant au clade A et au clade B, retrouvés en majorité pour les espèces coralliennes des genres *Acropora* (A3), *Porites* (A4 notamment) et *Pseudodiploria* (B1) étudiées, sont décrits dans la région Caraïbe comme dominants dans les habitats soumis à de fortes intensités lumineuses tels que les habitats peu profonds (Rowan et al. 1997 ; LaJeunesse 2002), ce qui est en parfaite adéquation avec la profondeur prospectée dans notre étude. Le sous-clade A3 détecté pour la quasi-totalité des colonies d'*Acropora* analysées ici est notamment connu pour produire des acides aminés de type glycine-mycosporine ayant des propriétés photo-protectives vis-à-vis des ultraviolets (Banaszak et al. 2000, 2006). Le fait que les colonies d'*Acropora* retrouvées à de faibles profondeurs soient communément associées à ce sous-clade possédant une telle propriété physiologique démontre donc une association symbiotique écologiquement opportune. Néanmoins, dans cette étude, 4 colonies d'*Acropora palmata* échantillonnées sur les sites de Shipstern Point à Antigua (n = 3) et de l'îlet Ramier en Martinique (n = 1) ont présenté une association avec le sous-clade D1. Ce sous-clade parfois retrouvé de manière cryptique dans des colonies coralliennes est plus souvent observé dans de plus grandes proportions pour des colonies résistantes, consécutivement à un épisode de blanchissement corallien ou alors lorsque les conditions environnementales ont été perturbées (Jones et al. 2008 ; Finney et al. 2010 ; Silverstein et al. 2015). Cette observation d'une association symbiotique peu commune entre des colonies d'*Acropora* et des *Symbiodinium* appartenant au sous-clade D1 pourrait donc laisser penser que les sites en question ont été ou sont soumis à des perturbations particulières.

4.2. Diversité des sous-clades A3 et A4 de *Symbiodinium* dans les Petites Antilles

Bien que les espèces *Acropora palmata* et *Porites astreoides* aient toutes deux été associées symbiotiquement avec le clade A, ce ne sont pas les mêmes sous-clades qui ont été observés lors des associations symbiotiques. En effet, alors que l'espèce *Acropora palmata* présente une association symbiotique fidèle avec le sous-clade A3, l'espèce *Porites astreoides* est communément retrouvée en association symbiotique avec le sous-clade A4, et ce pour l'ensemble des sites prospectés dans les Petites Antilles. Néanmoins, dans la région de la péninsule du Yucatan (Mexico), l'espèce *Porites astreoides* a déjà été décrite en association symbiotique avec des *Symbiodinium* appartenant au sous-clade A3 (LaJeunesse 2002).

De manière analogue pour les sous-clades A3 et A4, un haplotype majoritaire a été retrouvé sur toute l'aire d'étude, alors que d'autres haplotypes secondaires sont retrouvés plus

localement dans un rayon de quelques dizaines de kilomètres. L'haplotype A3.1 n'a par exemple été retrouvé que sur l'île de Saint-Martin pour des colonies d'*Acropora palmata* retrouvées sur deux sites distants de 16 kilomètres. Pour *Porites astreoides*, de manière analogue, l'haplotype A4.1 n'a été identifié que sur l'île d'Antigua pour des sites séparés de 30 kilomètres et les haplotypes A4.2 et A4.3 n'ont été détectés que sur deux sites éloignés de 80 kilomètres dans l'archipel au niveau des îles de Saint-Vincent et des Grenadines. De même, chacun des autres haplotypes secondaires correspondants au sous-clade A4 de *Symbiodinium* associé à des colonies de *Porites astreoides* ont été détectés en un seul exemplaire sur des sites uniques. Un plus grand nombre d'haplotypes pour chacune des lignées A3 et A4 a été observé dans les îles situées au nord des Petites Antilles que dans les îles situées au sud. Cela est observé sur l'île de Saint-Martin pour la lignée A3 où le seul haplotype minoritaire relative à la lignée A3 (A3.1) est retrouvé. De même, pour la lignée A4, sept des haplotypes minoritaires (50%) ont été retrouvés sur les îles de Saint-Martin et de Saba alors que les autres sont répartis de façon plus homogène tout au long des îles situées plus au sud.

Les populations de ces espèces de *Symbiodinium* relatives aux sous-clades A3 et A4 évolueraient et se différencieraient donc localement en fonction des zones géographiques, comme cela a pu être suggéré pour les populations des lignées du genre *Symbiodinium* qui ne semblent pas particulièrement présenter une forte connectivité entre elles (Thornhill et al. 2017). Il se pourrait qu'une telle diversification des lignées de *Symbiodinium* dans certaines localités puissent conduire à une certaine adaptation de ces lignées à des conditions environnementales particulières (Kawecki et Ebert 2004). Un tel processus d'adaptation n'est pas à sous-estimer et pourrait conduire à des symbioses mieux adaptées aux hôtes coralliens qui leurs seraient associés plutôt qu'à une lignée plus généraliste telle que A3 pour *A. palmata* ou A4 pour *P. astreoides*. Par ailleurs, plus d'haplotypes ont été identifiés pour le sous-clade A4 que pour le sous-clade A3 alors que le même marqueur génétique cp23S a été utilisé. L'hypothèse d'une dynamique évolutive plus rapide pour la population de *Symbiodinium* relative au sous-clade A4, par rapport à celle du sous-clade A3 peut donc être émise. Alternativement, l'hypothèse peut également être émise que la lignée A4 est présente dans la région des Petites Antilles depuis plus longtemps que la lignée A3, ayant ainsi induit une plus grande accumulation de mutations. Afin d'appréhender avec une meilleure résolution la diversité génétique et la connectivité des populations de ces deux espèces de *Symbiodinium*, il serait nécessaire d'utiliser des marqueurs génétiques plus polymorphes, tels que des marqueurs microsatellites. De tels marqueurs ont déjà été développés pour certaines lignées de *Symbiodinium*, notamment pour le sous-clade A3 (Bay et al. 2009 ; Pinzón et al. 2011). Néanmoins, puisque les algues endosymbiotiques du genre *Symbiodinium* sont des organismes unicellulaires retrouvés en grand nombre dans les hôtes avec lesquels ils sont associées et que

chaque colonie corallienne peut héberger plusieurs lignées de *Symbiodinium*, l'utilisation de tels marqueurs génétiques très polymorphes reste délicate (Howells et al. 2016).

Les associations symbiotiques entre *A. palmata* et la lignée de *Symbiodinium* A3 ou entre *P. astreoides* et la lignée A4 semblent récurrentes dans les Petites Antilles et laissent penser à une relative fidélité des symbioses entre une espèce hôte et une lignée de symbionte en particulier à cette échelle régionale pour les environnements peu profonds qui ont été prospectés. Si l'hypothèse est vérifiée que certaines lignées de *Symbiodinium* peuvent se diversifier et s'adapter à des conditions environnementales plus rapidement que d'autres lignées, alors les hôtes symbiotiques qui sont fidèles à une lignée de symbiontes avec des capacités d'adaptation avantageuses seraient plus favorisés. Par exemple, si la lignée de *Symbiodinium* A4 est sujette à une diversification plus rapide que la lignée A3, elle serait donc susceptible de s'adapter plus rapidement à des conditions environnementales particulières à certaines localités que la lignée A3, ce qui pourrait conférer un avantage adaptatif à l'espèce corallienne hôte *Porites astreoides* en association symbiotique avec la lignée A4 en comparaison avec l'espèce *Acropora palmata* en association symbiotique avec la lignée A3. Toutefois, sans analyses supplémentaires de l'histoire démographique des lignées A3 et A4 de *Symbiodinium* dans les Petites Antilles, il n'est pas possible d'exclure l'hypothèse alternative comme quoi la lignée A4 de *Symbiodinium* a une histoire évolutive plus ancienne que la lignée A3 dans les Petites Antilles.

5. Conclusion

Les colonies des espèces caraïbes du genre *Acropora* échantillonnées sur les récifs peu profonds des Petites Antilles ont permis de mettre en évidence la prédominance d'une relation symbiotique avec le sous-clade A3 de *Symbiodinium* seul. L'absence de symbiose avec des clades cryptiques pour des colonies coralliennes de ces espèces dans les Petites Antilles, contrairement à ce qui avait été observé par les études préliminaires réalisées avec la méthode de PCR quantitative en temps réel est surprenante. Il serait possible que les populations des Petites Antilles des coraux du genre *Acropora* ne soient pas sujettes à des associations symbiotiques avec plusieurs clades et cela même si l'on considère la présence éventuelle de clades cryptiques. Toutefois, quatre colonies d'*Acropora palmata* provenant de deux sites distincts, l'un à Antigua et l'autre en Martinique, ont permis de mettre en évidence une association symbiotique singulière avec la lignée D1 de *Symbiodinium* pour la première fois dans les Petites Antilles. Cette observation peu commune laisse entrevoir la capacité de l'espèce *A. palmata* à pouvoir s'associer à une lignée de *Symbiodinium* qui confère des capacités intéressantes en cas de perturbation de l'habitat, notamment la capacité d'une thermo-tolérance accrue en cas d'une hausse des températures de l'eau. Alors qu'il n'y a que très peu de variations qualitatives des communautés de *Symbiodinium* associées aux espèces du genre *Acropora*, les quantités de symbiontes varient énormément d'une colonie à une autre, notamment dans le temps et entre des sites différents. Ce phénomène est également observé pour des colonies clonales (*i.e.* avec le même patrimoine génétique) peu distantes et échantillonnées sur un même site à un même moment. Il semble ainsi que les dynamiques quantitatives concernant les communautés de *Symbiodinium* qui sont encore mal connues soient très rapides. Des études supplémentaires devraient donc être réalisées afin d'étudier les dynamiques quantitatives des communautés de *Symbiodinium* afin notamment de les associer avec certaines fluctuations des facteurs environnementaux.

Les espèces *A. palmata* et *P. astreoides* semblent présenter des associations symbiotiques fidèles avec des lignées de *Symbiodinium* relatives au clade A dans les Petites Antilles, respectivement avec les sous-clades A3 et A4. Chacune de ces lignées de *Symbiodinium*, A3 et A4, ont présenté de façon analogue, un haplotype majoritaire retrouvé sur l'ensemble des îles prospectées dans les Petites Antilles et des haplotypes minoritaires dans certaines localités. Les populations de *Symbiodinium* des Petites Antilles relatives aux lignées A3 et A4 seraient ainsi sujettes à une diversification dans certaines zones géographiques, notamment pour les îles situées au nord des Petites Antilles. Cette observation laisse présager d'un potentiel adaptatif de ces lignées de *Symbiodinium* pour des conditions environnementales particulières.

Enfin, pour la première fois, des échantillons relatifs aux espèces *Porites divaricata* et *P. furcata* ont permis de détecter une association symbiotique inédite avec une lignée de

Symbiodinium correspondant au clade A précédemment observée dans le cadre d'une symbiose avec l'espèce d'anémone *Aiptasia pallida*.

**CHAPITRE IV. RESTAURATION EXPÉRIMENTALE DES POPULATIONS DES
ESPÈCES DU GENRE *ACROPORA* EN GUADELOUPE : ESSAI DE
CULTURE DE BOUTURES CORALLIENNES⁸**

⁸ Le travail de terrain, de laboratoire et l'analyse des données ont été réalisés en collaboration avec Déborah Le Cocq Brionne (Université des Antilles) dans le cadre de son stage de Master 2 au sein de l'équipe de recherche BOREA-DYNECAR.

1. Introduction

Les expérimentations de restauration des récifs coralliens ont récemment gagné en popularité en réaction à l'actuel déclin de ces écosystèmes marins tropicaux et sous l'hypothèse anthropocentrée que certaines espèces ne pourraient pas se maintenir naturellement sans une intervention humaine (Young et al. 2012). En effet, la dégradation des récifs coralliens est telle que l'action conjointe des processus de recouvrement naturels (avec notamment de faibles taux de recrutement larvaire) et la mise en place de stratégies de conservation ne serait pas suffisamment efficace pour préserver et restaurer la biodiversité des récifs coralliens sur du long terme (Goreau et Hilbertz 2005 ; Young et al. 2012). Face à l'importance des récifs coralliens *via* les multiples rôles qu'ils jouent dans divers domaines, notamment environnemental, économique, récréatif et culturel (cf. Chapitre I), de nombreux projets de restauration de récifs coralliens ont vu le jour et en particulier par la méthode de transplantation de boutures coralliennes facilement réalisable.

Les traits d'histoire de vie des espèces coralliennes du genre *Acropora* (*i.e.* avec une croissance rapide et une morphologie branchue, associées à un mode de reproduction asexué *via* le processus de fragmentation) font de ces espèces menacées des candidates de premier choix pour un tel projet de transplantation (Highsmith 1982 ; Lirman et al. 2010). En accord avec cette hypothèse, de nombreuses études ont ainsi mis en évidence la faisabilité d'un tel projet de transplantation pour les espèces coralliennes menacées du genre *Acropora* de la Caraïbe (Bowden-Kerby 1997 ; Chilcoat 2004 ; Petersen et al. 2008 ; Lirman et al. 2010, 2014 ; Carne 2011, 2015 ; Forrester et al. 2011 ; Young et al. 2012 ; Mercado-Molina et al. 2016). Les expérimentations de culture corallienne pour les espèces caraïbes du genre *Acropora* ont été réalisées dans 60 % des cas pour une seule espèce à la fois, et relativement peu d'articles scientifiques ont permis d'observer une comparaison des taux de croissance des espèces *A. cervicornis* et *A. palmata* dans ces conditions de culture de boutures coralliennes (Young et al. 2012). Lorsque cela a été fait, il a été rapporté que l'espèce *A. cervicornis* présentait une croissance supérieure à l'espèce *A. palmata* (Becker et Mueller 2001 ; Carne et Kaufman 2014). Toutefois, pour les espèces branchues, les estimations de croissance sont le plus souvent réalisées via le nombre de ramifications ou par la mesure linéaire de la longueur des branches (Shinn 1966 ; Lewis et al. 1968 ; Gladfelter et al. 1978 ; Lirman 2000 ; Johnson et al. 2011). Or, cette méthode ne privilégie pas nécessairement l'espèce *A. palmata* qui présente des branches qui s'aplatissent lors de la croissance et entraîne nécessairement un biais si l'on souhaite comparer la croissance des boutures de cette espèce avec celle des boutures de l'espèce *A. cervicornis* qui présente une morphologie branchue plus ramifiée et moins massive. Par ailleurs, alors que pour l'espèce *A. cervicornis*, la culture des boutures par suspension semble la plus propice, il semblerait que

pour l'espèce *A. palmata*, la culture par fixation près du fond soit à privilégier pour le bon développement des boutures (Carne 2011, 2015 ; Bowden-Kerby 2014).

Une troisième espèce d'acropore caraïbe : *Acropora prolifera* a été décrite en même temps que les espèces *A. cervicornis* et *A. palmata*. Toutefois, le statut de cette espèce a longtemps été controversé et des études ultérieures ont révélé que cette espèce était en réalité un hybride des deux autres (van Oppen et al. 2000 ; Vollmer et Palumbi 2002). Les coraux peuvent vivre très longtemps et particulièrement ceux du genre *Acropora* qui sont susceptibles de se reproduire de manière asexuée *via* le processus de fragmentation. De plus, l'hybride *A. prolifera* semble pouvoir former des « champs » de colonies relativement denses qui joueraient ainsi un rôle structurel non négligeables pour certains récifs localisés (Vollmer et Palumbi 2002 ; Fogarty et al. 2012 ; Lucas et Weil 2016 ; Aguilar-Perera et Hernández-Landa 2017 ; cf. Chapitre II). Puisque des colonies de ce taxon ont été retrouvées sur les récifs de Guadeloupe, il pourrait aussi être intéressant d'étudier les capacités de croissance de cet hybride en comparaison avec les espèces parentales (cf. Chapitre II). Jusqu'à présent, peu d'études ont été consacrées à la croissance d'*A. prolifera* (Gladfelter et al. 1978 ; Bowden-Kerby 1997, 2001 ; Chilcoat 2004 ; Carne 2011, 2015 ; Bowden-Kerby et Carne 2012 ; Carne et Kaufman 2014). *A priori*, ces études ont mis en évidence que ce taxon hybride pouvait être cultivé tout aussi bien que les espèces parentales et que ses capacités de croissance lors des projets de transplantation étaient relativement similaires à celles de l'espèce *A. cervicornis*.

Par ailleurs, la nature génétique des coraux et des algues du genre *Symbiodinium* associées symbiotiquement aux colonies coralliennes serait un facteur influençant la croissance des boutures lors de tels projets de transplantation. En effet, certaines études ont démontré que des coraux correspondants à des génotypes différents pouvaient croître de manière différenciée (Bowden-Kerby et Carne 2012 ; Griffin et al. 2012 ; Lirman et al. 2014 ; Bliss 2015 ; Johnson 2015 ; O'Donnell et al. 2017). Par ailleurs, les coraux constructeurs de récifs sont étroitement dépendants des symbioses qu'ils réalisent avec les algues du genre *Symbiodinium* et en particulier en ce qui concerne leur croissance (Muller-Parker et al. 2015). Puisque les différentes lignées de *Symbiodinium* présenteraient des exigences écologiques et des propriétés physiologiques différenciées, la croissance des boutures coralliennes pourrait être influencée par la nature de la lignée de *Symbiodinium* qui leurs sont associées (Baker et al. 1997 ; Knowlton et Rohwer 2003 ; Garren et al. 2006 ; Baums et al. 2010 ; LaJeunesse et al. 2010). Ainsi dans la région Indopacifique, des variations de croissance ont pu être observées pour des associations symbiotiques différentes entre certaines espèces de coraux (des genres *Pocillopora* et *Acropora* par exemple) et certains clades de *Symbiodinium* (C et D notamment) et en fonction des conditions environnementales (Little et al. 2004 ; Jones et Berkelmans 2010 ; Gillette 2012).

Dans ce contexte général, cette étude a été réalisée à la suite d'une demande du Parc National de la Guadeloupe et dans le but de restaurer les populations de coraux du genre *Acropora* sur le site des îlets de Pigeon⁹. Le site des îlets de Pigeon est constitué par deux îlots d'une superficie totale de 8 ha situés à 800 m du littoral, localisés sur le versant ouest de l'île de la Basse-Terre, en côte-sous-le-vent (Figure IV.1). Les îlets Pigeon sont un site patrimonial de la Guadeloupe qui abrite l'un des récifs les mieux préservés de l'île (Bouchon-Navaro et Bouchon 2000). Par exemple, un total de 38 espèces de coraux durs y a été recensé sur les presque 70 espèces recensées dans la région caraïbe. Entre 50 et 60 000 plongeurs fréquentent ce site chaque année et il y a donc une réelle volonté de protéger la biodiversité marine qui y est associée. Bien que situées dans une aire marine protégée, les formations coralliennes des îlets Pigeon ont ainsi beaucoup souffert de l'affluence des plongeurs, en plus des perturbations engendrées par les nombreux autres facteurs responsables du déclin des récifs caraïbes (cf. Chapitre I). En 2005 en particulier, après un épisode important de blanchissement, les fonds des îlets Pigeon ont montré un déclin significatif du recouvrement corallien, suivi par une forte mortalité retardée des coraux et une chute du recrutement larvaire (Bouchon et al. 2005). Les trois taxons coralliens caraïbes du genre *Acropora* sont aujourd'hui de nouveau présents sur le site des îlets de Pigeon (cf. Chapitre II). Quelques colonies de l'espèce *A. palmata* sont réparties de façon éparse sur les flancs peu profonds des îlots rocheux d'origine volcanique et à faible profondeur (*i.e.* dans moins de 3 m d'eau ; cf. Chapitre II). Les quelques colonies d'*A. cervicornis* retrouvées actuellement sur ce site ne représentent qu'un seul individu génétique (cf. Chapitre II). Par le passé, l'espèce *A. cervicornis* était retrouvée de façon plus importante et formait un « champs » mono-spécifique sur le site appelé « la Piscine », ces colonies d'*A. cervicornis* ont disparu suite à l'ouragan Hugo en 1989 sans que la population n'ait alors pu se reconstituer par la suite (Bouchon, comm. pers.). Quelques colonies de l'hybride *A. prolifera* ont récemment été observées, ne représentant qu'un seul individu génétique (cf. Chapitre II).

Dans ce contexte précis, cette étude avait pour principal objectif de relever les défis techniques et scientifiques d'un projet de culture de boutures coralliennes pour les coraux caraïbes du genre *Acropora* en Guadeloupe. En considérant les différents champs disciplinaires abordés et les résultats issus de cette thèse, cette étude permet à la fois d'apporter un appui scientifique à ce projet de restauration tout en proposant une application directe des résultats fondamentaux issus de cette thèse, qui s'inscrit dans une démarche de conservation de la biodiversité. Ainsi cette étude cherchera à considérer différents aspects de génétique des

⁹ Les principales données présentées ici concernant le site de transplantation des îlets de Pigeon ont été obtenues sur le site du Parc National de Guadeloupe si aucune référence supplémentaire n'a été précisée. <http://www.guadeloupe-parcnational.fr/fr>

populations et d'écologie afin d'évaluer la viabilité d'un projet de transplantation sur le site des Îlets de Pigeon en Guadeloupe pour les espèces coralliennes du genre *Acropora* et de répondre par la même occasion à ces questions : est-ce que les espèces *A. cervicornis* et *A. palmata* présentent des dynamiques de croissance différenciées ? Est-ce que le taxon hybride *A. prolifera* présente des capacités de croissance différentes de celles des espèces parentales *A. cervicornis* et *A. palmata* ? Quelle serait la méthode de culture de boutures coralliennes à privilégier, par suspension ou par fixation ? Est-ce que des colonies coralliennes avec des génotypes distincts présentent des dynamiques de croissance contrastées ? Est-ce que de potentielles lignées de *Symbiodinium* distinctes confèreraient des taux de croissances différents ? Pour répondre à ces questions, 40 boutures coralliennes pour chacune des espèces *A. cervicornis* et *A. palmata* et pour l'hybride *A. prolifera* ont été prélevées (*i.e.* 120 au total) sur des sites à proximité de l'Îlet Fajou dans le lagon de la barrière récifale du Grand Cul-de-Sac Marin, située au nord de la Guadeloupe. Ces boutures ont été transplantées aux Îlets de Pigeon. Pour chacun des trois taxons, deux dispositifs de croissance des boutures ont été mis en place afin d'être comparés, l'un permettant la culture de 20 boutures coralliennes par suspension en pleine eau et l'autre la culture de 20 boutures coralliennes fixées près du fond. Les colonies sur lesquelles les boutures ont été prélevées ont toutes été génotypées et la lignée majoritaire de *Symbiodinium* identifiée, afin de mettre en relation les données de croissance avec les caractéristiques génétiques de l'holobionte.

2. Matériel et méthodes

2.1. Localisation et caractéristiques des sites

2.1.1. Site de prélèvement

La baie du Grand Cul-de-Sac Marin est située au nord de la Guadeloupe. Elle est délimitée vers le large par une barrière récifale de près de 30 km qui enclot un lagon d'une surface d'environ 11 000 ha. Les sites donneurs retenus pour prélever les boutures coralliennes sont situés à proximité de l'îlet Fajou en arrière du platier de la barrière (Figure IV.1). Ces sites ont été retenus car ce sont des sites relativement proches et que c'est la seule autre localité de Guadeloupe en dehors des îlets de Pigeon, où les trois taxons d'*Acropora* ont été retrouvés (cf. Chapitre II). Par ailleurs, le choix a été fait de sélectionner des colonies qui évoluaient dans des conditions environnementales similaires (*i.e.* même site, même profondeur et mêmes conditions hydrodynamiques) pour les trois « espèces » afin qu'elles soient soumises au même effort d'acclimatation une fois introduite sur le site de transplantation. De plus, puisque l'espèce *A. cervicornis* menace de disparaître des Petites Antilles, les efforts de conservation et de restauration des populations d'*Acropora* doivent être ciblés en priorité sur cette espèce (cf. Chapitre II). Or, en Guadeloupe, seul le site à proximité de l'îlet Fajou présente une population de l'espèce *A. cervicornis* comprenant à la fois de nombreuses colonies et plusieurs génotypes (cf. Chapitre II).

2.1.2. Site de transplantation

Le site des îlets de Pigeon où le projet de transplantation a été entrepris, est situé sur le versant ouest de l'île de la Basse-Terre, en côte-sous-le-vent (Figure IV.1). Ce site a été choisi en concertation avec le Parc National de Guadeloupe (PNG). Le site classé en tant que Zone Naturelle d'Intérêt Écologique, Floristique et Faunistique, fait partie intégrante du « cœur » du Parc lui conférant ainsi un statut de protection particulier en tant que réserve naturelle. En effet, la réglementation applicable dans le cœur du Parc National est fixée par les dispositions du code de l'environnement, par le décret n°2009-1677 du 29 décembre 2009 et par la charte approuvée par décret n° 2009-614 du 3 juin 2009. Les activités humaines, professionnelles et de loisir sont ainsi encadrées par des règles telles que le respect de la faune et de la flore en particulier. De nombreuses règles sont spécifiques aux zones de réserves marines du PNG telles que l'interdiction de porter des gants ou des palmes longues en plongée et de toucher des éléments de l'environnement naturel ou encore l'obligation pour les embarcations de s'amarrer à des mouillages fixes mis à disposition à cette intention. Les gardes du Parc garantissent le respect de ces règles en surveillant régulièrement les activités qui ont lieu sur les sites classés en tant que zones cœurs du PNG, garantissant ainsi une protection de l'habitat pour les colonies coralliennes

qui seront transplantées *in fine*. De plus, les dispositifs de culture ont été disposés au nord-est des îlets de Pigeon sur un fond sableux profond d'environ 7 m où peu de plongeurs s'aventurent (Figure IV.1).

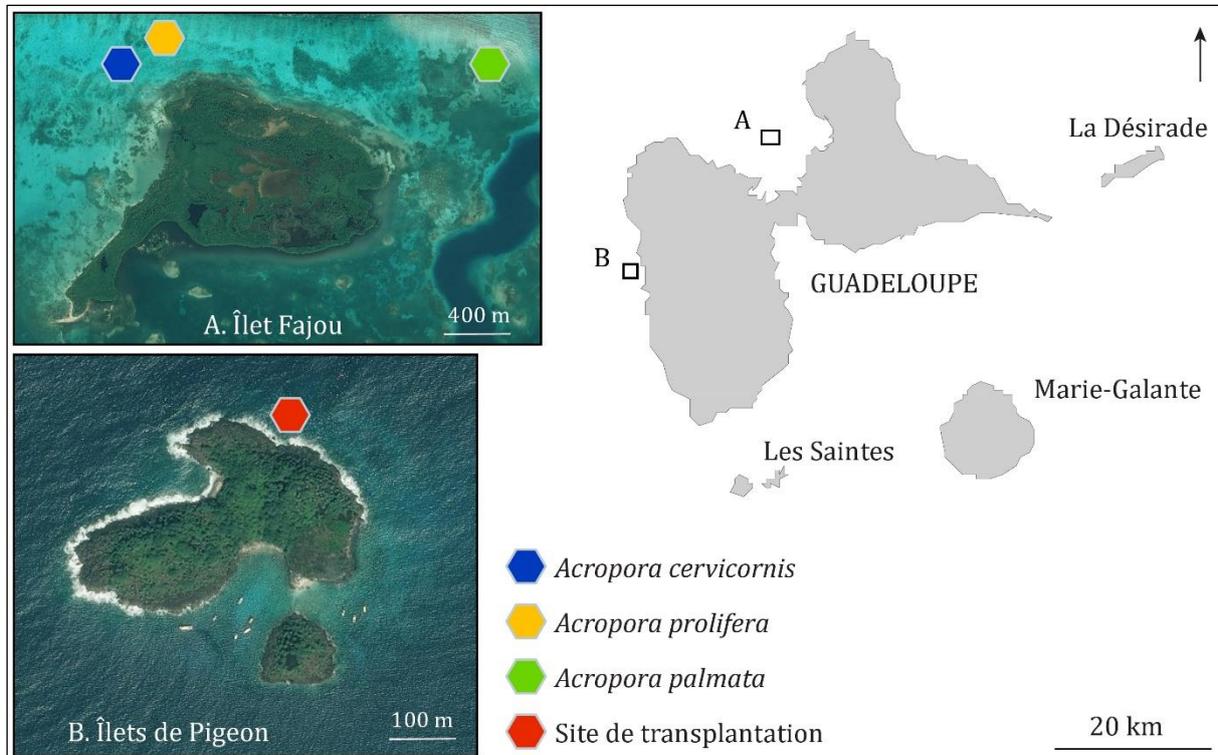


Figure IV.1. Carte de la Guadeloupe avec localisation des sites de prélèvements des colonies d'*A. cervicornis*, d'*A. prolifera* et d'*A. palmata* et du site de transplantation.

2.2. Stratégie de prélèvement et transport des fragments coralliens

Lors d'un tel projet de transplantation, l'idéal aurait été de réaliser au préalable un génotypage exhaustif des colonies coralliennes et de les marquer afin de favoriser l'introduction du plus grand nombre possible d'individus génétiques distincts sur le site de transplantation. Néanmoins, étant donné les contraintes associées à une telle manipulation sur le terrain, le choix a été fait de réaliser un échantillonnage en suivant le transect le plus long possible au sein de chaque population de chaque espèce et d'échantillonner de manière opportuniste des colonies relativement espacées (de plusieurs mètres) afin de favoriser de manière empirique le prélèvement du plus grand nombre de génotypes distincts tout en évitant les colonies clonales issues de la fragmentation, le génotypage des colonies coralliennes étant réalisé *a posteriori*.

Le prélèvement et le transport des boutures depuis le site de prélèvement à proximité de l'îlet Fajou jusqu'au site de transplantation aux îlets de Pigeon ont eu lieu le 11 février 2016. Pour chaque colonie des trois espèces d'*Acropora* qui ont été échantillonnées (dans moins de 2 mètres

de profondeur), trois fragments ont été prélevés. Deux fragments d'environ 4 centimètres de long ont été destinés à l'expérimentation de culture (un fragment pour chacun des deux dispositifs de croissance). Le dernier fragment (plus petit) a été utilisé pour des analyses génétiques afin de déterminer l'identité génétique de chaque colonie (*i.e.* le génotype) et la lignée de *Symbiodinium* qui était hébergée. Pour chaque espèce d'*Acropora*, 20 colonies ont été échantillonnées, correspondant à un total de 60 fragments coralliens (*i.e.* 20 pour chacune des conditions décrites précédemment). Les fragments ont été prélevés au niveau des extrémités des branches relatives à la zone de croissance des colonies et ont été conservés au moment de leur collecte dans des sachets plastiques numérotés à fermeture à zip.

Hors de l'eau, les fragments qui devaient être destinés aux analyses génétiques ont été transférés dans des tubes Falcon. L'eau de mer a été remplacée au laboratoire par de l'éthanol à 80 % et les fragments ont été conservés à -20°C jusqu'aux analyses. Les fragments qui devaient être transplantés (*i.e.* les futures boutures), ont été transférés dans des bacs à godets contenus dans des glacières avec de l'eau de mer (Figure IV.2) afin de limiter les chocs et le stress hydrique et thermique des fragments coralliens durant le transport vers le site de transplantation. Le transport des boutures a duré presque 7h et a été réalisé par voies de mer et de terre.



Figure IV.2. Dispositif de transport des boutures.

2.3. Structures des dispositifs de culture des boutures

Les boutures ont été réparties sur deux dispositifs permettant de comparer deux méthodes de culture, l'une par suspension entre deux eaux et l'autre par fixation près du fond. Pour chaque dispositif, 20 boutures de chacune des trois espèces coralliennes ont été utilisées.

2.3.1. Culture en suspension

Le premier dispositif permettait de faire croître les boutures en suspension entre deux eaux à une profondeur de 5 m. Ce dispositif était constitué de deux cadres côte à côte (séparés de 1 m) de dimensions : 3 m x 1 m, réalisés à partir de tubes PVC remplies de mousse expansée (afin de garantir la flottaison) et ancré au fond par quatre gueuzes en béton (Figure IV.3). Les boutures espacées de 20 à 30 cm étaient suspendues par des fils de nylon d'une longueur de 20 cm environ afin d'éviter le frottement des boutures entre elles et sur les cadres en PVC avec un système d'attache rapide pour les manipuler rapidement lors des sessions de pesée.

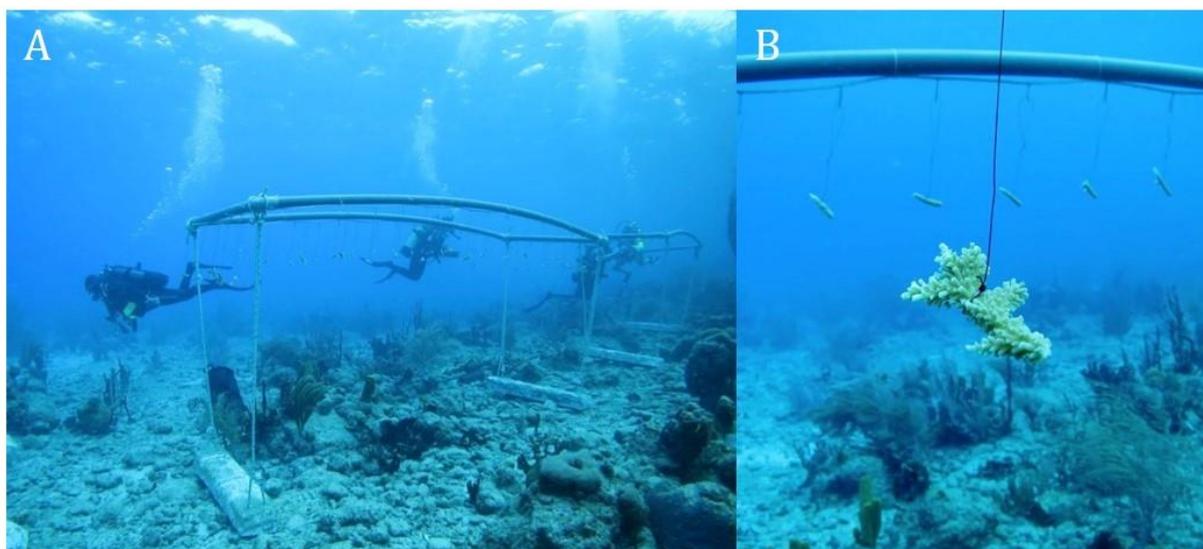


Figure IV.3. Dispositif de culture par suspension. A. Cadres qui composent le dispositif. B. Boutures suspendues.

2.3.2. Culture par fixation

Le second dispositif permettait la croissance des boutures fixées près du fond. Ce dispositif correspondait à une grille rigide en forme de « V-inversé » de deux mètres de long sur 1,15 m de haut à son sommet, et maintenue au fond par deux gueuzes en béton (Figure IV.4). Les boutures espacées au minimum de 15 cm étaient accrochées par des pinces fixées sur la grille. Afin de considérer l'influence de l'orientation contrastée des boutures relatives aux deux faces du cadre (exposée au nord pour l'une et au sud pour l'autre), la moitié des boutures de chacune des trois espèces (*i.e.* 10 de chaque espèce) était fixée de part et d'autre du cadre.

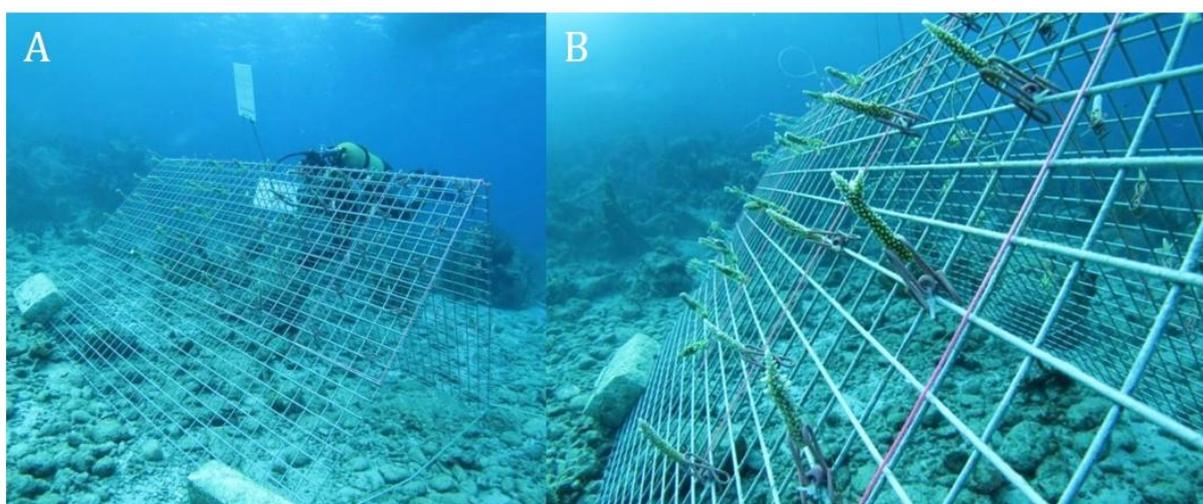


Figure IV.4. Dispositif de culture par fixation. A. Grille en forme de « V-inversé ». B. Boutures fixées.

2.4. Caractérisation du site de transplantation par des données environnementales

Afin de caractériser le site de transplantation tout au long de la durée de l'expérimentation en prenant en compte certains facteurs environnementaux susceptibles d'influencer la croissance des boutures coralliennes, des estimations de l'éclairement, de la couverture nuageuse, de la température de l'eau et de la houle ont été relevés *a posteriori* ou directement mesurés *in situ*. Les estimations et mesures des données environnementales ont ainsi été réalisées pour l'ensemble de la durée de l'expérimentation, qui est définie entre la première pesée du 19 février 2016 et la dernière pesée qui a eu lieu le 6 juin de la même année, soit sur une période de 109 jours.

- Le rayonnement solaire

La variation du rayonnement solaire reçu au niveau du site de transplantation a été estimée à partir des estimations de l'irradiation solaire (I) quotidienne reçue par la terre à la latitude $16^{\circ}30'$ pour chacun des jours de la période d'expérimentation (Beckers et Beckers 2011). L'atténuation de l'éclairement en profondeur qui influence la quantité de rayonnement solaire perçue par les boutures en fonction du dispositif de croissance sur lequel elles sont fixées, se fait selon la loi de Beer-Lambert-Bouguer¹⁰ (qui intègre l'absorption de l'eau, ainsi que sa charge en particules). Le Rayonnement Photosynthétiquement Actif (RPA, ou PAR de l'anglais *Photosynthetically active radiation*) perçu par les boutures au niveau des différents dispositifs a été estimé à l'aide d'un quantamètre (LI-COR) et de deux capteurs (LI-192 ; LI-COR), le premier était situé en surface et le second (synchronisé au premier) était placé au niveau des boutures sur les différents dispositifs de croissance.

- La couverture nuageuse

Les pourcentages moyens quotidiens de la couverture nuageuse ont été obtenus à partir des données relevées pour le serveur météorologique « WINDGURU » par la station météorologique de la commune de Bouillante (la plus proche du site de transplantation) située à environ 1,5 km du site de transplantation.

- La température de l'eau

La température de l'eau a été mesurée *in situ* avec une fréquence de quatre heures pendant toute la période d'expérimentation à l'aide d'un thermographe enregistreur (U22, HOBO) fixé sur l'un des cadres du dispositif de croissance en suspension.

¹⁰ Loi de Beer-Lambert-Bouguer : $\text{Log } I_1 - \text{Log } I_2 = k \cdot (Z_2 - Z_1)$ avec I_1 et I_2 : l'éclairement aux profondeurs Z_1 et Z_2 et k : le coefficient d'extinction, fonction de la turbidité. Dans notre cas : Z_1 correspond à l'éclairement perçu en surface et Z_2 à l'éclairement perçu à la profondeur recherchée.

- La houle

La hauteur et la direction de la houle arrivant sur les côtes de Guadeloupe ont été obtenues à partir de données relevées pour le serveur météorologique « WINDGURU ». Une moyenne journalière de la hauteur des vagues a été calculée pour chaque période qui séparait deux sessions de pesée.

2.5. Analyses génétiques

- Extraction de l'ADN génomique total

L'ADN génomique total (*i.e.* de l'hôte corallien, de *Symbiodinium* et des micro-organismes associés) a été extrait en utilisant un kit de purification d'ADN (GENTRA PUREGENE, QIAGEN, Valencia, CA, USA) en suivant le protocole défini dans le Chapitre II (cf. Partie 2.2). La qualité et la quantité d'ADN obtenu par extraction pour chaque échantillon ont été contrôlées à l'aide d'un spectrophotomètre NANODROP® 2000 (THERMO SCIENTIFIC).

- Caractérisation des génotypes des colonies coralliennes

Afin de caractériser génétiquement les colonies coralliennes à partir desquelles ont été prélevées les boutures, le génotypage a été réalisé en suivant le protocole qui a été présenté dans le Chapitre II et en utilisant les mêmes 14 marqueurs microsatellites (cf. Chapitre II. Partie 2.4).

- Caractérisation des lignées de *Symbiodinium* par séquençage direct

Afin de caractériser par séquençage direct (méthode de Sanger) les clades et sous-clades majoritaires de *Symbiodinium* associés aux colonies coralliennes sur lesquelles les boutures ont été prélevées, le marqueur génétique de la région 23S de l'ADN ribosomique du chloroplaste (cp23S) a été utilisé en suivant le protocole défini dans le Chapitre III (cf. Chapitre III. Partie 2.5).

2.6. Mesure de la croissance des boutures

2.6.1. Technique de pesée *in situ*

Dans le cadre de cette étude, il a été décidé de s'intéresser à la croissance pondérale des coraux dans le but d'avoir des estimations comparables entre les trois taxons étudiés qui présentent des morphologies différentes. De plus, afin de limiter au maximum le stress des boutures auquel elles seraient soumises si elles étaient exposées à des mesures de pesée en dehors de l'eau, un système (mis au point par C. Bouchon) a permis de mesurer directement le poids « frais égoutté » sous l'eau. Ce système consiste en un caisson en « altuglas » en forme de parallépipède rectangle, ouvert à la base (Figure IV.5).

À chaque session de pesée, le caisson était immergé à 1,5 m au-dessus du fond auquel il était ancré à l'aide de filins et de gueuses en acier. Le caisson rempli d'air en plongée contenait un dynamomètre à ressort (ou peson) d'une précision de 0,1 newton auquel les boutures étaient suspendues et pesées. La durée d'émersion des boutures à chaque pesée a été estimée à 30 secondes. La totalité des boutures étaient pesées en une session de plongée d'une durée moyenne de 80 min, en comptant un minimum de quatre personnes. Les 120 boutures (20 de chacune des trois espèces pour chacun des deux dispositifs de culture) ont été pesées à la fréquence d'une pesée toutes les deux semaines pour une durée totale de 109 jours, de février à juin 2016.

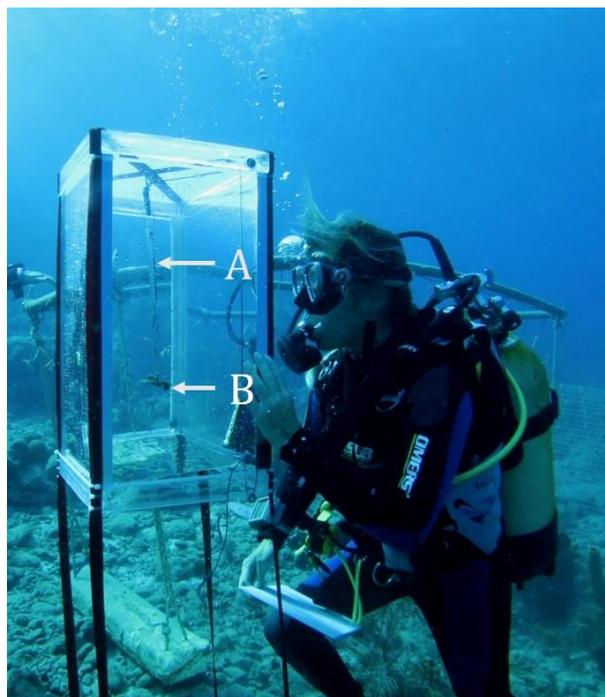


Figure IV.5. Système de pesée réalisé à partir d'un caisson en « altuglas » rempli d'air.

A. Dynamomètre à ressort (ou peson). B. Bouture.

2.6.2. Indices de croissance des boutures

- Taux d'accroissement de biomasse

Le taux moyen d'accroissement de biomasse de chaque bouture a été calculé avec la formule suivante :

$$\text{Taux moyen d'accroissement} = \frac{\text{masse finale} - \text{masse initiale}}{\text{masse initiale}} \times 100$$

La biomasse initiale correspond à la masse d'une bouture au début de l'expérimentation et la biomasse finale correspond à la masse de cette même bouture à la fin de l'expérimentation. Le taux moyen d'accroissement de biomasse permet ainsi de définir l'accroissement de biomasse moyen des boutures sur l'ensemble de la durée de l'expérimentation.

- Productivité

La productivité moyenne de chaque bouture par unité de temps a été calculée avec la formule suivante :

$$\text{Productivité} = \frac{\text{Production}}{\text{Biomasse initiale}}$$

La production a été définie comme la quantité de biomasse de corail produite par unité de temps et la biomasse initiale correspondant au poids de la bouture au début de l'unité de temps qui a été choisie.

2.6.3. Analyses statistiques

Les boutures ont été pesées à la fréquence d'une fois toutes les deux semaines sur une période totale de 109 jours, 8 mesures de pesée ont ainsi été recueillies pour chaque bouture. Les données relatives à la masse des boutures ont été mesurées en newton et ont été transformées en gramme avant de réaliser les tests statistiques (1 newton = 101,972 grammes-force). Les tests statistiques ont été réalisés avec le logiciel XLSTAT (ADDINSOFT). Puisque les séries de données étaient courtes, des tests non paramétriques ont été systématiquement utilisés. Pour comparer des moyennes, des tests U de Mann et Withney ont été utilisés. Pour les analyses de variance de rangs à un facteur, des tests de Kruskal-Wallis ont été utilisés, associés à des tests post-hoc de comparaisons multiples en cas de différences significatives. Une analyse des redondances (RDA) réalisée avec 10 000 permutations a permis de tester l'influence des facteurs environnementaux sur la croissance globale des boutures des trois espèces avec le logiciel CANOCO.

3. Résultats

3.1. Survie des boutures

Sur l'ensemble des 120 boutures utilisées pour cette étude expérimentale (*i.e.* 40 de chacune des 3 espèces et tous dispositifs de croissance confondus), 117 boutures (*i.e.* 97,5 %) ont survécu du début à la fin de la période d'expérimentation, soit pendant 109 jours. La totalité des boutures relatives aux espèces *A. cervicornis* et *A. prolifera* ont survécu, correspondant ainsi à un taux de survie de 100 %. Pour l'espèce *A. palmata*, l'une des 20 boutures relatives au dispositif de croissance par suspension et l'une des 20 boutures du dispositif de croissance par fixation sont mortes au cours de l'expérience. Une bouture supplémentaire qui était suspendue a également été perdue entre deux sessions de pesée qui correspondait alors à un épisode de forte houle. En considérant ces trois pertes de boutures pour une totalité de 40 boutures utilisées initialement, l'espèce *A. palmata* a présenté un taux de survie de 92,5 %, plus faible que pour *A. prolifera* et *A. cervicornis*. À titre informatif, le poids moyen des boutures au début de l'expérimentation, tous dispositifs et tous taxons confondus était de $10,44 \pm 5,06$ g (\pm SD). À la fin de l'expérimentation, le poids moyen des boutures tous dispositifs et tous taxons confondus a quasiment doublé et était de $20,07 \pm 7,43$ g (\pm SD). Le taux moyen d'accroissement de biomasse pour l'ensemble des trois espèces et tous dispositifs de croissance confondus a été de $105 \pm 66,5$ % (\pm SD) sur l'ensemble de la durée de l'expérimentation, soit 109 jours. L'ensemble des données d'accroissement de biomasse sont données en Annexe IV.1.

3.2. Croissance comparée des trois « espèces » d'*Acropora*

Au début de l'expérimentation, le poids moyen des boutures, tous dispositifs confondus, était de $7,6 \pm 1,62$ g (\pm SD) pour *A. cervicornis*, de $15,17 \pm 6,05$ g (\pm SD) pour *A. palmata* et de $8,55 \pm 1,98$ g (\pm SD) pour *A. prolifera*. À la fin de l'expérimentation, le poids moyen des boutures tous dispositifs confondus, était de $16,09 \pm 4,54$ g (\pm SD) pour *A. cervicornis*, de $23,61 \pm 7,22$ g (\pm SD) pour *A. palmata* et de $20,67 \pm 8,17$ g (\pm SD) pour *A. prolifera*. Sur l'ensemble de l'expérimentation, les taux moyens d'accroissement de biomasse tous dispositifs de croissance confondus, ont été de $113,1 \pm 44,7$ % (\pm SD) pour *A. cervicornis*, de $56 \pm 24,1$ % (\pm SD) pour *A. palmata* et de $143,4 \pm 82,4$ % (\pm SD) pour *A. prolifera*. Les estimations de productivité moyenne journalière tous dispositifs de croissance confondus, ont été de $1,04 \pm 0,41$ % (\pm SD) pour *A. cervicornis*, $0,51 \pm 0,22$ % (\pm SD) pour *A. palmata* et de $1,32 \pm 0,76$ % (\pm SD) pour *A. prolifera*. Sur l'ensemble de l'expérimentation, la croissance des boutures d'*A. prolifera* a été du même ordre de grandeur que celle estimée pour *A. cervicornis*. La vitesse de croissance des boutures de l'espèce *A. palmata* est moins de deux fois moindre que celles estimées pour *A. cervicornis* et *A. prolifera* sur toute la durée de l'expérimentation.

- Sur le dispositif de croissance par suspension

Au début de l'expérimentation, le poids moyen des boutures suspendues était de $7,44 \pm 1,46$ g (\pm SD) pour *A. cervicornis*, de $14,28 \pm 4,14$ g (\pm SD) pour *A. palmata* et de $8,64 \pm 2,2$ g (\pm SD) pour *A. prolifera*. À la fin de l'expérimentation, le poids moyen des boutures suspendues était de $18 \pm 5,09$ g (\pm SD) pour *A. cervicornis*, de $24,76 \pm 6,02$ g (\pm SD) pour *A. palmata* et de $26,67 \pm 7,27$ g (\pm SD) pour *A. prolifera*. Pour les boutures « cultivées » sur le dispositif de croissance par suspension, les taux moyens d'accroissement de biomasse ont été de $141,3 \pm 44,7$ % (\pm SD) pour *A. cervicornis*, de $75,2 \pm 17,8$ % (\pm SD) pour *A. palmata* et de $212,2 \pm 60,5$ % (\pm SD) pour *A. prolifera*. Les estimations de productivité moyenne journalière ont été de $1,3 \pm 0,41$ % (\pm SD) pour *A. cervicornis*, $0,69 \pm 0,16$ % (\pm SD) pour *A. palmata* et de $1,95 \pm 0,56$ % (\pm SD) pour *A. prolifera*. Sur l'ensemble de l'expérimentation, la vitesse de croissance des boutures de l'espèce *A. palmata* a été près de deux fois moindre que celle estimée pour *A. cervicornis* et près de trois fois moindre que celle estimée pour *A. prolifera*. Sur l'ensemble de l'expérimentation, la vitesse de croissance des boutures d'*A. prolifera* a été 1,5 fois supérieure à celle estimée pour *A. cervicornis*. La vitesse de croissance des boutures diffère significativement entre les trois taxons pour la méthode de culture par suspension (Kruskal-Wallis : $X^2 = 39,53$; $P < 0,0001$) (Figure IV.6).

