

Université de La Réunion

École Doctorale Sciences, Technologies, Santé (ED 542)

UMR Ecologie mariNe TROPicale des océans Pacifique et IndiEn (ENTROPIE)

Thèse

Présentée pour l'obtention du grade de docteur de l'Université de La Réunion

Discipline : Biologie et écologie marines

Écologie des écosystèmes coralliens mésophotiques à La Réunion : structure des communautés macro-benthiques, processus démographiques et connectivité des coraux, et implications pour la conservation

Ludovic HOARAU



Soutenue le 4 octobre 2024 à l'Université de La Réunion devant le jury composé de :

Maggy NUGUES	MCF HDR EPHE, UAR CRIOBE, Perpignan	Rapporteuse
Thierry PEREZ	DR CNRS, UMR IMBE, Marseille	Rapporteur
Henrich BRUGGEMANN	PR Université de La Réunion, UMR ENTROPIE, La Réunion	Examineur/Président du jury
Valériano PARRAVICINI	DR EPHE, UAR CRIOBE, Perpignan	Examineur
Priscille LABARRERE	Grand Port Maritime De La Réunion, La Réunion	Co-Encadrante
Lucie PENIN	MCF Université de La Réunion, UMR ENTROPIE, La Réunion	Co-Encadrante
Mehdi ADJEROUD	DR IRD, UMR ENTROPIE, Perpignan	Directeur de thèse

"The feeling of awed wonder that science can give us is one of the highest experiences of which the human psyche is capable. It is a deep aesthetic passion to rank with the finest that music and poetry can deliver"