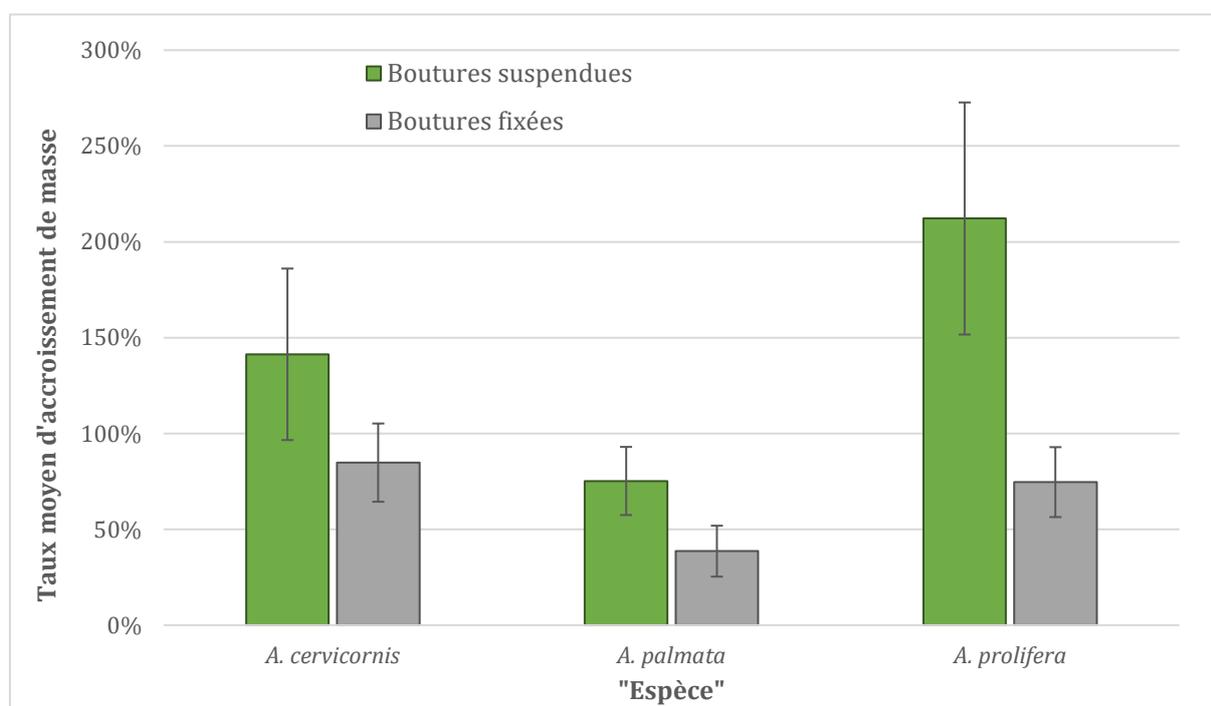


Figure IV.6. Taux moyen d'accroissement de masse des boutures sur l'ensemble de l'expérimentation par dispositif de croissance et par « espèce ».

Pour les boutures d'*A. palmata* et d'*A. cervicornis*, sur l'ensemble de la durée de l'expérimentation, la croissance avait une allure quasi-linéaire sur le dispositif de culture par suspension (Figure IV.7). Pour les boutures d'*A. prolifera*, sur l'ensemble de la durée de l'expérimentation, la croissance avait une allure exponentielle sur le dispositif de culture par suspension (Figure IV.7).

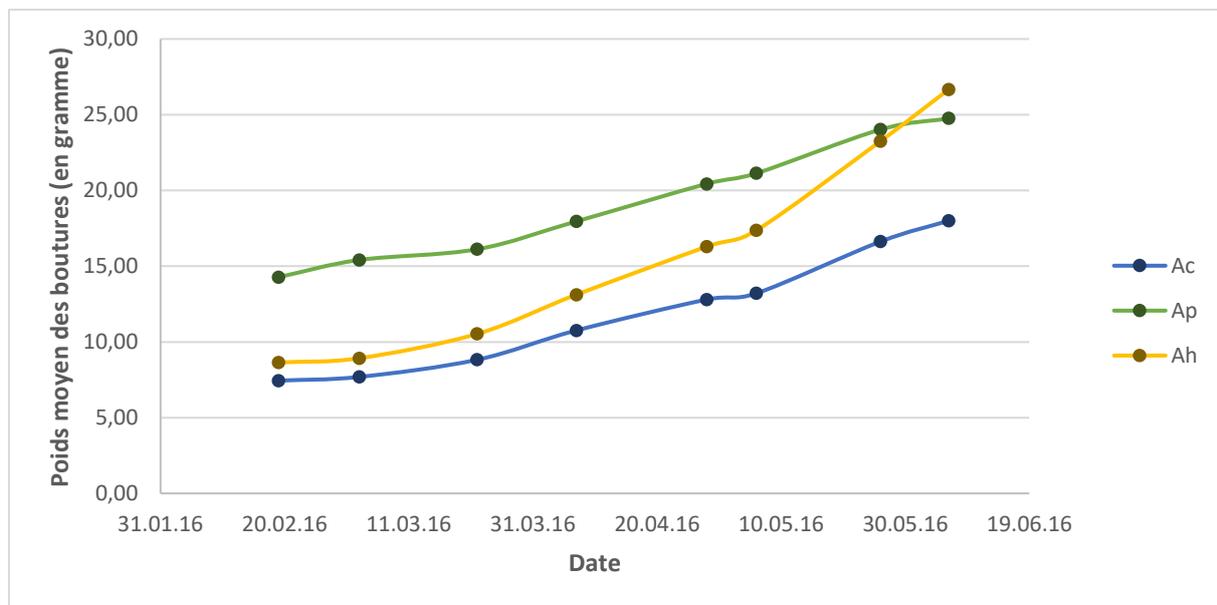


Figure IV.7. Allure de croissance des boutures des trois « espèces » d'*Acropora* sur le dispositif de culture par suspension. Ac : *Acropora cervicornis*, Ap : *Acropora palmata*, Ah : *Acropora prolifera*.

- Sur le dispositif de croissance par fixation

Au début de l'expérimentation, le poids moyen des boutures fixées était de $7,75 \pm 1,79$ g (\pm SD) pour *A. cervicornis*, de $16,72 \pm 7,27$ g (\pm SD) pour *A. palmata* et de $8,46 \pm 1,78$ g (\pm SD) pour *A. prolifera*. À la fin de l'expérimentation, le poids moyen des boutures fixées était de $14,17 \pm 2,96$ g (\pm SD) pour *A. cervicornis*, de $22,59 \pm 8,17$ g (\pm SD) pour *A. palmata* et de $14,68 \pm 2,95$ g (\pm SD) pour *A. prolifera*. Les taux moyens d'accroissement de biomasse ont été de $84,8 \pm 20,4$ % (\pm SD) pour *A. cervicornis*, de $38,6 \pm 13,3$ % (\pm SD) pour *A. palmata* et de $74,7 \pm 18,2$ % (\pm SD) pour *A. prolifera*. Les estimations de productivité moyenne journalière ont été de $0,78 \pm 0,19$ % (\pm SD) pour *A. cervicornis*, $0,35 \pm 0,12$ % (\pm SD) pour *A. palmata* et de $0,68 \pm 0,17$ % (\pm SD) pour *A. prolifera*. La vitesse de croissance des boutures d'*A. prolifera* a été comparable à celle estimée pour *A. cervicornis*. La vitesse de croissance des boutures de l'espèce *A. palmata* a été près de deux fois moindre que celles estimées pour *A. cervicornis* et *A. prolifera*. La vitesse de croissance des boutures diffère significativement entre les trois taxons pour la méthode de culture par fixation (Kruskal-Wallis : $X^2 = 37,13$; $P < 0,0001$). Les tests post-hoc

réalisés ont révélé l'existence d'une différence significative entre la vitesse de croissance de l'espèce *A. palmata* et les deux autres taxons pour lesquels aucune différence significative n'a été constatée (Figure IV.6). Pour les boutures des trois taxons, sur l'ensemble de la durée de l'expérimentation, la croissance avait une allure linéaire sur le dispositif de culture par fixation (Figure IV.8).



Figure IV.8. Allure de croissance des boutures des trois « espèces » d'*Acropora* sur le dispositif de culture par fixation. Ac : *Acropora cervicornis*, Ap : *Acropora palmata*, Ah : *Acropora prolifera*.

3.3. Recherche des facteurs influençant la croissance des boutures coralliennes

3.3.1. Influence du dispositif de croissance

Avant de comparer la vitesse de croissance des boutures entre les deux dispositifs de culture, l'un par suspension et l'autre par fixation, l'influence de l'orientation contrastée des boutures relatives aux deux faces de la « grille en forme de V-inversé » relative au dispositif de culture par fixation a été testée statistiquement. De manière indépendante et pour chaque espèce, aucune différence significative n'a été révélée entre les vitesses de croissance des boutures situées de part et d'autre de la « grille » (pour *A. cervicornis* : $U = 59$ et $P = 0,54$; pour *A. palmata* : $U = 45$ et $P = 0,70$; pour *A. prolifera* : $U = 49$ et $P = 0,97$). Les données relatives à l'ensemble des boutures du dispositif de croissance par fixation ont ainsi pu être regroupées sans considération de leur exposition au nord ou au sud.

- Pour l'ensemble des trois taxons

Pour l'ensemble des 3 taxons, les taux moyens d'accroissement de biomasse ont été de $145 \pm 71,5$ % (\pm SD) pour les boutures suspendues et de $66 \pm 26,4$ % (\pm SD) pour les boutures fixées. La vitesse de croissance des boutures a été près de deux fois plus élevée sur le dispositif de culture par suspension que sur le dispositif de culture par fixation lorsque les boutures des trois taxons ont été regroupées.

- Pour *Acropora cervicornis*

Pour l'espèce *A. cervicornis*, le taux moyen d'accroissement de biomasse a été de $141,3 \pm 44,7$ % (\pm SD) pour les boutures suspendues en pleine eau et de $84,8 \pm 20,4$ % (\pm SD) pour les boutures fixées. Les estimations de productivité moyenne journalière ont été de $1,3 \pm 0,41$ % (\pm SD) pour les boutures suspendues et de $0,78 \pm 0,19$ % (\pm SD) pour les boutures fixées. Les boutures d'*A. cervicornis* ont une croissance 1,7 fois supérieures lorsqu'elles sont en suspension par rapport à lorsqu'elles sont fixées. La vitesse de croissance des boutures diffère significativement entre les deux méthodes de culture utilisées pour l'espèce *A. cervicornis* ($U = 41$; $P < 0,0001$).

- Pour *Acropora palmata*

Pour *A. palmata*, le taux moyen d'accroissement de biomasse a été de $75,2 \pm 17,8$ % (\pm SD) et la productivité moyenne journalière a été de $0,69 \pm 0,16$ % (\pm SD) pour les boutures suspendues, tandis que le taux moyen d'accroissement de biomasse a été de $38,6 \pm 13,3$ % (\pm SD) et la productivité moyenne journalière a été de $0,35 \pm 0,12$ % (\pm SD) pour les boutures fixées. Les boutures de l'espèce *A. palmata* ont une croissance près de deux fois supérieures lorsqu'elles sont en suspension par rapport à lorsqu'elles sont fixées. La vitesse de croissance des boutures diffère significativement entre les deux méthodes de culture utilisées pour l'espèce *A. palmata* ($U = 16$; $P < 0,0001$).

- Pour *Acropora prolifera*

Pour l'espèce *A. prolifera*, le taux moyen d'accroissement de biomasse a été de $212,2 \pm 60,5$ % (\pm SD) pour les boutures suspendues en pleine eau et de $74,7 \pm 18,2$ % (\pm SD) pour les boutures fixées. Les estimations de productivité moyenne journalière ont été de $1,95 \pm 0,56$ % (\pm SD) pour les boutures suspendues et de $0,68 \pm 0,17$ % (\pm SD) pour les boutures fixées. Les boutures d'*A. prolifera* ont une croissance 2,8 fois supérieures lorsqu'elles sont en suspension par rapport à lorsqu'elles sont fixées. La vitesse de croissance des boutures diffère significativement entre les deux méthodes de culture utilisées pour l'espèce *A. prolifera* ($U = 2$; $P < 0,0001$).

3.3.2. Influence des données environnementales mesurées

- Le rayonnement solaire

L'irradiation solaire a d'abord augmenté de manière quasi-linéaire du 19 février ($I = 6,45$ Kwh) à la fin du mois d'avril ($I = 7,65$ Kwh), avant d'atteindre une phase plateau jusqu'à la fin de l'expérimentation (*i.e.* le 6 juin) aux alentours de la valeur maximale de 7,65 Kwh (Figure IV.9 ; Annexe IV.2).

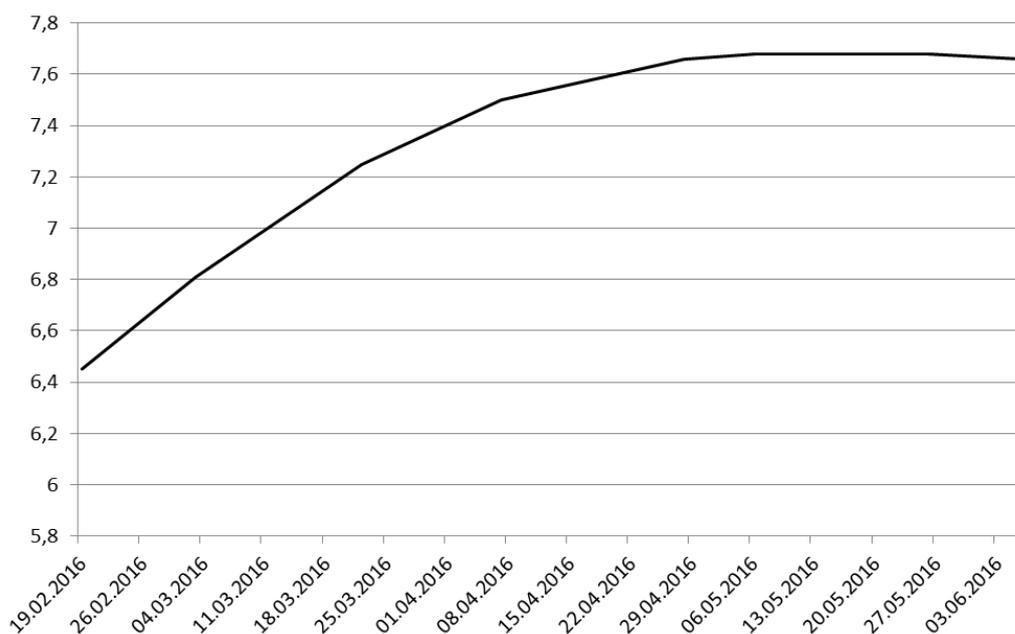


Figure IV.9. Évolution de l'irradiation solaire moyenne quotidienne pour le site de transplantation des îlets de Pigeon du 19 février au 6 juin 2016.

La proportion du RPA reçu par les boutures suspendues au niveau du cadre 1 (à une profondeur comprise entre 4,7 et 4,9 m) correspondait en moyenne à 51,3 % du rayonnement qui arrivait en surface. Les boutures suspendues au niveau du cadre 2 recevaient en moyenne 44,8 % du rayonnement global perçu en surface. Les boutures fixées près du fond sur la grille en forme de « V-inversé » ont reçu en moyenne entre 36,8 % et 39,2 % du rayonnement estimé en surface, respectivement pour les boutures fixées au plus près du fond (soit à 6,5 m de profondeur) et pour les boutures fixées près du sommet du cadre (soit à 6,1 m de profondeur).

- La couverture nuageuse

Le pourcentage moyen quotidien de couverture nuageuse a varié de 0 à 100 % au fil de l'expérimentation avec des pourcentages globalement plus faibles (entre 0 et 80 %) du 19 février à la mi-avril, puis des pourcentages globalement plus fort jusqu'à la fin de l'expérimentation (de 10 à 100 %) (Figure IV.10 ; Annexe IV.2).

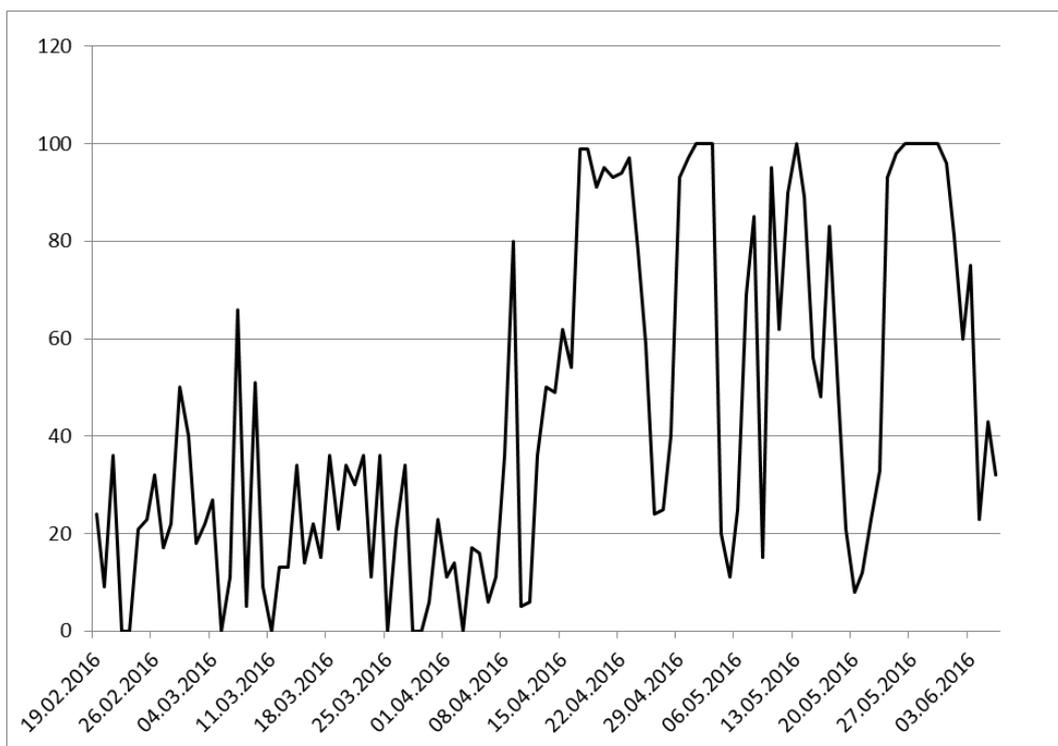


Figure IV.10. Évolution du pourcentage moyen journalier de couverture nuageuse pour le site de transplantation des îlets de Pigeon du 19 février au 6 juin 2016.

- La température de l'eau

La moyenne journalière de la température de l'eau a globalement augmenté du début (*i.e.* le 19 février) à la fin (*i.e.* le 6 juin) de l'expérimentation entre $26,9 \pm 0,08$ et $28,5 \pm 0,04$ °C (moyenne \pm SE) (Figure IV.11 ; Annexe IV.2).

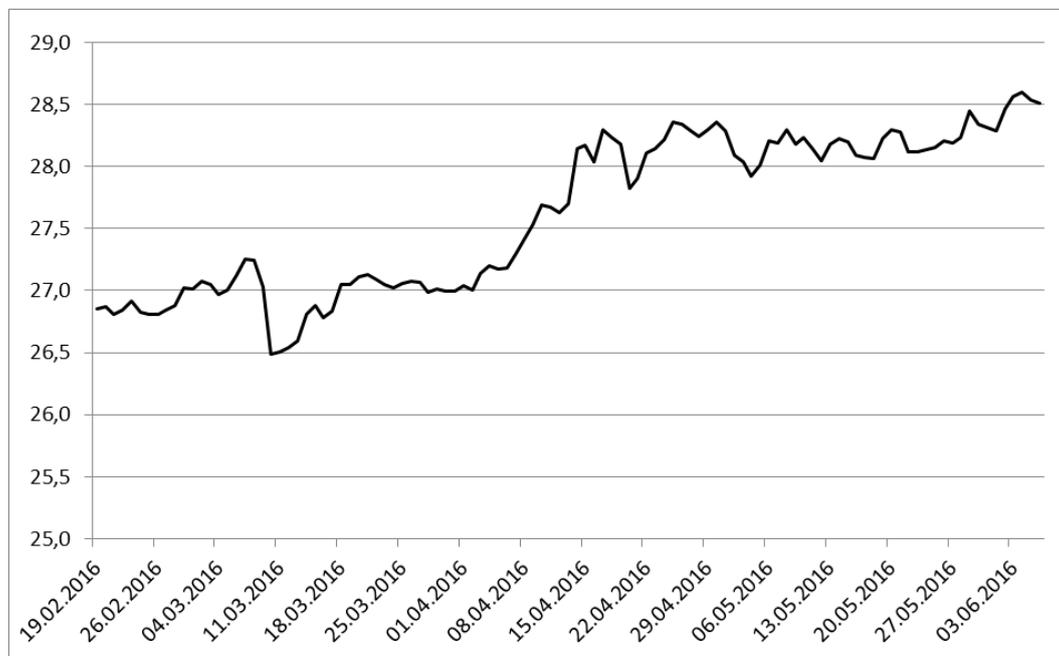


Figure IV.11. Évolution de la température moyenne journalière de l'eau pour le site de transplantation des îlets de Pigeon du 19 février au 6 juin 2016.

- La houle

Le site de transplantation situé aux îlets de Pigeon, en côte-sous-le-vent de la Basse-Terre, est plus exposé aux houles provenant du nord et du nord-est, qu'à celles provenant de l'est-nord-est ou encore que celles provenant de l'est. Un facteur de correction a été appliqué aux données de hauteur des vagues afin de tenir compte de l'orientation de la houle. Pour celles provenant du nord et du nord-est le facteur de correction a été fixé à 3, pour celles provenant de l'est-nord-est à 2, et pour celles provenant de l'est à 1 (Annexe IV.2).

- Analyse des redondances

Une analyse des redondances (RDA) a été réalisée afin de tester l'influence des variations des quatre facteurs environnementaux (*i.e.* le rayonnement solaire, la couverture nuageuse, la température et l'orientation et la force relative de la houle), estimées pour les périodes séparant chaque pesée et tout au long de l'expérimentation, sur la croissance des boutures. Les tests par permutations associés à l'analyse n'ont pas permis de mettre en évidence une influence

statistiquement significative des variations des quatre facteurs étudiés sur la croissance de l'ensemble des boutures.

3.3.3. Influence du génotype

Alors que 20 colonies ont été échantillonnées par espèce, 9 génotypes différents ont été détectés pour *A. cervicornis*, 5 génotypes pour *A. palmata* et 2 pour *A. prolifera*. (Annexe IV.1). Étant donné le petit nombre de boutures et la distribution des génotypes associés, il n'a pas été possible d'effectuer d'analyse statistique pour comparer la croissance des boutures de l'ensemble des génotypes identifiés pour chacune des espèces. Pour l'espèce *A. cervicornis* en particulier, alors qu'un génotype était représenté par 12 boutures pour chaque méthode de culture (*i.e.* 24 au total), chacun des 8 autres génotypes n'étaient représentés que par une seule bouture pour chacune des deux méthodes de culture. Pour *A. palmata*, les croissances de boutures relatives à deux génotypes distincts (G_{Ap1} : $n = 24$ et G_{Ap2} : $n = 8$) ont pu être comparées sans qu'aucune différence significative n'ait pu être révélée ($U = 93,5$; $P < 0,93$). Pour *A. prolifera*, les croissances de boutures relatives à deux génotypes distincts (G_{Ah1} : $n = 34$ et G_{Ah2} : $n = 6$) ont pu être comparées sans qu'aucune différence significative n'ait pu être révélée ($U = 113$; $P < 0,69$).

3.3.4. Influence de la lignée de *Symbiodinium*

Pour l'ensemble des 60 colonies coralliennes échantillonnées des trois espèces, seul le sous-clade A3 de *Symbiodinium* a été identifié sur l'ensemble des boutures (*Symbiodinium sp.* A3 'fitti'; identifiant GENBANK: [KF740695]; Jeong et al. 2014). Ce phénomène n'a pas permis d'étudier la croissance des boutures sous l'influence de différentes lignées de *Symbiodinium*.

4. Discussion

4.1. Différentiel de croissance entre les trois « espèces » caraïbes du genre *Acropora*

Les études publiées portant sur les dynamiques de croissance comparées entre les espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* sont plus nombreuses que celles concernant ces deux espèces et le taxon hybride *A. prolifera*. Dans un premier temps, seules les croissances des espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* seront donc comparées.

Dans cette présente étude, quel que soit le dispositif de culture retenu, l'espèce *A. cervicornis* a globalement présenté des taux de croissance supérieurs à ceux estimés pour *A. palmata*. Bien que de manière générale, la croissance des coraux branchus soit estimée *in situ* en mesurant la longueur des branches et non *via* des mesures de l'accroissement pondéral des boutures, des tendances communes quant à la croissance des espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* peuvent être observées entre cette étude et les précédentes. En effet, en accord avec nos résultats, l'espèce *A. cervicornis* a été précédemment décrite avec des longueurs de croissance linéaire allant de 7,1 à 26,6 cm par an contre 5 à 10 cm par an pour *A. palmata* (Shinn 1966 ; Lewis et al. 1968 ; Gladfelter et al. 1978 ; Tunnicliffe 1983 ; Lirman 2000). L'espèce *A. cervicornis* est notamment réputée pour avoir une capacité à reformer de nouvelles colonies à partir de fragments libres brisés par les vagues (Bowden-Kerby 1997). De plus, puisque l'espèce *A. cervicornis* est connue pour sa faculté élevée à se répandre via le processus de fragmentation, elle pourrait ainsi être naturellement favorisée dans un contexte de culture de boutures coralliennes (Lirman et al. 2010 ; cf. Chapitre II).

Le taxon hybride *A. prolifera* présente une morphologie branchue et un squelette plus proches de ceux d'*A. cervicornis* que de ceux d'*A. palmata*. De plus, ce taxon est principalement, mais non exclusivement, observé sur des fonds sableux des lagons ou sur les pentes externes récifales, de manière analogue à l'espèce parentale *A. cervicornis* (Gladfelter et al. 1978). Ces deux faits pourraient ainsi justifier les taux de croissance plutôt analogues observés entre *A. prolifera* et l'espèce *A. cervicornis*. Néanmoins, alors que la croissance des boutures a globalement été linéaire pour l'ensemble des taxons, *A. prolifera* a montré une croissance exponentielle supérieure aux espèces *A. cervicornis* et *A. palmata* sur le dispositif de croissance par suspension en pleine eau. Relativement peu d'études ont été réalisées sur les capacités de croissance de ce taxon hybride, en particulier dans le cadre d'une expérimentation de culture de boutures coralliennes (Gladfelter et al. 1978 ; Bowden-Kerby 1997, 2001 ; Chilcoat 2004 ; Bowden-Kerby et Carne 2012 ; Carne et Kaufman 2014 ; Carne 2015). La première étude qui a fourni des taux de croissance pour le taxon hybride *A. prolifera* avait mis en évidence une croissance linéaire plus importante pour *A. prolifera* et *A. palmata* que pour *A. cervicornis* durant la saison chaude et

humide aux Îles Vierges des États-Unis (Gladfelter et al. 1978). Par ailleurs, des taux d'extension et de ramification plus élevés pour *A. prolifera* que pour *A. cervicornis* ont été mis en évidence dans la région des Bahamas lorsque les boutures étaient cultivées par fixation (Chilcoat 2004). L'étude de Bowden-Kerby et Carne (2012) avait mis en évidence qu'*A. prolifera* présentait une dynamique de croissance similaire à *A. cervicornis* sur les dispositifs de culture par suspension et que le dispositif de croissance par fixation marchait exceptionnellement bien à la fois pour *A. prolifera* et *A. palmata*. Ces observations quant à la dynamique de croissance d'*A. prolifera* dans des contextes relativement variés pourraient révéler que le taxon hybride *A. prolifera* présente des optima écologiques différents, peut-être intermédiaires, voire plus variés que ceux relatifs aux espèces parentales *A. cervicornis* et *A. palmata* (Chilcoat 2004). Le taxon hybride *A. prolifera* a été décrit comme arborant une morphologie branchue qui lui permettrait de présenter un rôle structurel similaire aux espèces parentales sur les récifs (Vollmer et Palumbi 2002 ; Fogarty et al. 2012). De plus, des phénomènes d'introgression de gènes de l'espèce *A. palmata* vers l'espèce *A. cervicornis* et *vice versa* ont été démontrés, révélant ainsi l'existence de générations hybrides ultérieures à une simple génération F₁ (van Oppen et al. 2000 ; Cole et al. 2002 ; Vollmer et Palumbi 2007 ; Fogarty 2010, 2012 ; Fogarty et al. 2012 ; Palumbi et al. 2012 ; cf. Chapitre II). Si cet hybride présente réellement des capacités facilitées d'adaptation à des habitats plus variés que celles des espèces parentales, alors de nouveaux écotypes du genre *Acropora* avec des capacités d'adaptation à des habitats plus variés que les espèces parentales pourraient apparaître localement. Ainsi, il se pourrait que le taxon hybride *A. prolifera* puisse jouer un rôle structurel intéressant sur certains récifs dans le contexte particulier de la région Caraïbe où les deux seules espèces représentantes du genre *Acropora* sont menacées et leurs populations en déclin.

4.2. Différentiel de croissance entre les deux méthodes de culture utilisées

Les résultats de la présente étude ont montré que la dynamique de croissance des boutures pour l'ensemble des trois taxons coralliens du genre *Acropora* était plus importante lorsque les boutures étaient installées sur le dispositif de culture par suspension que sur le dispositif de culture par fixation. De précédentes études ont également permis de mettre en évidence une croissance plus rapide lorsque les boutures coralliennes d'*Acropora* étaient suspendues plutôt que cultivées par fixation près du fond (Johnson et al. 2011 ; Griffin et al. 2012 ; Young et al. 2012 ; Lirman et al. 2014). Toutefois, l'espèce *A. palmata* a déjà été décrite comme ayant une croissance favorisée *via* la méthode de culture par fixation plutôt que par la méthode par suspension, ce qui n'a pas été révélé par les résultats de cette étude (Bowden-Kerby et Carne 2012). Néanmoins, puisque les dispositifs de culture de boutures sur le site de transplantation ont été installés dans un environnement moins exposé aux vagues et à la houle, et à une profondeur relativement plus importante (> 6 m) que les conditions communément rencontrées dans les

habitats spécifiques à l'espèce *A. palmata*, ces nouvelles conditions environnementales auraient éventuellement pu ne pas favoriser une croissance optimale des boutures de cette espèce sur le dispositif de culture par fixation.

Le dispositif de culture par suspension semble vraisemblablement présenter plusieurs atouts en permettant notamment de limiter la prédation directe par des prédateurs benthiques tels que les Gastéropodes coralliophages (*Coralliophila abbreviata*) ou par des poissons brouteurs de polypes (*Chaetodon* sp.), ainsi que la prédation indirecte par les poissons territoriaux du genre *Stegastes* observée sur les colonies d'*Acropora* naturellement présentes aux îlets de Pigeon (Bruckner 2002 ; Johnson et al. 2011 ; Bowden-Kerby 2014 ; Johnston et Miller 2014). Par ailleurs, il semble que la méthode de culture par suspension ait également permis de limiter la prolifération des algues qui aurait pu nuire à la croissance des boutures (Williams et Miller 2010). De plus, les coraux sont notamment vulnérables à l'hypersédimentation susceptible d'engendrer des nécroses des tissus. L'éloignement du fond avec le dispositif de culture par suspension a certainement limité la sédimentation (Rogers 1990 ; Wittenberg et Hunte 1992a, 1992b ; Meesters et Bak 1995 ; Wolanski et al. 2003). Par ailleurs, le dispositif de culture par fixation près du fond était plus limitant en termes de rayonnement solaire perçu par les boutures alors qu'il a notamment été décrit pour *A. cervicornis* que l'intensité de l'éclairement était corrélée à la croissance des colonies coralliennes (Torres et al. 2007). Enfin, les boutures installées sur le dispositif de culture par fixation étant maintenues par des pinces, il était nécessaire de les en ôter à chaque session de pesée, ce qui devait peut-être être un éventuel facteur de stress supplémentaire perturbant la croissance, *a contrario* des boutures suspendues par un fil sur l'autre méthode de culture qui étaient par ailleurs libres de se développer dans toutes les directions. Cependant, il semblerait qu'une croissance accélérée *via* la méthode de culture par suspension en pleine eau puisse conduire à l'obtention de boutures avec un squelette moins dense et donc des colonies coralliennes plus fragiles *in fine* (Johnson et al. 2011).

4.3. Influence du génotype sur la croissance des boutures

Bien que des études aient démontré que la survie et la croissance des colonies des espèces coralliennes caraïbes du genre *Acropora* pouvaient être variables en présence de génotypes (*i.e.* individus génétiques) différents (Bowden-Kerby et Carne 2012 ; Griffin et al. 2012 ; Lirman et al. 2014 ; Bliss 2015 ; Johnson 2015 ; O'Donnell et al. 2017), cette étude n'a pas pu révéler de différences de croissance entre colonies porteuses de génotypes distincts, que ce soit pour *A. palmata* ou pour *A. prolifera*. De la même manière, d'autres études n'avaient pas mis en évidence de telles différences pour l'espèce *A. cervicornis* (Johnson 2015 ; Ladd et al. 2016). De manière similaire pour *A. palmata* et *A. prolifera*, seuls deux génotypes représentés par un petit nombre de colonies ont été comparés. Il se peut que le petit nombre de colonies n'ait pas permis

de rendre compte d'un différentiel de croissance significatif. Il est également probable que l'étude, qui s'est déroulée sur une période de 109 jours, ait été trop courte pour montrer un différentiel de croissance entre des colonies de génotypes différents. Enfin, l'hypothèse que les génotypes étudiés aient des aptitudes de croissance comparables ne peut pas être écartée, dans la mesure où les boutures proviennent toutes d'une même population installée sur un même site de prélèvement. En effet, dans un contexte environnemental stable, les individus qui composent une population sont naturellement sélectionnés en fonction des conditions environnementales rencontrées dans leur habitat (Kawecki et Ebert 2004). Ainsi des génotypes qui sont initialement issus d'une même population ont nécessairement subi les mêmes pressions évolutives au cours du temps et pourraient par conséquent être représentés par des colonies coralliennes avec des aptitudes de croissance comparables lorsqu'elles sont cultivées, ou même une fois implantées dans un même et nouvel environnement. En outre, alors que seule une croissance différentielle potentielle des boutures coralliennes ait été recherchée entre des colonies portant des génotypes distincts et dans des conditions climatiques et environnementales relativement stables, des colonies avec des génotypes différents pourraient être plus ou moins vulnérables face à certaines conditions particulières ou face à des variations de certains paramètres environnementaux (Baums 2008). En Floride, il a par exemple été mis en évidence que des colonies avec des génotypes distincts de l'espèce *A. cervicornis* pouvaient présenter une plus ou moins grande sensibilité au blanchissement corallien induit par un réchauffement inhabituel de la température de l'eau (Lohr et Patterson 2017). À Panama, il a été observé que des colonies portant certains génotypes de l'espèce *A. cervicornis* seraient moins sensibles à la maladie de la bande blanche (*i.e. White-Band Disease*) (Vollmer et Kline 2008). Par ailleurs, à Porto Rico, des morphotypes différents de l'espèce *A. cervicornis* correspondant probablement à des génotypes distincts seraient plus ou moins bien adaptés à des conditions d'hydrodynamisme plus ou moins élevées (Bowden-Kerby 2001). Par conséquent, bien que la présente étude n'ait pas révélé de différences notables entre les colonies analysées portant différents génotypes, une introduction de nouveaux génotypes distincts sur le site de transplantation pourrait tout de même se révéler être un atout non seulement pour la reproduction sexuée (cf. Chapitre II), mais également en cas de potentielles perturbations futures tels que des maladies, des événements de blanchissement corallien ou encore face à d'autres facteurs de stress. Il pourrait être intéressant de poursuivre la culture de nouvelles boutures coralliennes de ces différents génotypes à partir des boutures déjà cultivées en veillant à augmenter le nombre de boutures par génotype pour plusieurs raisons. Tout d'abord, cela pourrait permettre de poursuivre l'étude concernant un différentiel de croissance entre les colonies présentant différents génotypes avec un nombre homogène et plus conséquent de boutures par génotypes afin que les résultats soient plus robustes. Ensuite cela pourrait également permettre de voir les différences éventuelles qu'il pourrait exister entre les colonies

avec des génotypes distincts sous d'autres conditions : de température, de luminosité ou de sédimentation par exemple. Cela serait particulièrement intéressant pour l'espèce *A. cervicornis* pour laquelle seulement 17 génotypes au total ont été jusqu'à présent identifiés en Guadeloupe, en incluant les 9 génotypes détectés dans la présente étude (cf. Chapitre II).

4.4. Influence des associations symbiotiques sur la croissance des boutures

La lignée de *Symbiodinium* A3 a été détectée pour l'ensemble des colonies coralliennes sur lesquelles les boutures ont été prélevées. Ce phénomène ne permet donc pas d'étudier la croissance des boutures sous l'influence de différentes lignées de *Symbiodinium*. Par ailleurs, les études ayant porté sur la diversité des clades de *Symbiodinium* en association symbiotique avec de nombreuses espèces coralliennes dans des environnements divers ont révélé que les caractéristiques environnementales des habitats avaient une influence significative sur la diversité des communautés de *Symbiodinium* associées aux coraux, la profondeur (en corrélation avec l'éclairement) jouant notamment un rôle non négligeable sur la composition des communautés de symbiontes algaux associées aux coraux (Baker et al. 1997 ; Baums et al. 2010 ; LaJeunesse et al. 2010). Après translocation d'un habitat peu profond (< 2 m) à un habitat avec une profondeur plus importante (6-7 m), d'éventuels remaniements des communautés symbiotiques algales peuvent se produire (Lirman et al. 2014), ce qui pourrait être le cas ici. Un suivi de la composition des communautés de *Symbiodinium* associées aux boutures, avant et après transplantation, *via* la méthode de qPCR (avec une résolution suffisamment fine pour pouvoir détecter la présence de plusieurs lignées de *Symbiodinium* même présentes de manière cryptique) auraient ainsi pu être réalisés afin de mettre en évidence de tels remaniements (Silverstein et al. 2012). Néanmoins, l'étude relative à la diversité des communautés de *Symbiodinium* associées aux coraux du genre *Acropora* en Guadeloupe avait permis d'observer que seuls deux échantillons (analysés avec la méthode de qPCR) de l'espèce *A. cervicornis* sur la totalité des 132 échantillons d'*Acropora* analysés présentaient une symbiose avec une autre lignée de *Symbiodinium* que la lignée A3 (*i.e.* avec le clade B) (cf. Chapitre III). Cette observation a ainsi permis de conclure que la lignée A3 de *Symbiodinium* semble être la lignée de *Symbiodinium* la plus communément associée aux coraux du genre *Acropora* en Guadeloupe, ne présageant pas nécessairement que d'autres lignées de *Symbiodinium* auraient pu être détectées en association symbiotique avec les boutures cultivées ici. Toutefois, une étude similaire ayant permis de comparer la croissance de colonies d'*A. cervicornis* de la République Dominicaine et de Floride n'a pas révélé de différence de croissance significative entre des colonies coralliennes dominées par le clade A et celles dominées par le clade C (Lirman et al. 2014). En outre, il aurait également pu être intéressant de regarder les variations quantitatives de *Symbiodinium* pour les trois « espèces » d'*Acropora* tout

au long de l'expérimentation afin de voir l'influence de la quantité en *Symbiodinium* sur la dynamique de croissance des boutures (Cunning et Baker 2014).

4.5. Viabilité de la culture de boutures coralliennes pour les espèces du genre *Acropora*

Afin de favoriser la réussite d'un projet de transplantation, il est nécessaire de respecter certaines recommandations. Par exemple, bien que le temps du trajet entre le site de prélèvement des boutures et le site de transplantation de la présente étude ait été proche de 7h, il est normalement recommandé de limiter le temps de transport à moins de 4h (Johnson et al. 2011). Toutefois, peu de projet de transplantation ont déjà été effectués pour des distances de plus de 25 km (Todd et al. 2004), et ici, la distance entre les deux sites est de 30 km à « vol d'oiseau ». Par ailleurs, bien que des conditions environnementales relativement similaires soient à privilégier entre le site de transplantation et le site de prélèvement, les dispositifs de croissance ont été installés à une profondeur plus importante (environ 6 m) que la profondeur à laquelle les boutures ont été échantillonnées (environ 2 m), influençant par exemple le rayonnement solaire perçu par les boutures. Malgré ces conditions différentes, pouvant être à l'origine de stress supplémentaires non négligeables pour les boutures, les taux de survie observés pour les boutures ont été de 100 % pour *A. prolifera* et *A. cervicornis*, et de 92,5 % pour l'espèce *A. palmata*, c'est-à-dire parmi les plus hauts taux de survie décrits dans la littérature pour ces espèces (Hernández-Delgado et al. 2014). Toutefois, plusieurs boutures disposées sur le dispositif de culture par fixation sont mortes durant les mois qui ont suivi la fin de l'expérimentation, ne présageant pas d'un intérêt à un maintien plus long en culture. Par ailleurs, il est indispensable de chercher à augmenter, ou tout du moins à maintenir, la diversité génotypique des populations coralliennes menacées qui doivent être restaurées afin de favoriser la reproduction sexuée des colonies coralliennes, ce qui *in fine* permet d'accroître la diversité génétique des populations *via* le recrutement de nouvelles colonies coralliennes génétiquement distinctes (Quinn et Kojis 2006 ; Vollmer et Palumbi 2007 ; Baums 2008 ; cf. Chapitre II). Cela est particulièrement important pour les récifs qui ne seraient peuplés que par des colonies clonales d'un même individu génétique, comme le récif de la Caye à Dupont dans le Petit Cul-de-sac Marin en Guadeloupe (cf. Chapitre II). En effet, puisque l'autofécondation n'est pas réalisable par les espèces du genre *Acropora*, la présence d'un seul individu génétique même en présence de plusieurs colonies ne permet pas d'avoir un processus de reproduction sexuée pour de telles populations. Or en l'absence de reproduction sexuée et en présence d'un très probable « effet Allee », les populations monoclonales d'*Acropora* sont particulièrement vulnérables et peuvent rapidement périr (Knowlton 1992 ; Levitan et al. 1992), tel que cela a été observé pour la population monoclonale d'*A. cervicornis* retrouvée sur le site de la Caye à Dupont (cf. Chapitre II et III). Aux îlets Pigeon, le site choisi pour la transplantation, de nombreuses colonies d'*A. cervicornis* étaient historiquement

présentes avant de disparaître suite à l'ouragan Hugo en 1989, sans que la population n'ait alors pu se reconstituer (Bouchon, comm. pers.). Avant la transplantation, seules deux colonies clonales d'un même individu génétique y étaient observées (cf. Chapitre II), révélant un intérêt certain à introduire de nouveaux génotypes de l'espèce *A. cervicornis* sur ce site. Près de l'îlet Fajou, sur le site de prélèvement des boutures, le choix a été fait de réaliser un prélèvement des boutures en suivant le transect le plus long possible au sein de chaque population pour chacune des trois « espèces » et en échantillonnant de manière opportuniste des colonies coralliennes relativement espacées afin de favoriser l'échantillonnage du plus grand nombre possible de génotypes, tout en évitant de nombreuses colonies clonales qui seraient issues de la fragmentation. Cette stratégie d'échantillonnage utilisée de manière empirique afin de pallier à l'absence d'un génotypage exhaustif et préalable de l'ensemble des colonies sur le site de prélèvement a porté ces fruits. Alors que ce sont les mêmes populations des trois « espèces » d'*Acropora* qui ont été échantillonnées pour cette étude expérimentale de culture de boutures coralliennes et l'étude relative au chapitre II, davantage de génotypes pour chacun des trois taxons ont été retrouvés ici que lors de l'étude précédente. En effet, pour le site de l'îlet Fajou, 9 génotypes d'*A. cervicornis* ont été identifiés ici contre 4 précédemment ; 2 génotypes d'*A. palmata* ont été détectés ici contre 1 seul précédemment et enfin 2 génotypes d'*A. prolifera* ont été retrouvés ici contre 1 seul précédemment. Pour l'espèce *A. cervicornis*, introduire ainsi des colonies relatives à 9 individus génétiquement distincts pourrait *in fine* favoriser des événements de reproduction sexuée sur le site des îlets Pigeon, rendus impossibles jusqu'à maintenant étant donné la présence de seulement deux colonies clonales correspondant à un seul individu génétique. Dans les prochaines années, il serait ainsi intéressant de faire un suivi des événements annuels de reproduction sexuée (puisqu'ils sont prédictibles) et une étude du recrutement de colonies juvéniles d'*Acropora*. De telles expertises, couplées à des analyses génétiques de paternité, permettraient de vérifier si l'apport de boutures coralliennes avec des génotypes distincts a permis de ravigoter la reproduction sexuée tout en considérant l'effet potentiel du processus d'auto-recrutement sur le site.

5. Conclusion

Les résultats encourageants de ce projet avec de bons taux de survie et de croissance des boutures coralliennes *d'Acropora* révèlent ainsi la faisabilité d'un tel projet en Guadeloupe, même lorsque les conditions de réalisation ne sont pas optimales. Toutefois, cette expérimentation de culture de boutures coralliennes n'est qu'une étape préliminaire à la transplantation réelle des boutures sur le site des îlets Pigeon et ne peut pas présager d'un succès réel *in fine* du projet de réhabilitation des populations *d'Acropora* avec une survie des colonies coralliennes jusqu'à ce qu'elles soient capables de participer aux évènements de reproduction. Bien qu'à ce stade d'investigation, une telle approche de réhabilitation des populations coralliennes semble envisageable, cela ne devrait pas servir d'alibi pour négliger les efforts nécessaires portant sur le contrôle de la pollution côtière et la protection de l'environnement récifal. En effet, l'apport de nouvelles colonies coralliennes dans un habitat récifal soumis à des perturbations environnementales chroniques serait dénué de sens.

Par ailleurs, il est intéressant de noter que l'hybride *A. prolifera* pourrait présenter des capacités facilitées d'adaptation à des habitats plus variés que celles des espèces parentales. Bien que ce taxon ne soit pas viable comme une espèce véritable, des publications révèlent régulièrement l'apparition d'une densité importante de colonies *d'A. prolifera* sur des récifs de la Caraïbe alors qu'il était rarement observé auparavant (van Oppen et al. 2000 ; Vollmer et Palumbi 2002 ; Willis et al. 2006 ; Fogarty 2010, 2012 ; Lucas et Weil 2016 ; Aguilar-Perera et Hernández-Landa 2017). Le taxon hybride *A. prolifera* pourrait localement jouer un rôle structurel sur certains récifs de la région Caraïbe.

CHAPITRE V. DISCUSSION GÉNÉRALE

1. Synthèse et conclusions

Ce travail de thèse s'est inscrit dans la problématique d'espèces de coraux menacées dans la région caraïbe, les *Acropora*, en se focalisant dans un premier temps sur l'aspect de capacité de résilience des populations afin d'employer à terme des méthodes de conservation et de gestion adaptées. Trois axes de recherche ont ainsi été développés : le premier axe avait pour but d'estimer la diversité génétique et la connectivité pour les populations d'*Acropora* dans les Petites Antilles, et le deuxième axe devait permettre d'étudier la diversité de leurs communautés de *Symbiodinium* associées. Ces deux premiers chapitres avaient pour objectif commun de donner un aperçu des capacités de résilience des populations, à la fois en termes de recrutement (en estimant la part issue de la reproduction sexuée), de connectivité des populations, et d'association symbiotique. Le troisième et dernier axe s'est articulé autour de la mise en culture de boutures coralliennes des espèces d'*Acropora* dans le but de réaliser localement un projet de restauration de leurs populations sur un récif de la Guadeloupe.

Globalement, les résultats obtenus sur l'ensemble des études réalisées dans ce travail de thèse ont confirmé la vulnérabilité des populations d'*Acropora* dans les Petites Antilles et la faisabilité de la culture de boutures coralliennes de ces espèces, étape préliminaire à la restauration des populations.

1.1. Capacités de résilience des espèces d'*Acropora* dans les Petites Antilles

Les capacités de résilience des coraux du genre *Acropora* des Petites Antilles ont été appréhendées à travers les deux premiers axes de recherche, présentés dans les chapitres II et III. D'une part, le premier axe de recherche a permis d'estimer la diversité génétique (issue de la reproduction sexuée), la structure génétique et la connectivité des populations du genre *Acropora* dans les Petites Antilles (cf. Chapitre II). D'autre part, le deuxième axe de recherche a servi à estimer la diversité des communautés de « zooxanthelles » qui sont associées aux espèces *Acropora* caraïbes (cf. Chapitre III).

L'un des facteurs prépondérants à la résilience des populations est le maintien d'un certain niveau de diversité génétique. En effet, le maintien d'une diversité génétique élevée est crucial pour le maintien du potentiel évolutif, la survie et la résilience des espèces (Frankham et al. 2002 ; England et al. 2003 ; Balloux et al. 2004). De plus, la connectivité (*via* les événements de migration) entre des populations séparées géographiquement joue aussi un rôle important dans le maintien de la diversité génétique et donc dans la capacité de résilience des populations (Hastings et Harrison 1994 ; Botsford et al. 2001 ; Cowen et al. 2007). Pour les espèces *A. palmata* et *A. cervicornis*, le premier axe de recherche a permis de mettre en évidence une faible diversité génétique d'une part et une structure génétique qui repose sur un modèle d'isolement génétique

par la distance pour les populations d'*Acropora palmata* des Petites Antilles d'autre part (cf. Chapitre II). Quant à l'espèce *A. cervicornis*, elle n'a été observée et échantillonnée que sur les trois îles de Saint-Martin, de Saint-Barthélemy et de la Guadeloupe, parmi les onze îles qui ont été prospectées dans les Petites Antilles durant cette étude (des colonies d'*A. cervicornis* ont également observées au moins à la Martinique (comme pers. la DEAL). Les populations d'*A. cervicornis* étudiées ont généralement présenté un petit nombre de colonies (à l'exception du site FJ I en Guadeloupe), des niveaux faibles de diversité génétique corrélés à un nombre limité d'individus génétiquement distincts (ou génotypes), reflétant alors une prédominance du mode de reproduction asexué et de colonies clonales dans les populations. Néanmoins, cette espèce est décrite historiquement comme pouvant s'installer jusqu'à une profondeur de 20 m sur les pentes externes récifales (Goreau 1959), comme cela a été illustré par la redécouverte récente de l'espèce *A. cervicornis* à une profondeur de 17 m sur le site de la caravelle à la Martinique (Impact-Mer 2015) et comme elles étaient installées en Guadeloupe avant leur destruction par l'ouragan Hugo en 1989. Or, les pentes externes récifales n'ont pas été prospectées à de telles profondeurs dans cette étude. Ainsi, bien que l'abondance de l'espèce *A. cervicornis* dans les Petites Antilles ait pu être sous-estimée, les rares observations de cette espèce sur les îles de Saint-Martin, de Saint-Barthélemy, de la Guadeloupe et de la Martinique, associées à des niveaux de diversités génotypiques et génétiques faibles sont alarmantes. En effet, des populations éparses de cette espèce avec de faibles niveaux de diversité génotypiques suggèrent la possibilité d'un effet Allee (Knowlton 1992 ; Levitan et al. 1992), conduisant à une capacité de résilience réduite des populations *via* les processus naturels de recouvrement tels que les événements de reproduction sexuée et *in fine* à une disparition probable de l'espèce *A. cervicornis* de la région des Petites Antilles.

L'espèce *A. palmata* a été communément retrouvée sur l'ensemble des onze îles prospectées et semble moins menacée qu'*A. cervicornis* dans les Petites Antilles. Toutefois, la diversité génétique estimée pour les populations d'*A. palmata* des Petites Antilles est globalement inférieure à la diversité génétique précédemment estimée pour d'autres populations de la région des Caraïbes. Ce constat est préoccupant puisqu'une plus faible diversité génétique peut réduire la capacité de résilience des populations face à des perturbations éventuelles des conditions environnementales (Frankham et al. 2002), en particulier dans le contexte du changement climatique actuel. D'autant plus que les populations des Petites Antilles sont relativement isolées car situées en périphérie de l'aire de répartition de l'espèce *A. palmata*. En outre, l'étude de la connectivité pour les populations des Petites Antilles de l'espèce *A. palmata* permet d'émettre l'hypothèse que l'échelle spatiale de dispersion larvaire est inférieure à 200 kilomètres avec une structure génétique des populations expliquée par un modèle d'isolement génétique par la distance. Cette hypothèse peut certainement être extrapolée à l'espèce *A. cervicornis* pour laquelle

les caractéristiques liées à la reproduction sexuée sont similaires à celles de l'espèce *A. palmata* alors que le petit nombre de génotypes retrouvés dans les populations ne permet pas d'obtenir des résultats aussi fiables.

Des lignées de *Symbiodinium* distinctes possèdent des propriétés physiologiques différentes et la résilience des hôtes coralliens face à certaines conditions environnementales pourrait être influencée par la nature des communautés symbiotiques qu'ils hébergent, favorisant de ce fait les hôtes coralliens qui seraient capables d'arborer simultanément plusieurs clades ou ceux qui présenteraient une facilité à changer de lignée de *Symbiodinium* au cours du temps (Baker 2003 ; Knowlton et Rohwer 2003 ; van Oppen et Gates 2006 ; Camargo et al. 2009 ; Lirman et al. 2014). Le deuxième axe de recherche qui s'intéressait à la diversité des communautés de *Symbiodinium* comme facteur potentiel de résistance et de résilience pour les espèces d'*Acropora* dans les Petites Antilles en cas de perturbation des conditions environnementales, a mis en évidence une faible diversité quant à la nature des symbioses réalisées entre les acropores et les lignées de *Symbiodinium*. En effet, pour la quasi-totalité des échantillons d'*Acropora* analysés (98 %) et quelles que soient les méthodes employées (PCR et qPCR), la prédominance d'une relation symbiotique avec le sous-clade A3 de *Symbiodinium* seul a été identifiée. Néanmoins, dans un contexte environnemental stable, la symbiose avec le sous-clade A3 est opportune d'un point de vue écologique pour les coraux du genre *Acropora*, en particulier pour des colonies qui sont installées à de faibles profondeurs (moins de 5 m) puisqu'il a été montré que cette lignée de *Symbiodinium* confère des propriétés photo-protectrices vis-à-vis des ultraviolets (Banaszak et al. 2000, 2006). À l'échelle de la Guadeloupe, aucun clade cryptique n'a été identifié dans les 132 échantillons d'*Acropora* analysés par qPCR et seuls deux échantillons d'*A. cervicornis* de l'Îlet Fajou en Guadeloupe ont révélé des associations avec deux lignées de *Symbiodinium* (A3 et B). Cela montre que les coraux du genre *Acropora* en Guadeloupe ne semblent pas sujets à des associations symbiotiques avec plusieurs clades et cela même si l'on considère la présence éventuelle de clades cryptiques qui pourraient être présents en faibles quantités au sein des colonies. Néanmoins, quatre échantillons d'*A. palmata* ont permis d'identifier la présence du sous-clade D1 sur deux sites à l'échelle des Petites Antilles, l'Îlet Ramier en Martinique et Shipstern Point à Antigua. Ainsi bien qu'une certaine fidélité ait été mise en évidence entre les *Acropora* des Petites Antilles et le sous-clade A3, l'espèce *A. palmata* semble pouvoir réaliser des associations symbiotiques de nature différente à certaines occasions. La lignée D1 identifiée pour les quatre colonies d'*A. palmata* est communément détectée lorsque les conditions environnementales sont perturbées, par exemple suite à un épisode de blanchissement corallien ou dans des contextes d'hyper-sédimentation (Jones et al. 2008 ; Finney et al. 2010 ; Silverstein et al. 2015). Cette observation d'une association symbiotique entre la lignée D1 et l'espèce *A. palmata*, pour une première fois dans les Petites Antilles, laisse penser que la symbiose avec la lignée A3 n'est pas

unique et qu'en cas de perturbation, les coraux du genre *Acropora* (ou tout du moins *A. palmata*) pourraient réaliser des associations symbiotiques de nature différente.

Ces deux axes de recherche révèlent ainsi une capacité de résilience qui apparaît limitée pour les acropores des Petites Antilles, en particulier si l'on ne considère que la diversité génétique des populations de coraux. Néanmoins, l'étude des communautés de *Symbiodinium* laisse entrevoir une capacité adaptative de l'espèce *A. palmata* à l'acquisition de la lignée D1 de *Symbiodinium*, cette association symbiotique pouvant être un atout dans certaines conditions environnementales perturbées.

1.2. Aspects de conservation pour les populations d'*Acropora* des Petites Antilles

Le premier axe de recherche a permis de révéler que (1) la connectivité génétique et la dispersion larvaire étaient limitées pour les populations d'*A. palmata* dans les Petites Antilles et que (2) des flux géniques seraient majoritairement orientés du sud vers le nord (cf. Chapitre II). Ces conclusions sont ici extrapolées à l'espèce *A. cervicornis* pour laquelle le nombre de génotypes retrouvés était limitant puisqu'elle présente une reproduction sexuée similaire à celle de l'espèce *A. palmata*. Ainsi, dans l'hypothèse où les flux géniques dominants orientés du sud vers le nord serait vraie, la préservation des populations de ces deux espèces d'*Acropora* dans les îles les plus au sud des Petites Antilles devrait être une priorité. Toutefois, dans un environnement stable, les coraux sont des organismes qui sont potentiellement capables de vivre pendant des décennies (voire plus) du fait de la croissance des colonies par bourgeonnement asexué des polypes (cf. Chapitre I). De ce fait, les estimations de diversité et de connectivité génétiques reposent potentiellement sur des échantillons de coraux prélevés sur des colonies qui peuvent être installées sur les récifs depuis plusieurs décennies. Ainsi, les résultats obtenus pourraient illustrer une histoire évolutive qui ne reflète pas fidèlement la dynamique actuelle des populations d'*Acropora* des Petites Antilles. En absence d'informations sur l'efficacité actuelle des processus de reproduction sexuée et de recrutement larvaire, la mise en évidence d'une connectivité génétique limitée entre les populations menacées d'*Acropora* des Petites Antilles devrait avant tout conduire à réaliser des efforts de conservation et de gestion des populations de ces espèces coralliennes à des échelles locales. En effet, compter sur de potentiels intrants larvaires provenant de populations sources éventuelles est purement spéculatif, en particulier lorsque les petites populations sont identifiées comme menacées (Baums et al. 2005, 2006a, 2006b ; Vollmer et Palumbi 2007 ; Hemond et Vollmer 2010).

Les menaces qui pèsent sur les récifs et les coraux sont multifactorielles et sont bien souvent la conséquence de plusieurs causes d'origines naturelle et surtout anthropique (cf. Chapitre I). Les îles des Petites Antilles sont densément peuplées et les récifs sont très proches

des côtes et ainsi fortement soumis à l'influence des activités humaines (Bouchon et al. 2008a, 2008b). Par conséquent, en plus du changement climatique global et de certaines perturbations naturelles ponctuelles de grande ampleur telles que les ouragans et les maladies, les récifs et leurs communautés coralliennes, sont aussi menacés par des perturbations chroniques des conditions environnementales plus locales et d'origine anthropique, notamment *via* le rejet direct à la mer d'eaux usées peu ou pas traitées et le lessivage des sols qui entraînent des substances polluantes dans le milieu marin (Bouchon et al. 2008a, 2008b). Puisque certaines perturbations à l'origine du déclin des récifs et des coraux sont principalement la conséquence de menaces qui pèsent directement sur l'habitat et que, dans le cas de cette étude les espèces caraïbes du genre *Acropora* sont déjà sous couvert de statuts nationaux (Arrêté du 25 avril 2017 « fixant la liste des coraux protégés en Guadeloupe, en Martinique et à Saint-Martin et les modalités de leur protection ») et internationaux (cf. Chapitre I) qui leurs garantissent une protection efficace, ce sont des mesures visant à la protection des habitats et plus généralement de l'environnement marin qui devraient maintenant être privilégiées. Néanmoins, en raison de la situation sociétale et institutionnelle hétérogène des îles des Petites Antilles représentées par de nombreux gouvernements, de telles mesures de gestion des habitats et de l'environnement peuvent être difficilement mises en œuvre à une échelle régionale.

1.3. Restauration des populations d'*Acropora* par transplantation de boutures coralliennes

Le troisième axe de recherche qui s'articulait autour de la mise en culture de boutures de coraux du genre *Acropora* a révélé que cette étape préliminaire à tout projet de transplantation était réalisable sur le site sélectionné en Guadeloupe (cf. Chapitre IV). Dans un contexte où les populations coralliennes sont menacées et semblent peu résilientes et pour lequel il est préférable d'appliquer des mesures de gestion locale, la mise en place d'un tel projet de transplantation de boutures coralliennes semble judicieux (Young et al. 2012).

Les résultats encourageants de ce projet avec de bons taux de survie et de croissance des boutures d'*Acropora* révèlent ainsi la faisabilité d'un tel projet en Guadeloupe, même lorsque les recommandations quant à la réalisation d'un tel projet n'ont pas été scrupuleusement respectées. Toutefois, cette expérimentation de culture de boutures coralliennes n'est qu'une étape préliminaire à la transplantation réelle des boutures sur le site des îlets Pigeon. Elle ne peut pas présager d'un succès réel *in fine* du projet de réhabilitation des populations d'*Acropora* avec une survie des colonies coralliennes jusqu'à ce qu'elles soient capables de participer aux événements de reproduction. Une réflexion sur la façon dont les colonies doivent être réimplantées est nécessaire. En effet, certains paramètres tels que la disposition et la densité des colonies devraient être pris en compte.

1.4. Autres apports scientifiques de l'étude

L'ensemble des trois axes de recherche de ce travail ont permis de réaliser une étude comparée entre les espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* et le taxon hybride *A. prolifera* en ce concerne la diversité génétique des populations (cf. Chapitre II), les symbioses avec les algues du genre *Symbiodinium* (cf. Chapitre III) et la mise en culture de boutures coralliennes (cf. Chapitre IV).

1.4.1. Potentiel rôle évolutif de l'hybride *Acropora prolifera*

Bien que l'hybride *A. prolifera* ait été décrit par Lamarck en 1816, en même temps que les espèces *A. cervicornis* et *A. palmata*, il ne présente pas de chronique de fossiles *a contrario* des deux espèces véritables, ce qui suggérerait qu'il est apparu plus récemment sur les récifs caraïbes ou alors qu'il était suffisamment rare pour ne pas en avoir laissée (Willis et al. 2006). Le premier axe de recherche qui a permis d'étudier la clonalité et la diversité génétique des populations d'*Acropora* dans les Petites Antilles a permis de mettre en évidence la présence de colonies de l'hybride *A. prolifera* sur certains récifs des Petites Antilles (cf. Chapitre II). L'ensemble des colonies d'*A. prolifera* qui ont été observées en Guadeloupe et à Saint-Barthélemy semblaient être issues d'évènements de recrutement larvaire récents, probablement au cours des cinq dernières années. De manière analogue, des publications signalent régulièrement l'existence de cet hybride sur les récifs caraïbes depuis le début des années 2000 alors même qu'il était reconnu comme relativement rare jusqu'à maintenant (van Oppen et al. 2000 ; Vollmer et Palumbi 2002 ; Willis et al. 2006 ; Fogarty 2010, 2012 ; Lucas et Weil 2016 ; Aguilar-Perera et Hernández-Landa 2017). La présence plus commune d'*A. prolifera* sur les récifs caraïbes au cours de ces dernières années a été justifié par Fogarty (2010, 2012) de la manière suivante :

Les gamètes ont une plus grande compatibilité au sein de la même espèce, la fécondation intra-spécifique s'en trouvant ainsi facilitée. De ce fait, lorsque les colonies d'une même espèce sont nombreuses, la densité de gamètes est importante et les ovules sont rapidement fécondés par des spermatozoïdes de la même espèce. Le processus d'hybridation est donc limité lorsque les densités de populations d'*A. palmata* et d'*A. cervicornis* sont importantes. Or, le déclin en abondance des populations caraïbes d'*Acropora* (cf. Chapitre I) a conduit à une diminution importante des quantités de gamètes produits et lâchés dans la colonne d'eau lors des évènements de reproduction sexuée. Certaines populations d'*A. palmata* et surtout d'*A. cervicornis* sont maintenant sujettes à une baisse de capacité (voire une incapacité) à pouvoir se reproduire à cause du manque d'individus de la même espèce, du fait d'un effet Allee (Knowlton 1992 ; Levitan et al. 1992), favorisant ainsi des évènements de fécondation inter-spécifiques et la conception de l'hybride *A. prolifera* de première génération (F_1).

En accord avec cette explication, les observations de colonies d'*A. prolifera* réalisées au cours de cette étude ont eu lieu sur des sites présentant des colonies d'*A. palmata* et d'*A. cervicornis* à proximité les unes des autres (*i.e.* à quelques centaines de mètres) et *A. cervicornis* était généralement représentée par un nombre limité de génotypes.

Par ailleurs, une faible divergence génétique a été observée entre les génotypes des espèces *A. palmata* et *A. cervicornis*, confirmant les faibles divergences observées entre ces espèces avec d'autres marqueurs génétiques (van Oppen et al. 2000, 2001). Alors que l'introgession de gènes d'*A. palmata* vers l'espèce *A. cervicornis* avait déjà été mis en évidence, suggérant ainsi des rétrocroisements entre *A. prolifera* et *A. cervicornis* (Fogarty 2010, 2012 ; Palumbi et al. 2012), ce travail a permis de mettre en évidence pour la première fois une introgession de gènes d'*A. cervicornis* chez *A. palmata* via l'observation de colonies d'*A. prolifera* cryptiques, c'est-à-dire des colonies qui présentaient une morphologie d'*A. palmata* mais avec des génotypes intermédiaires à ceux d'*A. palmata* et *A. cervicornis*. Ainsi, des colonies d'*A. prolifera*, qu'elles aient été morphologiquement identifiées dès l'échantillonnage ou cryptiques, ont été observées sur 5 îles des Petites Antilles parmi les 11 prospectées (Saint-Martin, Saint-Barthélemy, Saba, la Guadeloupe et Saint-Vincent). Cela suggère que le phénomène d'introgession génique bidirectionnelle est étendu spatialement sur toute la zone d'étude des Petites Antilles et que le complexe d'hybridation des espèces caraïbes du genre *Acropora* est plus complexe que ce qui a déjà été décrit (van Oppen et al. 2000 ; Cole et al. 2002 ; Vollmer et Palumbi 2007 ; Fogarty et al. 2012).

L'importance de l'hybridation dans l'évolution des espèces végétales est largement acceptée, mais sa contribution dans l'évolution des espèces animales est moins reconnue (Willis et al. 2006). Néanmoins, sur les grandes échelles de temps, l'hybridation en tant que processus évolutif a contribué à l'évolution, à la diversification et à la résilience des coraux de récif, en particulier pour les espèces du genre *Acropora* (Willis et al., 2006). Par exemple, l'hypothèse a été émise que l'espèce *A. palmata* aurait évolué via un processus d'hybridation entre *A. cervicornis* et une espèce maintenant disparue qui pourrait être *A. panamensis* (Frost 1977) et qu'entre 325 000 et plus d'un million de générations se sont écoulées depuis cet évènement (van Oppen et al. 2000). Par conséquent, dans le contexte caraïbe où les populations des deux seules espèces du genre *Acropora* sont en déclin, le rôle évolutif d'une telle hybridation pour les coraux caraïbes du genre *Acropora* est soumis à questionnement (van Oppen et al. 2000 ; Miller et van Oppen 2003 ; Willis et al. 2006). Par exemple, *A. prolifera* pourrait-il acquérir la capacité à se reproduire lui-même ou à renforcer réellement les espèces parentales via le processus d'introgession ? Toutefois, le contexte du réchauffement climatique actuel et les menaces actuelles encourues par les espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* (cf. Chapitre I) ne sont pas favorables à un tel processus d'évolution

qui est long. Par ailleurs, l'introgression de certains gènes d'*A. palmata* au sein de l'espèce *A. cervicornis* pourrait permettre à cette dernière qui est en déclin d'augmenter sa diversité génétique et le nombre de génotypes qui composent les populations (Fogarty 2010, 2012 ; Palumbi et al. 2012).

1.4.2. *Acropora prolifera* comme nouvel écotype

Les axes de recherche concernant la diversité des communautés de *Symbiodinium* (cf. Chapitre III) et l'expérimentation de culture de boutures coralliennes (cf. Chapitre IV) ont permis de comparer le taxon *A. prolifera* avec les espèces parentales.

L'étude de la diversité des communautés de *Symbiodinium* a révélé que l'hybride présentait la même affinité que les espèces *A. cervicornis* et *A. palmata* pour le sous-clade A3. Toutefois, lorsque les quantités de symbiontes relatives à la lignée A3 ont été comparées entre les trois taxons, *A. prolifera* a présenté une plus grande quantité de *Symbiodinium* que les espèces parentales (8,2 fois supérieures à *A. palmata* et 11 fois supérieures à *A. cervicornis*), suggérant que l'hybride puisse héberger une densité de symbiontes plus importante que les espèces parentales et présenter des dynamiques symbiotiques différentes (Yamashita et al. 2011 ; Cunning et Baker 2014 ; Cunning et al. 2015). Cependant, les facteurs et les processus mis en jeu concernant la densité en *Symbiodinium* chez les hôtes coralliens sont encore mal connus (Cunning et Baker 2014), il ne faudrait donc pas conclure trop vite qu'une forte densité de *Symbiodinium* soit nécessairement un avantage adaptatif.

L'expérimentation de la mise en culture des boutures coralliennes a permis de révéler qu'*A. prolifera* avait une croissance relativement comparable à *A. cervicornis* et supérieure à *A. palmata*. En outre, alors que la croissance des boutures a globalement été linéaire pour l'ensemble des taxons, *A. prolifera* a montré une croissance exponentielle supérieure aux espèces *A. cervicornis* et *A. palmata* sur le dispositif de croissance par fixation près du fond. De plus, des études précédentes ont mis en évidence qu'*A. prolifera* avait une dynamique de croissance au moins comparable, sinon plus variée que les espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* (Gladfelter et al. 1978 ; Chilcoat 2004 ; Bowden-Kerby et Carne 2012). Ces observations quant à la dynamique de croissance de l'hybride *A. prolifera* pourraient ainsi révéler que le taxon hybride *A. prolifera* présente des optima écologiques différents, peut-être intermédiaires, voire plus variés que ceux relatifs aux espèces parentales *A. cervicornis* et *A. palmata* (Chilcoat 2004).

De vastes « champs » mono-spécifiques d'*A. prolifera* tels que celui découvert près de l'Îlet Fajou en Guadeloupe, ont été observés sur certains récifs caraïbes (Lucas et Weil 2016 ; Aguilar-Perera et Hernández-Landa 2017). Par ailleurs, sa morphologie branchue révèle qu'il pourrait présenter un rôle structurel des récifs coralliens similaire aux espèces parentales (Vollmer et

Palumbi 2002 ; Fogarty et al. 2012). Par conséquent, dans le contexte particulier de la région Caraïbe où les deux seules espèces représentantes du genre *Acropora* sont menacées et leurs populations sont en déclin, il se pourrait que le taxon hybride *A. prolifera* puisse localement jouer un rôle structurel sur certains récifs. Sans même considérer un potentiel rôle évolutif de l'hybride *A. prolifera*, des morphologies intermédiaires à celles des espèces parentales et une éventuelle capacité d'adaptation à des habitats variés pourraient faire de cet hybride un nouvel écotype potentiel (Vollmer et Palumbi 2002).

2. Perspectives

Tant à propos des coraux du genre *Acropora* que des lignées de *Symbiodinium*, les trois axes de recherche qui ont été abordés durant cette thèse ont permis d'ouvrir de nouvelles pistes de recherche qu'il pourrait être intéressant d'étudier à l'avenir.

2.1. Étude du complexe d'hybridation entre *Acropora palmata* et *Acropora cervicornis*

L'observation de colonies cryptiques d'*A. prolifera* a révélé que le processus d'hybridation entre les espèces *A. palmata* et *A. cervicornis* semblait conduire à une introgression bidirectionnelle de gènes entre les espèces *A. palmata* et *A. cervicornis*, révélant ainsi la conception d'hybrides de générations ultérieures à la F₁. Afin de confirmer cette hypothèse, des études complémentaires utilisant l'outil de génomique *via* des méthodes de séquençage de « nouvelle génération » (*i.e.* *Next-Generations Sequencing*, ou NGS) pourraient ainsi être réalisées.

2.2. Étude de l'holobionte corallien

2.2.1. Études complémentaires sur les communautés de *Symbiodinium*

L'étude réalisée sur les communautés de *Symbiodinium* a révélé une faible diversité des lignées de *Symbiodinium* en association symbiotique avec les coraux du genre *Acropora* et la prédominance de la lignée A3 (cf. Chapitre III). Toutefois, un seul échantillon par colonie a été prélevé à l'extrémité d'une branche et les profils de clades de *Symbiodinium* peuvent varier en fonction de la partie de la colonie qui est échantillonnée (Rowan et al. 1997 ; Stat et al. 2006 ; Kemp et al. 2015). Il serait ainsi intéressant de réaliser de nouvelles expérimentations en considérant un échantillonnage stratifié des colonies coralliennes afin de voir si les coraux *Acropora* présentent ou non des clades de *Symbiodinium* distincts en fonction des zones échantillonnées sur les colonies.

Par ailleurs, une grande variabilité des quantités de symbiontes a pu être observée entre les échantillons de colonies qui ont été analysés par qPCR, sans qu'il ne soit aisé de savoir quels sont les dynamiques et les paramètres environnementaux qui pouvaient influencer cette variabilité quantitative. De plus, la majorité des études ont cherché à identifier la nature des lignées de *Symbiodinium* qui composaient les communautés symbiotiques plutôt qu'à les quantifier et les facteurs et les processus qui influencent les densités de *Symbiodinium* au sein des colonies coralliennes sont encore mal connus (Cunning et Baker 2013, 2014). De ce fait, cette expérimentation a permis de soulever de nombreuses questions. En effet, lorsque les quantités de *Symbiodinium* ont été comparées en considérant le facteur temporel, des différences significatives des quantités de *Symbiodinium* ont été observées mais sans savoir à quelle échelle de temps les dynamiques de *Symbiodinium* pouvaient évoluer. Des suivis temporels réguliers des quantités de

Symbiodinium à l'échelle de quelques jours par exemple, pourraient ainsi être réalisés à l'avenir afin de répondre à cette question. Par ailleurs, lorsque les quantités de *Symbiodinium* ont été comparées entre sites, des différences significatives ont été observées sans savoir quels paramètres environnementaux pouvaient influencer les densités de symbiotes. Dans ce contexte, il pourrait être intéressant de répéter l'expérimentation en caractérisant les sites d'échantillonnage par certains paramètres physico-chimiques et biologiques tels que des variables d'ordre climatique (éclairage, pluviométrie, température), des paramètres liés à l'état d'eutrophisation des milieux (turbidité ; sédimentation ; concentrations en certains nutriments : ammonium, phosphates, nitrates, nitrites, silicates) et teneur en chlorophylle, ainsi que la présence de certains pathogènes (*Vibrio sp.*) ou encore de polluants (pesticides, hydrocarbures).

2.2.2. Autres partenaires symbiotiques

Plus qu'une simple symbiose, les coraux sont en réalité des systèmes d'interactions dynamiques entre un hôte corallien hétérotrophe et divers partenaires microbiens (micro-algues, champignons, archées, bactéries, virus), définissant ainsi ce que l'on appelle l'holobionte corallien (Rohwer et al. 2002 ; Knowlton et Rohwer 2003 ; Rosenberg et al. 2007 ; Wegley et al. 2007). Les facultés d'adaptation, de tolérance et de résistance de l'holobionte corallien à un contexte environnemental en particulier sont probablement influencées par la diversité génétique portée par l'ensemble des génomes des organismes qui constituent l'holobionte appelé hologénome. Or, seuls les symbiotes algaux du genre *Symbiodinium* associés à l'hôte corallien ont ici été étudiés, alors même que d'autres micro-organismes qui composent l'holobionte corallien telles que les bactéries pourraient aussi être considérés (Blackall et al. 2015). Ainsi, il pourrait être intéressant de d'étudier les communautés microbiennes associées aux coraux du genre *Acropora* par des approches de « *barcoding* moléculaire » (ou *metabarcoding*).

2.3. Étude biogéographique de la diversité des *Symbiodinium*

Le chapitre III qui a permis d'étudier les communautés de *Symbiodinium* pour les espèces de coraux *Acropora palmata* et *Porites astreoides* dans les Petites Antilles et a ainsi permis de mettre en évidence une certaine fidélité entre ces deux espèces coralliennes et des lignées de *Symbiodinium* sur l'ensemble de l'Arc des Petites Antilles (cf. Chapitre III).

En effet, il semblerait que l'espèce *A. palmata* soit principalement retrouvée en symbiose avec la lignée A3 alors que l'espèce *P. astreoides* soit communément retrouvée en association symbiotique avec la lignée A4. De plus, de manière analogue pour les deux espèces de coraux, un haplotype majoritaire des sous-clades A3 et A4 a été retrouvé sur toute l'aire d'étude, alors que d'autres haplotypes secondaires ont été retrouvés plus localement. Les populations de ces espèces de *Symbiodinium* relatives aux sous-clades A3 et A4 évolueraient et se différencieraient donc

localement en fonction des zones géographiques (Thornhill et al. 2017). Il se pourrait qu'une telle diversification des lignées de *Symbiodinium* dans certaines localités puissent conduire à une adaptation de ces lignées à des conditions environnementales particulières (Kawecki et Ebert 2004). Un tel processus d'adaptation n'est pas à sous-estimer et pourrait conduire à des symbioses mieux adaptées aux hôtes coralliens qui leurs seraient associés plutôt qu'à une lignée plus généraliste telle que A3 pour *Acropora palmata* ou A4 pour *Porites astreoides*. Afin d'appréhender avec une meilleure résolution la diversité génétique et la connectivité des populations de ces deux lignées de *Symbiodinium*, il serait intéressant d'utiliser des marqueurs génétiques plus polymorphes, tels que des marqueurs microsatellites. De cette manière la diversité et la structure génétiques des populations de chaque lignée de *Symbiodinium* pourraient également être comparées à celles des espèces coralliennes hôtes. Néanmoins, puisque les algues endosymbiotiques du genre *Symbiodinium* sont des organismes unicellulaires retrouvés en grand nombre dans les hôtes avec lesquels ils sont associés et que chaque colonie corallienne peut héberger plusieurs lignées de *Symbiodinium*, l'utilisation de tels marqueurs génétiques très polymorphes reste délicate (Howells et al. 2016).

Alors que les espèces coralliennes étudiées ici ne semblent pas présenter d'associations symbiotiques avec les mêmes lignées de *Symbiodinium*, il semblerait que des organismes caraïbes d'autres groupes taxonomiques puissent être associés symbiotiquement avec les lignées A3 et A4 de *Symbiodinium* (LaJeunesse 2002). Dans la mesure où plusieurs organismes de groupes taxonomiques différents pourraient être fidèles aux mêmes sous-clades de *Symbiodinium*, il pourrait être intéressant de chercher à connaître si pour de mêmes localités, les lignées de *Symbiodinium* sont strictement identiques entre des taxons différents. Pour pouvoir réaliser une telle étude, des marqueurs génétiques plus polymorphes (microsatellites par exemple) que ceux utilisés ici devraient être utilisés afin de discriminer les lignées de *Symbiodinium* de manière plus fine qu'à l'échelle du sous-clade.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Acropora* Biological Review Team (2005) Atlantic *Acropora* Status Review Document Report to National Marine Fisheries Service, Southeast Regional Office. March 3, 2005. 152 p + App.
- Aguilar-Perera A, Hernández-Landa RC (2017) Occurrence of large thickets of *Acropora prolifera* (Scleractinia: Acroporidae) in the southern Gulf of Mexico. Mar. Biodivers. Publié en ligne.
- Allsopp M, Pambuccian SE, Johnston P, Santillo D (2009) State of the world's oceans. Springer Netherlands. 256 pp
- Alvarez-Filip L, Dulvy NK, Gill JA, Côté IM, Watkinson AR (2009) Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. Proc. R. Soc. B. Biol. Sci. 276:3019-3025
- Andras JP, Rypien KL, Harvell CD (2013) Range-wide population genetic structure of the Caribbean sea fan coral, *Gorgonia ventalina*. Mol. Ecol. 22:56-73
- Aronson RB, Bruckner AW, Moore JA, Precht B, Weil E (2008a) *Acropora palmata*. IUCN Red List Threat Species e.T133006A3536699
- Aronson RB, Bruckner AW, Moore JA, Precht B, Weil E (2008b) *Acropora cervicornis*. IUCN Red List Threat Species e.T133381A3716457
- Aronson RB, Precht WF (2001) White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. Hydrobiologia 460:25-38
- Ayata S-D (2010) Importance relative des facteurs hydroclimatiques et des traits d'histoire de vie sur la dispersion larvaire et la connectivité à différentes échelles spatiales (Manche, Golfe Gascogne). Thèse de doctorat. Université Pierre et Marie Curie. 412 p
- Ayre DJ, Miller KJ (2004) Where do clonal coral larvae go? Adult genotypic diversity conflicts with reproductive effort in the brooding coral *Pocillopora damicornis*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 277:95-105
- Bak RPM (1975) Ecological aspects of the distribution of reef corals in the Netherlands Antilles. Bijdr tot Dierkd 45:181-190
- Bak RPM (1976) The growth of coral colonies and the importance of crustose coralline algae and burrowing sponges in relation with carbonate accumulation. Netherlands J. Sea Res. 10:285-337
- Bak RPM, Nieuwland G, Meesters EH (2009) Coral growth rates revisited after 31 years: what is causing lower extension rates in *Acropora palmata*? Bull. Mar. Sci. 84:287-294
- Baker AC (2003) Flexibility and specificity in coral-algal symbiosis: Diversity, Ecology, and Biogeography of *Symbiodinium*. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 34:661-689

- Baker AC, Glynn PW, Riegl BM (2008) Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 80:435-471
- Baker AC, Romanski AM (2007) Multiple symbiotic partnerships are common in scleractinian corals, but not in octocorals: Comment on Goulet (2006). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 335:237-242
- Baker AC, Rowan R, Knowlton N (1997) Symbiosis ecology of two Caribbean acroporid corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2:1295-1300
- Balloux F, Amos W, Coulson T (2004) Does heterozygosity estimate inbreeding in real populations? *Mol. Ecol.* 13:3021-3031
- Banaszak AT, Barba Santos MG, LaJeunesse TC, Lesser MP (2006) The distribution of mycosporine-like amino acids (MAAs) and the phylogenetic identity of symbiotic dinoflagellates in cnidarian hosts from the Mexican Caribbean. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 337:131-146
- Banaszak AT, LaJeunesse TC, Trench RK (2000) The synthesis of mycosporine-like amino acids (MAAs) by cultured, symbiotic dinoflagellates. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 249:219-233
- Bassim KM, Sammarco PW, Snell TL (2002) Effects of temperature on success of (self and non-self) fertilization and embryogenesis in *Diploria strigosa* (Cnidaria, Scleractinia). *Mar. Biol.* 140:479-488
- Baums IB (2008) A restoration genetics guide for coral reef conservation. *Mol. Ecol.* 17:2796-2811
- Baums IB, Devlin-Durante MK, Brown L, Pinzón JH (2009) Nine novel, polymorphic microsatellite markers for the study of threatened Caribbean acroporid corals. *Mol. Ecol. Resour.* 9:1152-1158
- Baums IB, Hughes CR, Hellberg ME (2005a) Mendelian microsatellite loci for the Caribbean coral *Acropora palmata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 288:115-127
- Baums IB, Johnson ME, Devlin-Durante MK, Miller MW (2010) Host population genetic structure and zooxanthellae diversity of two reef-building coral species along the Florida Reef Tract and wider Caribbean. *Coral Reefs* 29:835-842
- Baums IB, Miller MW, Hellberg ME (2005b) Regionally isolated populations of an imperiled Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Mol. Ecol.* 14:1377-1390
- Baums IB, Miller MW, Hellberg ME (2006a) Geographic variation in clonal structure in a reef-building Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Ecol. Monogr.* 76:503-519
- Baums IB, Paris CB, Chérubin LM (2006b) A bio-oceanographic filter to larval dispersal in a reef-

- building coral. *Limnol. Oceanogr.* 51:1969-1981
- Bay LK, Howells EJ, van Oppen MJH (2009) Isolation, characterisation and cross amplification of thirteen microsatellite loci for coral endo-symbiotic dinoflagellates (*Symbiodinium* clade C). *Conserv. Genet. Resour.* 1:199-203
- Becker LC, Mueller EM (2001) The culture, transplantation and storage of *Montastrea faveolata*, *Acropora cervicornis* and *Acropora palmata*: what we have learned so far. *Bull. Mar. Sci.* 69:881-896
- Beckers B, Beckers P (2011) Calcul du rayonnement solaire atténué par l'atmosphère. Rapport. 17 p
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F (2004) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France)
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Lett.* 15:365-377
- Benson DA, Karsch-Mizrachi I, Lipman DJ, Ostell J, Sayers EW (2009) GenBank. *Nucleic Acids Res.* 37:D26-D31
- Berkelmans R, van Oppen MJH (2006) The role of zooxanthellae in the thermal tolerance of corals: a « nugget of hope » for coral reefs in an era of climate change. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273:2305-2312
- Blackall LL, Wilson B, van Oppen MJH (2015) Coral - The World's most diverse symbiotic ecosystem. *Mol. Ecol.* 24:5330-5347
- Bliss BC (2015) Translocation of *Acropora cervicornis* across geographic regions: investigating species recovery and restoration. Thèse de master. Nova Southeastern University Oceanographic Center.
- Booth RE, Grime JP (2003) Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *J. Ecol.* 91:721-730
- Botsford LW, Hastings A, Gaines SD (2001) Dependence of sustainability on the configuration of marine reserves and larval dispersal distance. *Ecol. Lett.* 4:144-150
- Bottjer DJ (1980) Branching morphology of the reef coral *Acropora cervicornis* in different hydraulic regimes. *J. Paleontol.* 54:1102-1107
- Bouchon-Navaro Y, Bouchon C (2000) Dossier de création de la réserve marine et terrestre des îlets de Pigeon (Guadeloupe). Partie 1 : Présentation générale et milieu marin. Rapport UAG,

PNG, DEAL, 71 p + Annexes

- Bouchon C, al. (2016) État des récifs coralliens et des écosystèmes associés des Outre-Mer français en 2015. Rapport IFRECOR. 168 p
- Bouchon C, Portillo P, Bouchon-Navaro Y, Louis M, Hoetjes P, Brathwaite A, Roach R, Oxenford HA, O'Farrell S, Day O (2005) Status of coral reefs of the Lesser Antilles after the 2005 coral bleaching event. Issu de l'ouvrage : Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes. 85-104
- Bouchon C, Portillo P, Bouchon-Navaro Y, Louis M, Hoetjes P, De Meyer K, Macrae D, Armstrong H, Datadin V, Harding S, Mallela J, Parkinson R, van Bochove J-W, Wynne S, Lirman D, Herlan J, Baker AC, Collado L, Nimrod S, Mitchell J, Morrall C, Crafton I (2008a) Status of Coral Reefs of the Lesser Antilles : The French West Indies, The Netherlands Antilles, Anguilla, Antigua, Grenada, Trinidad and Tobago. Issu de l'ouvrage : Status of Coral Reefs of the World: 2008. 265-280
- Bouchon C, Portillo P, Louis M, Mazeas F, Bouchon-Navaro Y (2008b) Recent evolution of the coral reefs of Guadeloupe and Saint-Barthelemy Islands. *Revue d'Écologie - La Terre la Vie* 63:45-65
- Bowden-Kerby A (1997) Coral transplantation in sheltered habitats using unattached fragments and cultured colonies. 8th Int. Coral Reef Symp. 2:2063-2068
- Bowden-Kerby A (2001) Low-tech coral reef restoration methods modeled after natural fragmentation processes. *Bull. Mar. Sci.* 69:915-931
- Bowden-Kerby A (2014) Best practices manual for Caribbean *Acropora* restoration. Rapport. 57 p
- Bowden-Kerby A, Carne L (2012) Thermal tolerance as a factor in Caribbean *Acropora* restoration. Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium, Cairns, Australie 9-13
- Brakel WH (1979) Small-scale spatial variation in light available to coral reef benthos: Quantum irradiance measurements from a Jamaican reef. *Bull. Mar. Sci.* 29:406-413
- Bright AJ, Rogers CS, Brandt ME, Muller EM, Smith TB (2016) Disease prevalence and snail predation associated with swell-generated damage on the threatened coral, *Acropora palmata* (Lamarck). *Front. Mar. Sci.* 3:1-13
- Brown BE, Dunne RP, Ambarsari I, Le Tissier MDA, Satapoomin U (1999) Seasonal fluctuations in environmental factors and variations in symbiotic algae and chlorophyll pigments in four Indo-Pacific coral species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 191:53-69
- Brown JH (2014) Why are there so many species in the tropics? *J. Biogeogr.* 41:8-22

- Bruckner AW (2002) Proceedings of the Caribbean *Acropora* Workshop: Potential Application of the U.S. Endangered Species Act as a Conservation Strategy. 199 p
- Bruno JF, Selig ER, Casey KS, Page CA, Willis BL, Harvell CD, Sweatman H, Melendy AM (2007) Thermal stress and coral cover as drivers of coral disease outbreaks. PLoS ONE Biol. 5:1220-1227
- Budd AF, Johnson KG (1999) Preceding extinction during late Cenozoic turnover of Caribbean reefs. Paleobiology 25:188-200
- Buddemeier RW, Fautin DG (1993) Coral bleaching as an adaptative mechanism: A testable hypothesis. Bioscience 43:320-326
- Burke L, Maidens J (2004) Reefs at Risk in the Caribbean. World Resources Institute, Washington, DC. 84 p
- Burke L, Reytar K, Spalding MD, Perry A (2011) Reefs at risk revisited. World Resources Institute, Washington, DC. 130 p
- Cairns SD (2000) A revision of the shallow-water azooxanthellate Scleractinia of the Western Atlantic. 240 p
- Camargo C, Maldonado JH, Alvarado E, Moreno-Sánchez R, Mendoza S, Manrique N, Mogollón A, Osorio JD, Grajales A, Sánchez JA (2009) Community involvement in management for maintaining coral reef resilience and biodiversity in southern Caribbean marine protected areas. Biodivers. Conserv. 18:935-956
- Cao L, Caldeira K, Jain AK (2007) Effects of carbon dioxide and climate change on ocean acidification and carbonate mineral saturation. Geophys. Res. Lett. 34:L05607
- Carne L (2011) Reef restoration at Laughing Bird Caye National Park, Belize. Mesoamericana 15:21-30
- Carne L (2015) Coral reef replenishment manual. 18 p
- Carne L, Kaufman LS (2014) The meaning of success in Caribbean Acroporid restoration: the first eight years' results from Belize. Proceedings of the 67th Gulf and Caribbean Fisheries Institute. Christ Church, Barbados. 380-387
- Carpenter KE, Abrar M, Aeby GS, Aronson RB, Banks S, Bruckner AW, Chiriboga A, Cortés J, Delbeek JC, DeVantier L, Edgar GJ, Edwards AJ, Fenner D, Guzmán HM, Hoeksema BW, Hodgson G, Johan O, Licuanan WY, Livingstone SR, Lovell ER, Moore JA, Obura DO, Ochavillo D, Polidoro BA, Precht WF, Quibilan MC, Reboton C, Richards ZT, Rogers AD, Sanciangco J, Sheppard A, Sheppard C, Smith J, Stuart S, Turak E, Veron JEN, Wallace CC, Weil E, Wood E (2008a) One-

- third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. Science Supplementary Material
- Carpenter KE, Abrar M, Aeby GS, Aronson RB, Banks S, Bruckner AW, Chiriboga A, Cortés J, Delbeek JC, DeVantier L, Edgar GJ, Edwards AJ, Fenner D, Guzmán HM, Hoeksema BW, Hodgson G, Johan O, Licuanan WY, Livingstone SR, Lovell ER, Moore JA, Obura DO, Ochavillo D, Polidoro BA, Precht WF, Quibilan MC, Reboton C, Richards ZT, Rogers AD, Sanciangco J, Sheppard A, Sheppard C, Smith J, Stuart S, Turak E, Veron JEN, Wallace CC, Weil E, Wood E (2008b) One-third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. *Science* 321:560-563
- Carté BK (1996) Biomedical potential of marine natural products. *Bioscience* 46:271-286
- Chadwick-Furman NE (1996) Reef coral diversity and global change. *Glob. Chang. Biol.* 2:559-568
- Chapuis M-P, Estoup A (2007) Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Mol. Biol. Evol.* 24:621-631
- Chilcoat GC (2004) Growth and survival of transplanted *Acropora cervicornis* in relation to coral reef restoration. Thèse de master. University of Georgia.
- Cockerham CC, Weir BS (1987) Correlations, descent measures: Drift with migration and mutation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84:8512-8514
- Coffroth MA, Lasker HR (1998) Population structure of a clonal gorgonian coral: the interplay between clonal reproduction and disturbance. *Evolution* 52:379-393
- Coffroth MA, Poland DM, Petrou EL, Brazeau DA, Holmberg JC (2010) Environmental symbiont acquisition may not be the solution to warming seas for reef-building corals. *PLoS One* 5(10): e13258
- Cole CJ, Vollmer S V., Palumbi SR (2002) Unisexual clones: lizards and corals. *Science* 298:2130-2131
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310
- Correa AMS, McDonald MD, Baker AC (2009) Development of clade-specific *Symbiodinium* primers for quantitative PCR (qPCR) and their application to detecting clade D symbionts in Caribbean corals. *Mar. Biol.* 156:2403-2411
- Cowen RK, Gawarkiewicz G, Pineda J, Thorrold SR, Werner FE (2007) Population connectivity in marine systems: an overview. *Oceanography* 20:14-21
- Cowen RK, Paris CB, Srinivasan A (2006) Scaling of connectivity in marine populations. *Science* 311:522-527

- Cramer KL, Jackson JBC, Angioletti C V., Leonard-Pingel J, Guilderson TP (2012) Anthropogenic mortality on coral reefs in Caribbean Panama predates coral disease and bleaching. *Ecol. Lett.* 15:561-567
- Cunning R, Baker AC (2013) Excess algal symbionts increase the susceptibility of reef corals to bleaching. *Nat. Clim. Chang.* 3:259-262
- Cunning R, Baker AC (2014) Not just who, but how many: The importance of partner abundance in reef coral symbioses. *Front. Microbiol.* 5:1-11
- Cunning R, Vaughan N, Gillette P, Capo TR, Mate JL, Baker AC, Morgan SG (2015) Dynamic regulation of partner abundance mediates response of reef coral symbioses to environmental change. *Ecology* 96:1411-1420
- Dempster AP, Laird NM, Rubin DB (1977) Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *J. R. Stat. Soc. Ser. B. Methodol.* 39:1-38
- Donner SD, Skirving WJ, Little CM, Oppenheimer M, Hoegh-Guldberg O (2005) Global assessment of coral bleaching and required rates of adaptation under climate change. *Glob. Chang. Biol.* 11:2251-2265
- Douglas AE (2003) Coral bleaching - How and why? *Mar. Pollut. Bull.* 46:385-392
- Drury C, Dale KE, Panlilio JM, Miller S V., Lirman D, Larson EA, Bartels E, Crawford DL, Oleksiak MF (2016) Genomic variation among populations of threatened coral: *Acropora cervicornis*. *BMC Genomics* 17:286
- Dustan P (1979) Distribution of zooxanthellae and photosynthetic chloroplast pigments of the reef-building coral *Montastrea annularis* (Ellis and Solander) in relation to depth on a west indian coral reef. *Bull. Mar. Sci.* 29:79-95
- Eakin MC, Morgan JA, Heron SF, Smith TB, Liu G, Alvarez-Filip L, Baca B, Bartels E, Bastidas C, Bouchon C, Brandt ME, Bruckner AW, Bunkley-Williams L, Cameron A, Causey BD, Chiappone M, Christensen TRL, Crabbe MJC, Day O, de la Guardia E, Díaz-Pulido G, DiResta D, Gil-Agudelo DL, Gilliam DS, Ginsburg RN, Gore S, Guzmán HM, Hendee JC, Hernández-Delgado EA, Husain E, Jeffrey CFG, Jones RJ, Jordán-Dahlgren E, Kaufman LS, Kline DI, Kramer PA, Lang JC, Lirman D, Mallela J, Manfrino C, Maréchal J-P, Marks K, Mihaly J, Miller WJ, Mueller EM, Muller EM, Orozco Toro CA, Oxenford HA, Ponce-Taylor D, Quinn NJ, Ritchie KB, Rodríguez S, Rodríguez Ramírez A, Romano S, Samhoury JF, Sánchez JA, Schmahl GP, Shank B V., Skirving WJ, Steiner SCC, Villamizar E, Walsh SM, Walter C, Weil E, Williams EH, Woody Roberson K, Yusuf Y (2010) Caribbean corals in crisis: record thermal stress, bleaching, and mortality in 2005. *PLoS One* 5:e13969

- Earl DA, VonHoldt BM (2012) STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv. Genet. Resour.* 4:359-361
- Edmunds PJ, Carpenter RC (2001) Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:5067-5071
- Edmunds PJ, Gates RD (2003) Has coral bleaching delayed our understanding of fundamental aspects of coral – dinoflagellate symbioses? *Bioscience* 53:976-980
- Edmunds PJ, Gates RD, Leggat W, Hoegh-Guldberg O, Allen-Requa L (2005) The effect of temperature on the size and population density of dinoflagellates in larvae of the reef coral *Porites astreoides*. *Invertebr. Biol.* 124:185-193
- Edwards AJ, Gomez ED (2007) Reef restoration and remediation guidelines: Making sensible management choices in the face of uncertainty. *Coral Reef Targeted Research & Capacity Building for Management Programme, St Lucia, Australia.* 38 p
- England PR, Osler GHR, Woodworth LM, Montgomery ME, Briscoe DA, Frankham R (2003) Effects of intense versus diffuse population bottlenecks on microsatellite genetic diversity and evolutionary potential. *Conserv. Genet.* 4:595-604
- van Etten J (2015) Package ‘gdistance’. 1-30
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Mol. Ecol.* 14:2611-2620
- Fagoonee I, Wilson HB, Hassell MP, Turner JR (1999) The dynamics of zooxanthellae populations: A long-term study in the field. 283:843-845
- Faircloth BC (2006) GMCONVERT : file conversion for GENEMAPPER output files. *Mol. Ecol. Notes* 6:968-970
- Fautin DG, Buddemeier RW (2004) Adaptive bleaching: A general phenomenon. *Hydrobiologia* 530-531:459-467
- Finney JC, Pettay DT, Sampayo EM, Warner ME, Oxenford HA, Lajeunesse TC (2010) The relative significance of host-habitat, depth, and geography on the ecology, endemism, and speciation of coral endosymbionts in the genus *Symbiodinium*. *Microb. Ecol.* 60:250-263
- Fogarty ND (2010) Reproductive isolation and hybridization dynamics in threatened Caribbean Acroporid corals. Thèse de doctorat. Nova Southeastern University. 136 p
- Fogarty ND (2012) Caribbean acroporid coral hybrids are viable across life history stages. *Mar.*

Ecol. Prog. Ser. 446:145-159

- Fogarty ND, Vollmer S V., Levitan DR (2012) Weak prezygotic isolating mechanisms in threatened Caribbean *Acropora* corals. PLoS One 7:e30486
- Forrester GE, O'Connell-Rodwell CE, Baily P, Forrester LM, Giovannini S, Harmon L, Karis R, Krumholz J, Rodwell T, Jarecki LL (2011) Evaluating methods for transplanting endangered elkhorn corals in the Virgin Islands. Restor. Ecol. 19:299-306
- Fournie JW, Vivian DN, Yee SH, Courtney LA, Barron MG (2012) Comparative sensitivity of six scleractinian corals to temperature and solar radiation. Dis. Aquat. Organ. 99:85-93
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2002) Introduction to conservation genetics. Thèse de doctorat. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Frost SH (1977) Miocene to Holocene evolution of Caribbean province reef-building corals. Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium 354-359. Miami, USA
- Fukami H, Omori M, Shimoike K, Hayashibara T, Hatta M (2003) Ecological and genetic aspects of reproductive isolation by different spawning times in *Acropora* corals. Mar. Biol. 142:679-684
- Galindo HM, Olson DB, Palumbi SR (2006) Seascape genetics: a coupled oceanographic-genetic model predicts population structure of Caribbean corals. Curr. Biol. 16:1622-1626
- Garcia Reyes J, Schizas N V. (2010) No two reefs are created equal: fine-scale population structure in the threatened coral species *Acropora palmata* and *A. cervicornis*. Aquat. Biol. 10:69-83
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR (2003) Long-term region-wide declines in Caribbean corals. Science 301:958-960
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR (2005) Hurricanes and Caribbean coral reefs: impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. Ecology 86:174-184
- Garren M, Walsh SM, Caccone A, Knowlton N (2006) Patterns of association between *Symbiodinium* and members of the *Montastraea annularis* species complex on spatial scales ranging from within colonies to between geographic regions. Coral Reefs 25:503-512
- Garrison V, Ward G (2008) Storm-generated coral fragments – A viable source of transplants for reef rehabilitation. Biol. Conserv. 141:3089-3100
- Gillette P (2012) Intraspecific genetic variability in temperature tolerance in the coral *Pocillopora damicornis*: Effects on growth, photosynthesis, and survival. Thèse de master. University of Miami.
- Gladfelter EH (1982) Skeletal development in *Acropora cervicornis*: I. Patterns of calcium