Richard Dawkins

Résumé

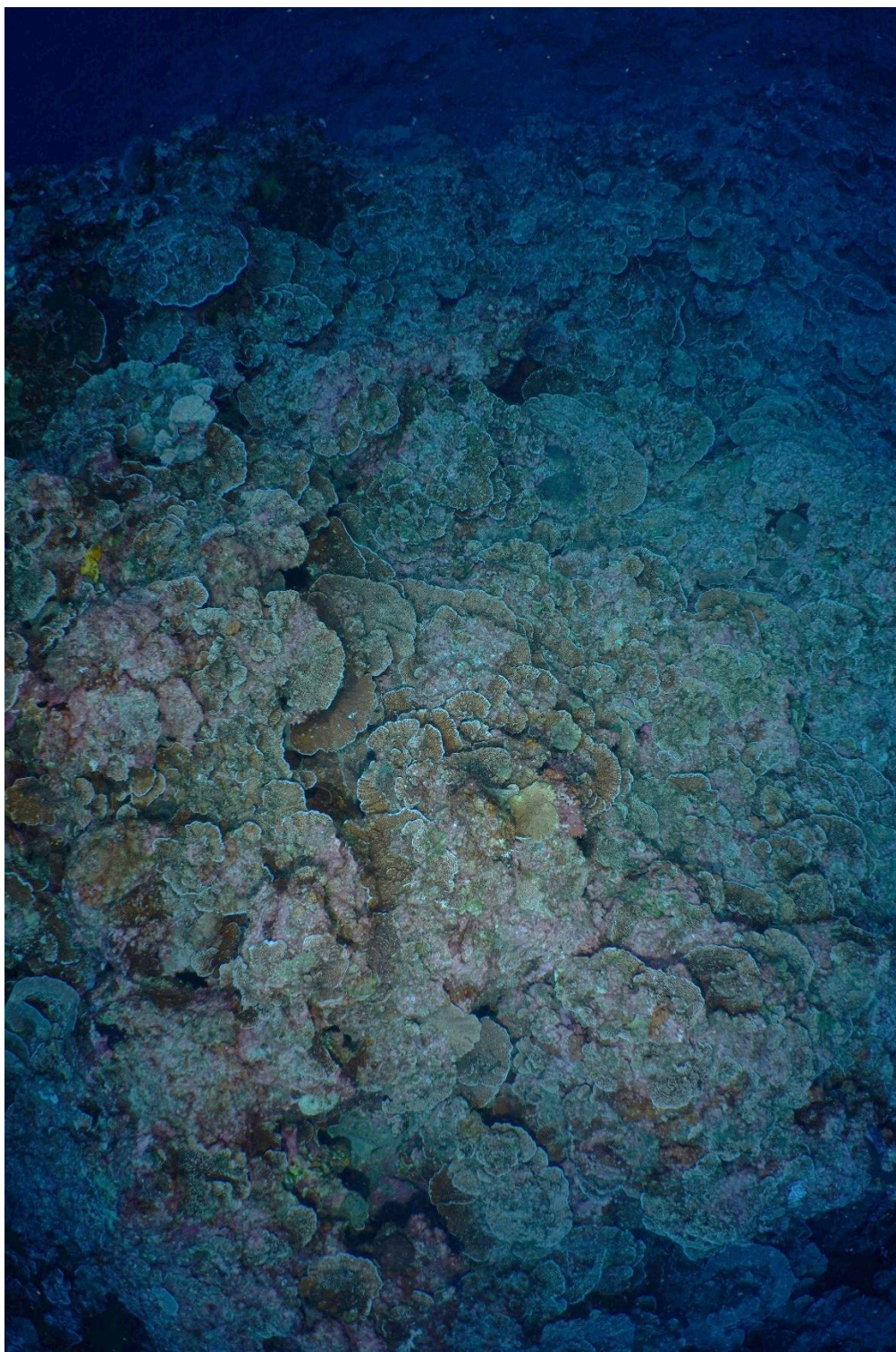
Les récifs coralliens sont les écosystèmes hébergeant la plus forte biodiversité de la planète et sont essentiels pour des millions de personnes à travers le monde. Cependant, sous l'action des effets du changement climatique et de diverses perturbations et stress d'origine anthropique, ces écosystèmes se dégradent inexorablement. Bien que peu étudiés, les écosystèmes coralliens mésophotiques (ECMs), qui s'étendent de 30 à 150 m de profondeur environ, présentent une distribution géographique étendue à travers le globe et sont d'une importance écologique cruciale pour le fonctionnement des écosystèmes coralliens. L'intérêt récent pour ces écosystèmes est notamment dû au potentiel refuge des ECMs qui pourraient constituer une source de propagules pour repeupler les récifs dégradés. Dans ce contexte, il apparaît primordial de caractériser les ECMs encore inexplorés et d'évaluer leur rôle potentiel de refuges. Ce travail de thèse a donc examiné la variation des communautés macro-benthiques et notamment des coraux scléactiniaires sur un large gradient de profondeur (15–95 m) sur dix sites répartis sur quatre zones (i.e. le récif corallien, le plateau insulaire étendu, la zone portuaire et les coulées de lave volcanique) autour de La Réunion. Les résultats révèlent une forte hétérogénéité spatiale des communautés benthiques et coralliennes des ECMs, ainsi qu'une zonation verticale marquée sur les quatre zones de l'île. Une transition des communautés dépendantes de la lumière vers des organismes hétérotrophes se produit entre les zones peu profondes et mésophotiques supérieures (30–45 m), et un changement significatif se manifeste dans la zone mésophotique inférieure (60–75 m), constituant des habitats diversifiés et uniques. Le recrutement corallien, processus démographique essentiel pour le maintien des communautés coralliennes, a également été étudié. Les résultats montrent une diminution marquée du taux de recrutement dans les ECMs, avec une composition des recrues variable selon la profondeur. La zone supérieure des ECMs (45 m) constitue des refuges substantiels pour les coraux de la famille des Pocilloporidae qui dominent en zone peu profonde (15 m), tandis que la zone inférieure des ECMs (75 m) est importante pour d'autres familles de coraux. La connectivité génétique de deux espèces coralliennes a été évaluée à différentes profondeurs et sites. Les coraux *Pocillopora verrucosa*, généralistes de profondeur et dominant sur les sites peu profonds, et *Pachyseris speciosa*, plus inféodé aux ECMs avec des recouvrements parfois importants, présentent une faible différenciation génétique verticale et horizontale et par conséquent une connectivité substantielle à ces échelles. Les résultats suggèrent que les populations peu profondes de *P. verrucosa* et de *P. speciosa* pourraient bénéficier des larves des ECMs, confirmant leur rôle de refuge reproductif et le potentiel de recolonisation des récifs dégradés. Au Port de La Réunion, des communautés macro-benthiques variées associées à une forte biodiversité ont été observées. Les suivis dans la zone mésophotique (45–95 m) mettent en lumière des communautés diversifiées de cnidaires à haute complexité structurale formant spécifiquement des forêts animales marines et soulignant le potentiel refuge de ces zones pour des espèces menacées. Dans l'ensemble, cette thèse enrichit les connaissances sur les ECMs à La Réunion, démontre le potentiel de cette région pour développer les études sur ces écosystèmes, et constitue une base quantitative robuste pour des études futures. Ce travail de thèse montre également que les ECMs doivent être intégrés dans les plans de gestion et de conservation des écosystèmes coralliens et habitats non récifaux à l'échelle de l'île. Face à l'avenir incertain des récifs coralliens en raison du changement climatique et autres perturbations d'origine anthropique, les ECMs pourraient jouer un rôle écologique crucial dans la résilience de l'écosystème corallien.

Mots clés : Récifs coralliens, écosystèmes coralliens mésophotiques, communautés benthiques, coraux scléactiniaires, zonation bathymétrique, recrutement corallien, connectivité génétique, refuge spatial, conservation, La Réunion