- carbonate accretion in the axial corallite. *Coral Reefs* 1:45-51
- Gladfelter EH, Monahan RK, Gladfelter WB (1978) Growth rates of five reef-building corals in the northeastern Caribbean. *Bull. Mar. Sci.* 28:728-734
- Glynn PW (1993) Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral Reefs* 12:1-17
- Goreau TF (1959) The ecology of Jamaican coral reefs I. Species composition and zonation. *Ecology* 40:67-90
- Goreau TJ, Hilbertz W (2005) Marine ecosystem restoration: Cost and benefits for coral reefs. *World Resour. Rev.* 17:375-409
- Goulet TL (2006) Most corals may not change their symbionts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 321:1-7
- Goulet TL (2007) Most scleractinian corals and octocorals host a single symbiotic zooxanthella clade. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 335:243-248
- de Graaf M, Geertjes GJ, Videler JJ (1999) Observations on spawning of scleractinian corals and other invertebrates on the reefs of Bonaire (Netherlands Antilles, Caribbean). *Bull. Mar. Sci.* 64:189-194
- Granados-Cifuentes C, Neigel JE, Leberg P, Rodriguez-Lanetty M (2015) Genetic diversity of free-living *Symbiodinium* in the Caribbean: the importance of habitats and seasons. *Coral Reefs* 34:927-939
- Granados C, Camargo C, Zea S, Sánchez JA (2008) Phylogenetic relationships among zooxanthellae (*Symbiodinium*) associated to excavating sponges (*Cliona spp.*) reveal an unexpected lineage in the Caribbean. *Mol. Phylogenet. Evol.* 49:554-560
- Green DH, Edmunds PJ, Carpenter RC (2008) Increasing relative abundance of *Porites astreoides* on Caribbean reefs mediated by an overall decline in coral cover. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 359:1-10
- Greenstein BJ, Curran HA, Pandolfi JM (1998) Shifting ecological baselines and the demise of *Acropora cervicornis* in the western North Atlantic and Caribbean Province: a Pleistocene perspective. *Coral Reefs* 17:249-261
- Griffin S, Spathias H, Moore TD, Baums IB, Griffin BA (2012) Scaling up *Acropora* nurseries in the Caribbean and improving techniques. Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium, Cairns, Australia
- Grinsted A, Moore JC, Jevrejeva S (2010) Reconstructing sea level from paleo and projected temperatures 200 to 2100. *Clim. Dyn.* 34:461-472
- Guindon S, Dufayard JF, Lefort V, Anisimova M, Hordijk W, Gascuel O (2010) New algorithms and

- methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: Assessing the performance of PhyML 3.0. *Syst. Biol.* 59:307-321
- Hamilton MB (2009) *Population genetics*. Wiley-Blac. 407 p
- Harborne AR, Mumby PJ, Micheli F, Perry CT, Dahlgren CP, Holmes KE, Brumbaugh DR (2006) The functional value of Caribbean coral reef, seagrass and mangrove habitats to ecosystem processes. *Adv. Mar. Biol.* 50:57-189
- Hardy OJ, Vekemans X (1999) Isolation by distance in a continuous population: reconciliation between spatial autocorrelation analysis and population genetics models. *Heredity* 83:145-154
- Hardy OJ, Vekemans X (2002) SPAGEDI: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Mol. Ecol. Notes* 2:618-620
- Harrison PL (2011) Sexual reproduction of scleractinian corals. Issu de l'ouvrage : *Coral reefs: An ecosystem in transition*. Springer. 59-85
- Harrison PL, Wallace CC (1990) Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. Issu de l'ouvrage : *Ecosystems of the world - Coral reefs*. Elsevier, Amsterdam. 133-207
- Harvell CD, Kim K, Burkholder JM, Colwell RR, Epstein PR, Grimes DJ, Hofmann EE, Lipp EK, Osterhaus ADME, Overstreet RM, Porter JW, Smith GW, Vasta GR (1999) Emerging marine diseases - Climate links and anthropogenic factors. *Science* 285:1505-1510
- Harvell D, Jordán-Dahlgren E, Merkel S, Rosenberg E, Raymundo L, Smith G, Weil E, Willis BL (2007) Coral Disease, Environmental Drivers, and the Balance Between Coral and Microbial Associates. *Oceanography* 20:172-195
- Hastings A, Harrison S (1994) Metapopulation dynamics and genetics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25:167-188
- Hayashibara T, Shimoike K, Kimura T, Hosaka S, Heyward AJ, Harrison PL, Kudo K, Omori M (1993) Patterns of coral spawning at Akajima Island, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 101:253-262
- Heck KL, McCoy ED (1978) Long-distance dispersal and the reef-building corals of the Eastern Pacific. *Mar. Biol.* 48:349-356
- Hellberg ME (2007) Footprints on water: The genetic wake of dispersal among reefs. *Coral Reefs* 26:463-473
- Hemond EM, Vollmer S V. (2010) Genetic diversity and connectivity in the threatened staghorn coral (*Acropora cervicornis*) in Florida. *PLoS One* 5:e8652
- Hernández-Delgado EA, Mercado-Molina AE, Alejandro-Camis PJ, Candelas-Sánchez F, Fonseca-

- Miranda JS, González-Ramos CM, Guzmán-Rodríguez R, Mège P, Montañez-Acuña AA, Maldonado IO, Otaño-Cruz A, Suleimán-Ramos SE (2014) Community-Based Coral Reef Rehabilitation in a Changing Climate: Lessons Learned from Hurricanes, Extreme Rainfall, and Changing Land Use Impacts. *Open J. Ecol.* 4:918-944
- Herzog M, Maroteaux L (1986) Dinoflagellate 17S rRNA Sequence Inferred from the Gene Sequence: Evolutionary Implications. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83:8644-8648
- von der Heyden S, Beger M, Toonen RJ, van Herwerden L, Juinio-Meñez MA, Ravago-Gotanco R, Fauvelot C, Bernardi G (2014) The application of genetics to marine management and conservation: examples from the Indo-Pacific. *Bull. Mar. Sci.* 90:123-158
- Heywood JS (1991) Spatial analysis of genetic variation in plant populations. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 22:335-355
- Highsmith RC (1982) Reproduction by fragmentation in corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7:207-226
- Hill M, Allenby A, Ramsby B, Schönberg CHL, Hill A (2011) Symbiodinium diversity among host clonoid sponges from Caribbean and Pacific reefs: Evidence of heteroplasmy and putative host-specific symbiont lineages. *Mol. Phylogenet. Evol.* 59:81-88
- Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar. Freshw. Res.* 50:839-866
- Hoegh-Guldberg O (2004) Coral reefs in a century of rapid environmental change. *Symbiosis* 37:1-31
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, Harvell CD, Sale PF, Edwards AJ, Caldeira K, Knowlton N, Eakin MC, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury RH, Dubi A, Hatziolos ME (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318:1737-1742
- Holland JN (2002) Benefits and costs of mutualism: demographic consequences in a pollinating seed-consumer interaction. *Proc. R. Soc. London B. Biol. Sci.* 269:1405-1412
- Holland JN, DeAngelis DL, Schultz ST (2004) Evolutionary stability of mutualism: interspecific population regulation as an evolutionarily stable strategy. *Proc. R. Soc. London B. Biol. Sci.* 271:1807-1814
- Honnay O, Bossuyt B (2005) Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? *OIKOS* 108:427-432
- Hoogenboom M, Beraud E, Ferrier-Pagès C (2010) Relationship between symbiont density and photosynthetic carbon acquisition in the temperate coral *Cladocora caespitosa*. *Coral Reefs*

29:21-29

- Howells EJ, Willis BL, Bay LK, van Oppen MJH (2016) Microsatellite allele sizes alone are insufficient to delineate species boundaries in *Symbiodinium*. *Mol. Ecol.* 25:2719-2723
- Huelsenbeck JP, Ronquist F (2001) MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17:754-755
- Hughes AR, Inouye BD, Johnson MTJ, Underwood N, Vellend M (2008) Ecological consequences of genetic diversity. *Ecol. Lett.* 11:609-623
- Hughes TP (1994) Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265:1547-1551
- Hughes TP, Ayre DJ, Connell JH (1992) The evolutionary ecology of corals. *TREE* 7:292-295
- Hughes TP, Graham NAJ, Jackson JBC, Mumby PJ, Steneck RS (2010) Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends Ecol. Evol.* 25:633-642
- Impact-Mer (2015) Installation d'une nurserie corallienne expérimentale à Acroporidae (*A. palmata* et *A. cervicornis*) en côte caraïbe : Mise en place et suivi 2015. 22 p
- Jackson JBC (2001) What was natural in the coastal oceans? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:5411-5418
- Jackson JBC (2010) The future of the oceans past. *Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.* 365:3765-3778
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke RG, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner RR (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629-638
- Jakobsson M, Rosenberg NA (2007) CLUMPP: A cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics* 23:1801-1806
- Jeong HJ, Lee SY, Kang NS, Yoo Y Du, Lim AS, Lee MJ, Kim HS, Yih W, Yamashita H, LaJeunesse TC (2014) Genetics and morphology characterize the dinoflagellate *Symbiodinium voratum*, n. sp., (Dinophyceae) as the sole representative of *Symbiodinium* clade E. *J Eukaryot. Microbiol.* 61:75-94
- Johnson ME (2015) Staghorn coral, *Acropora cervicornis*, restoration in South Florida: growth and survivorship of outplanted nursery corals. Thèse de master. Nova Southeastern University. 68 p
- Johnson ME, Lustic C, Bartels E, Baums IB, Gilliam DS, Learson EA, Lirman D, Miller MW,

- Nedinmayer K, Schopmeyer SA (2011) Caribbean *Acropora* restoration guide: Best practices for propagation and population enhancement. Nova Southeastern University. Rapport. 64 p
- Johnston L, Miller MW (2014) Negative indirect effects of neighbors on imperiled scleractinian corals. *Coral Reefs* 33:1047-1056
- Jones A, Berkelmans R (2010) Potential costs of acclimatization to a warmer climate: growth of a reef coral with heat tolerant vs. sensitive symbiont types. *PLoS One* 5(5): e10437
- Jones AM, Berkelmans R, van Oppen MJH, Mieog JC, Sinclair W (2008) A community change in the algal endosymbionts of a scleractinian coral following a natural bleaching event: field evidence of acclimatization. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 275:1359-1365
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78:1946-1957
- Jost L (2008) GST and its relatives do not measure differentiation. *Mol. Ecol.* 17:4015-4026
- Kawecki TJ, Ebert D (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecol. Lett.* 7:1225-1241
- Keith DA, Rodríguez JP, Rodríguez-Clark KM, Nicholson E, Aapala K, Alonso A, Asmussen M, Bachman S, Basset A, Barrow EG, Benson JS, Bishop MJ, Bonifacio R, Brooks TM, Burgman MA, Comer P, Comín FA, Essl F, Faber-Langendoen D, Fairweather PG, Holdaway RJ, Jennings M, Kingsford RT, Lester RE, Mac Nally R, McCarthy MA, Moat J, Oliveira-Miranda MA, Pisanu P, Poulin B, Regan TJ, Riecken U, Spalding MD, Zambrano-Martínez S (2013a) Scientific foundations for an IUCN Red List of ecosystems. *PLoS One* 8:e62111
- Keith DA, Rodríguez JP, Rodríguez-Clark KM, Nicholson E, Aapala K, Alonso A, Asmussen M, Bachman S, Basset A, Barrow EG, Benson JS, Bishop MJ, Bonifacio R, Brooks TM, Burgman MA, Comer P, Comín FA, Essl F, Faber-Langendoen D, Fairweather PG, Holdaway RJ, Jennings M, Kingsford RT, Lester RE, Mac Nally R, McCarthy MA, Moat J, Oliveira-Miranda MA, Pisanu P, Poulin B, Regan TJ, Riecken U, Spalding MD, Zambrano-Martínez S (2013b) Scientific foundations for an IUCN Red List of Ecosystems. *PLoS One Supplementary Material*
- Kemp DW, Fitt WK, Schmidt GW (2008) A microsampling method for genotyping coral symbionts. *Coral Reefs* 27:289-293
- Kemp DW, Thornhill DJ, Rotjan RD, Iglesias-Prieto R, Fitt WK, Schmidt GW (2015) Spatially distinct and regionally endemic Symbiodinium assemblages in the threatened Caribbean reef-building coral *Orbicella faveolata*. *Coral Reefs* 34:535-547
- Kennedy E V., Foster NL, Mumby PJ, Stevens JR (2015) Widespread prevalence of cryptic

- Symbiodinium* D in the key Caribbean reef builder, *Orbicella annularis*. Coral Reefs 34:519-531
- Kimura M, Weiss GH (1964) The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. Genetics 49:561-576
- Knowlton N (1992) Thresholds and multiple stable states in coral reef community dynamics. Am. Zool. 32:674-682
- Knowlton N (2001) The future of coral reefs. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98:5419-5425
- Knowlton N, Rohwer F (2003) Multispecies microbial mutualisms on coral reefs : the host as a habitat. Am. Nat. 162:S51-S62
- Kumar S, Stecher G, Tamura K (2016) MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. Mol. Biol. Evol. 33:1870-1874
- Kushmaro A, Loya Y, Fine M, Rosenberg E (1996) Bacterial infection and coral bleaching. Nature 380:396-396
- Ladd MC, Shantz AA, Nedimyer K, Burkepile DE (2016) Density dependence drives habitat production and survivorship of *Acropora cervicornis* used for restoration on a Caribbean coral reef. Front. Mar. Sci. 3:1-14
- LaJeunesse TC (2001) Investigating the biodiversity, ecology, and phylogeny of endosymbiotic dinoflagellates in the genus *Symbiodinium* using the ITS region: In search of a species level marker. J. Phycol. 880:866-880
- LaJeunesse TC (2002) Diversity and community structure of symbiotic dinoflagellates from Caribbean coral reefs. Mar. Biol. 141:387-400
- LaJeunesse TC, Bhagooli R, Hidaka M, DeVantier L, Done T, Schmidt GW, Fitt WK, Hoegh-Guldberg O (2004a) Closely related *Symbiodinium* spp. differ in relative dominance in coral reef host communities across environmental, latitudinal and biogeographic gradients. Mar. Ecol. Prog. Ser. 284:147-161
- LaJeunesse TC, Loh WKW, van Woesik R, Hoegh-Guldberg O, Schmidt GW, Fitt WK (2003) Low symbiont diversity in southern Great Barrier Reef corals relative to those of the Caribbean. Limnol. Oceanogr. 48:2046-2054
- LaJeunesse TC, Pettay DT, Sampayo EM, Phongsuwan N, Brown B, Obura DO, Hoegh-Guldberg O, Fitt WK (2010) Long-standing environmental conditions, geographic isolation and host-symbiont specificity influence the relative ecological dominance and genetic diversification of coral endosymbionts in the genus *Symbiodinium*. J Biogeogr. 37:785-800

- LaJeunesse TC, Smith RT, Finney J, Oxenford HA (2009) Outbreak and persistence of opportunistic symbiotic dinoflagellates during the 2005 Caribbean mass coral « bleaching » event. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 276:4139-4148
- LaJeunesse TC, Thornhill DJ, Cox EF, Stanton FG, Fitt WK, Schmidt GW (2004b) High diversity and host specificity observed among symbiotic dinoflagellates in reef coral communities from Hawaii. *Coral Reefs* 23:596-603
- Lessios HA (1998) The first stage of speciation as seen in organisms separated by the Isthmus of Panama. *Issu de l'ouvrage : Endless Forms: Species and Speciation*. New York, Oxford, 186-201
- Lessios HA, Cubit JD, Robertson DR, Shulman MJ, Parker MR, Garrity SD, Levings SC (1984a) Mass mortality of *Diadema antillarum* on the Caribbean coast of Panama. *Coral Reefs* 3:173-182
- Lessios HA, Robertson DR, Cubit JD (1984b) Spread of diadema mass mortality through the Caribbean. *Science* 226:335-337
- Levitan DR, Sewell MA, Chia F-S (1992) How distribution and abundance influence fertilization success in the sea urchin *Strongylocentotus franciscanus*. *Ecology* 73:248
- Lewis JB, Axelsen F, Goodbody I, Page C, Chislett G (1968) Comparative growth rates of some reef corals in the Caribbean. *Marine Science Manuscript Report*. McGill University. 26 p
- Librado P, Rozas J (2009) DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25:1451-1452
- Lirman D (2000) Fragmentation in the branching coral *Acropora palmata* (Lamarck): growth, survivorship, and reproduction of colonies and fragments. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 251:41-57
- Lirman D, Schopmeyer SA, Galvan V, Drury C, Baker AC, Baums IB (2014) Growth dynamics of the threatened Caribbean staghorn coral *Acropora cervicornis*: influence of host genotype, symbiont identity, colony size, and environmental setting. *PLoS One* 9:e107253
- Lirman D, Thyberg T, Herlan J, Hill C, Young-Lahiff C, Schopmeyer SA, Huntington BE, Santos R, Drury C (2010) Propagation of the threatened staghorn coral *Acropora cervicornis*: methods to minimize the impacts of fragment collection and maximize production. *Coral Reefs* 29:729-735
- Little AF, van Oppen MJH, Willis BL (2004) Flexibility in algal endosymbioses shapes growth in reef corals. *Science* 304:1492-1494
- Loh WKW, Loi T, Carter D, Hoegh-Guldberg O (2001) Genetic variability of the symbiotic dinoflagellates from the wide ranging coral species *Seriatopora hystrix* and *Acropora*

- longicyathus* in the Indo-West Pacific. Mar. Ecol. Prog. Ser. 222:97-107
- Lohr KE, Patterson JT (2017) Intraspecific variation in phenotype among nursery-reared staghorn coral *Acropora cervicornis* (Lamarck, 1816). J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 486:87-92
- van Loon EE, Cleary DFR, Fauvelot C (2007) ARES: Software to compare allelic richness between uneven samples. Mol. Ecol. Notes 7:579-582
- López-Victoria M, Zea S, Weil E (2006) Competition for space between encrusting excavating Caribbean sponges and other coral reef organisms. Mar. Ecol. Prog. Ser. 312:113-121
- Lucas MQ, Weil E (2016) Recent recovery in *Acropora cervicornis* and abundance of *A. prolifera* off La Parguera, Puerto Rico. Mar. Biodivers. 46:531-532
- Magalon H, Flot J-F, Baudry E (2007) Molecular identification of symbiotic dinoflagellates in Pacific corals in the genus *Pocillopora*. Coral Reefs 26:551-558
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. Cancer Res. 27:209-220
- Mason B, Beard M, Miller MW (2011) Coral larvae settle at a higher frequency on red surfaces. Coral Reefs 30:667-676
- McManus JW, Meñez LAB, Kesner-Reyes KN, Vergara SG, Ablan MC (2000) Coral reef fishing and coral-algal phase shifts: implications for global reef status. ICES J. Mar. Sci. 57:572-578
- McManus JW, Polsenberg JF (2004) Coral-algal phase shifts on coral reefs: Ecological and environmental aspects. Prog. Oceanogr. 60:263-279
- Meesters EH, Bak RPM (1995) Age-related deterioration of a physiological function in the branching coral *Acropora palmata*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 121:203-210
- Mège P, Schizas N V., Garcia Reyes J, Hrbek T (2014) Genetic seascape of the threatened Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*, on the Puerto Rico Shelf. Mar. Ecol. 36:195-209
- Mercado-Molina AE, Ruiz-Diaz CP, Sabat AM (2016) Branching dynamics of transplanted colonies of the threatened coral *Acropora cervicornis*: Morphogenesis, complexity, and modeling. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 482:134-141
- Mieog JC, van Oppen MJH, Berkelmans R, Stam WT, Olsen JL (2009) Quantification of algal endosymbionts (*Symbiodinium*) in coral tissue using real-time PCR. Mol. Ecol. Resour. 9:74-82
- Mieog JC, van Oppen MJH, Cantin NE, Stam WT, Olsen JL (2007) Real-time PCR reveals a high incidence of *Symbiodinium* clade D at low levels in four scleractinian corals across the Great Barrier Reef: Implications for symbiont shuffling. Coral Reefs 26:449-457

- Miller DJ, van Oppen MJH (2003) A « fair go » for coral hybridization. *Mol. Ecol.* 12:805-807
- Miller JRC, Andre R (2014) Quantitative polymerase chain reaction. *Br. J. Hosp. Med.* 75:188-192
- Miller KJ, Ayre DJ (2004) The role of sexual and asexual reproduction in structuring high latitude populations of the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Heredity* 92:557-568
- Miller MW, Baums IB, Williams DE (2007) Visual discernment of sexual recruits is not feasible for *Acropora palmata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 335:227-231
- Miller MW, Williams DE, Fisch J (2016) Genet-specific spawning patterns in *Acropora palmata*. *Coral Reefs* 35:1393
- Miller WJ, Muller EM, Rogers CS, Waara R, Atkinson A, Whelan KRT, Patterson M, Witcher B (2009) Coral disease following massive bleaching in 2005 causes 60% decline in coral cover on reefs in the US Virgin Islands. *Coral Reefs* 28:925-937
- Moberg F, Folke C (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecol. Econ.* 29:215-233
- Muller-Parker G, D'Elia CF, Cook CB (1997) Interactions between corals and their symbiotic algae. Issu de l'ouvrage : Life and death of coral reefs. Birkeland C, ed., Chapman & Hall. New York. 96-133
- Muller-Parker G, D'Elia CF, Cook CB (2015) Interactions between corals and their symbiotic algae. Issu de l'ouvrage : Coral Reefs in the Anthropocene. Birkeland C, ed., Chapman & Hall. New York.
- Muscatine L (1990) The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals. *Coral Reefs Ecosystems of the World*. Elsevier, Amsterdam. 75-87
- O'Donnell KE, Lohr KE, Bartels E, Patterson JT (2017) Evaluation of staghorn coral (*Acropora cervicornis*, Lamarck 1816) production techniques in an ocean-based nursery with consideration of coral genotype. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 487:53-58
- Odum HT, Odum EP (1955) Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. *Ecol. Monogr.* 25:291-320
- van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P (2004) MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol. Ecol. Notes* 4:535-538
- van Oppen MJH, Gates RD (2006) Conservation genetics and the resilience of reef-building corals. *Mol. Ecol.* 15:3863-3883
- van Oppen MJH, McDonald BJ, Willis BL, Miller DJ (2001) The evolutionary history of the coral

- genus *Acropora* (Scleractinia, Cnidaria) based on a mitochondrial and a nuclear marker: reticulation, incomplete lineage sorting, or morphological convergence? *Mol. Biol. Evol.* 18:1315-29
- van Oppen MJH, Willis BL, van Vugt HWJA, Miller DJ (2000) Examination of species boundaries in the *Acropora cervicornis* group (Scleractinia, Cnidaria) using nuclear DNA sequence analyses. *Mol. Ecol.* 9:1363-1373
- Palumbi SR (2003) Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecol. Appl.* 13:146-158
- Palumbi SR, Vollmer S V., Romano S, Oliver T, Ladner JT (2012) The role of genes in understanding the evolutionary ecology of reef building corals. *Evol. Ecol.* 26:317-335
- Pandolfi JM, Bradbury RH, Sala E, Hughes TP, Karen AB, Cooke RG, Mcardle D, McClenachan L, Newman MJH, Paredes G, Warner RR, Jackson JBC (2003) Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* 301:955-958
- Panithanarak T (2015) Effects of the 2010 coral bleaching on phylogenetic clades and diversity of zooxanthellae (*Symbiodinium* spp.) in soft corals of the genus *Sinularia*. *Plankt. Benthos Res.* 10:11-17
- Peakall R, Smouse PE (2006) GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecol. Notes* 6:288-295
- Peakall R, Smouse PE (2012) GenALEX 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* 28:2537-2539
- Petersen D, Carl M, Borneman E, Brittsan M, Hagedorn M, Laterveer M, Schick M (2008) Noah's Ark for the threatened Elkhorn coral *Acropora palmata*. *Coral Reefs* 27:715-715
- Pichon M (1978) Quantitative ecology of Tuléar reefs. In: Stoddart D.R., Johannes R.E. (eds) *Coral reefs, research methods*. UNESCO monographs on oceanographic methodology. 163-174
- Pineda J, Hare JA, Sponaugle S (2007) Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography* 20:22-39
- Pinzón JH, Devlin-Durante MK, Weber MX, Baums IB, Lajeunesse TC (2011) Microsatellite loci for *Symbiodinium* A3 (*S. fitti*) a common algal symbiont among Caribbean *Acropora* (stony corals) and Indo-Pacific giant clams (*Tridacna*). *Conserv. Genet. Resour.* 3:45-47
- Pochon X, Gates RD (2010) A new *Symbiodinium* clade (Dinophyceae) from soritid foraminifera in Hawai'i. *Mol. Phylogenet. Evol.* 56:492-497
- Pochon X, Montoya-Burgos JI, Stadelmann B, Pawlowski J (2006) Molecular phylogeny,

- evolutionary rates, and divergence timing of the symbiotic dinoflagellate genus *Symbiodinium*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 38:20-30
- Pochon X, Putnam HM, Burki F, Gates RD (2012) Identifying and characterizing alternative molecular markers for the symbiotic and free-living dinoflagellate genus *Symbiodinium*. *PLoS One* 7:e29816
- Pochon X, Putnam HM, Gates RD (2014) Multi-gene analysis of *Symbiodinium* dinoflagellates: a perspective on rarity, symbiosis, and evolution. *PeerJ* 2:e394
- Posada D, Crandall KA (1998) MODELTEST: Testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14:817-818
- Postaire B, Gélín P, Bruggemann JH, Magalon H (2017) One species for one island? Unexpected diversity and weak connectivity in a widely distributed tropical hydrozoan. *Heredity*. Publié en ligne
- Pratte ZA, Richardson LL (2014) Impacts of temperature increase and acidification on thickness of the surface mucopolysaccharide layer of the Caribbean coral *Diploria* spp. *Coral Reefs* 33:487-496
- Precht WF, Bruckner AW, Aronson RB, Bruckner RJ (2002) Endangered acroporid corals of the Caribbean. *Coral Reefs* 21:41-42
- Precht WF, Gintert BE, Robbart ML, Fura R, van Woesik R (2016) Unprecedented disease-related coral mortality in Southeastern Florida. *Sci. Rep.* 6:1-11
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945-959
- Quinn NJ, Kojis BL (2005) Patterns of sexual recruitment of acroporid coral populations on the West Fore Reef at Discovery Bay, Jamaica. *Rev. Biol. Trop.* 53:83-90
- Quinn NJ, Kojis BL (2006) Evaluating the potential of natural reproduction and artificial techniques to increase *Acropora cervicornis* populations at Discovery Bay, Jamaica. *Rev. Biol. Trop.* 54:105-116
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Found Stat Comput Vienna, Austria ISBN 3-900051-07-0, URL <http://wwwR-project.org>
- Raymond M, Rousset F (1995) GENEPOP (Version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Hered.* 86:248-249
- Reusch TBH, Ehlers A, Hämmerli A, Worm B (2005) Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102:2826-2831

- Reusch TBH, Hukriede W, Stam WT, Olsen JL (1999) Differentiating between clonal growth and limited gene flow using spatial autocorrelation of microsatellites. *Heredity* 83:120-126
- Richter C, Roa-Quiaoit H, Jantzen C, Al-Zibdah M, Kochzius M (2008) Collapse of a New Living Species of Giant Clam in the Red Sea. *Curr. Biol.* 18:1349-1354
- Ritson-Williams R, Paul VJ, Arnold SN, Steneck RS (2010) Larval settlement preferences and post-settlement survival of the threatened Caribbean corals *Acropora palmata* and *A. cervicornis*. *Coral Reefs* 29:71-81
- Rodriguez-Lanetty M, Cha HR, Song J-I (2002) Genetic diversity of symbiotic dinoflagellates associated with anthozoans from Korean waters. *Proceedings of the 9th International Coral Reef Symposium*. Cairns, Australia. 163-166
- Rogers CS (1990) Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 62:185-202
- Rohwer F, Seguritan V, Azam F, Knowlton N (2002) Diversity and distribution of coral-associated bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 243:1-10
- Ronquist F, Huelsenbeck JP (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-1574
- Rosenberg E, Koren O, Reshef L, Efrony R, Zilber-Rosenberg I (2007) The role of microorganisms in coral health, disease and evolution. *Nat. Rev. Microbiol.* 5:355-362
- Rouzé H, Lecellier GJ, Saulnier D, Planes S, Gueguen Y, Wirshing HH, Berteaux-Lecellier V (2017) An updated assessment of *Symbiodinium* that associate with common scleractinian corals from Moorea (French Polynesia) reveals high diversity among background symbionts and a novel finding of clade B. *PeerJ*. Publié en ligne
- Rowan R, Knowlton N (1995) Intraspecific diversity and ecological zonation in coral-algal symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92:2850-2853
- Rowan R, Knowlton N, Baker AC, Jara J (1997) Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. *Nature* 388:265-269
- Rowan R, Powers DA (1991) A molecular genetic classification of zooxanthellae and the evolution of animal-algal symbioses. *Science* 251:1348-1351
- Rozas J, Rozas R (1995) DnaSP, DNA sequence polymorphism: an interactive program for estimating population genetics parameters from DNA sequence data. *Comput. Appl. Biosci.* 11:621-625
- Sandin SA, McNamara DE (2012) Spatial dynamics of benthic competition on coral reefs. *Oecologia*

168:1079-1090

- Santos SR, Shearer TL, Hannes AR, Coffroth MA (2004) Fine-scale diversity and specificity in the most prevalent lineage of symbiotic dinoflagellates (*Symbiodinium*, Dinophyceae) of the Caribbean. *Mol. Ecol.* 13:459-469
- Santos SR, Taylor DJ, Kinzie RA, Hidaka M, Sakai K, Alice M (2002) Molecular phylogeny of symbiotic dinoflagellates inferred from partial chloroplast large subunit (23S)-rDNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 23:97-111
- Sayers EW, Barrett T, Benson DA, Bryant SH, Canese K, Chetvernin. V, Church DM, Dicuccio M, Edgar R, Federhen S, Feolo M, Geer LY, Helmberg W, Kapustin Y, Landsman D, Lipman DJ, Madden TL, Maglott DR, Miller V, Mizrachi I, Ostell J, Pruitt KD, Schuler GD, Sequeira E, Sherry ST, Shumway M, Sirotkin K, Souvorov A, Starchenko G, Tatusova TA, Wagner L, Yaschenko E, Ye J (2009) Database resources of the National Center for Biotechnology Information. *Nucleic Acids Res.* 37:D5-D15
- Schuttenberg H, Hoegh-Guldberg O (2007) A World with corals: what will it take? *Science* 318:42-44
- Serrano XM, Baums IB, Smith TB, Jones RJ, Shearer TL, Baker AC (2016) Long-distance dispersal and vertical gene flow in the Caribbean brooding coral *Porites astreoides*. *Sci. Rep.* 6:21619
- Shinn EA (1966) Coral growth-rate, an environmental indicator. *J. Paleontol.* 40:233-240
- Silverman J, Lazar B, Cao L, Caldeira K, Erez J (2009) Coral reefs may start dissolving when atmospheric CO₂ doubles. *Geophys. Res. Lett.* 36:L05606
- Silverstein RN, Correa AMS, Baker AC (2012) Specificity is rarely absolute in coral-algal symbiosis: implications for coral response to climate change. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 279:2609-2618
- Silverstein RN, Cunning R, Baker AC (2015) Change in algal symbiont communities after bleaching, not prior heat exposure, increases heat tolerance of reef corals. *Glob. Chang. Biol.* 21:236-249
- Smith LD, Hughes TP (1999) An experimental assessment of survival, re-attachment and fecundity of coral fragments. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 235:147-164
- Smith S V. (1978) Coral-reef area and the contributions of reefs to processes and resources of the world's oceans. *Nature* 273:225-226
- Smith S V., Buddemeier RW (1992) Global change and coral reef ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23:89-118
- Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdaña ZA, Finlayson M, Halpern BS, Jorge MA, Lombana A, Lourie SA, Martin KD, Mcmanus E, Molnar J, Recchia CA, Robertson J (2007)

- Marine ecoregions of the World: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience* 57:573
- Stat M, Carter D, Hoegh-Guldberg O (2006) The evolutionary history of *Symbiodinium* and scleractinian hosts — Symbiosis, diversity, and the effect of climate change. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 8:23-43
- Stat M, Yost DM, Gates RD (2015) Geographic structure and host specificity shape the community composition of symbiotic dinoflagellates in corals from the Northwestern Hawaiian Islands. *Coral Reefs* 34:1075-1086
- Stoddart JA, Taylor JF (1988) Genotypic diversity: Estimation and prediction in samples. *Genetics* 118:705-711
- Stone R (2007) A World without corals? *Science* 316:678-681
- Sundqvist L, Keenan K, Zackrisson M, Prodöhl P, Kleinhans D (2016) Directional genetic differentiation and relative migration. *Ecol. Evol.* 6:3461-3475
- Sutherland KP, Porter JW, Torres C (2004) Disease and immunity in Caribbean and Indo-Pacific zooxanthellate corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 266:273-302
- Szmant AM (1986) Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs* 5:43-54
- Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ (1994) CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res.* 22:4673-4680
- Thornhill DJ, Howells EJ, Wham DC, Steury TD, Santos SR (2017) Population genetics of reef coral endosymbionts (*Symbiodinium*, Dinophyceae). *Mol. Ecol.* Publié en ligne
- Thornhill DJ, LaJeunesse TC, Kemp DW, Fitt WK, Schmidt GW (2006) Multi-year, seasonal genotypic surveys of coral-algal symbioses reveal prevalent stability or post-bleaching reversion. *Mar. Biol.* 148:711-722
- Todd PA, Ladle RJ, Lewin-Koh NJI, Chou LM (2004) Genotype x environment interactions in transplanted clones of the massive corals *Favia speciosa* and *Diploastrea heliopora*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 271:167-182
- Toller WW, Rowan R, Knowlton N (2001) Zooxanthellae of the *Montastraea annularis* species complex: Patterns of distribution of four taxa of *Symbiodinium* on different reefs and across depths. *Biol. Bull.* 201:348-359
- Tomascik T (1991) Settlement patterns of Caribbean scleractinian corals on artificial substrata along a eutrophication gradient, Barbados, West Indies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 77:261-269

- Tomascik T, Sander F (1985) Effects of eutrophication on reef-building corals. I. Growth rate of the reef-building coral *Montastrea annularis*. Mar. Biol. 87:143-155
- Tomascik T, Sander F (1987a) Effects of eutrophication on reef-building corals. II. Structure of scleractinian coral communities on fringing reefs, Barbados, West Indies. Mar. Biol. 94:53-75
- Tomascik T, Sander F (1987b) Effects of eutrophication on reef-building corals. III. Reproduction of the reef-building coral *Porites porites*. Mar. Biol. 94:77-94
- Torres JL, Armstrong RA, Corredor JE, Gilbes F (2007) Physiological responses of *Acropora cervicornis* to increased solar irradiance. Photochem. Photobiol. 83:839-850
- Trench RK (1993) Microalgal-invertebrate symbioses - A review. Endocytobiosis Cell Res. 9:135-175
- Tunncliffe V (1981) Breakage and propagation of the stony coral *Acropora cervicornis*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 78:2427-2431
- Tunncliffe V (1983) Caribbean staghorn coral populations: pre-hurricane Allen conditions in Discovery Bay, Jamaica. Bull. Mar. Sci. 33:132-151
- Vermeij MJA, Marhaver KL, Huijbers CM, Nagelkerken I, Simpson SD (2010) Coral larvae move toward reef sounds. PLoS One 5:3-6
- Veron JEN (1995) Corals in space and time. The biogeography and evolution of the Scleractinia. London
- Veron JEN (2000) Corals of the World: Volume 1. Australian Institute of Marine Science, Townsville MC, Australia. 462 p
- Vollmer S V., Kline DI (2008) Natural disease resistance in threatened staghorn corals. PLoS One 3:e3718
- Vollmer S V., Palumbi SR (2002) Hybridization and the evolution of reef coral diversity. Science 296:2023-2025
- Vollmer S V., Palumbi SR (2007) Restricted gene flow in the Caribbean staghorn coral *Acropora cervicornis*: Implications for the recovery of endangered reefs. J. Hered. 98:40-50
- Wagner DE, Kramer PA, van Woosik R (2010) Species composition, habitat, and water quality influence coral bleaching in southern Florida. Mar. Ecol. Prog. Ser. 408:65-78
- Wallace CC (1999) Staghorn Corals of the World: A Revision of the Coral Genus *Acropora* (Scleractinia; Astrocoeniina; Acroporidae) worldwide, with emphasis on morphology, phylogeny and biogeography. CSIRO, Collingwood. 421 p

- Wallace CC (2012) Acroporidae of the Caribbean. *Geol. belgica* 15:388-393
- Walther G-R (2010) Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.* 365:2019-2024
- Wapnick CM, Precht WF, Aronson RB (2004) Millennial-scale dynamics of staghorn coral in Discovery Bay, Jamaica. *Ecol. Lett.* 7:354-361
- Warner ME, Berry-Lowe S (2006) Differential xanthophyll cycling and photochemical activity in symbiotic dinoflagellates in multiple locations of three species of Caribbean coral. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 339:86-95
- Wegley L, Edwards R, Rodriguez-Brito B, Liu H, Rohwer F (2007) Metagenomic analysis of the microbial community associated with the coral *Porites astreoides*. *Environ. Microbiol.* 9:2707-2719
- Weir BS (1996) Genetic data analysis II. Methods for discrete population genetic data. Sinauer Associated, Sunderland, Massachusetts. 437 p
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358-1370
- Wilkinson C (2004) Status of coral reefs of the world: 2004. Global Coral Reef Monitoring Network. 301 p
- Wilkinson C (2008) Status of coral reefs of the world: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network. 298 p
- Williams DE, Miller MW (2010) Stabilization of fragments to enhance asexual recruitment in *Acropora palmata*, a threatened Caribbean coral. *Restor. Ecol.* 18:446-451
- Williams DE, Miller MW (2012) Attributing mortality among drivers of population decline in *Acropora palmata* in the Florida Keys (USA). *Coral Reefs* 31:369-382
- Williams DE, Miller MW, Kramer KL (2008) Recruitment failure in Florida Keys *Acropora palmata*, a threatened Caribbean coral. *Coral Reefs* 27:697-705
- Willis BL, van Oppen MJH, Miller DJ, Vollmer S V., Ayre DJ (2006) The role of hybridization in the evolution of reef corals. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37:489-517
- Wittenberg M, Hunte W (1992a) Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals. I. Abundance, mortality and community structure. *Mar. Biol.* 131-138
- Wittenberg M, Hunte W (1992b) Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals. II. Settlement. *Mar. Biol.* 114:625-631

- Wolanski E, Richmond R, McCook LJ, Sweatman H (2003) Mud, marine snow and coral reefs. *Am. Sci.* 91:44-51
- Wright S (1940) Breeding structure of populations in relation to speciation. *Am. Nat.* 74:232-248
- Yamashita H, Suzuki G, Hayashibara T, Koike K (2011) Do corals select zooxanthellae by alternative discharge? *Mar. Biol.* 158:87-100
- Yeoh S-R, Dai C-F (2009) The production of sexual and asexual larvae within single broods of the scleractinian coral, *Pocillopora damicornis*. *Mar. Biol.* 157:351-359
- Young CN, Schopmeyer SA, Lirman D (2012) A review of reef restoration and coral propagation using the threatened genus *Acropora* in the Caribbean and Western Atlantic. *Bull. Mar. Sci.* 88:1075-1098
- Zhang Z, Green BR, Cavalier-smith T (2000) Phylogeny of Ultra-Rapidly Evolving Dinoflagellate Chloroplast Genes: A Possible Common Origin for Sporozoan and Dinoflagellate Plastids. *J. Mol. Evol.* 51:26-40

ANNEXES

Annexe II.1 (Première partie). Indices de diversité génétique estimés pour 14 loci microsatellites pour des populations d'*Acropora palmata* relatives à 36 sites d'échantillonnage des Petites Antilles. H_O : Hétérozygotie observée ; H_E : Hétérozygotie attendue ; F_{IS} : indice de fixation ; r : fréquence en allèles nuls ; AR : richesse allélique estimée pour une population théorique de 50 génotypes avec les valeurs minimales (AR_{min}) et maximales (AR_{max}) de l'intervalle de confiance à 95 %.

		Saint-Martin			Saint-Barthélemy			Saba	Antigua			Guadeloupe								
		PAC23	PAC24	PAC25	SB1	SB3	SB4	PAC27	PAC20	PAC21	PAC22	PAC28	AL	AM	FJL	FIPE	IG	IP	LM	Lz
#0192	H_O	1,000	0,674	0,574	0,727	0,500	0,833	0,692	0,667	0,684	0,789	0,732	0,667	0,933	1,000	0,872	0,800	0,727	0,800	0,818
	H_E	0,964	0,827	0,737	0,874	0,795	0,864	0,880	0,788	0,802	0,811	0,836	0,895	0,901	1,000	0,841	0,855	0,879	0,732	0,849
	F_{IS}	-0,044	0,187	0,222	0,175	0,384	0,039	0,216	0,167	0,151	0,027	0,060	-0,008	0,231	-1,000	0,069	-0,022	-0,031	0,012	0,034
	r	0,000	0,060	0,050	0,030	0,248	0,000	0,091	0,014	0,010	0,008	0,078	0,000	0,099	0,000	0,133	0,000	0,000	0,000	0,172
#0207	H_O	0,500	0,957	0,804	0,636	0,818	0,833	0,795	1,000	0,895	0,789	0,902	1,000	1,000	1,000	0,846	0,750	0,929	0,727	0,756
	H_E	0,857	0,853	0,857	0,844	0,866	0,894	0,858	0,879	0,908	0,859	0,879	0,873	0,850	1,000	0,846	0,843	0,894	0,861	0,875
	F_{IS}	0,455	-0,123	0,063	0,255	0,058	0,074	0,075	-0,154	0,015	0,083	0,172	-0,004	-0,065	-1,000	-0,152	0,165	-0,056	-0,136	0,037
	r	0,132	0,000	0,066	0,076	0,024	0,000	0,030	0,000	0,000	0,023	0,082	0,000	0,000	0,000	0,028	0,039	0,000	0,000	0,006
#2637	H_O	0,500	0,652	0,477	0,727	0,545	0,500	0,526	0,400	0,684	0,684	0,763	0,750	0,733	1,000	0,641	0,733	0,545	0,500	0,581
	H_E	0,464	0,570	0,578	0,563	0,610	0,409	0,567	0,733	0,694	0,633	0,718	0,790	0,743	1,000	0,649	0,726	0,636	0,647	0,672
	F_{IS}	-0,091	-0,147	0,176	-0,312	0,111	-0,250	0,073	0,484	0,015	-0,083	0,132	0,107	-0,248	NA	0,109	0,243	-0,053	-0,168	0,114
	r	0,000	0,000	0,189	0,000	0,019	0,000	0,106	0,360	0,000	0,000	0,149	0,282	0,000	0,001	0,175	0,075	0,000	0,000	0,222
#0007	H_O	1,000	0,848	0,872	1,000	0,818	1,000	0,821	1,000	0,947	0,789	0,854	1,000	1,000	1,000	0,872	0,750	0,929	0,909	0,844
	H_E	0,929	0,887	0,877	0,909	0,879	0,939	0,887	0,894	0,898	0,872	0,877	0,851	0,878	1,000	0,882	0,899	0,868	0,887	0,865
	F_{IS}	-0,091	0,045	0,006	-0,106	0,072	-0,071	0,076	-0,132	-0,057	0,097	0,018	-0,061	0,054	-1,000	-0,137	-0,037	-0,031	0,271	0,035
	r	0,000	0,017	0,000	0,000	0,007	0,000	0,027	0,000	0,000	0,000	0,025	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,103	0,013
#5047	H_O	0,250	0,652	0,681	0,455	0,727	0,667	0,932	0,833	0,737	0,632	0,600	0,750	0,529	0,000	0,667	0,563	0,643	0,636	0,556
	H_E	0,679	0,662	0,686	0,693	0,732	0,803	0,653	0,667	0,677	0,607	0,631	0,620	0,619	0,000	0,688	0,627	0,611	0,580	0,645
	F_{IS}	0,667	0,015	0,008	0,355	0,006	0,184	-0,062	-0,282	-0,091	-0,041	0,167	0,175	-0,023	-1,000	0,013	-0,162	0,133	0,108	0,002
	r	0,202	0,031	0,000	0,130	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,038	0,225	0,000	0,000	0,077	0,000	0,056	0,000	0,000
#0166	H_O	1,000	0,870	0,783	1,000	0,909	1,000	0,872	1,000	0,842	0,778	0,927	0,750	0,722	1,000	0,821	0,938	0,929	0,909	0,822
	H_E	0,929	0,931	0,920	0,935	0,931	0,939	0,932	0,933	0,922	0,878	0,874	0,826	0,765	1,000	0,921	0,935	0,921	0,896	0,921
	F_{IS}	-0,091	0,067	0,151	-0,073	0,024	-0,071	0,066	-0,081	0,089	0,117	0,132	-0,136	-0,172	-1,000	0,086	0,187	0,071	0,015	-0,015
	r	0,000	0,026	0,098	0,000	0,000	0,000	0,019	0,167	0,034	0,108	0,044	0,000	0,000	0,000	0,031	0,087	0,000	0,000	0,000
#1195	H_O	0,750	0,422	0,289	0,364	0,556	0,333	0,459	0,333	0,368	0,579	0,378	0,417	0,250	0,000	0,526	0,563	0,462	0,600	0,357
	H_E	0,750	0,643	0,511	0,528	0,575	0,439	0,644	0,561	0,605	0,649	0,579	0,685	0,425	0,000	0,635	0,627	0,714	0,626	0,497
	F_{IS}	0,000	0,346	0,437	0,322	0,036	0,259	0,289	0,429	0,397	0,110	0,216	0,446	0,375	NA	0,369	0,312	0,158	0,089	0,271
	r	0,001	0,166	0,231	0,089	0,296	0,000	0,201	0,143	0,133	0,015	0,206	0,382	0,291	0,001	0,231	0,142	0,018	0,205	0,183
#0513	H_O	0,750	0,587	0,574	0,636	0,636	0,167	0,718	0,667	0,474	0,474	0,512	0,500	0,722	0,000	0,538	0,625	0,571	0,273	0,578
	H_E	0,786	0,572	0,568	0,701	0,584	0,439	0,706	0,591	0,469	0,550	0,576	0,431	0,679	0,000	0,514	0,573	0,566	0,524	0,602
	F_{IS}	0,053	-0,026	-0,011	0,097	-0,094	0,643	-0,017	-0,143	-0,009	0,143	0,078	-0,015	0,201	-1,000	-0,004	0,032	-0,071	-0,120	0,031
	r	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,195	0,000	0,000	0,000	0,034	0,000	0,000	0,037	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,049
#0585	H_O	0,500	0,674	0,660	0,727	0,818	0,667	0,744	0,833	0,526	0,684	0,659	0,417	0,667	1,000	0,590	0,688	0,714	0,545	0,667
	H_E	0,750	0,669	0,692	0,779	0,771	0,652	0,738	0,742	0,674	0,710	0,646	0,634	0,737	1,000	0,666	0,669	0,696	0,684	0,642
	F_{IS}	0,368	-0,008	0,048	0,070	-0,065	-0,026	-0,008	-0,136	0,224	0,037	-0,030	0,200	-0,073	-1,000	0,144	-0,047	0,391	-0,022	0,009
	r	0,107	0,000	0,020	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,099	0,015	0,000	0,113	0,000	0,000	0,061	0,000	0,107	0,000	0,000
#9253	H_O	0,750	0,778	0,702	0,818	0,600	0,500	0,632	0,500	0,684	0,833	0,676	0,917	0,688	1,000	0,846	0,688	0,857	0,636	0,689
	H_E	0,857	0,797	0,798	0,779	0,800	0,879	0,789	0,636	0,799	0,832	0,788	0,783	0,778	1,000	0,785	0,772	0,836	0,710	0,828
	F_{IS}	0,143	0,025	0,122	-0,053	0,260	0,455	0,202	0,231	0,148	-0,002	0,201	0,398	0,066	NA	-0,052	-0,175	-0,108	-0,138	0,044
	r	0,001	0,070	0,064	0,019	0,223	0,158	0,141	0,056	0,058	0,108	0,099	0,482	0,032	0,001	0,084	0,000	0,000	0,000	0,028
#0181	H_O	0,250	0,348	0,319	0,273	0,545	0,667	0,359	0,333	0,263	0,316	0,317	0,333	0,167	0,000	0,333	0,125	0,571	0,455	0,311
	H_E	0,250	0,328	0,368	0,260	0,567	0,561	0,461	0,303	0,246	0,289	0,323	0,308	0,160	0,000	0,377	0,123	0,540	0,398	0,299
	F_{IS}	0,000	-0,060	0,134	-0,053	0,040	-0,212	0,223	-0,111	-0,071	-0,096	-0,024	-0,065	-0,083	-1,000	0,033	0,659	-0,046	0,020	-0,039
	r	0,000	0,000	0,050	0,000	0,014	0,000	0,076	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,018	0,147	0,000	0,000	0,000
#6212	H_O	0,250	0,429	0,591	0,455	0,333	0,333	0,459	0,167	0,588	0,667	0,743	0,727	0,571	1,000	0,718	0,875	0,615	0,636	0,568
	H_E	0,750	0,689	0,722	0,537	0,778	0,318	0,754	0,439	0,688	0,790	0,720	0,753	0,664	1,000	0,802	0,758	0,794	0,823	0,695
	F_{IS}	0,700	0,381	0,183	0,160	0,586	-0,053	0,394	0,643	0,149	0,161	0,179	-0,026	-0,058	-1,000	0,028	0,079	0,040	0,216	0,088
	r	0,236	0,261	0,175	0,078	0,414	0,000	0,226	0,195	0,216	0,134	0,108	0,570	0,000	0,000	0,203	0,000	0,000	0,117	0,069
#0182	H_O	0,250	0,435	0,617	0,545	0,455	0,833	0,641	0,000	0,579	0,667	0,780	0,750	0,667	0,000	0,718	0,875	0,643	0,636	0,533
	H_E	0,750	0,522	0,705	0,805	0,528	0,758	0,723	0,303	0,701	0,702	0,823	0,862	0,805	0,000	0,799	0,857	0,767	0,602	0,643
	F_{IS}	0,000	0,168	0,126	0,333	0,145	-0,111	0,115	1,000	0,178	0,051	0,217	-0,071	0,100	-1,000	0,131	0,110	0,113	0,082	0,028
	r	0,000	0,056	0,027	0,120	0,056	0,000	0,032	0,251											

Annexe II.1 (Seconde partie). Indices de diversité génétique estimés pour 14 loci microsatellites pour des populations d'*Acropora palmata* relatives à 36 sites d'échantillonnage des Petites Antilles. H_O : Hétérozygotie observée ; H_E : Hétérozygotie attendue ; F_{IS} : indice de fixation ; r : fréquence en allèles nuls ; AR : richesse allélique estimée pour une population théorique de 50 génotypes avec les valeurs minimales (AR_{min}) et maximales (AR_{max}) de l'intervalle de confiance à 95 %. Les Stes : Les Saintes.

		Guadeloupe				Les Stes	Martinique				Sainte-Lucie			Saint-Vincent			Bequia		Union	Total	
		PC	PT	TA	CD*		PAC01	PAC02	PAC03	PAC04	PAC06	PAC15	PAC17	PAC08	PAC09	PAC10	PAC11	PAC12		PAC13	Moyenne
#0192	H_O	0,727	1,000	0,769	0,800	0,860	0,833	0,778	0,857	1,000	0,882	0,923	0,703	0,000	0,667	1,000	0,886	0,850	0,778	0,030	
	H_E	0,900	0,880	0,870	0,911	0,895	0,887	0,902	0,846	0,873	0,904	0,902	0,874	0,000	0,833	0,833	0,897	0,885	0,840	0,026	
	F_{IS}	0,200	-0,143	0,117	0,119	0,040	0,063	0,145	-0,014	-0,150	0,024	-0,025	0,198	NA	0,216	-0,333	0,013	0,040	0,039	0,037	
	r	0,065	0,000	0,021	0,000	0,001	0,018	0,059	0,000	0,000	0,000	0,000	0,078	0,001	0,032	0,000	0,000	0,001	0,035	0,009	
#0207	H_O	0,818	0,833	0,731	0,800	0,840	0,944	0,889	1,000	0,842	0,588	0,769	0,784	0,000	0,500	1,000	0,657	0,850	0,800	0,032	
	H_E	0,840	0,909	0,839	0,811	0,871	0,870	0,895	0,857	0,883	0,829	0,714	0,769	0,000	0,742	1,000	0,792	0,829	0,835	0,026	
	F_{IS}	0,027	0,087	0,132	0,083	0,036	-0,089	0,008	-0,183	0,048	0,297	-0,081	-0,020	NA	0,348	0,000	0,173	-0,025	0,017	0,038	
	r	0,000	0,036	0,044	0,000	0,025	0,000	0,000	0,000	0,000	0,099	0,000	0,008	0,001	0,078	0,000	0,078	0,000	0,024	0,006	
#2637	H_O	0,636	0,667	0,500	0,400	0,796	0,667	0,778	0,571	0,579	0,412	0,769	0,676	1,000	0,667	0,500	0,667	0,750	0,638	0,024	
	H_E	0,727	0,707	0,690	0,721	0,687	0,624	0,680	0,714	0,752	0,635	0,615	0,670	1,000	0,712	0,833	0,712	0,704	0,683	0,019	
	F_{IS}	0,130	0,059	0,279	-0,028	-0,161	-0,071	-0,155	0,213	0,236	0,358	-0,263	-0,009	-1,000	0,070	0,500	0,065	-0,066	0,011	0,044	
	r	0,000	0,004	0,102	0,155	0,039	0,000	0,000	0,018	0,065	0,132	0,000	0,005	0,000	0,000	0,001	0,136	0,007	0,062	0,015	
#0007	H_O	0,909	0,833	0,962	0,800	0,900	0,778	1,000	0,857	0,947	0,941	0,846	0,838	1,000	0,667	1,000	0,914	0,775	0,895	0,015	
	H_E	0,866	0,880	0,889	0,837	0,872	0,816	0,810	0,835	0,872	0,877	0,868	0,839	1,000	0,879	0,667	0,869	0,752	0,870	0,009	
	F_{IS}	-0,053	0,056	-0,083	0,100	-0,033	0,048	-0,252	-0,029	-0,089	-0,076	0,026	0,001	-1,000	0,259	-1,000	-0,053	-0,031	-0,092	0,049	
	r	0,000	0,007	0,000	0,043	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,088	0,000	0,004	0,008	0,010	0,004	
#5047	H_O	0,636	0,583	0,692	0,700	0,620	0,778	0,778	0,571	0,895	0,647	0,769	0,568	1,000	0,667	0,000	0,714	0,625	0,625	0,033	
	H_E	0,537	0,612	0,652	0,753	0,638	0,681	0,680	0,648	0,708	0,668	0,618	0,591	1,000	0,712	0,000	0,564	0,612	0,626	0,029	
	F_{IS}	-0,197	0,049	-0,064	-0,080	0,029	-0,147	-0,155	0,127	-0,272	0,033	-0,257	0,040	-1,000	0,070	NA	-0,273	-0,021	-0,056	0,050	
	r	0,000	0,000	0,000	0,000	0,013	0,000	0,000	0,034	0,000	0,078	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,025	0,009	
#0166	H_O	0,909	1,000	0,808	0,800	0,720	0,667	0,778	0,571	0,526	0,647	0,385	0,757	1,000	0,833	0,500	0,886	0,800	0,818	0,026	
	H_E	0,939	0,953	0,842	0,884	0,907	0,849	0,817	0,725	0,760	0,749	0,563	0,708	1,000	0,712	0,833	0,727	0,746	0,862	0,016	
	F_{IS}	0,034	-0,052	0,042	0,006	0,208	0,220	0,051	0,226	0,313	0,139	0,326	-0,070	-1,000	-0,191	0,500	-0,222	-0,074	-0,005	0,048	
	r	0,000	0,000	0,000	0,000	0,094	0,056	0,000	0,018	0,082	0,024	0,085	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,027	0,007	
#1195	H_O	0,400	0,833	0,462	0,400	0,306	0,235	0,444	0,333	0,474	0,529	0,417	0,556	1,000	0,167	1,000	0,469	0,436	0,457	0,034	
	H_E	0,695	0,641	0,692	0,484	0,585	0,679	0,686	0,667	0,649	0,725	0,533	0,631	1,000	0,439	0,833	0,703	0,583	0,609	0,025	
	F_{IS}	0,438	-0,317	0,338	0,204	0,479	0,661	0,366	0,524	0,275	0,276	0,225	0,121	-1,000	0,643	-0,333	0,337	0,255	0,239	0,050	
	r	0,275	0,000	0,158	0,000	0,204	0,323	0,121	0,359	0,110	0,121	0,215	0,102	0,000	0,195	0,000	0,253	0,134	0,153	0,018	
#0513	H_O	0,636	0,333	0,615	0,500	0,440	0,556	0,667	0,714	0,526	0,471	0,615	0,649	0,000	0,333	1,000	0,486	0,575	0,531	0,033	
	H_E	0,710	0,312	0,575	0,595	0,567	0,541	0,693	0,560	0,541	0,512	0,671	0,643	0,000	0,318	0,833	0,438	0,601	0,543	0,029	
	F_{IS}	0,108	-0,073	-0,072	0,011	0,226	-0,027	0,040	-0,304	0,027	0,082	0,086	-0,009	NA	-0,053	-0,333	-0,111	0,043	-0,017	0,039	
	r	0,000	0,000	0,000	0,000	0,050	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,012	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,006	
#0585	H_O	0,636	0,417	0,423	0,600	0,660	0,611	0,667	0,714	0,684	0,706	0,729	0,622	1,000	0,667	0,500	0,600	0,750	0,661	0,022	
	H_E	0,662	0,486	0,449	0,511	0,604	0,760	0,712	0,769	0,765	0,777	0,729	0,589	1,000	0,803	0,833	0,719	0,741	0,707	0,018	
	F_{IS}	0,041	0,147	0,060	-0,041	-0,094	0,201	0,068	0,077	0,109	0,094	-0,057	-0,056	-1,000	0,184	0,500	0,167	-0,013	0,013	0,048	
	r	0,000	0,000	0,005	0,000	0,000	0,062	0,063	0,000	0,047	0,000	0,000	0,000	0,000	0,060	0,001	0,034	0,000	0,022	0,006	
#9253	H_O	0,909	0,750	0,731	0,900	0,630	0,500	0,667	0,714	0,632	0,867	0,538	0,556	1,000	0,333	1,000	0,514	0,625	0,713	0,026	
	H_E	0,835	0,833	0,731	0,816	0,817	0,819	0,843	0,813	0,795	0,722	0,822	0,745	1,000	0,667	0,667	0,758	0,753	0,797	0,012	
	F_{IS}	-0,093	0,104	0,000	-0,125	0,231	0,396	0,220	0,130	0,210	-0,209	0,354	0,257	-1,000	0,524	-1,000	0,325	0,172	0,065	0,054	
	r	0,000	0,015	0,044	0,000	0,207	0,171	0,106	0,044	0,073	0,144	0,150	0,155	0,000	0,176	0,000	0,142	0,085	0,087	0,016	
#0181	H_O	0,273	0,333	0,231	0,500	0,240	0,444	0,222	0,143	0,263	0,353	0,308	0,216	0,000	0,500	0,500	0,429	0,350	0,322	0,024	
	H_E	0,398	0,308	0,277	0,553	0,287	0,487	0,209	0,143	0,240	0,355	0,345	0,283	0,000	0,439	0,500	0,366	0,326	0,324	0,023	
	F_{IS}	0,326	-0,086	0,169	0,191	0,167	0,090	-0,067	0,000	-0,098	0,005	0,111	0,238	NA	-0,154	0,000	-0,174	-0,076	-0,003	0,040	
	r	0,101	0,000	0,069	0,000	0,025	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,069	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,016	0,006	
#6212	H_O	0,727	0,727	0,692	0,900	0,293	0,500	0,667	0,714	0,611	0,500	0,538	0,432	0,000	0,400	0,500	0,333	0,500	0,549	0,035	
	H_E	0,693	0,797	0,774	0,789	0,568	0,584	0,725	0,780	0,724	0,677	0,818	0,720	0,000	0,533	0,833	0,724	0,591	0,689	0,028	
	F_{IS}	-0,053	0,091	0,107	0,069	0,488	0,148	0,086	0,091	0,160	0,269	0,351	0,403	NA	0,273	0,500	0,543	0,156	0,187	0,048	
	r	0,000	0,156	0,055	0,033	0,396	0,069	0,000	0,027	0,147	0,137	0,137	0,147	0,001	0,330	0,001	0,292	0,158	0,146	0,023	
#0182	H_O	0,455	0,583	0,731	0,700	0,600	0,667	0,667	1,000	0,789	0,588	0,615	0,676	1,000	0,500	1,000	0,543	0,500	0,632	0,035	
	H_E	0,654	0,736	0,762	0,695	0,696	0,876	0,745	0,901	0,774	0,731	0,834	0,694	1,000	0,833	0,667	0,705	0,562	0,709	0,029	
	F_{IS}	0,315	0,214	0,042	0,160	0,139	0,244	0,111	-0,120	-0,021	0,200	0,270	0,027	-1,000	0,423	-1,000	0,233	0,111	0,057	0,062	
	r	0,000	0,068	0,023	0,000	0,036															

Annexe II.2. Indices de diversité génétique estimés pour 14 *loci* microsatellites pour des « populations » d'*Acropora cervicornis* et d'*A. prolifera* relatives à 11 sites d'échantillonnage des îles de Saint-Martin, Saint-Barthélemy et de la Guadeloupe. H_o : Hétérozygotie observée; H_E : Hétérozygotie attendue; F_{IS} : indice de fixation.

	<i>Acropora cervicornis</i>									<i>Acropora prolifera</i>			
	St-Martin	Saint-Barthélemy			Guadeloupe					Saint-Barthélemy		Guadeloupe	
	PAC26	SB2	SB4	SB6	CD I	FJ I	FJ III	IP	TA	SB1	SB5	FJ I	IP
#0192	H_o	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	H_E	1,000	0,000	0,000	0,714	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	F_{IS}	-	-	-	1,000	-	-	-	-	-	-	-	-
	r	0,000	-	-	0,387	-	0,001	-	-	0,001	0,001	0,001	-
#0207	H_o	1,000	1,000	1,000	0,000	0,250	0,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	H_E	0,933	1,000	1,000	0,000	0,893	0,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	F_{IS}	-0,081	-	-	-	0,750	-	-	-	-	-	-	-
	r	0,000	0,000	0,000	0,001	0,300	0,001	0,000	-	0,001	0,001	0,001	-
#2637	H_o	0,400	0,000	0,000	0,375	1,000	0,000	0,000	0,000	1,000	0,250	1,000	0,000
	H_E	0,778	0,000	0,667	0,675	1,000	0,714	0,000	0,000	1,000	0,607	1,000	0,000
	F_{IS}	0,515	-	1,000	0,462	-	1,000	-	-	-	0,625	-	-
	r	0,188	0,001	0,333	0,170	0,000	0,387	0,001	0,001	0,000	0,197	0,000	-
#0007	H_o	0,800	1,000	0,500	0,875	1,000	1,000	0,750	1,000	1,000	0,500	1,000	1,000
	H_E	0,733	1,000	0,500	0,883	1,000	0,679	0,857	1,000	1,000	0,786	1,000	1,000
	F_{IS}	-0,103	-	-	0,010	-	-0,600	0,143	-	0,000	0,400	-	-
	r	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,083	0,000	0,000
#5047	H_o	0,400	1,000	0,500	0,875	1,000	0,750	0,500	1,000	0,500	0,750	1,000	1,000
	H_E	0,844	1,000	0,833	0,808	1,000	0,821	0,500	1,000	0,833	0,893	1,000	1,000
	F_{IS}	0,556	-	0,500	-0,089	-	0,100	-	-	0,500	0,182	-	-
	r	0,203	0,000	0,001	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,001	0,001	0,000	0,000
#0166	H_o	0,400	0,000	0,000	0,500	1,000	1,000	1,000	0,000	1,000	0,500	0,000	0,000
	H_E	0,600	0,000	0,667	0,575	1,000	0,571	0,750	1,000	0,000	1,000	0,786	0,000
	F_{IS}	0,360	-	1,000	0,139	-	-1,000	-0,412	-	-	0,400	-	-
	r	0,091	0,001	0,333	0,001	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,083	0,001	0,001
#1195	H_o	0,200	0,000	0,500	0,375	1,000	0,750	0,000	0,000	1,000	0,250	0,000	1,000
	H_E	0,200	0,000	0,500	0,342	1,000	0,536	0,000	0,000	0,000	0,250	0,000	1,000
	F_{IS}	-	-	-	-0,105	-	-0,500	-	-	-	-	-	-
	r	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,001	0,000	0,001	0,000
#0513	H_o	1,000	1,000	0,500	0,750	1,000	0,750	0,250	0,000	0,500	1,000	0,750	0,000
	H_E	0,889	1,000	0,833	0,758	1,000	0,750	0,250	0,000	0,500	1,000	0,786	0,000
	F_{IS}	-0,143	-	0,500	0,012	-	0,000	-	-	-	0,053	-	-
	r	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,001	0,000
#0585	H_o	0,600	0,000	1,000	0,500	1,000	0,500	0,000	1,000	0,000	1,000	0,750	1,000
	H_E	0,756	0,000	0,667	0,442	1,000	0,429	0,429	1,000	0,000	1,000	0,750	1,000
	F_{IS}	0,226	-	-1,000	-0,143	-	-0,200	1,000	-	-	0,000	-	-
	r	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,290	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000
#9253	H_o	0,200	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	0,250	1,000
	H_E	0,200	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	0,250	1,000
	F_{IS}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	r	0,000	-	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,000	0,000	0,000
#0181	H_o	1,000	0,000	0,500	0,750	1,000	0,500	0,500	1,000	0,500	0,000	1,000	1,000
	H_E	0,889	0,000	0,500	0,750	1,000	0,857	0,607	1,000	0,500	0,000	0,821	1,000
	F_{IS}	-0,143	-	-	0,000	-	0,455	0,200	-	-	-	-0,263	-
	r	0,000	-	0,000	0,000	0,000	0,167	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000
#6212	H_o	0,400	0,000	1,000	0,000	1,000	0,750	0,000	0,000	0,000	1,000	0,667	1,000
	H_E	0,356	0,000	1,000	0,667	1,000	0,821	0,000	0,000	0,000	1,000	0,933	1,000
	F_{IS}	-0,143	-	-	1,000	-	0,100	-	-	-	-	0,333	-
	r	0,000	-	0,000	0,333	0,000	0,001	0,001	0,001	-	0,000	0,001	0,000
#0182	H_o	0,600	0,000	0,500	0,400	1,000	0,500	0,750	0,000	0,500	1,000	0,667	1,000
	H_E	0,844	0,000	0,833	0,778	1,000	0,607	0,536	0,000	0,500	1,000	0,800	1,000
	F_{IS}	0,314	-	0,500	0,515	-	0,200	-0,500	-	-	-	0,200	-
	r	0,086	-	0,001	0,188	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,001
#1490	H_o	0,200	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	H_E	0,600	0,000	0,000	0,000	0,000	0,800	0,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	F_{IS}	0,692	-	-	-	-	-0,333	-	-	-	-	-	-
	r	0,205	-	-	-	0,001	0,000	-	0,000	-	-	0,000	0,001
All loci	H_o	0,586	0,286	0,429	0,386	0,714	0,554	0,268	0,500	0,214	0,643	0,452	0,643
	H_E	0,687	0,286	0,571	0,528	0,714	0,606	0,281	0,500	0,238	0,643	0,547	0,643
	F_{IS}	0,182	-	0,429	0,195	-	0,107	0,056	-	0,143	-	0,196	-

Annexe II.3. Matrice de distances génétique (F_{ST} ; inférieure) et géographique (Géo. en km ; supérieure) par paires entre les sites d'échantillonnage pour l'espèce *A. palmata* avec N_g : le nombre de génotypes identifiés pour chaque site d'échantillonnage. Les valeurs de F_{ST} ont été estimées en utilisant la méthode ENA et avec le logiciel FreeNA. Les valeurs orangées représentent des valeurs de F_{ST} qui sont significatives (i.e. l'intervalle de confiance de 95% obtenu via la méthode de « bootstrap resampling over loci » n'inclut pas la valeur 0). Les cases colorées en jaune ou vert représentent des comparaisons entre sites appartenant à une même île. Les noms des îles et des sites relatifs aux codes utilisés dans ce tableau sont donnés dans le Tableau II.4. Le site PAC10* regroupe les génotypes détectés sur les sites PAC09 et PAC10 et le site FJ* regroupe les génotypes détectés sur les sites FJ II et FJ III.

Île	Site	Géo.	Saint-Martin			Saint-Barthélemy			Saba	Antigua			Guadeloupe								LS	Martinique				Sainte-Lucie		Saint-Vincent		Bequia		Union						
			PAC23	PAC24	PAC25	SB1	SB3	SB4	PAC27	PAC20	PAC21	PAC22	AL	AM	CD	FJ*	IG	IP	LM	Lz	PAC28	PC	PT	TA	PAC01	PAC02	PAC03	PAC04	PAC06	PAC15	PAC17	PAC08	PAC10*	PAC11	PAC12	PAC13		
F_{ST}	N_g		4	46	47	11	11	6	39	6	19	19	12	18	10	40	16	14	11	45	41	11	12	26	50	18	9	7	19	17	13	37	7	2	35	40		
SM	PAC23	4	0	2,6	16,1	29,1	25,2	28,3	64,4	183,0	161,7	161,9	275,2	243,0	257,7	316,9	253,1	308,6	266,0	266,1	268,2	282,9	294,1	242,5	309,9	436,3	463,5	475,7	481,2	551,3	530,7	607,0	628,6	638,8	638,0	673,0		
	PAC24	46	0,000	0	17,2	30,9	27,0	30,0	67,1	183,5	161,6	161,8	277,0	244,8	259,5	318,6	254,9	310,4	267,7	267,8	269,9	284,7	295,9	244,2	311,6	438,1	465,3	477,4	483,0	553,1	532,5	608,7	630,4	640,6	639,7	674,8		
	PAC25	47	0,000	0,003	0	45,2	40,0	43,1	55,6	199,1	177,8	178,0	279,2	251,4	269,9	329,1	257,1	320,8	270,0	278,3	272,2	295,8	307,6	246,5	313,9	440,3	467,5	479,7	485,2	555,3	534,7	611,0	632,6	642,8	642,0	677,0		
SB	SB1	11	0,000	0,006	0,002	0	5,2	2,1	59,8	153,9	132,6	132,8	246,1	213,9	228,6	287,8	224,0	279,5	236,9	237,0	239,1	253,8	265,0	213,4	280,8	407,2	434,4	446,6	452,1	522,2	501,6	577,9	599,5	609,7	608,9	643,9		
	SB3	11	0,000	0,005	0,003	0,007	0	3,1	56,5	159,1	137,8	138,0	250,1	217,8	232,5	291,7	227,9	283,4	240,8	240,9	243,0	257,8	269,0	217,3	284,7	411,2	438,3	450,5	456,0	526,2	505,5	581,8	600,5	613,7	612,8	647,9		
	SB4	6	0,002	0,027	0,027	0,002	0,033	0	57,6	156,0	134,7	134,9	247,0	214,8	229,5	288,6	224,8	280,3	237,7	237,8	239,9	254,7	265,9	214,2	281,6	408,1	435,3	447,4	453,0	523,1	502,5	578,7	603,4	610,6	609,7	644,8		
	Sa	PAC27	39	0,000	0,001	0,001	0,004	0,000	0,022	0	185,4	164,1	164,3	231,6	237,2	255,7	282,8	232,8	289,9	222,3	264,1	224,5	281,5	293,4	213,4	266,2	392,7	419,9	432,0	437,6	507,7	487,1	563,3	585,0	595,2	594,3	629,4	
An	PAC20	6	0,013	0,002	0,001	0,008	0,019	0,027	0,000	0	23,2	26,8	104,1	67,6	82,3	141,5	77,7	133,2	94,9	90,7	97,1	107,5	118,7	67,9	138,8	263,3	290,5	302,6	308,2	378,3	357,7	432,7	457,6	467,8	466,9	501,9		
	PAC21	19	0,000	0,000	0,000	0,002	0,002	0,023	0,004	0,000	0	5,3	116,7	84,4	99,1	158,3	94,5	150,0	107,4	107,5	109,6	124,4	135,6	83,9	151,3	277,8	305,0	317,1	322,6	392,8	305,0	317,1	322,6	448,4	470,1	480,3	479,4	514,5
	PAC22	19	0,000	0,000	0,000	0,002	0,004	0,027	0,001	0,004	0,000	0	120,3	88,0	102,7	161,9	98,1	153,6	111,0	111,1	113,2	127,9	139,1	87,5	154,9	281,4	308,5	320,7	326,2	396,3	375,7	452,0	473,7	483,9	483,0	518,1		
Gu	AL	12	0,019	0,021	0,010	0,027	0,019	0,049	0,011	0,022	0,007	0,000	0	19,5	78,6	18,7	70,3	58,6	27,8	60,8	67,8	45,3	57,2	33,5	34,6	161,1	188,3	200,4	206,0	276,1	255,5	331,7	353,4	363,6	362,7	397,8		
	AM	18	0,000	0,007	0,006	0,006	0,016	0,030	0,008	0,001	0,000	0,000	0,009	0	63,2	38,2	54,9	78,0	9,2	80,2	87,3	30,6	42,4	53,0	97,1	200,5	227,7	239,8	245,3	315,5	294,9	372,8	397,1	407,3	406,4	455,4		
	CD	10	0,017	0,021	0,014	0,017	0,033	0,049	0,022	0,006	0,012	0,007	0,024	0,017	0	97,3	8,3	60,5	54,0	58,3	51,2	42,7	48,0	87,5	81,7	185,1	212,2	224,4	229,9	300,1	279,4	357,4	381,7	391,9	391,0	440,0		
	FJ*	40	0,000	0,017	0,013	0,018	0,021	0,035	0,008	0,000	0,007	0,004	0,002	0,002	0,018	0	89,0	41,8	46,5	44,0	51,1	64,0	75,9	19,6	31,2	158,8	186,0	198,1	203,7	273,8	253,2	329,4	351,2	361,4	360,5	395,6		
	IG	16	0,000	0,000	0,006	0,004	0,005	0,025	0,002	0,000	0,000	0,000	0,012	0,006	0,010	0,004	0	67,5	45,7	65,3	58,3	34,4	41,6	94,5	85,7	212,2	239,3	251,5	257,0	327,2	306,5	382,8	404,5	414,7	413,8	448,9		
	IP	14	0,000	0,010	0,011	0,011	0,000	0,014	0,006	0,003	0,000	0,003	0,013	0,000	0,011	0,005	0,000	0	86,4	2,2	9,3	96,9	102,1	26,9	38,2	160,6	187,8	200,0	205,5	275,6	255,0	331,3	353,0	363,2	362,3	397,4		
	LM	11	0,013	0,011	0,003	0,000	0,018	0,016	0,014	0,016	0,004	0,001	0,019	0,000	0,003	0,014	0,007	0,010	0	88,6	95,7	21,3	33,2	61,4	43,9	170,4	197,6	209,7	215,2	285,4	264,8	341,0	362,7	372,9	372,0	407,1		
	Lz	45	0,000	0,003	0,003	0,008	0,007	0,035	0,004	0,000	0,000	0,000	0,008	0,003	0,004	0,004	0,001	0,005	0	7,1	94,7	99,9	29,1	72,4	175,8	203,0	215,2	220,7	290,8	270,2	348,2	372,5	382,7	381,8	430,8			
	PAC28	41	0,006	0,007	0,005	0,011	0,013	0,020	0,008	0,000	0,000	0,001	0,008	0,002	0,011	0,006	0,000	0,004	0,009	0,000	0	87,6	92,9	36,2	41,7	168,2	195,3	207,5	213,0	283,2	262,5	338,8	360,5	370,7	369,8	404,9		
	PC	11	0,000	0,003	0,010	0,002	0,009	0,028	0,000	0,000	0,003	0,000	0,013	0,006	0,000	0,007	0,000	0,007	0,010	0,000	0,000	0	11,8	78,9	58,6	156,6	183,8	196,0	201,5	271,6	251,0	329,0	353,3	359,5	362,6	413,4		
PT	12	0,003	0,010	0,012	0,027	0,025	0,031	0,015	0,005	0,001	0,000	0,007	0,009	0,003	0,005	0,000	0,000	0,011	0,002	0,000	0,000	0	90,7	63,9	152,4	179,5	191,7	197,2	267,4	246,7	324,7	349,0	359,2	358,3	409,1			
TA	26	0,000	0,012	0,018	0,030	0,027	0,041	0,016	0,009	0,007	0,008	0,020	0,006	0,010	0,003	0,006	0,008	0,009	0,000	0,006	0,000	0,001	0	70,8	197,3	224,5	236,6	242,2	312,3	291,7	367,9	389,6	399,8	398,9	434,0			
LS	PAC01	50	0,000	0,006	0,006	0,010	0,011	0,026	0,004	0,005	0,003	0,000	0,004	0,003	0,008	0,005	0,001	0,004	0,012	0,000	0,000	0,000	0,003	0,006	0	130,3	157,4	169,6	175,1	245,3	224,6	300,9	322,6	332,8	331,9	367,0		
Ma	PAC02	18	0,003	0,028	0,020	0,013	0,016	0,022	0,014	0,017	0,017	0,011	0,016	0,015	0,033	0,014	0,010	0,011	0,019	0,011	0,017	0,005	0,023	0,020	0,011	0	27,2	39,3	44,9	115,0	94,4	172,4	196,7	206,9	206,0	256,8		
	PAC03	9	0,000	0,017	0,012	0,007	0,014	0,022	0,006	0,010	0,006	0,004	0,010	0,000	0,029	0,005	0,005	0,000	0,026	0,004	0,002	0,000	0,015	0,017	0,001	0,002	0	12,1	17,7	87,8	67,2	153,1	172,8	187,6	185,9	237,5		
	PAC04	7	0,003	0,027	0,013	0,014	0,012	0,052	0,010	0,028	0,007	0,003	0,008	0,003	0,034	0,009	0,009	0,011	0,025	0,006	0,012	0,012	0,027	0,016	0,012	0,000	0,000	0	6,4	76,6	55,9	145,3	163,2	179,8	176,3	229,8		
	PAC06	19	0,000	0,014	0,008	0,010	0,007	0,019	0,007	0,000	0,002	0,001	0,002	0,000	0,028	0,000	0,000	0,017	0,004	0,006	0,007	0,008	0,015	0,004	0,006	0,000	0,000	0	70,1	49,5	139,8	157,7	174,3	170,8	224,2			
SL	PAC15	17	0,000	0,030	0,033	0,046	0,016	0,068	0,023	0,024	0,023	0,020	0,010	0,014	0,034	0,009	0,015	0,009	0,041	0,016	0,023	0,013	0,022	0,016	0,016	0,020	0,011	0,006	0,002	0	30,3	70,6	88,5	105,1	101,6	155,0		
	PAC17	13	0,008	0,030	0,025	0,015	0,013	0,042	0,015	0,029	0,024	0,011	0,015	0,010	0,049	0,013	0,013	0,019	0,021	0,017	0,025	0,022	0,035	0,032	0,017	0,011	0,001	0,000										

Annexe II.4. Moyenne des indices de diversité génétique estimés pour 14 et 5 loci microsatellites en commun avec les études de Baums et al. (2005b) et Mège et al. (2014) pour des « populations » d'*Acropora palmata* de 11 îles des Petites Antilles et de l'archipel de Saint-Vincent et les Grenadines. H_O : Hétérozygotie observée ; H_E : Hétérozygotie attendue et AR : richesse allélique pour un échantillon théorique de 50 génotypes.

		St-Martin	St-Barth.	Saba	Antigua	Guadeloupe	Les Saintes	Martinique	Sainte-Lucie	St-Vincent	Bequia	Union	SVG	Total
14 loci	H_O	0,599 ± 0,005	0,606 ± 0,008	0,621	0,601 ± 0,026	0,655 ± 0,010	0,577	0,626 ± 0,015	0,599 ± 0,007	0,553 ± 0,031	0,663 ± 0,051	0,625	0,602 ± 0,030	0,624 ± 0,008
	H_E	0,675 ± 0,012	0,693 ± 0,004	0,720	0,667 ± 0,014	0,692 ± 0,012	0,673	0,705 ± 0,005	0,693 ± 0,006	0,618 ± 0,027	0,704 ± 0,023	0,657	0,653 ± 0,022	0,684 ± 0,006
	AR	115,9 ± 6,6	126,2 ± 18,4	129,5	102,1 ± 8,6	137 ± 7,4	124	133,7 ± 16,8	126,8 ± 4,6	106,9 ± 5,7	105,2	106,1	106,3 ± 2,3	125,6 ± 4,1
5 loci	H_O	0,659 ± 0,023	0,705 ± 0,064	0,672	0,640 ± 0,021	0,694 ± 0,013	0,652	0,694 ± 0,011	0,606 ± 0,006	0,542 ± 0,072	0,74 ± 0,06	0,67	0,630 ± 0,054	0,670 ± 0,029
	H_E	0,720 ± 0,017	0,761 ± 0,021	0,771	0,688 ± 0,024	0,730 ± 0,014	0,731	0,727 ± 0,023	0,692 ± 0,021	0,593 ± 0,097	0,732 ± 0,035	0,669	0,652 ± 0,053	0,714 ± 0,024

Annexe III.1. Quantités de clade A et B estimées en nombre de copies de gène 28S de *Symbiodinium* et en nombre de copies de gène 28S de *Symbiodinium* log10 transformées pour l'ensemble des échantillons d'*Acropora* de Guadeloupe analysés par qPCR.

Espèce	Sites	Date	ID Colonie	Clade A		Clade B	
				Q28S	Qlog10-28S	Q28S	
<i>A. palmata</i>	Anse Laborde	sept.14		6,67E+05 ± 6,00E+05	5,66 ± 0,41	-	
			ALAp01	1,36E+06	6,13	-	
			ALAp02	8,62E+04	4,94	-	
			ALAp03	2,33E+05	5,37	-	
			ALAp04	3,84E+05	5,58	-	
			ALAp05	4,40E+05	5,64	-	
			ALAp06	7,45E+05	5,87	-	
			ALAp07	2,76E+05	5,44	-	
			ALAp08	2,61E+05	5,42	-	
			ALAp09	9,03E+05	5,96	-	
		ALAp10	1,98E+06	6,30	-		
	Anse Maurice	sept.14		8,93E+06 ± 4,00E+06	6,90 ± 0,24	-	
			AMAp01	1,04E+07	7,02	-	
			AMAp02	7,32E+06	6,86	-	
			AMAp03	1,19E+07	7,07	-	
			AMAp04	2,86E+06	6,46	-	
			AMAp05	9,02E+06	6,96	-	
			AMAp06	6,09E+06	6,78	-	
			AMAp07	3,66E+06	6,56	-	
			AMAp08	1,52E+07	7,18	-	
			AMAp09	9,84E+06	6,99	-	
		AMAp10	1,32E+07	7,12	-		
	Caye à Dupont	déc.11		8,18E+06 ± 5,38E+06	6,80 ± 0,35	-	
			CDAp01	7,46E+06	6,87	-	
			CDAp20	4,77E+06	6,68	-	
			CDAp21	6,91E+06	6,84	-	
			CDAp22	6,35E+06	6,80	-	
			CDAp28	1,12E+07	7,05	-	
			G1	CDAp29	6,42E+06	6,81	-
				CDAp32	1,36E+07	7,13	-
				CDAp33	1,29E+07	7,11	-
				CDAp36	7,70E+06	6,89	-
				CDAp51	1,64E+07	7,21	-
				CDAp75	1,50E+07	7,18	-
				CDAp77	7,29E+05	5,86	-
			G2	CDAp78	4,75E+06	6,68	-
			CDAp79	2,93E+06	6,47	-	

Îlet Fajou	G3	CDAp56	2,89E+06	6,46	-
		CDAp61	4,54E+06	6,66	-
		CDAp03	1,97E+07	7,30	-
	sept.14	CDAp40	2,95E+06	6,47	-
			1,42E+06 ± 1,88E+06	5,87 ± 0,55	-
		CDAp01	6,43E+04	4,81	-
	G1	CDAp20	2,84E+06	6,45	-
		CDAp21	3,12E+05	5,49	-
		CDAp22	1,53E+05	5,18	-
		CDAp28	4,74E+05	5,68	-
		CDAp29	2,98E+05	5,47	-
		CDAp32	8,98E+05	5,95	-
		CDAp33	1,29E+06	6,11	-
		CDAp36	2,08E+06	6,32	-
		CDAp51	9,89E+05	6,00	-
		CDAp75	5,78E+05	5,76	-
		CDAp77	1,58E+06	6,20	-
	G2	CDAp78	1,26E+06	6,10	-
		CDAp79	8,22E+06	6,92	-
	G3	CDAp56	5,50E+05	5,74	-
		CDAp61	2,06E+06	6,31	-
	sept.14	CDAp03	1,86E+06	6,27	-
		CDAp40	7,20E+04	4,86	-
			1,31E+06 ± 2,81E+06	5,63 ± 0,61	-
		FjLZAp01	1,01E+06	6,00	-
		FjLZAp02	1,20E+05	5,08	-
		FjLZAp03	1,96E+05	5,29	-
FjLZAp04		5,83E+04	4,77	-	
FjLZAp05		8,74E+05	5,94	-	
FjLZAp06		9,27E+06	6,97	-	
FjLZAp07		3,96E+05	5,60	-	
oct.14	FjLZAp08	6,51E+05	5,81	-	
	FjLZAp09	2,00E+05	5,30	-	
	FjLZAp10	3,46E+05	5,54	-	
		2,44E+07 ± 1,48E+07	7,29 ± 0,35	-	
	IGAp01	3,02E+07	7,48	-	
	IGAp02	1,54E+07	7,19	-	
	IGAp03	7,01E+06	6,85	-	
	IGAp04	3,33E+07	7,52	-	
	IGAp05	1,25E+07	7,10	-	
	IGAp06	2,05E+07	7,31	-	
Îlet Gosier	IGAp07	3,84E+07	7,58	-	
	IGAp08	3,38E+07	7,53	-	
	IGAp09	4,91E+07	7,69	-	

		IGAp10	4,03E+06	6,61	-
Le Moule	sept.14		1,05E+07 ± 3,71E+06	7,00 ± 0,15	-
		LMAp01	9,95E+06	7,00	-
		LMAp02	8,40E+06	6,92	-
		LMAp03	1,51E+07	7,18	-
		LMAp04	1,34E+07	7,13	-
		LMAp05	6,74E+06	6,83	-
		LMAp06	6,08E+06	6,78	-
		LMAp07	1,15E+07	7,06	-
		LMAp08	1,01E+07	7,00	-
		LMAp09	1,69E+07	7,23	-
		LMAp10	6,71E+06	6,83	-
Pointe des Châteaux	oct.14		8,31E+06 ± 3,96E+06	6,88 ± 0,21	-
		PCAp01	9,41E+06	6,97	-
		PCAp02	1,19E+07	7,08	-
		PCAp03	8,72E+06	6,94	-
		PCAp04	1,59E+07	7,20	-
		PCAp05	4,06E+06	6,61	-
		PCAp06	4,79E+06	6,68	-
		PCAp07	4,58E+06	6,66	-
		PCAp08	6,10E+06	6,79	-
		PCAp09	1,19E+07	7,08	-
		PCAp10	5,71E+06	6,76	-
A. cervicornis					
Caye à Dupont	déc.11		4,53E+07 ± 4,64E+07	7,42 ± 0,49	-
		CDAc01	2,45E+07	7,39	-
		CDAc02	3,04E+07	7,48	-
		CDAc03	2,31E+07	7,36	-
		CDAc04	4,37E+06	6,64	-
		CDAc08	7,00E+06	6,84	-
		CDAc09	1,38E+07	7,14	-
		CDAc10	1,03E+07	7,01	-
		CDAc19	1,31E+08	8,12	-
		CDAc44	1,20E+08	8,08	-
		CDAc58	4,27E+07	7,63	-
		CDAc61	9,19E+07	7,96	-
	juil.14		1,10E+09 ± 6,47E+08	8,97 ± 0,29	-
		CDAc01	1,07E+09	9,03	-
		CDAc19	4,55E+08	8,66	-
		CDAc44	1,59E+09	9,20	-
		CDAc58	1,89E+09	9,28	-
		CDAc61	4,74E+08	8,68	-
Îlet Fajou	sept.14		9,73E+05 ± 1,59E+06	5,61 ± 0,57	-
		FjLAc01	1,31E+05	5,12	-

		FjLAc02	2,95E+05	5,47	-
		FjLAc03	1,25E+05	5,10	5,51E+05
		FjLAc04	2,45E+05	5,39	8,04E+05
		FjLAc05	1,87E+05	5,27	-
		FjLAc06	4,77E+06	6,68	-
		FjLAc07	7,77E+05	5,89	-
		FjLAc08	2,02E+05	5,31	-
		FjLAc09	1,18E+05	5,07	-
		FjLAc10	1,30E+06	6,12	-
A. prolifera					
Îlet Fajou	sept.14		1,07E+07 ± 1,10E+07	6,79 ± 0,54	-
		FjLAh01	4,17E+06	6,62	-
		FjLAh02	8,93E+06	6,95	-
		FjLAh03	2,24E+06	6,35	-
		FjLAh04	1,66E+07	7,22	-
		FjLAh05	5,44E+05	5,74	-
		FjLAh06	2,03E+06	6,31	-
		FjLAh07	1,07E+07	7,03	-
		FjLAh08	1,63E+07	7,21	-
		FjLAh09	3,74E+07	7,57	-
		FjLAh10	8,36E+06	6,92	-

Annexe IV.1. Données relatives aux boutures coralliennes : identifiant, génotype, méthode de culture (par fixation ou suspension), le poids et l'accroissement global de biomasse. Les deux premières lettres des identifiants des boutures correspondent au taxon : Ac pour *A. cervicornis*, Ap pour *A. palmata* et Ah pour *A. prolifera*. Le poids des boutures (en gramme) est donné pour chaque session de pesée du 19 février au 6 juin 2016. L'accroissement global de biomasse (Acc. global ; en %) est donné pour l'ensemble de la période expérimentale de culture des boutures coralliennes.

Bouture	Génotype	Méthode	Poids des boutures (en gramme)								Acc. global (en %)
			19.02	03.03	22.03	07.04	28.04	06.05	26.05	06.06	
Ac01	GAc1	Fixation	9,18	9,18	12,24	13,26	13,26	13,26	16,32	17,34	89%
Ac02	GAc1	Fixation	8,16	8,67	9,18	9,18	11,22	11,22	12,24	12,24	50%
Ac03	GAc2	Fixation	8,67	8,97	10,20	11,22	11,22	12,24	14,79	16,32	88%
Ac04	GAc1	Fixation	6,12	6,12	8,16	9,18	9,18	9,18	11,22	11,22	83%
Ac05	GAc1	Fixation	5,10	5,10	7,14	9,18	9,18	9,18	9,18	10,20	100%
Ac06	GAc3	Fixation	6,12	6,12	8,16	9,18	9,18	9,18	10,20	11,22	83%
Ac07	GAc1	Fixation	10,20	10,20	11,73	13,26	13,97	14,28	15,30	16,32	60%
Ac08	GAc4	Fixation	7,14	7,65	9,18	12,24	12,24	12,24	14,28	14,28	100%
Ac09	GAc1	Fixation	7,14	8,16	9,18	12,24	12,24	12,24	12,24	14,28	100%
Ac10	GAc5	Fixation	6,63	6,63	9,18	10,20	10,20	10,20	12,24	13,26	100%
Ac11	GAc6	Fixation	9,18	9,18	11,22	12,24	12,24	12,24	15,30	15,30	67%
Ac12	GAc1	Fixation	12,24	12,24	15,30	15,30	17,34	18,35	20,39	21,41	75%
Ac13	GAc1	Fixation	7,14	7,14	8,16	8,16	10,20	10,20	11,22	12,24	71%
Ac14	GAc1	Fixation	6,12	6,12	7,14	7,14	8,16	8,16	9,18	10,20	67%
Ac15	GAc1	Fixation	9,18	10,20	11,73	13,26	13,26	15,30	17,34	18,35	100%
Ac16	GAc7	Fixation	9,18	9,18	10,71	10,20	11,22	12,24	15,30	17,34	89%
Ac17	GAc8	Fixation	5,10	5,61	7,14	8,16	8,16	8,16	11,22	12,24	140%
Ac18	GAc9	Fixation	7,14	7,65	10,20	10,20	11,22	11,22	14,28	14,28	100%
Ac19	GAc1	Fixation	8,16	8,16	10,20	10,20	11,22	11,22	12,24	13,26	63%
Ac20	GAc1	Fixation	7,14	7,14	8,16	9,18	9,18	9,18	11,22	12,24	71%
Ac21	GAc1	Suspension	7,65	7,65	7,65	9,18	10,20	10,20	13,26	14,28	87%
Ac22	GAc1	Suspension	8,16	9,18	9,69	12,24	14,28	15,30	17,34	17,34	113%
Ac23	GAc1	Suspension	7,14	7,14	9,18	11,22	12,24	13,26	16,32	17,34	143%
Ac24	GAc2	Suspension	7,65	8,16	10,20	13,26	15,30	16,32	22,43	23,45	207%

Ac25	GAc1	Suspension	5,10	5,10	6,12	7,14	8,16	8,16	10,20	11,22	120%
Ac26	GAc1	Suspension	9,18	9,18	10,20	13,26	16,32	16,32	21,41	22,43	144%
Ac27	GAc3	Suspension	8,67	8,67	8,67	12,24	14,28	15,30	19,37	20,39	135%
Ac28	GAc1	Suspension	7,14	7,14	8,67	10,20	12,24	12,24	15,30	17,34	143%
Ac29	GAc4	Suspension	7,14	6,12	7,14	8,16	10,20	11,22	12,24	13,26	86%
Ac30	GAc1	Suspension	5,10	5,61	6,63	8,16	9,18	9,18	12,24	13,26	160%
Ac31	GAc5	Suspension	10,20	10,20	12,24	15,30	18,35	18,35	23,45	26,51	160%
Ac32	GAc6	Suspension	7,65	8,16	9,18	11,22	12,24	12,24	15,30	16,32	113%
Ac33	GAc1	Suspension	9,69	9,99	11,22	14,28	15,30	16,32	19,37	20,39	111%
Ac34	GAc1	Suspension	5,61	6,12	7,14	8,16	11,22	11,22	15,30	16,32	191%
Ac35	GAc1	Suspension	7,14	7,65	8,16	10,20	11,22	11,73	15,30	16,32	129%
Ac36	GAc1	Suspension	5,10	5,10	5,61	7,14	9,18	9,18	10,20	11,22	120%
Ac37	GAc7	Suspension	8,67	9,18	11,22	12,24	15,30	15,81	20,39	23,45	171%
Ac38	GAc8	Suspension	6,63	7,14	10,20	10,20	13,26	13,26	16,32	17,34	162%
Ac39	GAc9	Suspension	7,14	8,16	7,14	8,16	9,18	9,18	11,22	12,24	71%
Ac40	GAc1	Suspension	8,16	8,16	10,20	13,26	18,35	19,37	25,49	29,57	263%
Ap01	GAp1	Fixation	21,41	22,43	24,47	25,49	27,53	27,53	27,53	27,53	29%
Ap02	GAp1	Fixation	25,49	27,53	29,57	31,61	32,63	32,63	33,65	34,67	36%
Ap03	GAp1	Fixation	12,24	13,77	15,30	15,30	16,01	16,32	16,32	17,34	42%
Ap04	GAp2	Fixation	12,24	12,75	14,79	15,50	16,32	16,32	17,34	17,34	42%
Ap05	GAp1	Fixation	27,53	29,06	31,61	33,65	33,65	34,16	34,67	35,69	30%
Ap06	GAp4	Fixation	12,24	15,30	17,34	18,35	18,35	18,35	20,39	21,41	75%
Ap07	GAp2	Fixation	14,28	14,79	15,30	16,32	17,34	17,34	18,35	18,35	29%
Ap08	GAp1	Fixation	10,20	11,22	12,24	12,24	13,26	13,26	14,28	14,28	40%
Ap09	GAp1	Fixation	16,32	17,34	18,35	18,35	20,39	20,39	21,41	22,43	38%
Ap10	GAp3	Fixation	9,18	10,20	11,22	11,22	11,22	11,22	12,24	13,26	44%
Ap11	GAp3	Fixation	12,24	13,26	13,26	14,28	14,99	15,30	17,34	18,35	50%
Ap12	GAp2	Fixation	14,28	14,28	15,30	16,32	16,32	16,32	17,34	18,35	29%
Ap13	GAp5	Fixation	18,35	20,39	20,39	20,39	21,41	21,41	22,43	23,45	28%
Ap14	GAp1	Fixation	34,67	36,20	37,22	37,73	40,79	40,79	41,81	41,81	21%

Ap15	GAp1	Fixation	29,57	30,39	31,61	31,61	32,63	32,63	33,65	34,67	17%
Ap16	GAp1	Fixation	12,24	15,30	15,30	15,30	16,01	16,32	17,34	18,35	50%
Ap17	GAp1	Fixation	15,30	17,34	19,37	19,78	20,39	20,39	22,43	22,43	47%
Ap18	GAp1	Fixation	8,16	8,16	9,69	9,18	10,20	10,20	11,22	12,24	50%
Ap19	GAp2	Fixation	14,28	14,28	16,32	17,34	17,34	18,35	18,35	18,35	29%
Ap20	GAp1	Fixation	14,28	16,32	17,34	17,34	18,35	18,35	20,39	21,41	50%
Ap21	GAp1	Suspension	17,34	18,35	18,35	18,35	22,43	22,43	24,47	24,47	41%
Ap22	GAp1	Suspension	8,16	8,16	9,18	9,18	11,22	11,22	12,24	12,24	50%
Ap23	GAp1	Suspension	12,24	13,77	14,79	18,35	18,35	18,35	21,41	21,41	75%
Ap24	GAp2	Suspension	11,22	13,26	13,26	15,30	18,35	19,37	20,39	21,41	91%
Ap25	GAp1	Suspension	15,30	16,32	16,32	17,34	19,37	20,39	22,43	23,45	53%
Ap26	GAp4	Suspension	7,14								
Ap27	GAp2	Suspension	12,24	13,26	13,77	15,30	17,34	18,35	19,37	20,39	67%
Ap28	GAp1	Suspension	14,28	15,30	16,32	18,35	20,39	19,88	22,43	23,45	64%
Ap29	GAp1	Suspension	15,30	16,32	17,85	18,35	22,43	22,43	26,51	27,53	80%
Ap30	GAp3	Suspension	8,16	9,18	10,20						
Ap31	GAp3	Suspension	18,35	18,35	19,88	22,43	26,51	27,53	32,63	32,63	78%
Ap32	GAp2	Suspension	18,35	19,37	20,90	22,43	26,51	26,51	31,61	32,63	78%
Ap33	GAp5	Suspension	15,30	16,32	16,83	18,35	20,39	25,49	28,55	28,55	87%
Ap34	GAp1	Suspension	17,34	18,86	19,37	22,43	25,49	26,00	29,57	30,59	76%
Ap35	GAp1	Suspension	19,37	21,41	21,92	23,45	25,49	27,02	30,59	31,61	63%
Ap36	GAp1	Suspension	12,24	14,28	14,28	16,32	19,37	19,37	22,43	23,45	92%
Ap37	GAp1	Suspension	12,24	13,26	14,28	16,32	18,35	18,35	21,41	22,43	83%
Ap38	GAp1	Suspension	8,16	9,69	10,20	12,24	12,95	13,26	15,30	16,32	100%
Ap39	GAp2	Suspension	9,18	10,71	11,22	13,26	15,30	15,81	18,35	19,37	111%
Ap40	GAp1	Suspension	20,39	20,39	21,41	25,49	27,53	28,55	32,63	33,65	65%
Ah01	GAh1	Fixation	11,22	11,22	12,24	14,28	15,30	15,30	17,34	18,35	64%
Ah02	GAh1	Fixation	10,20	10,20	12,24	13,26	15,30	15,81	17,34	18,35	80%
Ah03	GAh1	Fixation	8,67	9,18	10,20	12,24	13,26	13,26	15,30	16,32	88%
Ah04	GAh1	Fixation	6,63	6,63	7,14	8,16	8,16	8,16	10,20	11,22	69%

Ah05	GAh1	Fixation	9,18	9,18	10,20	12,24	12,24	12,24	13,26	14,28	56%
Ah06	GAh1	Fixation	8,16	8,16	11,22	11,22	12,24	12,24	13,26	14,28	75%
Ah07	GAh1	Fixation	7,14	7,14	9,18	9,18	9,89	11,22	13,26	13,26	86%
Ah08	GAh1	Fixation	8,16	8,16	9,69	10,20	11,22	11,22	13,26	13,26	63%
Ah09	GAh1	Fixation	6,12	6,53	7,14	9,18	9,18	9,18	10,20	12,24	100%
Ah10	GAh1	Fixation	9,18	9,18	10,20	11,22	12,24	13,26	14,28	14,28	56%
Ah11	GAh1	Fixation	9,18	9,18	10,20	11,22	11,93	12,24	14,28	14,28	56%
Ah12	GAh2	Fixation	8,16	10,71	12,24	14,28	16,32	16,32	17,34	18,35	125%
Ah13	GAh1	Fixation	5,10	5,10	6,12	7,14	7,14	7,14	7,14	8,16	60%
Ah14	GAh2	Fixation	8,67	8,97	11,22	12,24	12,24	12,24	14,28	14,28	65%
Ah15	GAh2	Fixation	9,18	10,20	11,22	12,24	13,26	13,26	14,28	15,30	67%
Ah16	GAh1	Fixation	6,12	6,63	8,16	9,18	10,20	10,20	12,24	12,24	100%
Ah17	GAh1	Fixation	11,22	11,22	13,26	15,30	16,01	16,32	17,34	18,35	64%
Ah18	GAh1	Fixation	11,73	12,24	14,79	16,32	17,34	18,35	19,37	20,39	74%
Ah19	GAh1	Fixation	8,16	8,16	10,20	10,20	12,24	12,24	13,26	13,26	63%
Ah20	GAh1	Fixation	7,14	7,14	9,18	8,16	10,20	10,20	12,24	13,26	86%
Ah21	GAh1	Suspension	10,20	10,71	11,22	14,28	17,34	17,34	21,41	23,45	130%
Ah22	GAh1	Suspension	9,18	10,71	12,24	15,60	19,37	20,90	28,55	32,63	256%
Ah23	GAh1	Suspension	8,16	8,67	9,18	11,22	15,30	16,32	22,43	24,47	200%
Ah24	GAh1	Suspension	6,12	6,63	8,67	11,22	15,30	17,34	22,43	26,51	333%
Ah25	GAh1	Suspension	7,14	8,16	10,20	13,26	18,35	19,37	25,49	31,61	343%
Ah26	GAh1	Suspension	9,18	9,18	10,20	13,26	18,35	19,37	25,49	30,59	233%
Ah27	GAh1	Suspension	7,14	6,63	7,14	10,20	13,26	14,28	18,35	22,43	214%
Ah28	GAh1	Suspension	8,16	8,16	9,18	12,24	15,09	16,83	23,45	27,53	238%
Ah29	GAh1	Suspension	14,28	14,28	17,34	21,41	27,53	29,57	38,75	44,87	214%
Ah30	GAh1	Suspension	10,20	10,20	11,22	14,28	14,99	15,30	21,41	23,45	130%
Ah31	GAh1	Suspension	5,10	5,10	6,63	8,16	11,22	11,22	16,32	18,35	260%
Ah32	GAh2	Suspension	8,67	8,67	11,22	13,26	16,32	16,32	22,43	24,47	182%
Ah33	GAh1	Suspension	9,18	9,18	11,22	13,26	15,30	17,34	22,43	24,47	167%
Ah34	GAh2	Suspension	7,14	8,67	9,18	10,20	13,26	14,28	18,35	21,41	200%

Ah35	GAh2	Suspension	6,12	6,12	6,12	8,16	8,16	8,16	11,22	12,24	100%
Ah36	GAh1	Suspension	7,14	7,14	9,18	11,22	13,26	14,28	20,39	23,45	229%
Ah37	GAh1	Suspension	12,24	12,24	15,30	18,35	21,41	23,96	32,63	36,71	200%
Ah38	GAh1	Suspension	11,22	11,73	15,30	18,35	22,43	23,45	31,61	36,71	227%
Ah39	GAh1	Suspension	8,16	8,16	9,69	12,24	15,30	17,34	22,43	26,51	225%
Ah40	GAh1	Suspension	8,16	8,16	10,20	12,24	14,28	14,28	19,37	21,41	163%

Annexe IV.2. Valeurs des données environnementales mesurées quotidiennement pour le site de transplantation des îlets de Pigeon du 19 février au 6 juin 2016.

Date	Température de l'eau (en °C)	Irradiance (en kWh)	Couverture nuageuse (en %)	Houle	
				Hauteur (en m)	Direction
19.02.16	26,9	6,45	24	1,6	ENE
20.02.16	26,9	6,48	9	1,6	ENE
21.02.16	26,8	6,51	36	1,8	ENE
22.02.16	26,8	6,54	0	1,9	ENE
23.02.16	26,9	6,57	0	1,7	ENE
24.02.16	26,8	6,59	21	1,7	ENE
25.02.16	26,8	6,62	23	1,6	ENE
26.02.16	26,8	6,65	32	1,5	ENE
27.02.16	26,8	6,68	17	1,3	ENE
28.02.16	26,9	6,7	22	1,3	ENE
29.02.16	27	6,73	50	1,3	ENE
01.03.16	27	6,76	40	1,3	ENE
02.03.16	27,1	6,78	18	1,2	ENE
03.03.16	27,1	6,81	22	1,3	ENE
04.03.16	27	6,84	27	1,5	NE
05.03.16	27	6,86	0	1,2	NE
06.03.16	27,1	6,89	11	0,9	NE
07.03.16	27,3	6,91	66	0,8	NE
08.03.16	27,2	6,94	5	1,1	NE
09.03.16	27	6,96	51	1,9	NE
10.03.16	26,5	6,99	9	2	NE
11.03.16	26,5	7,01	0	1,8	NE
12.03.16	26,5	7,03	13	1,8	NE
13.03.16	26,6	7,06	13	1,5	NE
14.03.16	26,8	7,08	34	1,3	NE
15.03.16	26,9	7,1	14	1,3	NE
16.03.16	26,8	7,12	22	1,2	NE
17.03.16	26,8	7,14	15	1,4	NE
18.03.16	27,1	7,17	36	1,6	NE
19.03.16	27	7,19	21	1,4	NE
20.03.16	27,1	7,21	34	1,5	NE
21.03.16	27,1	7,23	30	1,5	NE
22.03.16	27,1	7,25	36	1,4	NE
23.03.16	27,1	7,26	11	1,6	E
24.03.16	27	7,28	36	1,7	E
25.03.16	27,1	7,3	0	2	E
26.03.16	27,1	7,32	21	2,2	E
27.03.16	27,1	7,34	34	2,4	E
28.03.16	27	7,35	0	2	E
29.03.16	27	7,37	0	1,8	E
30.03.16	27	7,39	6	1,7	E
31.03.16	27	7,4	23	1,8	E

01.04.16	27	7,42	11	1,6	E
02.04.16	27	7,43	14	1,7	E
03.04.16	27,1	7,44	0	1,6	E
04.04.16	27,2	7,46	17	1,5	E
05.04.16	27,2	7,47	16	1,3	E
06.04.16	27,2	7,48	6	1,3	E
07.04.16	27,3	7,5	11	1,2	E
08.04.16	27,4	7,51	36	1,2	NE
09.04.16	27,5	7,52	80	1,4	NE
10.04.16	27,7	7,53	5	1,4	NE
11.04.16	27,7	7,54	6	1,5	NE
12.04.16	27,6	7,55	36	1,4	NE
13.04.16	27,7	7,56	50	1,2	NE
14.04.16	28,1	7,57	49	0,9	NE
15.04.16	28,2	7,58	62	0,9	NE
16.04.16	28	7,59	54	1	NE
17.04.16	28,3	7,6	99	1	NE
18.04.16	28,2	7,6	99	1,1	NE
19.04.16	28,2	7,61	91	1,2	NE
20.04.16	27,8	7,62	95	1	NE
21.04.16	27,9	7,62	93	1,1	NE
22.04.16	28,1	7,63	94	1,1	NE
23.04.16	28,1	7,64	97	1,5	NE
24.04.16	28,2	7,64	78	1,4	NE
25.04.16	28,4	7,65	59	1,2	NE
26.04.16	28,3	7,65	24	1	NE
27.04.16	28,3	7,66	25	1,2	NE
28.04.16	28,2	7,66	40	1,4	NE
29.04.16	28,3	7,66	93	1,3	ENE
30.04.16	28,4	7,67	97	1,3	ENE
01.05.16	28,3	7,67	100	1,2	ENE
02.05.16	28,1	7,67	100	1,1	ENE
03.05.16	28	7,68	100	1	ENE
04.05.16	27,9	7,68	20	1	ENE
05.05.16	28	7,68	11	1	ENE
06.05.16	28,2	7,68	25	1,2	ENE
07.05.16	28,2	7,68	69	1,5	E
08.05.16	28,3	7,69	85	1,5	E
09.05.16	28,2	7,69	15	1,6	E
10.05.16	28,2	7,69	95	1,7	E
11.05.16	28,1	7,69	62	1,7	E
12.05.16	28	7,69	90	1,5	E
13.05.16	28,2	7,69	100	1,6	E
14.05.16	28,2	7,69	89	1,2	E
15.05.16	28,2	7,69	56	1,4	E
16.05.16	28,1	7,69	48	1,2	E

17.05.16	28,1	7,69	83	1,2	E
18.05.16	28,1	7,69	49	1,4	E
19.05.16	28,2	7,69	21	1,7	E
20.05.16	28,3	7,69	8	1,7	E
21.05.16	28,3	7,69	12	1,6	E
22.05.16	28,1	7,69	23	1,5	E
23.05.16	28,1	7,68	33	1,5	E
24.05.16	28,1	7,68	93	1,4	E
25.05.16	28,2	7,68	98	1,4	E
26.05.16	28,2	7,68	100	1,2	E
27.05.16	28,2	7,68	100	1,3	E
28.05.16	28,2	7,68	100	1,3	E
29.05.16	28,4	7,68	100	1,1	E
30.05.16	28,3	7,68	100	1,3	E
31.05.16	28,3	7,67	96	1,4	E
01.06.16	28,3	7,67	81	1,6	E
02.06.16	28,5	7,67	60	1,7	E
03.06.16	28,6	7,67	75	1,7	E
04.06.16	28,6	7,67	23	1,5	E
05.06.16	28,5	7,67	43	1,3	E
06.06.16	28,5	7,66	32	1,2	E

Reef sites

Unexpected high densities of the hybrid coral *Acropora prolifera* (Lamarck 1816) in Guadeloupe Island, Lesser Antilles



Fig. 1 *Acropora prolifera* field in the Bay of Grand Cul-de-Sac Marin (a) and single *A. prolifera* colony (b)

Since the 1980s, coral populations of *Acropora palmata* (Lamarck 1816) and *A. cervicornis* (Lamarck 1816) have dramatically declined in the Caribbean and have been consequently classified as critically endangered since 2008 (IUCN).

Acropora palmata and *A. cervicornis* can form a viable F1 offspring previously described as *A. prolifera* by Lamarck (Vollmer and Palumbi 2002). Few isolated colonies of that morphotype have punctually been reported on Lesser Antilles reefs in the previous decades. In January 2013, high densities of morphologically identified *A. prolifera* colonies were observed in the Bay of Grand Cul-de-Sac Marin (16°21'24.19"N; 61°35'35.12"W, Guadeloupe Island, Lesser Antilles), whereas no colonies were found at this exact same site prospected in May 2011 (Fig. 1). Genetic microsatellite analyses (unpublished data) verified the hybrid nature of the colonies and suggest that they may constitute a single clone. However, in other Caribbean sites, Fogarty (2010) found high genotypic diversity for that hybrid.

As a consequence of decreased parental species' density, eggs likely float unfertilized, increasing the probability of heterospecific sperm encounters and thus hybrid embryo formation (Fogarty et al. 2012).

References

- Fogarty ND (2010) Reproductive isolation and hybridization dynamics in threatened Caribbean acroporid corals. Ph.D. thesis, Florida State University, Tallahassee, Florida
- Fogarty ND, Vollmer SV, Levitan DR (2012) Weak prezygotic isolating mechanisms in threatened Caribbean *Acropora* corals. PLoS ONE 7:e30486
- Vollmer SV, Palumbi SR (2002) Hybridization and the evolution of reef coral diversity. Science 296:2023–2025

A. Japaud · C. Bouchon (✉)

UMR BOREA, CNRS 7208 – MNHN – UPMC – UCBN – IRD 207, Laboratoire d'Excellence « CORAIL », Université des Antilles et de la Guyane, BP 592, Pointe-à-Pitre, Guadeloupe, France
e-mail: claude.bouchon@univ-ag.fr

C. Fauvelot

UR 227 CoReUs 2, Laboratoire d'Excellence « CORAIL », Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Noumea, New Caledonia

Received: 26 March 2014 / Accepted: 14 May 2014
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2014

Coral Reefs (2014)
DOI 10.1007/s00338-014-1169-7

Published online: 03 June 2014

Springer

High clonality in *Acropora palmata* and *Acropora cervicornis* populations of Guadeloupe, French Lesser Antilles

A. Japaud^A, C. Bouchon^A, J.-L. Manceau^A and C. Fauvelot^{B,C}

^AUMR 7208 BOREA, LabEx CORAIL, Université des Antilles et de la Guyane, BP 592, 97159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

^BUMR 9220 ENTROPIE, LabEx CORAIL, Centre IRD de Nouméa, 101 Promenade Roger Laroque, BP5, 98848 Nouméa, New Caledonia.

^CCorresponding author. Email: cecile.fauvelot@ird.fr

Abstract. Since the 1980s, population densities of Acroporidae have dramatically declined in the Caribbean Sea. Quantitative censuses of Acroporidae provide information on the number of colonies (i.e. ramets), but not on the number of genetically distinct individuals (i.e. genets). In this context, the aim of our study was to provide an overview of the genetic status of *Acropora* populations in Guadeloupe by examining the genotypic richness of *Acropora palmata* and *Acropora cervicornis*. Using 14 microsatellite loci, we found extremely low genotypic richness for both species from Caye-à-Dupont reef (i.e. 0.125 for *A. palmata* and nearly zero for *A. cervicornis*). Because genetic diversity contributes to the ability of organisms to evolve and adapt to new environmental conditions, our results are alarming in the context of ongoing global warming as long periods of clonal growth without sexual recruitment may lead to the extinction of these populations.

Additional keywords: genotypic richness, Acroporidae, microsatellites, Caribbean Sea.

Received 27 June 2014, accepted 5 November 2014, published online 19 March 2015

Introduction

Stony corals of the Acroporidae (Class Anthozoa, Order Scleractinia) belong to the most important reef-builders, providing complex shelter for fish and numerous other species (Gladfelter 1982; Bruckner 2002). In the Caribbean Sea, the Acroporidae is represented by two species, *Acropora palmata* (Lamarck, 1816) (elkhorn coral) and *Acropora cervicornis* (Lamarck, 1816) (staghorn coral). *Acropora prolifera* (Lamarck, 1816) is a first-generation hybrid of the two species (Van Oppen *et al.* 2000; Vollmer and Palumbi 2002). Since the 1980s, populations of *A. palmata* and *A. cervicornis* have declined dramatically in Guadeloupe and more generally in the Caribbean Sea (over 80% of population reduction during the past 30 years), likely due to the combined effects of hurricanes, diseases, climate change and human-related factors (Precht *et al.* 2002; Williams and Miller 2005; Miller *et al.* 2009). Caribbean acroporid species have been classified as 'critically endangered' since 2008 by the International Union for Conservation of Nature, regulated by the US *Endangered Species Act* and listed on the Washington Convention (CITES, Appendix II).

Acroporid species have two reproductive modes: a sexual one with gamete production, which increases the genetic variability of the populations, and an asexual mode, called fragmentation or clonal reproduction, which produces genetically identical colonies or clones. Therefore, whereas quantitative

censuses of acroporid densities report on the number of ramets (i.e. coral colonies), the number of genets (i.e. genetically distinct individuals) usually remains unknown despite its importance. Indeed, clonal reproduction reduces genotypic diversity which may, as a result, lead to increased susceptibility to environmental instability (Booth and Grime 2003; Reusch *et al.* 2005). Furthermore, remnant populations may become sexually extinct after prolonged clonal growth and the absence of immigration from other populations (ecologically driven sexual extinction) (Honnay and Bossuyt 2005). Therefore, knowledge of genetic and genotypic diversity patterns is thus critical in declining populations in which recruitment by sexual reproduction is thought to be limited (Baums *et al.* 2006). In this context, the aim of our study was to provide an overview of the genetic status of *A. palmata* and *A. cervicornis* populations in Guadeloupe by examining the proportion of genets versus the proportion of ramets in these two species.

Materials and methods

Location

In order to avoid confounding environmental factors that may hamper direct comparison of genetic diversity among species, surveys were conducted in early 2011 on various promising and easily accessible reefs of Guadeloupe, French Antilles, to

select possible study sites that offered dense populations of both species. Although sparse *Acropora palmata* colonies were found on almost all coral reefs surveyed around the island, dense populations were rarely observed. Moreover, very few colonies of *A. cervicornis* were encountered on Guadeloupean reefs. We found a unique reef with dense populations of both *A. palmata* and *A. cervicornis*, Caye-à-Dupont (Fig. 1), which was then selected for our study. This site is located on an isolated reef of the 'Petit Cul-de-Sac Marin' lagoon in front of the city of Goyave, Guadeloupe. The colonies of *A. cervicornis* ($16^{\circ}09'27.07''\text{N}$, $61^{\circ}32'42.36''\text{W}$) are located on the reef flat, between 2 and 3 m deep, whereas the colonies of *A. palmata* ($16^{\circ}09'25.60''\text{N}$, $61^{\circ}32'33.18''\text{W}$) are located on the fore reef zone at ~ 2 m deep.

Sampling

For each species, a central colony of the respective population was designated as the landmark and georeferenced. Each other colony was thereafter geographically located from this first one, by measuring the distance separating each colony from its neighbour and recording the bearing with a compass. All colonies within a circle of 30 m radius from the central colony were then identified, labelled and geolocated. A coral fragment was cut from each colony and placed into a Falcon tube containing 70%

ethanol. In total, 80 *A. palmata* colonies and 80 of *A. cervicornis* were sampled in December 2011.

Molecular analysis

Genomic DNA was isolated from 5–10 polyps per individual colony using a DNA Purification Kit (formerly Gentra Puregene, Qiagen, Germantown, MD, USA) following the manufacturer's protocol. Forward primers of *A. palmata* specific microsatellite loci (Baums et al. 2005, 2009) were labelled with ABI fluorescent dyes and 14 loci were successfully amplified into two multiplex PCRs as follows: Multiplex1: 0007/NED, 0166/PET, 0192/6-FAM, 0207/VIC, 1195/PET, 2637/VIC, and 5047/NED; Multiplex2: 0181/NED, 0182/PET, 0513/6-FAM, 0585/VIC, 1490/PET, 6212/NED and 9253/VIC. Multiplex PCR reactions were conducted in a thermocycler (GeneAmp PCR System 2700, Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) in a final volume of 10 μL using the Type-it Microsatellite PCR Kit (Qiagen) according to the manufacturer's protocol, and using an annealing temperature of 57 and 55°C for Multiplex 1 and 2 respectively. Amplified fragments were sent to Genoscreen (Lille, France), where they were resolved on an ABI 3730XL sequencer along with a GeneScan LIZ-500 internal size standard (Applied Biosystems). GENEMAPPER 5.0 software (Applied Biosystems) was used to genotype all screened individuals.

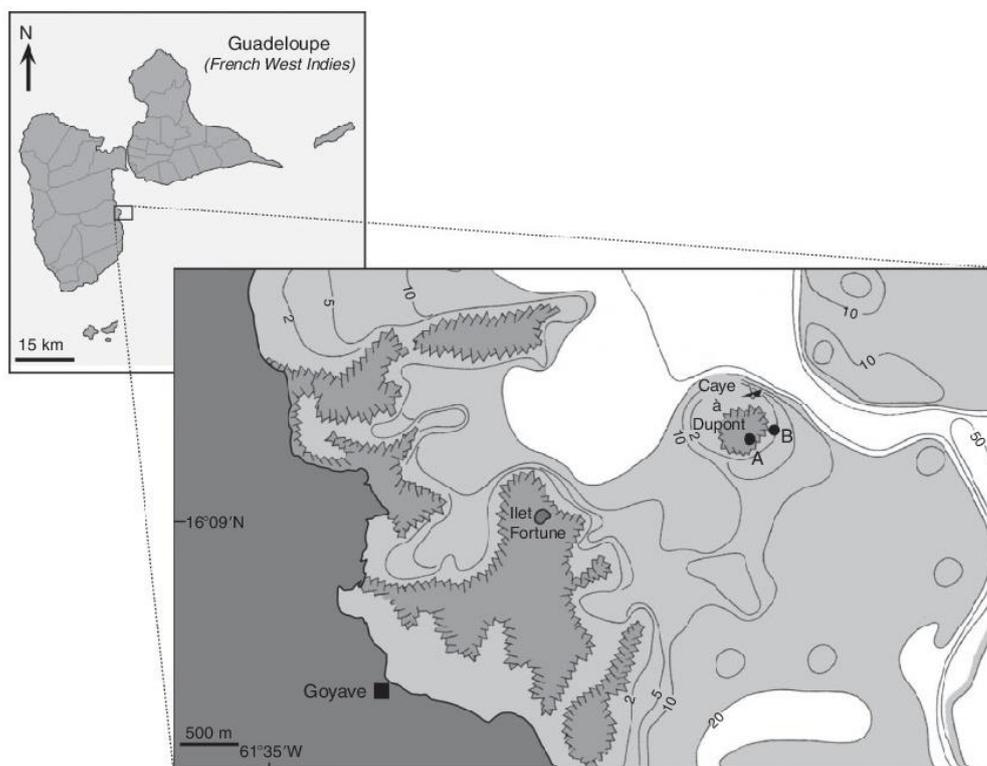


Fig. 1. Location of the Caye-à-Dupont study site and sampled *Acropora* populations in Guadeloupe. (a) *A. cervicornis*; (b) *A. palmata*.

Data analysis

In order to identify the number of distinct multilocus genotypes (referred to hereafter as ‘MLG’) among each colony (referred hereafter as ‘ramets’), for each species dataset, we used GENOTYPE (Meirmans and van Tienderen 2004), which allows the inclusion of three-allele genotypes. Indeed, in both species, several samples showed three fluorescent peaks of comparable intensity and shape at some loci. These third allele peaks were clearly distinguishable from potential stutter peaks because (1) the three peaks were comparable, so that we could not choose two alleles among the three peaks, and (2) stutter peaks were not present in comparable two-allele chromatograms, likely because of the use of loci with trinucleotide-repeat motifs (Baums *et al.* 2005, 2009). Additionally, we found a gap in the distribution of pairwise allele differences among MLGs (2–13 alleles difference). Therefore, MLGs appearing 1 or 2 alleles different from each other, as well as MLGs presenting a third additional allele peak at one or two loci, were interpreted as somatic mutants of the same MLG (Van Oppen *et al.* 2011) and were therefore coded as belonging to the same multilocus lineage (referred to hereafter as ‘MLL’). GMCONVERT (Faircloth 2006) was used to convert an exported GENEMAPPER table of genotypes into a GENEPOP (Raymond and Rousset 1995) input file. Genotypic linkage disequilibrium, number of alleles per locus, number of genotypes per locus, expected and observed heterozygosity, null allele frequencies and fixation index estimate (F_{IS}) (Weir and Cockerham 1984) were estimated using the online GENEPOP 4.2 (<http://genepop.curtin.edu.au/>, accessed 14 January 2015). Significant departures from Hardy–Weinberg equilibrium were tested using the exact test implemented in GENEPOP with specified Markov Chain parameters as several 1000 for the dememorisation, followed by 1000 batches of 1000 iterations per batch.

Results and discussion

Somatic mutations were observed in both species, at equivalent rates (14% of sampled ramets presented somatic mutations for *A. palmata* and 15% for *A. cervicornis*) (Table 1).

Among the 80 *A. palmata* colonies sampled and analysed, 10 MLLs were found (Table 1; Fig. 2a). Each MLL was represented by several ramets (ranging from 2 to 34).

For *A. cervicornis*, a single MLL was encountered among the 80 sampled and analysed colonies (Table 1; Fig. 2b) so that all sampled colonies were interpreted to be clones. This MLL was then composed of 80 individual ramets over an area of 2826 m².

Between these two Caye-à-Dupont populations of identical sample size ($n = 80$ per species), the number of identified MLLs was then different by a factor of ten. Estimates of genotypic richness ranged from 0.0125 for *A. cervicornis* population to 0.125 for nearby *A. palmata* population (Table 1).

For *A. palmata*, only one representative of each MLL was kept for the following analyses. The 14 analysed microsatellite

Table 1. Clonal diversity for each *Acropora* population

N, number of ramets; N_{MLG} , number of multilocus genotypes; N_{MLL} , number of multilocus lineages; N_{MLL}/N , genotypic richness; Somatic mutants: percentage of sampled ramets that present somatic mutations; Maximum distance: maximum distance (m) between clones

	<i>Acropora palmata</i>	<i>Acropora cervicornis</i>
N	80	80
N_{MLG}	20	5
N_{MLL}	10	1
N_{MLL}/N	0.125	0.0125
Somatic mutants (%)	13.75	15
Maximum distance (m)	≥25	≥60

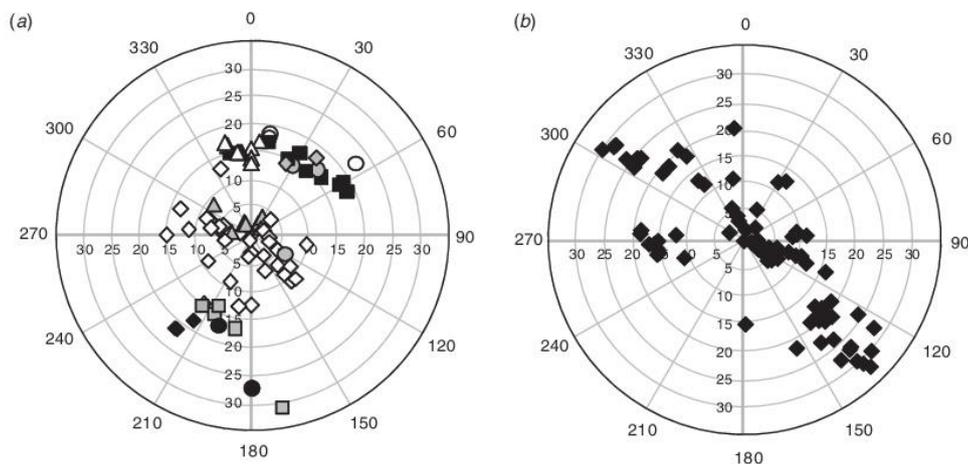


Fig. 2. Representative polar plot maps of genotypic lineage diversity within (a) *Acropora palmata* and (b) *Acropora cervicornis* populations. Each symbol represents a sampled ramet, with common symbol and colour for genetically identical multilocus lineages (MLL).

Table 2. Genetic diversity at 14 microsatellite loci for *Acropora palmata*

N_{MLL} , number of multilocus lineages; N_g , number of single-locus genotypes; N_a , number of alleles; H_E , expected heterozygosity; H_O , observed heterozygosity; P , probability of deviation from Hardy–Weinberg expectations by exact tests (n.s., non-significant); F_{IS} , Weir and Cockerham's (1984) estimate fixation index; r , null allele frequency. Without clones and somatic mutations, $N_{MLL} = 10$

Locus	N_g	N_a	H_E	H_O	P	F_{IS}	r
0007	9	7	0.88	0.80	n.s.	0.10	0.12
1195	5	5	0.62	0.50	n.s.	0.20	0.08
0166	9	11	0.91	0.90	n.s.	0.01	0.04
0192	8	8	0.79	0.70	n.s.	0.12	0.13
0207	9	9	0.87	0.80	n.s.	0.08	0.07
2637	9	7	0.82	0.80	n.s.	0.02	0.01
5047	5	5	0.56	0.60	n.s.	-0.08	0.00
1490	5	3	0.64	0.50	n.s.	0.22	0.24
0181	4	4	0.49	0.40	n.s.	0.19	0.29
0182	8	9	0.83	0.70	n.s.	0.16	0.09
0513	5	5	0.51	0.50	n.s.	0.01	0.00
0585	7	5	0.67	0.70	n.s.	-0.04	0.07
6212	5	4	0.64	0.60	n.s.	0.07	0.20
9253	6	5	0.72	0.80	n.s.	-0.13	0.00
Mean	–	6.2	0.71	0.66	–	0.07	–

loci were polymorphic and the number of alleles per locus ranged from 3 (in Apal1490) to 11 (in Apal166) (Table 2). Tests of genotypic linkage disequilibrium between loci within samples indicated no significant association of alleles (all $P > 0.05$), confirming that all loci can be treated as independent markers. Estimated null allele frequencies (r) per sample ranged from <0.0001 (Apal5047 and Apal513) to 0.29 (Apal181) (Table 2). Observed heterozygosities ranged between 0.40 (Apal181) and 0.90 (Apal166) and expected heterozygosities ranged between 0.49 (Apal181) and 0.91 (Apal166) (Table 2). The estimate of multilocus observed heterozygosity was 0.66 and the estimate of multilocus expected heterozygosity was 0.71 (Table 2). Loci did not show significant deviations from Hardy–Weinberg expected genotype frequencies in all samples (Table 2). All estimates of F_{IS} ranged from -0.08 (Apal5047) to 0.2241 (Apal1490) and the multilocus estimate of F_{IS} was 0.07 (Table 2).

Acropora populations of Caye-à-Dupont reef present an analogy in terms of low observed genotypic richness (i.e. 0.125 for *A. palmata* and nearly 0 for *A. cervicornis*). These findings reveal that the maintenance of *Acropora* populations at this site is mostly asexual, and that sexual recruitment on this reef is limited for both species. Such estimates are weaker than genotypic richness estimates of *A. palmata* populations reported in the Caribbean by Baums et al. (2006) and Mège et al. (2014) (mean per reef = 0.5 and 0.75 respectively). In particular, Guadeloupean *A. palmata* populations studied by Mège et al. (2014) show a much higher genotypic richness (0.96) than that for Caye-à-Dupont reported here (0.125). However, Mège et al. (2014) favoured a non-random, opportunistic sampling strategy to avoid over-representation of clones for the benefit of genetic structure analyses (Mège et al. 2014) whereas we sampled all colonies in a circle of 30-m radius to better assess the contribution of clonal reproduction in the studied population. Therefore,

this large difference between estimates may be explained by the different sampling strategies, although Baums et al. (2006) did not observe such discrepancies while using randomised circle plots against opportunistic sampling.

Variations of asexual reproduction among sites at the province, the region or the reef scales are influenced by fragmentation efficiency and relative geoclimatic conditions (wave intensity, hurricane frequency and intensity, topography) (Coffroth and Lasker 1998; Baums et al. 2006). For example, swell is known to significantly affect the spatial distribution of coral populations, in particular clonal colonies derived from fragmentation. On the Caye-à-Dupont reef, the high capacity of the *Acropora* populations to reproduce asexually is induced by an active hydrodynamic mode (prevailing swell induced by trade winds from the east) and an efficient capacity for fragmentation. During high swells, waves break on the reef flat zone and the flat bottom prevents the dispersal of coral fragments and advantages their fixation nearby. In contrast, the Anse-Bertrand reef is positioned against a small cliff, and the *A. palmata* colonies studied were sampled at depths where they were growing in an encrusting fashion, likely limiting their ability to produce asexual recruits via fragmentation (Mège et al. 2014). Therefore, the choice of the sampling sites may further explain some of the discrepancy observed between our genotypic richness estimate for *A. palmata* from Caye-à-Dupont and those found in the other Guadeloupean localities studied by Mège et al. (2014).

The maximum distance between two identified clones of *A. cervicornis* was at least 60 m (i.e. the maximum distance between two sampled ramets), whereas it was 25 m for *A. palmata* (Table 1). These two estimated distances are minimum estimates, as they were calculated on the basis of sampled ramets within a circle of 30-m radius from a central colony, and not by considering all potential clones located outside this circle. The skeletal structure of *A. cervicornis*, more fragile than that of *A. palmata*, likely explains the better capacity for fragmentation of *A. cervicornis* (Bottjer 1980; Tunnicliffe 1981; Garcia Reyes and Schizas 2010). Thus, the clonal propagation of genets by fragmentation is higher for *A. cervicornis* than for *A. palmata*, as confirmed by the maximum distance among clones.

For *A. palmata*, the 10 MLLs found among the 80 ramets analysed suggest that, in spite of this population being mostly asexual, recruitment of coral larvae issued from sexual reproduction has occurred. On the contrary, the fact that the *A. cervicornis* population was monoclonal (i.e. a single MLL found) reveals a poor recruitment of new individuals from sexual reproduction. Because genetic diversity contributes to the ability of the organisms to evolve and adapt to new conditions, this result has profound implications. Indeed, it is known that some genets can be more resistant to environmental perturbations and therefore coral bleaching (Edmunds and Gates 2003). Moreover, the association of an absence of sexual recruitment and a strong clonal growth in a population over a long period may lead to an extinction of the population (Honnay and Bossuyt 2005). The results from this genetic characterisation of *Acropora* populations in Guadeloupe are therefore alarming in the context of ongoing global warming, especially for *A. cervicornis*. Even though Mège et al. (2014) found high genetic diversities in *A. palmata* populations and no genetic

differentiation among *A. palmata* populations of the eastern Caribbean region (including Guadeloupe), genetic characterisation of additional Guadeloupean *Acropora* populations is now needed to estimate the general status of these species on the island and hopefully reveal the unique status of Caye-à-Dupont populations.

Conclusion

These Guadeloupean populations of *Acropora palmata* and *Acropora cervicornis* on Caye-à-Dupont reef both present extremely low genotypic richness levels, particularly the *A. cervicornis* population, which was found to be monoclonal (i.e. a single MLL was encountered among the 80 analysed colonies). These results suggest that the maintenance of these *Acropora* populations mostly relies on an asexual reproduction and that sexual recruitment on this reef is likely limited for both species. Because long periods of clonal growth without sexual recruitment may lead to the extinction of these populations, these preliminary results are alarming in the context of ongoing global warming for Guadeloupean *Acropora* populations, especially for *A. cervicornis*.

Acknowledgements

We gratefully thank Sébastien Cordonnier for his help in the field and the two anonymous referees for their valuable comments.

References

- Baums, I. B., Hughes, C. R., and Hellberg, M. E. (2005). Mendelian microsatellite loci for the Caribbean coral *Acropora palmata*. *Marine Ecology Progress Series* **288**, 115–127. doi:10.3354/MEPS288115
- Baums, I. B., Miller, M. W., and Hellberg, M. E. (2006). Geographic variation in clonal structure in a reef-building Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Ecological Monographs* **76**, 503–519. doi:10.1890/0012-9615(2006)076[0503:GVCSIJ]2.0.CO;2
- Baums, I. B., Devlin-Durante, M. K., Brown, L., and Pinzón, J. H. (2009). Nine novel, polymorphic microsatellite markers for the study of threatened Caribbean acroporid corals. *Molecular Ecology Resources* **9**, 1155–1158. doi:10.1111/J.1755-0998.2009.02581.X
- Booth, R. E., and Grime, J. P. (2003). Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *Journal of Ecology* **91**, 721–730. doi:10.1046/J.1365-2745.2003.00804.X
- Bottjer, D. J. (1980). Branching morphology of the reef coral *Acropora cervicornis* in different hydraulic regimes. *Journal of Paleontology* **54**, 1102–1107.
- Bruckner, A. W. (2002). Proceedings of the Caribbean *Acropora* Workshop: Potential Application of the US Endangered Species Act as a Conservation Strategy. NOAA Technical Memorandum NMFS-OPR-24, Silver Spring, MD, USA.
- Coffroth, M. A., and Lasker, H. R. (1998). Population structure of a clonal gorgonian coral: the interplay between clonal reproduction and disturbance. *Evolution* **52**, 379–393. doi:10.2307/2411075
- Edmunds, P. J., and Gates, R. D. (2003). Has coral bleaching delayed our understanding of fundamental aspects of coral–dinoflagellate symbiosis? *Bioscience* **53**, 976–980. doi:10.1641/0006-3568(2003)053[0976:HCBD0U]2.0.CO;2
- Faircloth, B. C. (2006). GMCONVERT: file conversion for GENEMAPPER output files. *Molecular Ecology Notes* **6**, 968–970. doi:10.1111/J.1471-8286.2006.01419.X
- García Reyes, J., and Schizas, N. V. (2010). No two reefs are created equal: fine-scale population structure in the threatened coral species *Acropora palmata* and *A. cervicornis*. *Aquatic Biology* **10**, 69–83. doi:10.3354/AB00254
- Gladfelter, E. H. (1982). Skeletal development in *Acropora cervicornis*: I. Patterns of calcium carbonate accretion in the axial corallite. *Coral Reefs* **1**, 45–51. doi:10.1007/BF00286539
- Honnay, O., and Bossuyt, B. (2005). Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? *Oikos* **108**, 427–432. doi:10.1111/J.0030-1299.2005.13569.X
- Mège, P., Schizas, N. V., García Reyes, J., and Hrbek, T. (2014). Genetic seascape of the threatened Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*, on the Puerto Rico Shelf. *Marine Ecology*. [Published online early 11 February 2014]. doi:10.1111/MAEC.12135
- Meirmans, P. G., and van Tienderen, P. H. (2004). GENOTYPE and GENODIVE: two programs for the analysis of genetic diversity of asexual organisms. *Molecular Ecology Notes* **4**, 792–794. doi:10.1111/J.1471-8286.2004.00770.X
- Miller, W. J., Muller, E. M., Rogers, C. S., Waara, R., Atkinson, A., Whelan, K. R. T., Patterson, M., and Witcher, B. (2009). Coral disease following massive bleaching in 2005 causes 60% decline in coral cover on reefs in the US Virgin Islands. *Coral Reefs* **28**, 925–937. doi:10.1007/S00338-009-0531-7
- Precht, W. F., Bruckner, A. W., Aronson, R. B., and Bruckner, R. J. (2002). Endangered acroporid corals of the Caribbean. *Coral Reefs* **21**, 41–42. doi:10.1007/S00338-001-0209-2
- Raymond, M., and Rousset, F. (1995). GENEPOP (Version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *The Journal of Heredity* **86**, 248–249.
- Reusch, T. B. H., Ehlers, A., Hämmerli, A., and Worm, B. (2005). Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 2826–2831. doi:10.1073/PNAS.0500008102
- Tunnichliffe, V. (1981). Breakage and propagation of the stony coral *Acropora cervicornis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **78**, 2427–2431. doi:10.1073/PNAS.78.4.2427
- Van Oppen, M. J. H., Willis, B. L., van Vugt, H. W. J. A., and Miller, D. J. (2000). Examination of species boundaries in the *Acropora cervicornis* group (Scleractinia, Cnidaria) using nuclear DNA sequence analyses. *Molecular Ecology* **9**, 1363–1373. doi:10.1046/J.1365-294X.2000.01010.X
- Van Oppen, M. J. H., Souter, P., Howells, E. J., Heyward, A. J., and Berkelmans, R. (2011). Novel genetic diversity through somatic mutations: fuel for adaptation of reef corals? *Diversity* **3**, 405–423. doi:10.3390/D3030405
- Vollmer, S. V., and Palumbi, S. R. (2002). Hybridization and the evolution of reef coral diversity. *Science* **296**, 2023–2025. doi:10.1126/SCIENCE.1069524
- Weir, B. S., and Cockerham, C. C. (1984). Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**, 1358–1370. doi:10.2307/2408641
- Williams, D. E., and Miller, M. W. (2005). Coral disease outbreak: pattern, prevalence and transmission in *Acropora cervicornis*. *Marine Ecology Progress Series* **301**, 119–128. doi:10.3354/MEPS301119

**Geographic distances and ocean currents influence Caribbean *Acropora palmata*
population connectivity in the Lesser Antilles**

Aurélien JAPAUD^{1,2}, Claude BOUCHON¹, Hélène MAGALON³, Cécile FAUVELOT^{*2,4}

¹ UMR 7208 BOREA, Laboratoire d'excellence-CORAIL, Université des Antilles, BP592, 97159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

² UMR ENTROPIE (IRD, Université de La Réunion, CNRS), Laboratoire d'excellence-CORAIL; centre IRD de Nouméa, 101 Promenade Roger Laroque, BP A5, 98848 Nouméa cedex, New Caledonia

³ UMR ENTROPIE (Université de La Réunion, IRD, CNRS), Laboratoire d'excellence-CORAIL; Faculté des Sciences et Technologies, 15 Bd René Cassin, CS 92003, 97744 St Denis Cedex 09, La Réunion, France

⁴ current address: Université Côte d'Azur, CNRS, FRE 3729 ECOMERS, Parc Valrose 28, Avenue Valrose, 06108 Nice, France

*Corresponding author: cecile.fauvelot@ird.fr; Tel : +33 4 92 07 68 45

ORCID: Cécile Fauvelot: 0000-0003-0806-1222

Hélène Magalon: 0000-0002-7061-955X

Claude Bouchon: 0000-0002-4481-4423

Abstract

The coral species *Acropora palmata* used to dominate shallow Caribbean reefs. However, since the 1980s, its populations have dramatically declined and *A. palmata* has been classified as 'critically endangered' by UICN. Previous genetic studies on *A. palmata* populations have mainly been conducted along the reefs of the Gulf of Mexico (Florida), the Bahamas and the Greater Antilles, the populations of the Lesser Antilles remaining less studied. Here, the genetic diversity, population structure and connectivity in *A. palmata* populations among 36 sampled sites from eleven islands of the Lesser Antilles were investigated using 14 hypervariable microsatellite loci.

Globally genetic diversity levels in *A. palmata* populations from the Lesser Antilles was lower compared to what was previously reported for populations within the Wider Caribbean. The analysis of the genetic structure of *A. palmata* populations, crossed with spatial autocorrelation analysis, revealed a genetic isolation-by-distance pattern at both the reef and the Lesser Antilles scales. A larval dispersal kernel of 250 km combined with a potential northward gene flow, in agreement with ocean surface currents in the region were found. Our results suggest that *A. palmata* populations from the southern islands of the Lesser Antilles likely have a key role in *A. palmata* conservation, being potential sources of larvae for the most northerly islands. These results imply that preserving the southernmost *A. palmata* populations should be a priority.

Keywords: *Acropora*; Lesser Antilles; larval dispersal, connectivity; genetic diversity; isolation-by-distance

Acknowledgements

We thank Sébastien Cordonnier, Jean-Loup Manceau, Julien Lequellec, Didier Laplace and Emmanuel Badias for assistance on the field. We further thank the staff of the “Parc National de la Guadeloupe”, the “Réserve Naturelle des îlots de Petite-Terre”, the “Réserve Naturelle Nationale de Saint-Martin”, the crew of the RV ANTEA during PACOTILLES campaign (<http://dx.doi.org/10.17600/15005200>), Christophe Menkès for providing the ocean current map and Simon Van Wynsberge for geographic distance estimations with barriers. This project was co-funded by the Laboratoire d'excellence CORAIL (Agence nationale de la recherche, France) and the Agence des Aires Marine Protégées (France).

Introduction

Branching corals of the Acroporidae family present an important and historical role, in building and structuring world's coral reef ecosystems (Bruckner 2002). More than one hundred *Acropora* species have been identified in the Indo-Pacific region (Wallace 1999; Veron and Smith 2000), but only two species are described in the Caribbean region, the elkhorn coral *Acropora palmata* (Lamarck, 1816) and the staghorn coral *A. cervicornis* (Lamarck, 1816), with *A. prolifera* (Lamarck, 1816), being a first-generation hybrid of the two former species (van Oppen et al. 2000; Vollmer and Palumbi 2002), and not a hybrid species (Willis et al. 2006). In the past, *A. palmata* and *A. cervicornis* formed dense, monospecific and high-structural thickets in the Caribbean coral reefs, from shallow to intermediate depth (Goreau 1959; Bak 1975). However, since the 1980s, their populations have dramatically declined mostly due to the likely combined effects of “white band” disease, hurricanes, and other human-related factors (Precht et al. 2002; Williams and Miller 2005; Miller et al. 2009), to the point that Caribbean endemic *Acropora* species have been classified as ‘critically endangered’ since 2008 by the International Union for Conservation of Nature (IUCN), regulated by the US Endangered Species Act and listed on the Washington Convention (CITES, Appendix II; Aronson et al. 2008a, 2008b, Carpenter et al. 2008a, 2008b).

The decline of *A. palmata* and *A. cervicornis* populations has led the scientific community to investigate the genetic structure and dynamics of these populations since the early 2000's. Indeed, genetic approaches with the use of molecular techniques are one of the tools that can improve the conservation and management objectives unique to marine systems (von der Heyden et al. 2014). In particular, the theoretical framework of population genetics offer the possibility to infer population connectivity in marine species and estimate the spatial extent of larval dispersal in marine organisms, above all for sessile organisms showing a dispersal phase through propagules. Population connectivity is a powerful force which maintains the genetic cohesion of a biological species over its distribution range (Mayr 1963). It represents the transfer of individuals among populations, which can if successful (*i.e.* the established individuals participate to the reproduction event) lead to a transfer of alleles among populations. In sessile marine organisms,

this connectivity is insured by reproductive outputs, from the gametes up to competent larvae ready to settle. Genetic connectivity is the main process by which populations maintain their genetic diversity levels and homogenize their genetic variation. Indeed, classic island models of population genetics (Wright 1940) invoke gene flow (from migration) and genetic drift as the two main processes regulating genetic diversity (selection and mutation being comparatively negligible). For example, small habitat patches theoretically contain small populations so that alleles are expected to be lost due to the effect of genetic drift. Only immigration may counter this effect on a short time scale by introducing alleles (either already present or new ones). Maintaining high genetic diversity levels is particularly crucial for the subsistence of populations in highly variable environments or those subject to rapid anthropogenic changes (Miller and Ayre 2004; Reusch et al. 2005; Yeoh and Dai 2009). Indeed, genetic diversity can affect species productivity, population growth and stability, as well as inter-specific interactions within communities, and ecosystem-level processes (Hughes et al. 2008).

In addition to migration and genetic drift, the mode of reproduction (sexual or asexual) also affects the levels of population genetic diversity, above all in populations with known high clonal propagation. Indeed, asexual reproduction (or clonal reproduction) by fragmentation is an important propagation mode for branching corals with high growth rates (Highsmith 1982). Fragmentation allows the installation of a new structural coral colony on a reef by settlement of a coral fragment issued from a mother-colony already set up on the same reef. The new colony and the maternal colony are genetically identical, members of the same clone (or genet), despite being two distinct ramets. Mature coral colonies issued from clonal propagation and sharing the same genotype (i.e. forming a genet) therefore see their sexual reproductive output increased as compared to colonies represented by only one physical individual (Coffroth and Lasker 1998). Additionally, clonal reproduction counteracts high larval and juvenile mortality rates often linked with sexual reproduction. However, because of the limited dispersal capacity of asexual reproduction and because species with dual reproduction tend to form multiclonal populations, the greatest genetic impact of clonality occurs at fine spatial scales within populations (Vallejo-

Marín et al. 2010). Indeed, the greater the number of genets, the smaller the effective population size relative to the apparent census population size. Consequently, genetic diversity and population viability can be significantly overestimated in census counts without knowledge of clonal extent (Rossetto et al. 2004). The consequences of a high clonal rate can therefore be dramatic, with a low genetic diversity within isolated populations and a possible increase of the associated dangers to stress events for potentially badly-adapted genets to new environmental conditions (Reusch et al. 2005). Long term effects of clonal reproduction depend on the balance between costs and benefits of this process (Lirman 2000). In this context, assessing the clonal propagation and genetic diversity levels in populations of endangered species is of primary importance.

The elkhorn coral *A. palmata*, as many other coral species, is known to reproduce both sexually and asexually, through fragmentation (Highsmith, 1982). Because (1) sexual reproduction occurs only once a year, through the synchronized release of gametes in the water column (generally after the August full moon, Szmant 1986) and (2) pelagic larvae can settle from 5 up to 20 days after fertilization (Baums et al. 2005), larval dispersal and genetic connectivity of this species are expected to be limited. Previous genetic studies on *A. palmata* Caribbean populations, both in terms of geographical variation of its clonal structure and spatial genetic structuring, have mainly been conducted along the reefs of the Gulf of Mexico (Florida), the Bahamas and the Greater Antilles (Puerto Rico and US Virgin Islands) (Baums et al. 2005b, 2006a; Garcia Reyes and Schizas 2010; Mège et al. 2014). Investigation on the population genetic structure of *A. palmata* using molecular markers revealed a main phylogeographic split, dividing *A. palmata* Caribbean populations into two genetically divergent lineages, eastern and western, with the northern genetic break being located around the Eastern Puerto Rican region (Baums et al. 2005b, 2006a, 2006b; Mège et al. 2014) and the southern being located somewhere between Panama and Curaçao (Baums et al. 2005b). Within each lineage, genetic differentiation among sampling locations was weak, though most often significant, and an isolation-by-distance (IBD) was

observed in the admixture region of Puerto Rico, partially explained by the mix of the two genetically divergent *A. palmata* lineages (Mège et al. 2014).

Acropora palmata populations were found to be mostly self-recruiting, with sexual recruitment being more prevalent in the eastern lineage than in the western one (Baums et al. 2005b, 2006a). Nevertheless, the contribution of both reproductive modes to population structure was found to be unrelated to a purely geographic division between distinct genetic lineages (Baums et al. 2006a; Mège et al. 2014). Also, it seems that the part of asexual reproduction by fragmentation in *A. palmata* populations is more likely explained by differences among reefs in habitat characteristics and related environmental conditions than by differences between lineages (Baums et al. 2006a; Mège et al. 2014).

While most of these genetic works were conducted on *A. palmata* populations from the western lineage (mainly Florida, Bahamas and the Greater Antilles), only few *A. palmata* populations came from the eastern lineage, mainly characterized by the populations from the Lesser Antilles, an arc of islands from 18°N to 11°N and 59°W to 70°W, part of the Eastern Caribbean ecoregion (Spalding et al. 2007), much less studied than the Western Caribbean ecoregion. While most conservation efforts in the Lesser Antilles have been conducted so far on the terrestrial fauna (birds, heptofauna, insects, etc) and flora because of islands high endemism's rates (e.g. Francisco-Ortega et al. 2007; Hedges and Diaz 2011; Latta 2012), conservation strategies regarding marine species are rising in response to increasing damages observed on coral reef ecosystems (see for example Young et al. 2012).

In this context, estimating genetic diversity and connectivity of *A. palmata* populations in the Lesser Antilles archipelago is needed to provide information regarding the distance over which source reefs can eventually rescue damaged reefs through input of coral larvae, in order to improve management, protection and conservation of this endangered species. Thus, the main objectives of this study were (1) to estimate the levels of genetic diversity of *A. palmata* populations of the Lesser Antilles and compare them to those of already studied Caribbean populations, (2) to investigate *A. palmata* spatial scales of larval dispersal in the Lesser Antilles,

and (3) to explore the possible contributing factors explaining the observed genetic differences among *A. palmata* populations in this region. To do so, *A. palmata* colonies were sampled in 36 studied sites from 11 islands of the Lesser Antilles, in a hierarchical framework. Fourteen hypervariable microsatellite loci were used, first to determine the number of genotypes among the sampled colonies in order to estimate the genetic diversity and clonality, and secondly, to assess the population genetic structure and the connectivity level among *A. palmata* populations of the Lesser Antilles.

Materials and methods

Sampling

A total of 1,042 colonies of *Acropora palmata* were sampled in 36 localities from 11 islands from the Lesser Antilles, from the northern islands of St. Martin and St. Barthélemy to the southernmost islands of St. Vincent and the Grenadines (Table 1, Figure 1), covering a latitudinal transect of c.a. 600 km. Most of these islands are volcanic, mountainous and present fringing reefs subject to considerable terrigenous inputs from erosion (Bouchon et al. 2008). Most *A. palmata* colonies (n = 642) sampled from sites coded from PAC01 to PAC28 were collected in April and May 2015 during “PACOTILLES” campaign on board RV ANTEA (IRD). Other colonies from Guadeloupe (n = 353) and St. Barthélemy (n = 47) were collected between May 2011 and October 2014 during specific field trips. Fragments of colonies (tip of branch) were collected between 1 and 5 m depth, until c.a. 50 colonies per site were reached, except for the site of Caye à Dupont (Guadeloupe) where 80 colonies were sampled exhaustively in a 30 m radius circle (see Japaud et al. 2015). Sampled colonies were photographed underwater for most of the sites (n = 15/21) of the PACOTILLES campaign and snipped fragments placed in individually labeled zip bag, numbered along each transect. After sampling, coral fragments were transferred into Falcon tubes containing 70% ethanol and stored at room temperature until processing.

Molecular analyses

Total genomic DNA was extracted from 5-10 polyps per fragment, using a DNA Purification Kit (formerly Genra Puregene, Qiagen, Valencia, CA, USA) following the manufacturer's protocol. Fourteen *A. palmata* specific microsatellite loci (Baums et al. 2005a, 2009) were PCR amplified following the protocol described in Japaud et al. (2015). Amplified fragments were sent to the GENTYANE platform (INRA, Clermont-Ferrand, France), where they were resolved on an ABI 3730XL sequencer with a GeneScan LIZ-500 internal size standard (Applied Biosystems). Alleles were sized using GENEMAPPER v. 4.0 (Applied Biosystems). We used GMCONVERT (Faircloth 2006) to convert the exported GENEMAPPER table of genotypes.

Data analyses

Our dataset was tested for scoring errors and null alleles using MICRO-CHECKER v. 2.2.3 (van Oosterhout et al. 2004). Since *A. prolifera* colonies could be present within our sampling [i.e. hybrids between *A. palmata* and *A. cervicornis* may present an *A. palmata* morphology (Acropora Biological Review Team 2005)], we first performed a discriminant analysis using STRUCTURE v. 2.3.4 (Pritchard et al. 2000). For this, we added to our 1,042 samples some reference individuals of *A. cervicornis* (n = 25) and *A. prolifera* (n = 7), which had been previously genotyped (with the exact same set of loci) (Japaud et al. 2014, 2015). By fixing K=2, we enforced colonies to belong either to an *A. palmata* cluster, or to an *A. cervicornis* cluster (in this case, known *A. prolifera* are expected to present intermediate percentages of membership to each cluster). Percentage of membership of each sampled colony to each cluster were obtained pooling the results of 10 independent runs with CLUMPP v. 1.1.2 (Jakobsson and Rosenberg 2007), after running STRUCTURE (5×10^4 iterations, burn-in = 5×10^3) under an admixture ancestry model, using species information as LOCPRIOR (*A. palmata*, *A. cervicornis*, or *A. prolifera* based on morphology) and assuming correlated allele frequencies. Additionally, a correspondence analysis was performed over all these genotypes with GENETIX v.4.05.2 (Belkhir et al. 2004), in order to illustrate and confirm the clustering analysis.

All distinct multilocus genotypes (MLG) and clones were distinguished among colonies using GENALEX v. 6.502 (Peakall and Smouse 2006, 2012). Associated probabilities of identity (PI) were further estimated in order to assess the probability that two different sampled colonies present an identical MLG just by chance given our set of 14 microsatellite markers.

Genotypic richness, genotypic diversity and genotypic evenness were estimated to evaluate the part of clonality (asexual reproduction) for each site. Genotypic richness (N_g/N) was calculated as the number of unique identified MLGs (N_g) over the total number of sampled colonies (N). Genotypic richness ranges from nearly 0 to 1: the closer to 1, the higher the number of MLGs and, thus, the smaller the number of clones. Genotypic diversity (G_o/G_E) was estimated as the observed genotypic diversity (G_o ; Stoddart and Taylor 1988) over the expected genotypic diversity (G_E) to assess the relative importance of sexual reproduction in a population. Observed genotypic diversity (G_o) was calculated as:

$$G_o = \frac{1}{\sum_i^k g_i^2}$$

where g_i is the relative frequency of the i^{th} of k MLGs. As expected for a full sexually reproducing population, expected genotypic diversity (G_E) equals the total number of sampled and analyzed colonies (N). Genotypic evenness (G_o/N_g ; Coffroth and Lasker 1998) was estimated as the ratio between the observed genotypic diversity (G_o) and the number of unique identified MLGs (N_g). Genotypic evenness measures the distribution of genotype abundances: a population with equally abundant genotypes yields a value equal to 1 while a population dominated by a single genotype gives a value close to 0. For populations presenting only one genotype, genotypic evenness has no meaning and is equal to 1. Based on the combination of genotypic diversity (G_o/G_E) and genotypic evenness (G_o/N_g), sites were classified into four categories to facilitate discussion (Baums et al. 2006a): asexual, mostly asexual, mostly sexual and sexual. Clustering among groups was realized in R using the 'kmeans' function of the R 'Stats' package (R Core Team, 2016). All subsequent analyses were conducted keeping only one representative per MLG and per sampling site.

Null allele frequencies (r) were estimated for each locus and within each sampling site using the expectation maximization algorithm (Dempster et al. 1977) implemented in FRENA

(Chapuis and Estoup 2007). Genotypic linkage disequilibria, fixation index estimates (F_{IS} ; Weir and Cockerham 1984) and significant departures from Hardy–Weinberg equilibrium were estimated and tested using the exact tests implemented in the online GENEPOP v. 4.2 (Raymond and Rousset 1995) with default Markov Chain parameters. Observed heterozygosity (H_o) and unbiased expected heterozygosity (H_E) were estimated with GENALEX v. 6.502 (Peakall and Smouse 2006, 2012). Allelic richness (rarefied or extrapolated for $N = 50$ with 95% confidence bounds) was estimated within each sampling site using the ‘ARES’ package in R (van Loon et al. 2007; R Core Team 2016).

Genetic differentiation among populations was estimated i) using Weir and Cockerham’s (1984) estimator θ in GENEPOP and ii) using Weir’s (1996) unbiased F_{ST} estimated using the ENA method in FREENA (Chapuis & Estoup 2007) with correction for null alleles and the significance of the test ($H_0: F_{ST} = 0$) assessed using the 95% confidence interval obtained through bootstrap resampling over loci in FREENA. Genetic structuring was further investigated using a Bayesian clustering approach to estimate the most likely number of clusters (K) among all MLGs using STRUCTURE v. 2.3.4 (Pritchard et al. 2000). Log-likelihood values for each K (number of inferred populations: 1–37) were computed by running an admixture ancestry model with no location prior and assuming correlated allele frequencies (5 replicates, 5×10^5 iterations, burn-in = 2×10^5). Following the recommendations of Evanno et al. (2005), the ad hoc statistic ΔK was calculated using STRUCTURE Harvester (Earl and VonHoldt 2012).

Similarities or dissimilarities among island populations were further visualized through a principal coordinates analysis (PCoA) using the “covariance-standardized” PCoA method in GENALEX v. 6.502 (Peakall and Smouse 2006, 2012) and based on a pairwise genetic distance matrix using the “codom-genotypic” option. To specifically test for isolation-by-distance (IBD) pattern. Mantel (1967) tests were performed in R with the function ‘mantel.rtest’ of the package ‘ade4’, with 10^4 permutations of the corrected pairwise ($F_{ST} / (1 - F_{ST})$) matrix estimated in FREENA among sites and islands, and the geographic distance matrix. For geographic distance estimates, we used the shortest distance among sites considering islands as barriers to larval

dispersal estimated using the 'costDistance' function of the package 'gdistance' in R (van Etten 2015; R Core Team 2016). Geographic distances for each pair of islands were estimated using the center of each island as a landmark.

Acropora palmata gene dispersal distance throughout the islands of the Lesser Antilles in the context of IBD was further estimated through a spatial autocorrelation analysis conducted in SPAGEDI v. 1.5 (Hardy and Vekemans 1999, 2002). Moran's I relationship coefficient was estimated among colonies organized in 10 automatically defined spatial distance intervals to reach an even number of pairwise comparisons within each distance interval. The significance of relatedness among individuals within each geographic distance interval was obtained using 10^4 permutations.

Finally, the direction of gene flow in *A. palmata* along the Lesser Antilles was further investigated. Since islands of the Lesser Antilles are approximately distributed along a North-South axis, it was tested whether gene flow was oriented southward or northward. To do so, the relative directional migration coefficient among islands based on the Jost's D_M index (D_M) was estimated using the online application DIVMIGRATE (5×10^3 bootstraps, $\alpha = 0.05$; Jost 2008; Sundqvist et al. 2016). Two D_M were estimated between each pair of island populations, representing both directions: from island A to island B and *vice versa*.

Results

Species identification

The clustering analysis conducted over all the 1,074 MLGs (1,042 sampled *A. palmata*, 25 *A. cervicornis* and seven *A. prolifera*) with STRUCTURE revealed that all seven known *A. prolifera* individuals had a maximum likelihood of membership of 73% to cluster *A. palmata* (Online Resource 1). We therefore applied a 73% threshold of membership to *A. palmata* cluster. Out of the 1,042 analysed *A. palmata* colonies, five were identified as possible hybrids (with MLGs likely membership to *A. palmata* cluster varying between 13 and 65%; Online Resource 1; Figure 2) and were excluded from the dataset. For more safety, three additional colonies were also excluded

because of their close proximity to *A. prolifera* MLGs on the correspondence analysis (Figure 2), even though their membership to *A. palmata* cluster varied between 99 and 100%. Therefore, a total of eight colonies *a posteriori* identified as possible hybrids based on their MLGs were excluded from the *A. palmata* dataset.

Genotypic diversity and clonality

Among the 1,034 *A. palmata* colonies kept, a total of 718 distinct MLGs were identified, from which 96 (13%) were represented by at least two colonies. Over these 96 repeated MLGs, one was represented by 31% of all colonies. The estimated probability that two genetically different colonies have identical MLG by chance using the 14 microsatellite loci (*PI*) was 9.9×10^{-15} . Therefore, colonies harboring the same MLG were interpreted as biological clones.

Genotypic richness (N_g/N) and genotypic diversity (G_o/G_E) ranged from nearly 0 for FjL (Guadeloupe) and PAC09 (Saint-Vincent) (i.e., for each site, only one MLG was found over all the colonies sampled) to 1 in PAC23 (Saint-Martin), PAC27 (Saba), AL and AM (Guadeloupe), PAC04 and PAC06 (Martinique) and PAC11 in Bequia (i.e., each sampled colony presented a distinct MLG) (Table 1). Mean genotypic richness per site (\pm standard error) was 0.75 ± 0.04 ($n = 35$) and mean genotypic diversity per site was 0.64 ± 0.05 ($n = 35$). The smallest genotypic evenness (G_o/N_g) was found in PAC15 (Saint Lucia) (0.21) where 17 MLGs were found but one of them represented 50% of the 42 sampled colonies. The highest genotypic evenness was maximal ($G_o/N_g = 1$) for the seven sites where all sampled colonies presented distinct MLGs (PAC23, PAC27, AL, AM, PAC04, PAC06 and PAC11), as well as for the two sites where a single MLG was found (FjL and PAC09), though not informative. Mean genotypic evenness per site calculated without these two latter sites was 0.79 ± 0.04 ($n = 33$).

Based on the combination of genotypic diversity (G_o/G_E) and genotypic evenness (G_o/N_g), *A. palmata* stands (corresponding to each sampling site) were classified into four categories: asexual, mostly asexual, mostly sexual and sexual (Table 1, Figure 3). The 'asexual' category gathered the two sites with a single MLG per site, FjL and PAC09. The 'mostly asexual' category

included four sites characterized by very low values of genotypic diversity and genotypic evenness (ranged from 0.04 to 0.28 and from 0.21 to 0.49 respectively): SB1, PAC03, PAC10 and PAC15. The 'mostly sexual' category was composed by 14 sites with moderate values of genotypic diversity and genotypic evenness (from 0.33 to 0.72 and from 0.57 to 0.89 respectively): SB3, SB4, PAC21, PAC22, PAC28, LM, PC, PT, TA, PAC01, PAC02, PAC17, PAC12 and PAC13. The 'sexual' category consisted of 15 sites with the highest values of genotypic diversity and genotypic evenness (> 0.78 and > 0.90 respectively): PAC23, PAC24, PAC25, PAC27, PAC20, AL, AM, FjPE, IG, IP, Lz, PAC04, PAC06, PAC08, PAC11 (Figure 3).

When looking at estimated indices per island, the number of distinct MLGs found ranged from 30 (in Saint Lucia, $N=60$) to 256 (in Guadeloupe, $N=395$). Mean genotypic richness (N_g/N) per island ranged from 0.41 ± 0.25 ($n = 3$, Saint Vincent) to 1 for Saba with a single sampling site and all the colonies presenting a unique MLG. Mean genotypic diversity (G_o/G_E) per island ranged from 0.34 for Saint Lucia (0.34 ± 0.25 ; $n = 2$) and Saint Vincent (0.34 ± 0.25 ; $n = 3$) to 1 for Saba. Mean genotypic evenness (G_o/N_g) per island ranged from 0.52 ± 0.31 ($n = 2$, Saint Lucia) to 0.96 ± 0.03 ($n = 3$, Saint-Martin). Genotypic evenness for Saba was maximal ($G_o/N_g = 1$) because all the colonies of the single sampling site of the island presented unique MLGs. High observed standard errors illustrate the unevenness of genotypic indices estimated among sites of a same island (Table 1).

Genetic diversity

Keeping only one representative per MLG ($N_g= 718$), observed heterozygosity (H_o) across loci ranged between 0.493 for PAC10 in Saint Vincent and 0.714 for PAC11 in Bequia (mean \pm s.e. = 0.624 ± 0.008 ; Online Resource 2). Across all loci, expected heterozygosity (H_E) per site ranged between 0.571 for PAC09 in Saint Vincent and 0.742 for IP in Guadeloupe (mean = 0.684 ± 0.006 ; Online Resource 2). Estimated F_{IS} per site across all loci ranged between -0.001 and 0.215, respectively for LM in Guadeloupe and for PAC10 in Saint Vincent and significant departures from Hardy–Weinberg equilibrium were found in 17 out of 36 sampling sites, and 12 remained

significant after Bonferroni correction (all heterozygote excesses). Among the 3,278 pairwise tests of linkage disequilibrium comparing all loci at each of the 36 sampling sites, only 5 were significant after Bonferroni correction (0.15%, $P < 0.05$). Overall loci, estimated allelic richness (AR) per site ranged from 87.5 for PAC20 in Antigua to 191.6 for PT in Guadeloupe (Online Resource 2).

When grouping sites per island (i.e. considering that each island represents a population), mean observed heterozygosity across all loci ranged between 0.553 ± 0.031 for Saint Vincent and 0.663 ± 0.051 for Bequia (Online Resource 3), mean expected heterozygosity ranged between 0.618 ± 0.027 for Saint Vincent and 0.704 ± 0.023 for Bequia, and mean allelic richness ranged from 102.1 ± 8.6 for Antigua to 137.0 ± 7.4 for Guadeloupe, where a higher number of diverse sites were sampled.

Because the proportion of null alleles for marker #1490 exceeded 20% in most of the populations of the sampling sites (Online Resource 2; $n = 25/36$), this marker, initially kept for MLG identification, was further excluded for the following genetic connectivity analyses (Chapuis and Estoup 2007).

Population structure

As a single MLG was found for FjL in Guadeloupe and for PAC09 in Saint Vincent, each MLG from these monoclonal sites was pooled with the genotypes of the closest site, respectively FjPE (2.1 km of distance) and PAC10 (1 km of distance), in order to keep the maximum of genetic information for further analyses.

Matrices of pairwise- F_{ST} estimated using GENEPOP and FREENA were highly related ($R^2 = 0.94$, $P < 0.0001$). Because of the presence of null alleles in nearly all loci (Online Resource 2), we decided to present only the estimates from FREENA, which were estimated taking into account the occurrence of null alleles (though estimated based on HW equilibrium, an assumption unlikely met).

Within Guadeloupe, a weak genetic structure was observed among the 13 sampled sites, with only two pairs of sites significantly differentiated from each other: Anse Laborde (AL) and Tête à l'Anglais (TA) ($F_{ST} = 0.020^*$), which are located on distinct geographic part of Guadeloupe (Grande Terre and Basse Terre, respectively), and Caye à Dupont (CD) and Anse à la Barque (PAC28) ($F_{ST} = 0.011^*$, Table 2), located on the opposite sides of Basse Terre (Figure 1). Accordingly, no apparent clusters were identified by STRUCTURE among the sampling sites of Guadeloupe. Based on the PCoA results, this observed genetic structure was further not in agreement with the geographic distribution of the sampling sites of Guadeloupe (Online Resource 4).

This weak genetic differentiation observed among sites within a single island was confirmed in all other islands of the Lesser Antilles under study, showing in general low and non-significant pairwise F_{ST} estimates within islands (Table 2). When looking among islands, no significant differentiations were reported among sampling sites of the northern islands: St. Martin, St. Barthélemy, Saba and Antigua with the exception of a single significant pairwise F_{ST} estimate between one site in Antigua (PAC20) and one site in St. Barthélemy (SB3) ($F_{ST} = 0.019^*$, Table 2). Similarly, no significant genetic differentiations were reported among sites of St. Lucia and St. Vincent, nor among sites of the southern islands (St. Vincent, Bequia and Union) (Table 2), with the exception of a single weak but significant pairwise F_{ST} estimate, between one site in Bequia (PAC12) and the single site of Union (PAC13) ($F_{ST} = 0.009^*$, Table 2).

In general, at the Lesser Antilles scale, the sites among the closest islands were not significantly differentiated (Table 2), and no apparent differentiated clusters were identified when performing Bayesian assignment tests (STRUCTURE; data not shown). When looking among the sites belonging to different islands, the genetic differentiation between islands was generally higher than within island, with most of the comparisons revealing significant differentiation. Accordingly, geographic distances among sites significantly explained 35% of the genetic variation ($F_{ST} / (1 - F_{ST})$) across all sampling sites ($R^2 = 0.35$, $P < 0.0001$, Fig. 4A). Furthermore, when sampling sites with less than 10 distinct genotypes were removed, geographic distances

explained 46% of the genetic variation ($R^2 = 0.46$, $P < 0.0001$, Fig. 4B), and up to 78% when sites with less than 20 genotypes were removed ($R^2 = 0.78$, $P < 0.001$, Fig. 4C). Therefore, because of a restricted number of genotypes at some sites together with the general weak and non-significant genetic differentiation observed among sites within the same islands, the sites of each single island were pooled to run subsequent data analyses, resulting in 11 populations of *A. palmata*, corresponding to the 11 islands sampled across the Lesser Antilles.

A principal coordinates analysis (PCoA) conducted on these 11 island populations revealed that principal components 1 and 2 represented 86.29% (cumulated inertia of both axes) of the genetic heterogeneity among populations of *A. palmata* (Figure 5). Most importantly, Axis 1 with 72.88% of inertia segregated the 11 populations along a north/south gradient (Figure 5). In addition, populations of closed islands were generally not significantly differentiated (Table 3). Accordingly, geographic distances among islands significantly explained 72% ($R^2 = 0.72$, $P < 0.0001$) of the genetic variation ($F_{ST} / (1 - F_{ST})$) among islands (Figure 6), revealing a clear Isolation-by-Distance (IBD) pattern among *A. palmata* populations in the Lesser Antilles. This IBD pattern was further evidenced at the reef scale. Indeed, colonies sampled within a single site (or reef) (<10 km) were significantly more genetically similar than colonies belonging to distinct sampling sites, with decreasing similarity among colonies as the geographic distance among sampling sites increased (though still significant within distances up to 120 km, Figure 7). The analysis of the spatial autocorrelogram computed using Moran's I relationship coefficient showed an estimated dispersal kernel for *A. palmata* comprised between 192 and 236 km (Figure 7).

Lastly, while the genetic variation among *A. palmata* populations seemed organized along a north-south axis (see Figure 5), we did not evidence a significant directional gene flow among islands. Indeed, a single relative directional migration coefficient (D_M) appeared significant, from Union northward to Guadeloupe ($\alpha = 0.05$; Table 4). Nevertheless, when subtracting D_M coefficients of each island pair estimated from a southward direction to D_M coefficients of the same pair, but estimated from the northward direction, positive values (obtained when D_M coefficients estimated from a northward direction were higher than those estimated from the southward one),

were obtained in 36 out of 55 pairwise comparisons (65%), suggesting that a general northward gene flow (though not significant), was observed among *A. palmata* populations along the arc of the Lesser Antilles.

Discussion

The molecular analysis of 1,042 *A. palmata* sampled colonies using a set of 14 microsatellite loci revealed that 8 individuals identified in the field as *A. palmata* on the basis of their morphological characteristics showed MLGs genetically close to *A. prolifera* MLGs. These samples were therefore removed from the *A. palmata* dataset. Using this same set of microsatellite loci, it was found that clonality proportion greatly varied among sampling sites. Hence, some *A. palmata* stands presented large patch of clones with a single MLG while others were only composed of colonies with distinct MLGs, even if the sampling sites were located on a same island (as in Guadeloupe for example). Nevertheless, mean genotypic index estimates across all sampling sites of the Lesser Antilles globally illustrated high genotypic richness and evenness ($N_g/N = 0.75 \pm 0.04$; $G_o/N_g = 0.79 \pm 0.04$). Regarding the genetic structuring of *A. palmata* populations of the Lesser Antilles, no apparent distinct clusters were identified. Nevertheless, pairwise genetic distances were correlated to geographic distances among populations, revealing an isolation-by-distance pattern with an estimated larval dispersal kernel of 250 km.

Gene introgression from *Acropora cervicornis* to *Acropora palmata*

Several colonies were genetically identified as *A. prolifera* hybrids after being morphologically identified as *A. palmata* (see for example Online Resource 5). The ‘palmate-morph’ defined by Vollmer and Palumbi (2002) for some *A. prolifera* F1 hybrids is not sufficient to explain a complete confusion in colony morphological identification. Rare backcrossing of *A. palmata* with the hybrid *A. prolifera* inducing later generation hybrids and an introgression of *A. cervicornis* genes into *A. palmata* populations may explain that some colonies genetically identified as *A. prolifera* could present a confusing *A. palmata* morphology (Miller and van Oppen 2003; Fogarty 2012). This

observation suggests that the hybridization complex of Caribbean *Acropora* species may be more complicated than a unidirectional introgression of genes flowing from *A. palmata* towards *A. cervicornis* as previously described (van Oppen et al. 2000; Vollmer and Palumbi 2002, 2007; Fogarty et al. 2012).

Possible influence of site-specific environmental conditions on clonality

In this study, estimates of genotypic indices varied considerably among sampling sites, even among closed sites or sites located within a same island. Mean genotypic richness per site was 0.75, similar to the estimates available for *A. palmata* previously estimated by Mège et al. (2014). Similarly to Mège et al. (2014), a non-random opportunistic sampling strategy was adopted to assess genetic structure of the *A. palmata* populations of the Lesser Antilles (and to avoid an overrepresentation of clones) since specifically characterizing genotypic diversity and clonality of these populations was not our primary goal. For this reason, population dynamics implications based on the genotypic indices estimates should be interpreted carefully. Indeed, our estimates are much higher than found in Baums et al. (2006a) who used randomized sampling strategy or opportunistic sampling strategy (mean N_g/N per site = 0.52 and 0.51, respectively) though specifically investigated levels of clonality in this species.

Nevertheless, the difference in estimates of genotypic richness may result from differences in site-specific environmental conditions rather than other factors like a difference in sampling strategy (Mège et al. 2014). For example, estimates of genotypic indices were low and consistent across sampling sites presenting somehow similar environmental characteristics than of Caye à Dupont. In this site, *A. palmata* clonality was specifically investigated using an exhaustive sampling within a 30 m radius circle (Japaud et al. 2015) and for which it was found a $N_g/N = 0.125$. This reef, as well as Duvernette Island reef ($N_g/N = 0.14$), Blue Lagoon reef ($N_g/N = 0.17$) in St Vincent, and Ilet Fajou reef in Guadeloupe ($N_g/N = 0.03$) were all characterized by high hydrodynamism, a shallow flat bottom and a high coral colony density, constituting a set of general characteristics that seems to advantage the asexual expansion of the branching *Acropora*

corals (Japaud et al. 2015). Indeed, the proportion of asexual reproduction by fragmentation in a population is known to be related to site-specific geoclimatic conditions such as intensity and frequency of swell, waves, hurricanes and topography (Coffroth and Lasker 1998; Baums et al. 2006a). In contrast, reefs where *A. palmata* stands presented few or no clones could be related to areas with less suitable habitat and low population densities (Mège et al. 2014). Alternatively, *A. palmata* populations presenting scarce colonies with few or no clones could be relicts of old and dense populations which faced past important stressor events (such as “white band” disease, coral bleaching, hurricanes, algal over-growth or predation...), resulting in losses of colonies without any subsequent efficient recovery (Bruckner 2002; Acropora Biological Review Team 2005).

Low genetic diversity estimates for *Acropora palmata* in the Lesser Antilles

Resilience of populations depends on genetic diversity that is necessary to the species adaptation success facing changes in environmental conditions (Miller and Ayre 2004; Yeoh and Dai 2009). In *A. palmata*, the genetic diversity estimated in the present study was globally lower (mean H_E per site = 0.684 ± 0.038) than any estimates of genetic diversity found in similar studies conducted by Baums et al. (2005b) and Mège et al. (2014) with H_E per site = 0.75 and 0.761, respectively. These differences in genetic diversity can partly be explained by the fact that different microsatellite loci were used in the present study (14 loci were used, including the five loci exclusively used in the previous studies). Therefore, to compare our estimates of genetic diversity to those found in the previous published studies, the five common loci were kept to re-estimate previous indices (Online Resource 3). This new computation indeed increased the estimated genetic diversity per site of the present study (mean $H_E = 0.71$), though it remained globally lower than those published in similar *A. palmata* studies (Baums et al. 2005b; Mège et al. 2014). While genetic diversity estimates in Guadeloupe (mean $H_E = 0.73$ overall sites) were similar to those previously reported [$H_E = 0.74$ in Mège et al. (2014)], for St. Vincent and the Grenadines (SVG), the genetic diversity ($H_E = 0.65$) was slightly lower than those estimated by Baums et al. (2005b) ($H_E = 0.69$). This difference may partially be explained by the monoclonal site PAC09 ($H_E = 0.40$

for PAC09 with the five common loci). Lower levels observed in the Lesser Antilles when compared to other Caribbean reefs may be of particular concern for the resilience capacity of particular *A. palmata* populations in case of eventual disturbances, given their location at the eastern boundary of the Caribbean Sea and their genetic isolation from the west lineage. Nevertheless, the genetic diversity is not the only factor to take into account to predict population resilience ability. Indeed, reproduction modes and recruitment are also critical.

Acropora palmata is a broadcast-spawning coral species. During massive reproductive events, the probability of gametes meeting in open-ocean is enhanced by high densities of gametes synchronically released by a high number of colonies. Since *A. palmata* is an obligate outcrosser, the production of larvae issued from sexual reproduction is only possible after fertilization between gametes produced by genetically distinct colonies (Fukami et al. 2003; Baums et al. 2005a). Therefore, since efficient recruitment of larvae issued from sexual reproduction enhances population genetic diversity, lower diversity levels may be related to a deficit in sexually produced recruits linked with unfavourable conditions. Indeed, it has been shown that recovery of *A. palmata* populations from larval recruitment issued from sexual reproduction may be limited following environmental perturbations (Quinn and Kojis 2005; Bouchon et al. 2008; Williams et al. 2008).

On the other hand, Miller et al. (2016) reported that different genotypes of a single *A. palmata* population did not participate synchronically to the reproduction event, or even systematically every year. Therefore, genetic diversity estimated from the present sampled coral colonies may rather reflect past recruitment events, from the last years or decades, than actual levels from integrated generations, since small colonies were not targeted during sampling in order to avoid oversampling clones. Without stress events, a coral colony may live for decades or centuries, but because of branch breakage and regrowth, estimating the age of a coral colony (i.e. physical individual) from its size remains hazardous. Therefore, it is difficult to evaluate at which point the present results obtained from potential relict colonies truly reflect the present situation. In conclusion, estimating genetic diversity could not be sufficient to predict resilience of

A. palmata populations of the Lesser Antilles without taking into account sexual reproduction and larval recruitment. An examination of the genetic diversity within recruits is therefore warranted.

Isolation-by-distance and limited larval dispersal

Previous studies using five microsatellite loci showed that the Caribbean *A. palmata* population was genetically divided into two distinct lineages, with the northern break found around the Puerto Rican region (Baums et al. 2005b, 2006a, 2006b; Mège et al. 2014). Therefore, considering the location of the Lesser Antilles, all populations of the 11 sampled islands in the present study likely belong to the eastern phylogeographic lineage. This is confirmed by the present results which did not identify distinct genetic clusters among the *A. palmata* populations analysed. Nevertheless, a significant genetic structure was found among *A. palmata* sampled populations, revealing, for the first time, a pattern in agreement with the geographical seascape. Indeed, it was found that *A. palmata* gene flow in the Lesser Antilles was oriented along a north-south axis, with increasing genetic divergence related to increasing geographic distance among islands. This IBD pattern was identified both at the reef scale (since individuals within short distance classes up to 120 km were more related than between distance classes), and at the Antilles Arc scale, among geographically isolated populations. Though such IBD has already been found in *A. palmata*, it was restricted to the Puerto Rican sea shore and attributed to a genetic admixture zone between western and eastern lineages (Mège et al. 2014). Other previous studies conducted in the Caribbean Sea did not demonstrate IBD among *A. palmata* studied populations (Baums et al. 2005b, 2006a). The present results highlight the importance of investigating genetic patterns and ecological processes at multiple scales, with a likely higher number of genetic markers.

The specific geographic context of the Lesser Antilles archipelago, with small islands more or less regularly spaced from each other by few kilometers and further aligned along a north-south axis likely explains the observed IBD among *A. palmata* populations. An IBD pattern usually characterizes populations with limited connectivity across different suitable habitat patches, reflecting gene flow occurring in a stepping-stone model. That is already known in several corals

and other marine species, with limited larvae dispersal, studied among fragmented habitat patches (Palumbi 2003; Cowen et al. 2006; Galindo et al. 2006; Hellberg 2007; Andras et al. 2013; Postaire et al. 2017). Indeed, for marine sessile species like corals, gene flow among populations depends on the first living stages of these organisms, mostly insured by reproductive outputs (gametes), fertilized eggs and pelagic larvae. In *A. palmata*, the larval pelagic phase seems to be relatively short since *Acropora* larvae are competent to settle 3 to 5 days after fertilization (Fogarty 2007, 2012). With a larval phase of 5 days, the potential of dispersal for Caribbean *Acropora* pelagic larvae has been estimated to several tens of kilometres (Baums et al. 2005b; Hemond and Vollmer 2010). Nevertheless, it has been shown that, depending on the environmental constraining conditions, the pelagic phase for *A. palmata* larvae may last up to 20 days (Harrison and Wallace 1990; Hayashibara et al. 1993; Baums et al. 2005b; Hemond and Vollmer 2010; Ritson-Williams et al. 2010), suggesting a higher dispersal potential. In agreement, the present results, while confirming that larval dispersal is limited by geographic distances among available habitat patches, suggest that the spatial scale of connectivity among *A. palmata* populations of the Lesser Antilles islands could reach 250 km. This dispersal kernel is likely facilitated by oceanic sea surface currents (Heck and McCoy 1978; Veron 1995), which show a dominant north-west direction during *A. palmata* spawning period (Figure 8).

Indeed, even if a significant northward gene flow along the Lesser Antilles could not be demonstrated, 65% of the observed D_M estimates suggest a same direction for *A. palmata* gene flow and main oceanic sea surface currents. This finding still need further investigations, with additional samples originating from the southern Caribbean reefs. If confirmed, it would imply that southern reefs act as source of gametes and larvae to the Lesser Antilles, an hypothesis also suggested by Baums et al. (2005b).

Consequences for resilience and conservation of endangered *Acropora palmata* populations in the Lesser Antilles

Globally, the present results reveal that the genetic diversity of *A. palmata* populations of the Lesser Antilles is lower than previously estimated for *A. palmata* populations of the Caribbean region. This is of great concern since lower genetic diversity may reduce the resilience ability against environmental perturbations (Reush et al. 2005). Additionally, observed northward gene flow through the Lesser Antilles archipelago, together with the southern known boundary of the eastern *A. palmata* lineage (Baums et al. 2005b; Mège et al. 2014) suggest that populations from the southernmost islands of the Lesser Antilles (likely including Grenada, Trinidad and Tobago and the Leeward Antilles), and those of the north coast of South America (at least Venezuela), have a potential key role in broadcasting larvae to the more northern islands of the Lesser Antilles. If confirmed, preserving these southernmost *A. palmata* populations should be a priority. Nevertheless, because of the heterogeneous societal and institutional situation of the Lesser Antilles, conservation aspects to protect *A. palmata* at a regional scale may be difficult to implement.

Promoting genetic diversity through a high genotypic diversity seems to be the basis for viable and sustainable restoration projects of coral populations. In the Lesser Antilles, as well as in other parts of the Caribbean Sea, a great number of restoration projects for *A. palmata* populations have been undertaken in the last decades, mainly through the transplantation of colonies issued from fragments (Young et al. 2012, Lirman et al. 2014). As discussed above, it is crucial to insure genotypic diversity within these restored fragments. In this context, other restoration projects were carried out by transplanting colonies issued from sexual reproduction after gametes collection in natural populations (Chamberland et al. 2015). Nevertheless, this strategy requires a preliminary evaluation of potential source populations of gametes.

As genotypic richness is negatively correlated with colony density (Baums et al. 2006a) denser *A. palmata* populations, likely composed of numerous clones, may not represent the best sources of gametes. On the opposite, scattered populations may exhibit higher genotypic richness, although

producing less gametes. Knowing this trade-off, a high density of colonies in a population may not therefore be a sufficient criterion to select source populations of *A. palmata* gametes and fragments for transplantation.

Additionally, we showed that the genetic structure of *A. palmata* populations of the Lesser Antilles exhibit an isolation-by-distance pattern, both at the reef scale among individuals and at the Antilles Arc scale (sampling extending over c.a. 1,000 km) among geographically isolated populations. Thus, the hypothesis of genetic adaptation of *A. palmata* colonies to local and specific environmental conditions, even at limited spatial scale, may not be ruled out. In this context, enhancing genetic diversity of reefs through the transplantation of fragments issued from distant genetically differentiated populations may not be suitable if source populations are not fully adapted to the local environmental conditions of the transplantation sites (Baums 2008).

In conclusion, special attention must be paid to the selection of the source populations for collecting fragments or gametes for coral reef restoration projects, not only regarding the density of coral colonies and their genotypic richness but also regarding the genetic divergence between the source population and that of the transplantation site.

References

- Acropora Biological Review Team (2005) Atlantic *Acropora* Status Review.
- Andras JP, Rypien KL, Harvell CD (2013) Range-wide population genetic structure of the Caribbean sea fan coral, *Gorgonia ventalina*. *Mol Ecol* 22:56–73
- Aronson RB, Bruckner AW, Moore JA, Precht B, Weil E (2008a) *Acropora cervicornis*. IUCN Red List Threat Species e.T133381A3716457
- Aronson RB, Bruckner AW, Moore JA, Precht B, Weil E (2008b) *Acropora palmata*. IUCN Red List Threat Species e.T133006A3536699
- Bak RPM (1975) Ecological aspects of the distribution of reef corals in the Netherlands Antilles. *Bijdr tot Dierkd* 45:181–190
- Baums IB (2008) A restoration genetics guide for coral reef conservation. *Mol Ecol* 17:2796–2811
- Baums IB, Devlin-Durante MK, Brown L, Pinzón JH (2009) Nine novel, polymorphic microsatellite markers for the study of threatened Caribbean acroporid corals. *Mol Ecol Resour* 9:1152–1158
- Baums IB, Hughes CR, Hellberg ME (2005a) Mendelian microsatellite loci for the Caribbean coral *Acropora palmata*. *Mar Ecol Prog Ser* 288:115–127
- Baums IB, Miller MW, Hellberg ME (2005b) Regionally isolated populations of an imperiled Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Mol Ecol* 14:1377–1390
- Baums IB, Miller MW, Hellberg ME (2006a) Geographic variation in clonal structure in a reef-building Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Ecol Monogr* 76:503–519
- Baums IB, Paris CB, Chérubin LM (2006b) A bio-oceanographic filter to larval dispersal in a reef-building coral. *Limnol Oceanogr* 51:1969–1981
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F (2004) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Lab Génome, Popul Interact CNRS Umr 5000, Univ Montpellier II, Montpellier
- Bouchon C, Portillo P, Bouchon-Navaro Y, Louis M, Hoetjes P, De Meyer K, Macrae D, Armstrong H, Datadin V, Harding S, Mallela J, Parkinson R, van Bochove J-W, Wynne S, Lirman D, Herlan J,

- Baker AC, Collado L, Nimrod S, Mitchell J, Morrall C, Crafton I (2008) Status of Coral Reefs of the Lesser Antilles : The French West Indies, The Netherlands Antilles, Anguilla, Antigua, Grenada, Trinidad and Tobago. Status of Coral Reefs of the World: 2008. pp 265–280
- Bruckner AW (2002) Proceedings of the Caribbean *Acropora* Workshop: Potential Application of the U.S. Endangered Species Act as a Conservation Strategy. 199
- Carpenter KE, Abrar M, Aeby GS, Aronson RB, Banks S, Bruckner AW, Chiriboga A, Cortés J, Delbeek JC, DeVantier L, Edgar GJ, Edwards AJ, Fenner D, Guzmán HM, Hoeksema BW, Hodgson G, Johan O, Licuanan WY, Livingstone SR, Lovell ER, Moore JA, Obura DO, Ochavillo D, Polidoro BA, Precht WF, Quibilan MC, Reboton C, Richards ZT, Rogers AD, Sanciangco J, Sheppard A, Sheppard C, Smith J, Stuart S, Turak E, Veron JEN, Wallace CC, Weil E, Wood E (2008b) One-third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. *Science* (80-) 321:560–563
- Chamberland VF, Vermeij MJA, Brittsan M, Carl M, Schick M, Snowden S, Schrier A, Petersen D (2015) Restoration of critically endangered elkhorn coral (*Acropora palmata*) populations using larvae reared from wild-caught gametes. *Glob Ecol Conserv* 4:526–537
- Chapuis M-P, Estoup A (2007) Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Mol Biol Evol* 24:621–631
- Coffroth MA, Lasker HR (1998) Population structure of a clonal gorgonian coral: the interplay between clonal reproduction and disturbance. *Evolution* 52:379–393
- Cowen RK, Paris CB, Srinivasan A (2006) Scaling of connectivity in marine populations. *Science* (80-) 311:522–527
- Dempster AP, Laird NM, Rubin DB (1977) Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *J R Stat Soc Ser B Methodol* 39:1–38
- Earl DA, VonHoldt BM (2012) STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv Genet Resour* 4:359–361
- van Etten J (2015) Package “gdistance.” 1–30

- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Mol Ecol* 14:2611–2620
- Faircloth BC (2006) GMCONVERT : file conversion for GENEMAPPER output files. *Mol Ecol Notes* 6:968–970
- Fogarty ND (2007) Reproductive isolation and hybridization dynamics in threatened Caribbean Acroporid corals. Florida State University
- Fogarty ND (2012) Caribbean acroporid coral hybrids are viable across life history stages. *Mar Ecol Prog Ser* 446:145–159
- Fogarty ND, Vollmer S V., Levitan DR (2012) Weak prezygotic isolating mechanisms in threatened Caribbean *Acropora* corals. *PLoS One* 7:e30486
- Francisco-Ortega J, Santiago-Valentín E, Acevedo-Rodríguez P, et al (2007) Seed plant genera endemic to the Caribbean Island biodiversity hotspot: A review and a molecular phylogenetic perspective. *Bot Rev* 73:183–234.
- Fukami H, Omori M, Shimoike K, Hayashibara T, Hatta M (2003) Ecological and genetic aspects of reproductive isolation by different spawning times in *Acropora* corals. *Mar Biol* 142:679–684
- Galindo HM, Olson DB, Palumbi SR (2006) Seascape genetics: a coupled oceanographic-genetic model predicts population structure of Caribbean corals. *Curr Biol* 16:1622–1626
- Garcia Reyes J, Schizas N V. (2010) No two reefs are created equal: fine-scale population structure in the threatened coral species *Acropora palmata* and *A. cervicornis*. *Aquat Biol* 10:69–83
- Goreau TF (1959) The ecology of Jamaican coral reefs I. Species composition and zonation. *Ecology* 40:67–90
- Hardy OJ, Vekemans X (1999) Isolation by distance in a continuous population: reconciliation between spatial autocorrelation analysis and population genetics models. *Heredity (Edinb)* 83:145–154
- Hardy OJ, Vekemans X (2002) SPAGEDI: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Mol Ecol Notes* 2:618–620

- Harrison PL, Wallace CC (1990) Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. In: Dubinsky Z. (eds) Ecosystems of the world - Coral reefs. Elsevier, Amsterdam, pp 133–207
- Hayashibara T, Shimoike K, Kimura T, Hosaka S, Heyward AJ, Harrison PL, Kudo K, Omori M (1993) Patterns of coral spawning at Akajima Island, Japan. *Mar Ecol Prog Ser* 101:253–262
- Heck KL, McCoy ED (1978) Long-distance dispersal and the reef-building corals of the Eastern Pacific. *Mar Biol* 48:349–356
- Hedges SB, Díaz LM (2011.) The conservation status of amphibians in the West Indies. In Conservation of Caribbean Island Herpetofaunas. Volume 1: Conservation Biology and the Wider Caribbean Edited by: Hailey, A., Wilson, B. and Horrocks, J. 31–47. Brill, Leiden, the Netherlands
- Hellberg ME (2007) Footprints on water: The genetic wake of dispersal among reefs. *Coral Reefs* 26:463–473
- Hemond EM, Vollmer S V. (2010) Genetic diversity and connectivity in the threatened staghorn coral (*Acropora cervicornis*) in Florida. *PLoS One* 5:e8652
- Highsmith RC (1982) Reproduction by fragmentation in corals. *Mar Ecol Prog Ser* 7:207–226
- Hughes AR, Inouye BD, Johnson MTJ, Underwood N, Vellend M (2008) Ecological consequences of genetic diversity. *Ecol Lett* 11:609–623
- Jakobsson M, Rosenberg NA (2007) CLUMPP: A cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics* 23:1801–1806
- Japaud A, Bouchon C, Manceau J-L, Fauvelot C (2015) High clonality in *Acropora palmata* and *Acropora cervicornis* populations of Guadeloupe, French Lesser Antilles. *Mar Freshw Res* 66:847–851
- Japaud A, Fauvelot C, Bouchon C (2014) Unexpected high densities of the hybrid coral *Acropora prolifera* (Lamarck 1816) in Guadeloupe Island, Lesser Antilles. *Coral Reefs* 33:593
- Jost L (2008) GST and its relatives do not measure differentiation. *Mol Ecol* 17:4015–4026

- Latta SC (2012) Avian research in the Caribbean: past contributions and current priorities. *J Field Ornithol* 83:107–121
- Lirman D (2000) Fragmentation in the branching coral *Acropora palmata* (Lamarck): growth, survivorship, and reproduction of colonies and fragments. *J Exp Mar Bio Ecol* 251:41–57
- Lirman D, Schopmeyer S, Galvan V, et al (2014) Growth Dynamics of the Threatened Caribbean Staghorn Coral *Acropora cervicornis*: Influence of Host Genotype, Symbiont Identity, Colony Size, and Environmental Setting. *PLOS ONE* 9:e107253
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res* 27:209–220
- Mayr E (1963) *Animal Species and Evolution*. Cambridge: Harvard University Press. 797 pp.
- Mège P, Schizas N V., Garcia Reyes J, Hrbek T (2014) Genetic seascape of the threatened Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*, on the Puerto Rico Shelf. *Mar Ecol* 36:195–209
- Miller DJ, van Oppen MJH (2003) A “fair go” for coral hybridization. *Mol Ecol* 12:805–807
- Miller KJ, Ayre DJ (2004) The role of sexual and asexual reproduction in structuring high latitude populations of the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Heredity* 92:557–568
- Miller MW, Williams DE, Fisch J (2016) Genet-specific spawning patterns in *Acropora palmata*. *Coral Reefs* 35:1393–1398
- Miller WJ, Muller EM, Rogers CS, Waara R, Atkinson A, Whelan KRT, Patterson M, Witcher B (2009) Coral disease following massive bleaching in 2005 causes 60% decline in coral cover on reefs in the US Virgin Islands. *Coral Reefs* 28:925–937
- Palumbi SR (2003) Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecol Appl* 13:146–158
- Peakall R, Smouse PE (2006) GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol Ecol Notes* 6:288–295
- Peakall R, Smouse PE (2012) GenALEX 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* 28:2537–2539
- Postaire B, Gélin P, Bruggemann JH, Magalon H (2017) One species for one island? Unexpected

- diversity and weak connectivity in a widely distributed tropical hydrozoan. *Heredity* 118:385–394
- Precht WF, Bruckner AW, Aronson RB, Bruckner RJ (2002) Endangered acroporid corals of the Caribbean. *Coral Reefs* 21:41–42
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945–959
- Quinn NJ, Kojis BL (2005) Patterns of sexual recruitment of acroporid coral populations on the West Fore Reef at Discovery Bay, Jamaica. *Rev Biol Trop* 53:83–90
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Found Stat Comput Vienna, Austria ISBN 3-900051-07-0, URL <http://wwwR-project.org>
- Raymond M, Rousset F (1995) GENEPOP (Version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J Hered* 86:248–249
- Reusch TBH, Ehlers A, Hämmerli A, Worm B (2005) Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:2826–2831
- Ritson-Williams R, Paul VJ, Arnold SN, Steneck RS (2010) Larval settlement preferences and post-settlement survival of the threatened Caribbean corals *Acropora palmata* and *A. cervicornis*. *Coral Reefs* 29:71–81
- Rossetto M, Gross CL, Jones R, Hunter J. (2004). The impact of clonality on an endangered tree (*Elaeocarpus williamsianus* in a fragmented rainforest. *Biol Conserv* 117: 33–39
- Stoddart JA, Taylor JF (1988) Genotypic diversity: Estimation and prediction in samples. *Genetics* 118:705–711
- Sundqvist L, Keenan K, Zackrisson M, Prodöhl P, Kleinhan D (2016) Directional genetic differentiation and relative migration. *Ecol Evol* 6:3461–3475
- Vallejo-Marín M, Dorken ME, Barrett SCH (2010) The Ecological and Evolutionary Consequences of Clonality for Plant Mating. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 41:193–213
- van Loon EE, Cleary DFR, Fauvelot C (2007) ARES: Software to compare allelic richness between uneven samples. *Mol Ecol Notes* 7:579–582

- van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P (2004) MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol Ecol Notes* 4:535–538
- van Oppen MJH, Willis BL, van Vugt HWJA, Miller DJ (2000) Examination of species boundaries in the *Acropora cervicornis* group (Scleractinia, Cnidaria) using nuclear DNA sequence analyses. *Mol Ecol* 9:1363–1373
- Veron JEN (1995) Corals in space and time. The biogeography and evolution of the Scleractinia. London
- Veron JEN, Smith M (2000) Corals of the World: Volume 1. Townsville
- Vollmer S V., Palumbi SR (2002) Hybridization and the evolution of reef coral diversity. *Science* (80-) 296:2023–2025
- Vollmer S V., Palumbi SR (2007) Restricted gene flow in the Caribbean staghorn coral *Acropora cervicornis*: Implications for the recovery of endangered reefs. *J Hered* 98:40–50
- von der Heyden S, Beger M, Toonen RJ, van Herwerden L, Juinio-Meñez MA, Ravago-Gotanco R, Fauvelot C, Bernardi G (2014) The application of genetics to marine management and conservation: examples from the Indo-Pacific. *Bull Mar Sci* 90:123–158
- Wallace CC (1999) Staghorn Corals of the World: A Revision of the Coral Genus *Acropora* (Scleractinia; Astrocoeniina; Acroporidae) worldwide, with emphasis on morphology, phylogeny and biogeography.
- Weir BS (1996) Genetic Data Analysis II. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* (N Y) 38:1358–1370
- Williams DE, Miller MW (2005) Coral disease outbreak: pattern, prevalence and transmission in *Acropora cervicornis*. *Mar Ecol Prog Ser* 301:119–128
- Williams DE, Miller MW, Kramer KL (2008) Recruitment failure in Florida Keys *Acropora palmata*, a threatened Caribbean coral. *Coral Reefs* 27:697–705
- Willis BL, van Oppen MJH, Miller DJ, Vollmer SV, Ayre DJ (2006) The role of hybridization in the

evolution of reef corals. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 37:489-517

Wright S (1940) Breeding structure of populations in relation to speciation. *Am Nat* 74:232-248

Yeoh S-R, Dai C-F (2009) The production of sexual and asexual larvae within single broods of the scleractinian coral, *Pocillopora damicornis*. *Mar Biol* 157:351-359

Young CN, Schopmeyer SA, Lirman D (2012) A review of reef restoration and coral propagation using the threatened genus *Acropora* in the Caribbean and Western Atlantic. *Bull Mar Sci* 88:1075-1098

Figure captions

Fig. 1 Studied area and location of the 36 studied *Acropora palmata* stands (black dots). A: location of the Lesser Antilles within the Caribbean Sea, B: sampling locations in the Lesser Antilles, C: sampling locations in Guadeloupe Island

Fig. 2 Correspondence analysis representing individual *Acropora* colonies based on their genotypes obtained from the analysis of 14 microsatellite loci. Grey circles represent colonies morphologically identified as *A. prolifera* (Japaud et al. 2014), hashed circles labelled *Acropora prolifera** show colonies with percentage of membership to *A. palmata* cluster of less than 73% and hashed circles labelled *Acropora prolifera*** show three additional colonies removed based on their close vicinity to *A. prolifera* MLGs on the correspondence analysis. Black circles represent *A. palmata* colonies kept for all analyses.

Fig. 3 Sexual dynamics of 36 sampled *Acropora palmata* stands in the Lesser Antilles, analysed using 14 microsatellite loci and derived from their clonal structure, based on the combination of genotypic evenness (G_0/N_g) and genotypic diversity (G_0/G_E). Stands are divided as in Baums et al. (2006a) into four categories ranging from asexual to sexual to facilitate further discussion

Fig. 4 Relationship between genetic ($F_{ST}/1-F_{ST}$) and geographic (in km) distances estimated among *Acropora palmata* sampling sites. A: all sampling sites (34 sites), B: only sampling sites with $N > 10$ (27 sites), C: only sampled sites with $N > 20$ (11 sites)

Fig. 5 Principal Coordinates Analysis (PCoA) based on genetic similarities among sampled island populations of *Acropora palmata*, estimated through the analysis of 13 microsatellite loci

Fig. 6 Relationship between genetic ($F_{ST}/1-F_{ST}$) and geographic (in km) distances estimated among *A. palmata* sampled islands of the Lesser Antilles

Fig. 7 Spatial autocorrelogram based on Moran's I coefficients estimated over all microsatellite loci but Apal1490, among all sampled *Acropora palmata* colonies. Solid line = observed values,

Dotted lines = upper and lower limits of the 95% confidence interval of the Moran's I coefficients, obtained through permutations of the genotypes among distance classes

Fig. 8 Sea surface currents strengths and directions in the Lesser Antilles estimated during August and September over a 20-year period, from 1993 to 2012 using OSCAR (Ocean Surface Current Analysis Real-time) derived using quasi-linear and steady flow momentum equations. Horizontal velocity is directly estimated from sea surface height, surface vector wind and sea surface temperature. These data were collected from the various satellites and *in situ* instruments. The model formulation combines geostrophic, Ekman and Stommel shear dynamics, and a complementary term from the surface buoyancy gradient. Data are on a 1/3 degree grid with a 5-day resolution.

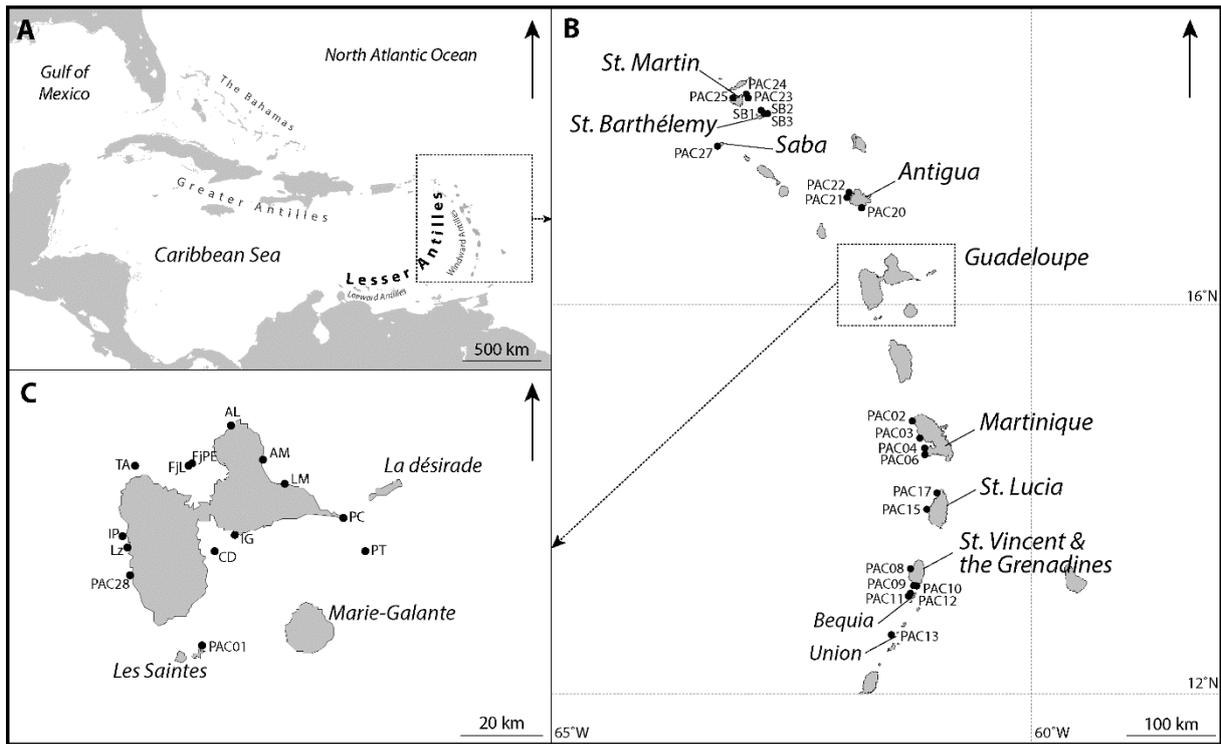


Figure 1

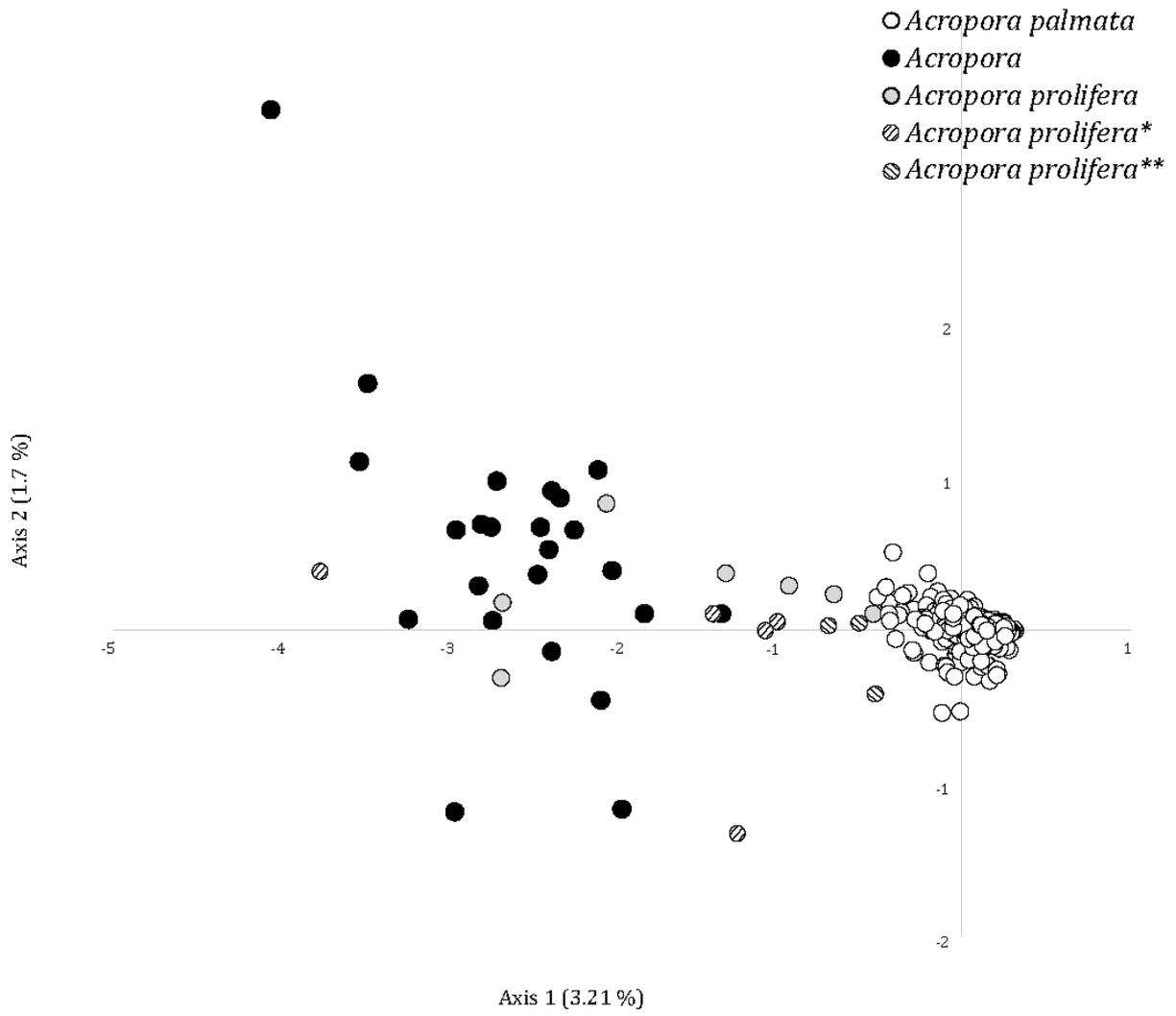


Figure 2

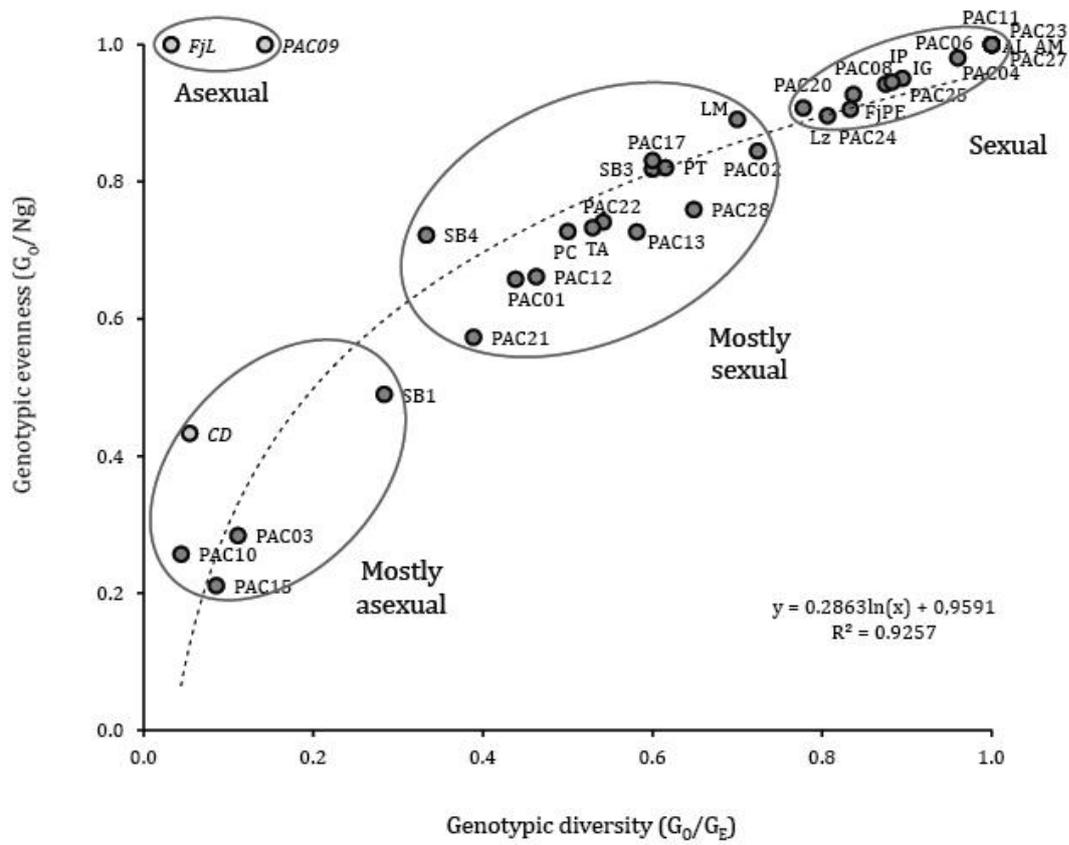


Figure 3

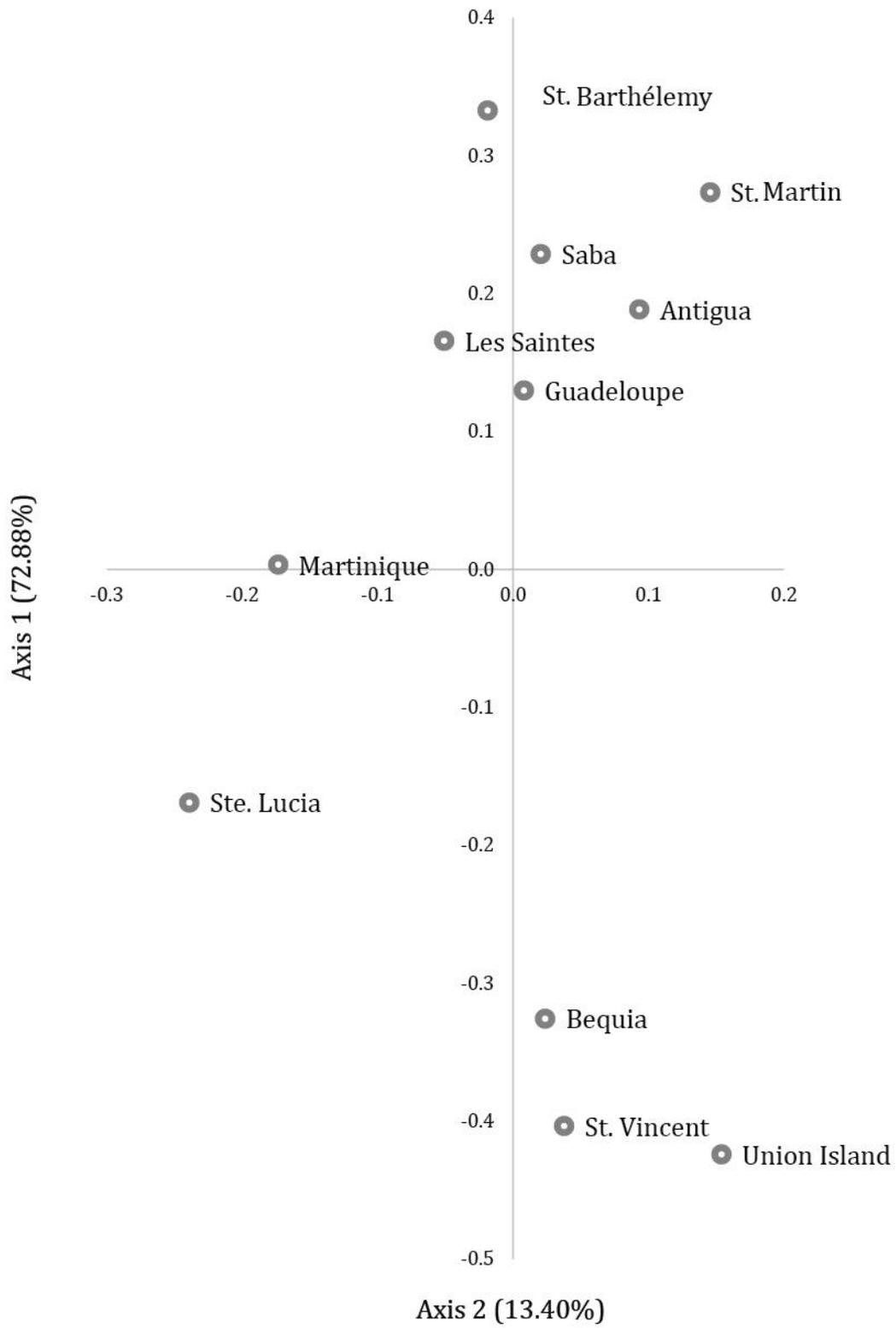


Figure 4

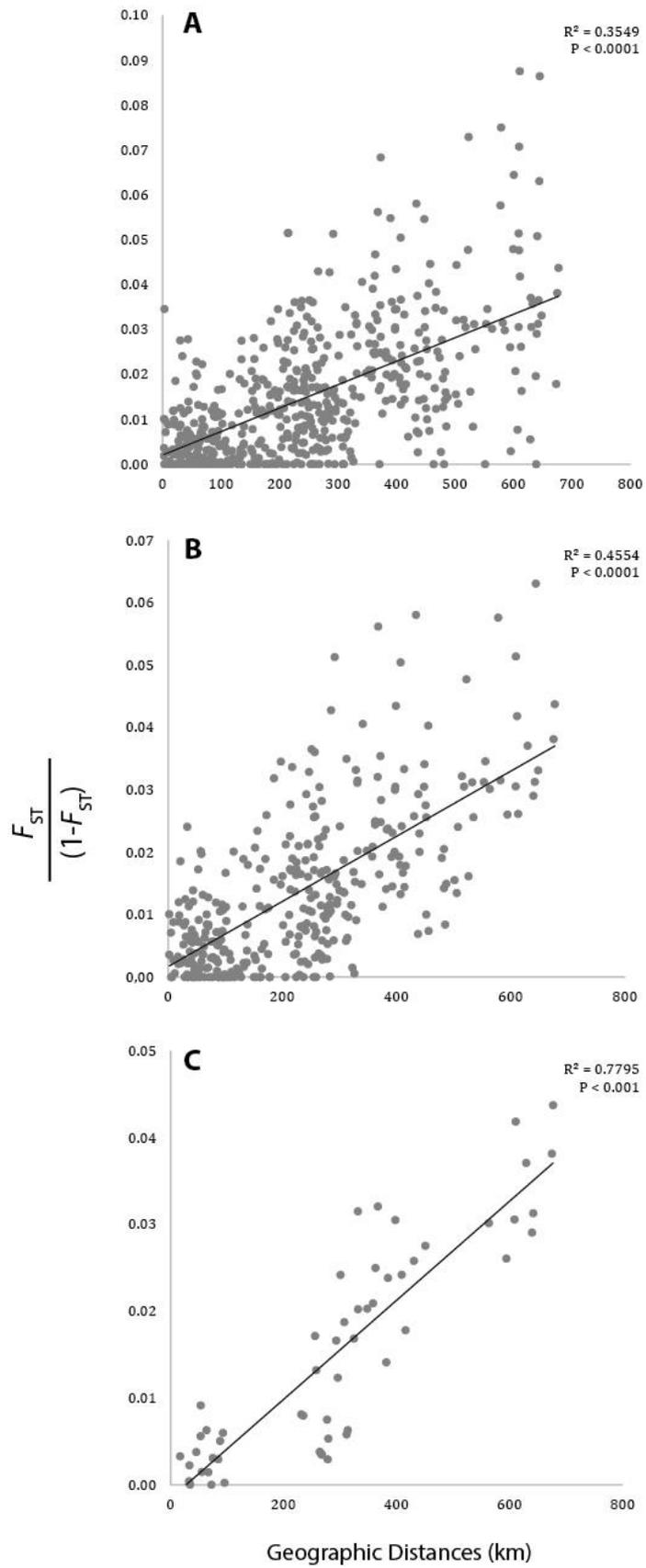


Figure 5

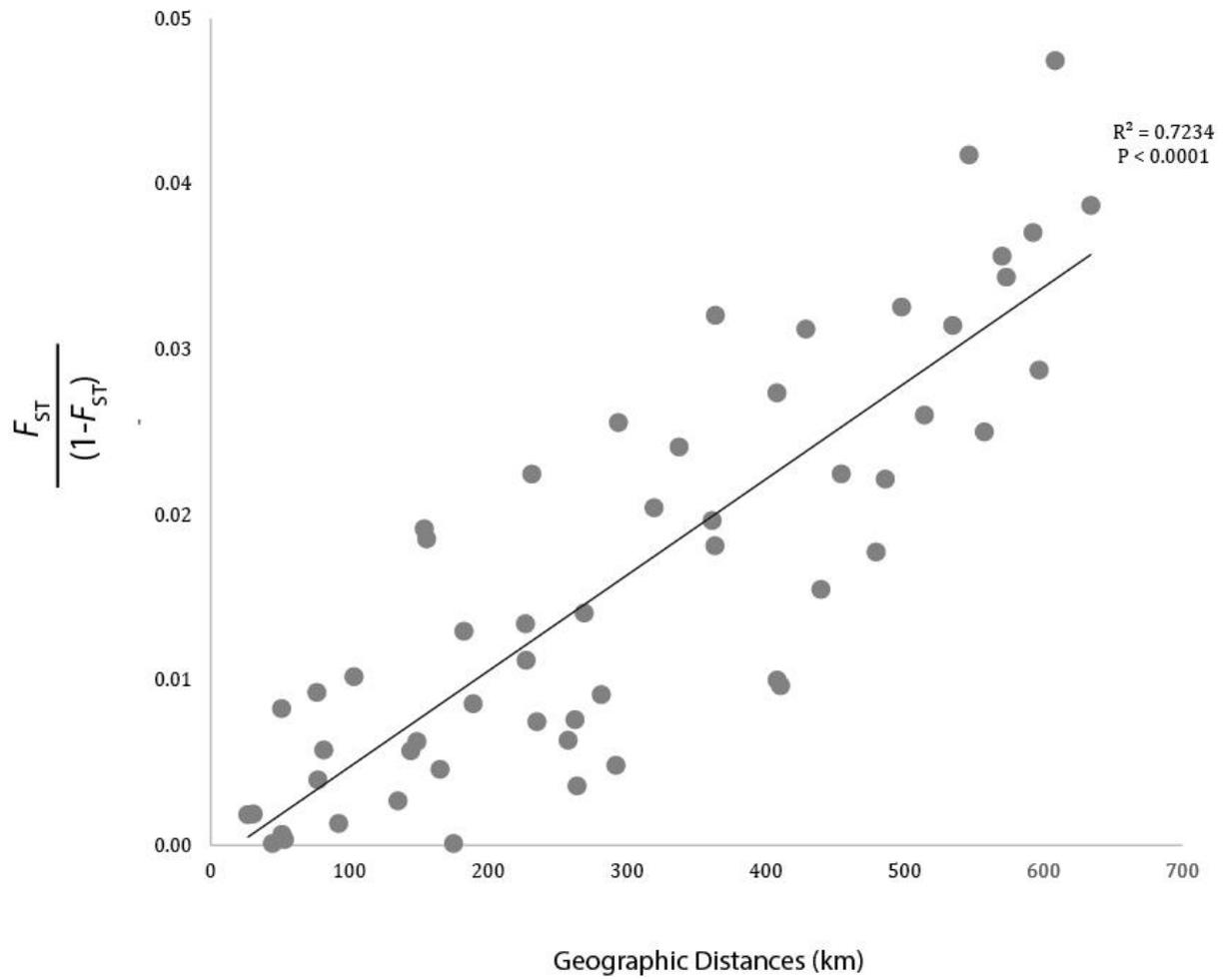


Figure 6

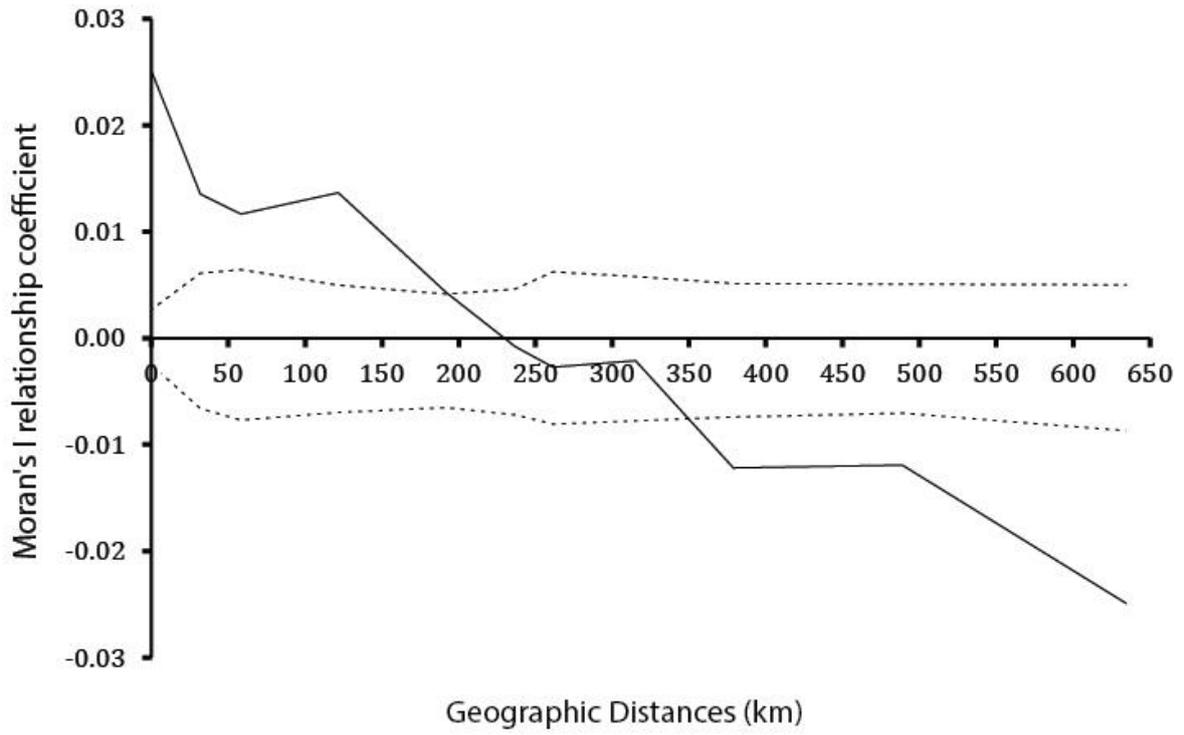


Figure 7

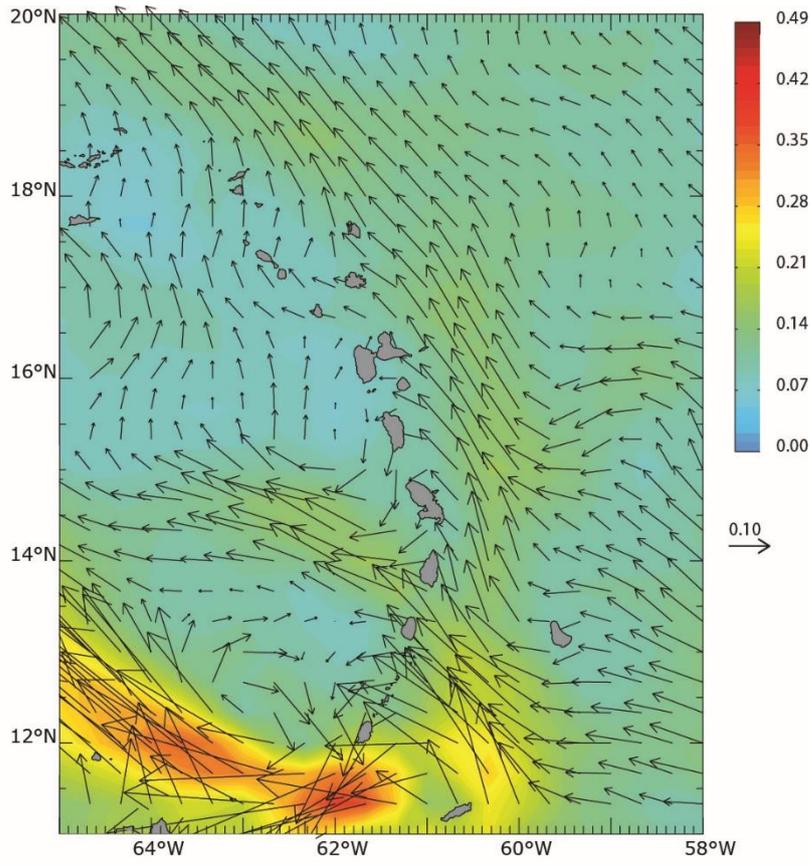


Figure 8

Table 1 Genetic diversity estimates in *Acropora palmata* stands sampled in the Lesser Antilles. *N*, Number of sampled colonies; *Ng*, Number of distinct multilocus genotypes (MLG); *Ng/N*, Genotypic richness; *G_o*, Observed genotypic diversity; *G_o/G_E*, Genotypic diversity with *G_E*, the expected genotypic diversity; *G_o/Ng*, Genotypic evenness; Cat, category in which each reef was classified based on the combination of *Ng/N* and *G_o/G_E* values: asexual (1), mostly asexual (2), mostly sexual (3), and sexual (4) (from Baums et al. 2006a)

Island	Site	Locality code	Latitude (N)	Longitude (W)	<i>N</i>	<i>Ng</i>	<i>Ng/N</i>	<i>G_o</i>	<i>G_o/G_E</i>	<i>G_o/Ng</i>	Cat
St. Martin		SM			102	97	0.97 ± 0.02	30.58 ± 13.35	0.93 ± 0.05	0.96 ± 0.03	
	Île Tintamarre I	PAC23	18°06'34"	62°58'51"	4	4	1.00	4.00	1.00	1.00	4
	Île Tintamarre II	PAC24	18°07'33"	62°58'21"	50	46	0.92	41.67	0.83	0.91	4
	Trou David	PAC25	18°04'24"	63°07'09"	48	47	0.98	46.08	0.96	0.98	4
St. Barthélemy		SB			47	28	0.59 ± 0.08	6.24 ± 1.41	0.41 ± 0.1	0.68 ± 0.1	
	Anse de Grand Cul-de-Sac	SB1	17°54'46"	62°47'59"	19	11	0.58	5.39	0.28	0.49	2
	Îlet Frégate	SB3	17°56'22"	62°49'55"	15	11	0.73	9.00	0.60	0.82	3
	Pointe Milou	SB4	17°54'50"	62°49'04"	13	6	0.46	4.33	0.33	0.72	3
Saba		Sa			39	39	1.00	39.00	1.00	1.00	
	Southeast coast	PAC27	17°37'04"	63°13'35"	39	39	1.00	39.00	1.00	1.00	4
Antigua		An			61	44	0.76 ± 0.05	10.14 ± 2.52	0.57 ± 0.12	0.74 ± 0.1	
	Nanton Point	PAC20	16°59'52"	61°45'37"	7	6	0.86	5.44	0.78	0.91	4
	Five Islands	PAC21	17°04'53"	61°54'50"	28	19	0.68	10.89	0.39	0.57	3
	Shipstern Point	PAC22	17°07'46"	61°53'31"	26	19	0.73	14.08	0.54	0.74	3
Guadeloupe		Gu			395	256	0.79 ± 0.08	17.86 ± 3.5	0.71 ± 0.08	0.89 ± 0.03	
	Anse à la Barque	PAC28	16°05'16"	61°46'14"	48	41	0.85	31.14	0.65	0.76	3
	Anse Laborde	AL	16°29'11"	61°29'50"	12	12	1.00	12.00	1.00	1.00	4
	Anse Maurice	AM	16°23'38"	61°24'13"	18	18	1.00	18.00	1.00	1.00	4
	Îlet Fajou I	FjL	16°21'16"	61°34'21"	31	1	0.03	1.00	0.03	1.00	1
	Îlet Fajou II	FjPE	16°21'35"	61°35'32"	42	39	0.93	36.75	0.88	0.94	4
	Îlet Gosier	IG	16°11'60"	61°29'20"	17	16	0.94	15.21	0.89	0.95	4
	Îlets de Pigeon	IP	16°10'00"	61°47'24"	15	14	0.93	13.24	0.88	0.95	4
	Le Moule	LM	16°20'05"	61°20'30"	14	11	0.79	9.80	0.70	0.89	3

	Pointe à Lézard	Lz	16°08'29"	61°46'47"	50	45	0.90	40.32	0.81	0.90	4
	Pointe des Châteaux	PC	16°15'00"	61°10'50"	16	11	0.69	8.00	0.50	0.73	3
	Îles de la Petite Terre	PT	16°10'36"	61°06'17"	16	12	0.75	9.85	0.62	0.82	3
	Tête à l'Anglais	TA	16°22'54"	61°45'50"	36	26	0.72	19.06	0.53	0.73	3
	<i>Caye à Dupont*</i>	<i>CD</i>	<i>16°09'26"</i>	<i>61°32'33"</i>	<i>80</i>	<i>10</i>	<i>0.13</i>	<i>4.33</i>	<i>0.05</i>	<i>0.43</i>	<i>2</i>
Les Saintes		LS			75	50	0.67	32.89	0.44	0.66	
	Pointe Zozio	PAC01	15°52'60"	61°34'15"	75	50	0.67	32.89	0.44	0.66	3
Martinique		Ma			70	53	0.81 ± 0.15	10.94 ± 3.76	0.71 ± 0.21	0.71 ± 0.17	
	Caye de la Perle	PAC02	14°50'27"	61°13'31"	21	18	0.86	15.21	0.72	0.84	3
	Les Roches Rouges	PAC03	14°38'15"	61°08'21"	23	9	0.39	2.56	0.11	0.28	2
	Îlet Ramier	PAC04	14°32'40"	61°04'50"	7	7	1.00	7.00	1.00	1.00	4
	Pointe Burgos	PAC06	14°29'28"	61°05'20"	19	19	1.00	19.00	1.00	1.00	4
St. Lucia		SL			60	30	0.56 ± 0.16	7.19 ± 3.61	0.34 ± 0.25	0.52 ± 0.31	
	Jambette Point	PAC15	13°51'39"	61°04'28"	42	17	0.40	3.59	0.09	0.21	2
	Pigeon Island	PAC17	14°05'31"	60°58'05"	18	13	0.72	10.80	0.60	0.83	3
St Vincent		SV			83	44	0.41 ± 0.25	12.28 ± 11.02	0.34 ± 0.25	0.73 ± 0.24	
	Châteaubelair Island	PAC08	13°17'58"	61°14'54"	41	37	0.90	34.31	0.84	0.93	4
	Duvernette Island	PAC09	13°07'36"	61°12'29"	7	1	0.14	1.00	0.14	1.00	1
	Blue Lagoon	PAC10	13°07'33"	61°11'40"	35	6	0.17	1.54	0.04	0.26	2
Bequia		Be			52	37	0.85 ± 0.15	12.57 ± 10.57	0.73 ± 0.27	0.83 ± 0.17	
	Ships Stern	PAC11	12°59'43"	61°16'29"	2	2	1.00	2.00	1.00	1.00	4
	Wash Rock	PAC12	13°00'44"	61°14'59"	50	35	0.70	23.15	0.46	0.66	3
Union		Un			50	40	0.80	29.07	0.58	0.73	
	Rapid Point	PAC13	12°36'43"	61°27'08"	50	40	0.80	29.07	0.58	0.73	3
Total	Means ± SEs				1034	718	0.75 ± 0.04	16.47 ± 2.29	0.64 ± 0.05	0.79 ± 0.04	

Table 2 Pairwise genetic (lower as pairwise- F_{ST}) and geographic distance (upper, in km) matrices among sampling sites. Pairwise- F_{ST} were estimated using the ENA method provided in FREENA software. Significant pairwise- F_{ST} are indicated in bold (the H_0 hypothesis $F_{ST} = 0$ was rejected if the 95% confidence interval obtained through bootstrap resampling over loci did not include zero). Cells highlighted in grey indicate within island comparisons

Site	St. Martin			St. Barthélemy			Saba	Antigua			Guadeloupe					Sainte			Martinique			Ste. Lucia		St Vincent		Bequia		Union						
	PAC2 4	PAC2 46	PAC2 47	SB1 11	SB3 11	SB4 6	PAC2 39	PAC2 6	PAC2 19	PAC2 19	AL 12	AM 18	CD 10	Fj 40	IG 16	IP 14	LM 11	Lz 45	PAC2 41	PC 11	PT 12	TA 26	PAC01 50	PACO 18	PACO 9	PACO 7	PACO 19	PAC1 17	PAC1 13	PACO 37	PAC10 7	PAC1 2	PAC1 35	PAC1 40
PAC23	-	3	16	29	25	28	64	183	162	162	275	243	258	317	253	309	266	266	268	283	294	242	310	436	464	476	481	551	531	607	629	639	638	673
PAC24	0.000	-	17	31	27	30	67	184	162	162	277	245	259	319	255	310	268	268	270	285	296	244	312	438	465	477	483	553	532	609	630	641	640	675
PAC25	0.000	0.003	-	45	40	43	56	199	178	178	279	251	270	329	257	321	270	278	272	296	308	246	314	440	468	480	485	555	535	611	633	643	642	677
SB1	0.000	0.006	0.002	-	5	2	60	154	133	133	246	214	229	288	224	279	237	237	239	254	265	213	281	407	434	447	452	522	502	578	600	610	609	644
SB3	0.000	0.005	0.003	0.007	-	3	56	159	138	138	250	218	233	292	228	283	241	241	243	258	269	217	285	411	438	450	456	526	506	582	603	614	613	648
SB4	0.002	0.027	0.027	0.002	0.033	-	58	156	135	135	247	215	229	289	225	280	238	238	240	255	266	214	282	408	435	447	453	523	502	579	600	611	610	645
PAC27	0.000	0.001	0.001	0.004	0.000	0.022	-	185	164	164	232	237	256	283	233	290	222	264	225	282	293	213	266	393	420	432	438	508	487	563	585	595	594	629
PAC20	0.013	0.002	0.001	0.008	0.01	0.027	0.000	-	23	27	104	68	82	141	78	133	95	91	97	108	119	68	139	263	290	303	308	378	358	436	458	468	467	502
PAC21	0.000	0.000	0.000	0.002	0.002	0.023	0.004	0.000	-	5	117	84	99	158	95	150	107	108	110	124	136	84	151	278	305	317	323	393	372	448	470	480	479	514
PAC22	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.027	0.001	0.004	0.000	-	120	88	103	162	98	154	111	111	113	128	139	87	155	281	309	321	326	396	376	452	474	484	483	518
AL	0.019	0.02	0.010	0.02	0.01	0.049	0.01	0.022	0.007	0.000	-	68	87	51	51	58	9	96	7	88	93	36	35	161	188	200	206	276	255	332	353	364	363	398
AM	0.000	0.007	0.006	0.006	0.01	0.030	0.00	0.001	0.000	0.000	0.009	-	19	79	19	70	59	28	61	45	57	34	97	200	228	240	245	315	295	373	397	407	406	455
CD	0.017	0.02	0.014	0.017	0.03	0.049	0.02	0.006	0.012	0.007	0.024	0.017	-	63	38	55	78	9	80	31	42	53	82	185	212	224	230	300	279	357	382	392	391	440
Fj	0.000	0.01	0.01	0.01	0.02	0.035	0.008	0.000	0.007	0.004	0.002	0.002	0.018	-	97	8	61	54	58	43	48	87	31	159	186	198	204	274	253	329	351	361	360	396
IG	0.000	0.000	0.006	0.004	0.005	0.025	0.002	0.000	0.000	0.000	0.012	0.006	0.010	-	-	89.0	42	47	44	64	76	20	86	212	239	251	257	327	307	383	404	415	414	449
IP	0.000	0.010	0.011	0.011	0.000	0.014	0.006	0.003	0.000	0.003	0.013	0.000	0.011	0.005	0.000	-	68	46	65	34	42	94	38	161	188	200	205	276	255	331	353	363	362	397
LM	0.013	0.011	0.003	0.000	0.018	0.016	0.014	0.016	0.004	0.001	0.019	0.000	0.003	0.014	0.007	0.010	-	86	2	97	102	27	44	170	198	210	215	285	265	341	363	373	372	407
Lz	0.000	0.003	0.003	0.008	0.007	0.035	0.004	0.000	0.000	0.000	0.008	0.003	0.004	0.004	0.000	0.001	0.005	-	89	21	33	61	72	176	203	215	221	291	270	348	372	383	382	431
PAC28	0.006	0.007	0.005	0.011	0.013	0.020	0.00	0.000	0.000	0.001	0.008	0.002	0.01	0.006	0.000	0.004	0.009	0.000	-	95	100	29	42	168	195	207	213	283	263	339	360	371	370	405
PC	0.000	0.003	0.010	0.002	0.009	0.028	0.000	0.000	0.003	0.000	0.013	0.006	0.000	0.007	0.000	0.007	0.010	0.000	0.000	-	12	79	59	157	184	196	202	272	251	329	353	364	363	413
PT	0.003	0.010	0.012	0.027	0.025	0.031	0.015	0.005	0.001	0.000	0.007	0.009	0.003	0.005	0.000	0.000	0.011	0.002	0.000	0.00	-	91	64	152	180	192	197	267	247	325	349	359	358	409
TA	0.000	0.012	0.01	0.03	0.02	0.04	0.01	0.009	0.007	0.008	0.02	0.006	0.010	0.003	0.006	0.008	0.009	0.000	0.006	0.00	0.001	-	71	197	224	237	242	312	292	368	390	400	399	434
PAC01	0.000	0.006	0.006	0.010	0.011	0.026	0.004	0.005	0.003	0.000	0.004	0.003	0.008	0.005	0.001	0.004	0.012	0.000	0.00	0.00	0.003	0.006	-	130	157	170	175	245	225	301	323	333	332	367
PAC02	0.003	0.02	0.01	0.016	0.022	0.01	0.017	0.01	0.01	0.03	0.01	0.01	0.03	0.01	0.010	0.011	0.019	0.01	0.00	0.02	0.02	0.011	-	27	39	45	115	94	172	197	207	206	257	
PAC03	0.000	0.01	0.012	0.007	0.01	0.02	0.006	0.010	0.006	0.004	0.010	0.000	0.02	0.005	0.005	0.000	0.026	0.004	0.002	0.00	0.015	0.017	0.001	0.002	-	12	18	88	67	153	173	188	186	238
PAC04	0.003	0.02	0.013	0.014	0.012	0.05	0.010	0.028	0.007	0.003	0.008	0.003	0.034	0.009	0.009	0.011	0.025	0.006	0.012	0.01	0.027	0.016	0.012	0.000	0.000	-	6	77	56	145	163	180	176	230
PAC06	0.000	0.01	0.008	0.010	0.007	0.019	0.007	0.000	0.002	0.001	0.002	0.000	0.02	0.000	0.003	0.000	0.017	0.004	0.006	0.00	0.008	0.015	0.004	0.006	0.000	0.000	-	70	50	140	158	174	171	224
PAC15	0.000	0.03	0.03	0.04	0.01	0.068	0.02	0.024	0.02	0.02	0.010	0.014	0.03	0.009	0.015	0.009	0.04	0.01	0.02	0.01	0.02	0.016	0.016	0.02	0.011	0.006	0.002	-	30	71	88	105	102	155
PAC17	0.008	0.03	0.02	0.015	0.013	0.042	0.015	0.029	0.02	0.011	0.01	0.01	0.04	0.01	0.013	0.019	0.021	0.01	0.02	0.02	0.03	0.03	0.017	0.011	0.001	0.000	0.006	0.01	-	101	119	135	132	185
PAC08	0.008	0.03	0.04	0.05	0.03	0.07	0.02	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01	0.05	0.02	0.02	0.03	0.03	0.02	0.03	0.01	0.03	0.01	0.024	0.02	0.016	0.012	0.01	0.008	0.016	-	24	35	34	85
PAC10	0.005	0.03	0.03	0.046	0.020	0.061	0.02	0.043	0.024	0.023	0.033	0.024	0.052	0.026	0.019	0.021	0.040	0.017	0.03	0.02	0.026	0.020	0.028	0.011	0.018	0.000	0.013	0.013	0.003	0.000	-	18	14	68
PAC11	0.000	0.04	0.035	0.045	0.016	0.080	0.003	0.037	0.033	0.016	0.035	0.035	0.033	0.021	0.021	0.026	0.064	0.020	0.032	0.00	0.045	0.038	0.026	0.022	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.012	-	4	50	
PAC12	0.019	0.02	0.03	0.04	0.02	0.06	0.02	0.03	0.01	0.02	0.01	0.01	0.04	0.01	0.014	0.02	0.03	0.01	0.02	0.01	0.02	0.020	0.02	0.012	0.01	0.011	0.01	0.01	0.002	0.000	0.010	-	54	
PAC13	0.018	0.03	0.04	0.05	0.03	0.08	0.03	0.031	0.03	0.03	0.03	0.02	0.05	0.02	0.03	0.02	0.04	0.02	0.03	0.01	0.02	0.031	0.013	0.013	0.016	0.01	0.03	0.003	0.007	0.000	0.000	0.00	-	

Table 3 Pairwise genetic (lower as pairwise- F_{ST}) and geographic distance (upper, in km) matrices among islands. Pairwise- F_{ST} were estimated using the ENA method provided in FREENA software. Significant pairwise- F_{ST} are indicated in bold (the H_0 hypothesis $F_{ST} = 0$ was rejected if the 95% confidence interval obtained through bootstrap resampling over loci did not include zero)

		SM	SB	Sa	An	Gu	LS	Ma	SL	SV	Be	Un
St. Martin	SM	0	31	53	175	257	292	440	514	573	597	634
St. Barthélemy	SB	0.002	0	52	144	227	263	411	486	546	570	608
Saba	Sa	0.000	0.001	0	165	235	264	408	479	535	557	592
Antigua	An	0.000	0.006	0.005	0	92	135	281	361	429	454	498
Guadeloupe	Gu	0.006	0.011	0.007	0.001	0	45	189	269	337	363	408
Les Saintes	LS	0.005	0.008	0.004	0.003	0.000	0	149	227	294	319	364
Martinique	Ma	0.015	0.010	0.010	0.009	0.008	0.006	0	82	156	182	231
St. Lucia	SL	0.025	0.022	0.017	0.019	0.014	0.013	0.006	0	77	103	154
St. Vincent	SV	0.033	0.040	0.030	0.030	0.024	0.025	0.018	0.009	0	27	77
Bequia	Be	0.028	0.034	0.024	0.022	0.018	0.020	0.013	0.010	0.002	0	51
Union	Un	0.037	0.045	0.036	0.032	0.027	0.031	0.022	0.019	0.004	0.008	0

Table 4 Estimated direction of gene flow in *A. palmata* along the Lesser Antilles. Lower matrix: relative directional migration coefficients among islands, based on the Jost's D index (D_M) (significant relative coefficient indicated in bold). Upper matrix: schematic representation of the relative directional migration coefficients: positive values indicate northward gene flow and are represented as ▲ (n = 36), negative values indicate southward gene flow and are represented as ▼ (n = 19)

		SM	SB	Sa	An	Gu	LS	Ma	SL	SV	Be	Un
St. Martin	SM		▼	▼	▲	▼	▲	▼	▼	▲	▲	▲
St. Barthélemy	SB	-0.019		▼	▲	▼	▲	▼	▼	▲	▲	▲
Saba	Sa	-0.163	-0.063		▲	▲	▲	▼	▼	▲	▲	▲
Antigua	An	0.024	0.039	0.222		▼	▲	▼	▼	▲	▲	▲
Guadeloupe	Gu	-0.194	-0.035	0.011	-0.465		▲	▲	▼	▲	▲	▲
Les Saintes	LS	0.209	0.006	0.138	0.102	0.402		▼	▼	▲	▲	▲
Martinique	Ma	-0.086	-0.065	-0.058	-0.102	0.052	-0.114		▲	▲	▲	▲
St. Lucia	SL	-0.055	-0.035	-0.076	-0.041	-0.048	-0.085	0.074		▲	▲	▲
St. Vincent	SV	0.028	0.009	0.122	0.073	0.238	0.208	0.219	0.207		▼	▲
Bequia	Be	0.008	0.006	0.051	0.060	0.147	0.085	0.139	0.047	-0.009		▼
Union	Un	0.081	0.036	0.135	0.100	0.165	0.111	0.134	0.065	0.084	-0.001	

Résumé

Les récifs coralliens qui présentent une forte biodiversité sont aujourd'hui menacés. Les coraux branchus, tels que les *Acropora*, sont largement responsables de la complexité structurelle des récifs qui fournissent des abris à une part importante de la faune récifale et protègent de l'érosion les écosystèmes littoraux et les infrastructures humaines côtières. Les deux seules espèces du genre *Acropora* (*A. palmata* et *A. cervicornis*) participant à la structure des récifs caraïbes sont aujourd'hui considérées « en danger critique d'extinction ». Il est ainsi crucial d'estimer les capacités de résilience des populations d'*Acropora* pour définir des méthodes de conservation adaptées, notamment dans la région peu étudiée des Petites Antilles. L'espèce *A. cervicornis* a été peu retrouvée et des colonies de l'hybride *A. prolifera* ont été observées. Par comparaison aux autres populations caraïbes, une plus faible diversité génétique a été observée dans les Petites Antilles. Un modèle d'isolement génétique par la distance, une connectivité limitée et un flux génique probablement orienté du sud vers le nord ont été révélés. Les efforts de conservation de ces populations devraient être réalisés localement, en favorisant les populations au sud des Petites Antilles. Par ailleurs, l'étude des communautés d'algues (*Symbiodinium sp.*) qui vivent en symbiose avec ces coraux a révélé une association dominante avec le sous-clade A3 et des variations importantes en densité de symbiontes. Enfin, la culture de boutures de ces coraux s'est révélée réalisable sans pour autant présager que les colonies une fois transplantées peuvent se maintenir et participer aux événements de reproduction.

Mots-clés : *Acropora palmata*, *Acropora cervicornis*, espèces menacées, *Symbiodinium*, Petites Antilles, hybridation, génétique des populations, culture de coraux

Abstract

Coral reefs which present a high biodiversity are threatened. Branching corals such as *Acropora* species are highly responsible for the structural complexity of coral reefs providing habitats for an important part of the reef fauna and protection for littoral ecosystems and human infrastructures against erosion. The two Caribbean *Acropora* species (*A. palmata* and *A. cervicornis*) are nowadays critically endangered. That is why it is crucial to estimate resilience capacities of *Acropora* populations to define appropriate conservation strategies, particularly in the Lesser Antilles region that is poorly studied. *A. cervicornis* populations revealed to be in decline. That favoured hybridization between *A. palmata* and *A. cervicornis* species. This hybrid was described as *A. prolifera* (Lamarck, 1816). In comparison with other Caribbean populations, *A. cervicornis* and *A. palmata* presented a lower genetic diversity in the Lesser Antilles. An isolation by distance pattern, a limited connectivity and a likely northward genic flow were revealed. Conservation efforts for these populations would be realized at a local scale, favouring southward populations of the Lesser Antilles. The study of symbiotic algal communities of these corals revealed a dominant association with the A3 sub-clade and important variations in the density of symbionts. Finally, the culture of coral fragments seems to be possible even if it does not prove that colonies could be maintained and participate to reproduction events after transplantation.

Key-words: *Acropora palmata*, *Acropora cervicornis*, threatened species, *Symbiodinium*, Lesser Antilles, hybridization, population genetics, coral culture