Abstract

Coral reefs are the ecosystems with the highest biodiversity on the planet and are crucial for millions of people worldwide. However, under the effects of climate change and various anthropogenic disturbances and stresses, these ecosystems are inexorably degrading. Although poorly studied, deep parts of coral reefs, specifically mesophotic coral ecosystems (MCEs; 30–150 m), have a widespread geographical distribution and play a crucial ecological role in the functioning and dynamics of coral reef ecosystems. Recent interest in these ecosystems is largely attributed to the potential of MCEs to serve as refuges that could provide propagules to repopulate degraded reefs. In this context, it is essential to characterize unexplored MCEs and assess their potential role as refuges for shallow-water habitats. This thesis examined the variation in macro-benthic communities, including scleractinian corals, across a broad depth gradient (15–95 m) at ten sites across four environmental zones around Reunion Island. The results reveal significant spatial heterogeneity in benthic and coral communities within MCEs in Reunion Island, as well as pronounced vertical zonation across the island's four zones (i.e. the coral reef, the extended insular shelf, the harbor zone, and volcanic lava flows). A transition from light-dependent communities to heterotrophic organisms occurs between shallow and upper mesophotic zones (30–45 m), with a significant community shift in the lower mesophotic zone (60–75 m), supporting diverse and unique MCEs. Coral recruitment, an essential demographic process for the maintenance of coral communities, was also studied. The results show a marked decrease in recruitment rates in MCEs, with varying recruit compositions by depth. The upper MCE zone (45 m) provides substantial refuges for Pocilloporidae corals, which dominate in shallow waters (15 m), while the lower MCE zone (75 m) is important for other coral families. Genetic connectivity of two broadcast spawner coral species with contrasting vertical distributions was assessed at different depths and sites. *Pocillopora verrucosa*, a depth-generalist dominant species at shallow sites, and *Pachyseris speciosa*, more associated with MCEs, sometimes forming significant cover in MCEs, both exhibit low vertical and horizontal genetic differentiation and consequently substantial connectivity at these scales. These findings suggest that shallow populations of *P. verrucosa* and *P. speciosa* could benefit from MCEs larvae, confirming their role as reproductive refuges and their potential for reef recolonization. In the port of Reunion Island, diverse macro-benthic communities with high biodiversity were observed despite the dominance of soft substrates. Surveys in the mesophotic zone (45–95 m) highlight diverse cnidarian communities with high structural complexity, specifically forming marine animal forests and underscoring the potential of these areas as ecological corridors and refuges for threatened species. Overall, this thesis enhances the knowledge of MCEs in Reunion Island, demonstrates the potential of the region for advancing studies on these ecosystems, and provides a robust quantitative foundation for future research. This work also shows that should be integrated into management and conservation plans for coral reef and non-reef ecosystems at the island scale. Given the uncertain future of coral reefs due to climate change and other anthropogenic disturbances, MCEs could play a critical ecological role in the resilience of coral reef ecosystems.

Keywords: Coral reefs, mesophotic coral ecosystems, benthic communities, scleractinian corals, quantitative ecology, bathymetric zonation, coral recruitment, genetic connectivity, spatial refuge, conservation, Reunion Island



Première plongée sur le site de la Coulée 1977 à Sainte-Rose à 65 m de profondeur dominé par les coraux laminaires *Leptoseris* spp. © ECOMER Hendrik Sauvignat

Remerciements

La réalisation de ce doctorat a été une véritable expédition, aussi fascinante et profonde que l’exploration de la zone crépusculaire, enrichissant mon esprit, mon cœur et mon âme. Cette aventure n’aurait pas été possible sans le soutien précieux de nombreuses personnes. Je tiens à exprimer ma profonde gratitude envers tous ceux qui ont éclairé ce voyage, qu’ils aient contribué directement ou indirectement à ce parcours inoubliable.

Je tiens tout d’abord à remercier ma direction de thèse, me encadrants Priscille Labarrère, Lucie Penin et Mehdi Adjeroud. Merci à tous les trois de m’avoir fait confiance tout le long de cette thèse et de m’avoir permis de développer une grande autonomie. Priscille, merci de m’avoir donné cette opportunité de travailler pour le Grand Port et de m’avoir laissé cette liberté dans mes recherches. Lucie, merci de m’avoir accompagné dans les réflexions de recherche et d’avoir su m’orienter dans la réalisation de cette thèse. Mehdi, merci d’avoir accepté cette direction de thèse et pour le dévouement dont tu as fait preuve pour m’accompagner à chaque étape de cette thèse. Merci à tous les trois de m’avoir guidé et donné cette formidable opportunité de pouvoir explorer la zone mésophotique. Bien que ces quelques mots ne puissent pleinement refléter la profondeur de ma gratitude, j’espère qu’ils exprimeront, ne serait-ce qu’en partie, ma reconnaissance pour le soutien que vous m’avez offert tout au long de cette thèse.

Pascale Chabanet, cette thèse est le résultat d’un projet qui n’aurait jamais vu le jour sans toi. Ta vision et ta foi en ce projet ont été des éléments essentiels dès le départ. Je te suis profondément reconnaissant d’avoir pensé à moi pour cette aventure et d’avoir apporté ta générosité et ton soutien. Ton accompagnement constant et ton engagement ont été cruciaux tout au long de ce parcours. Ta contribution dépasse mes mots et restera à jamais gravée dans l’histoire de cette thèse. Merci infiniment pour tout. Mes remerciements vont également à Lola Massé pour avoir eu la délicatesse de te souvenir de mon envie de faire un doctorat et de l’avoir mentionnée à Pascale. Cela m’a permis de saisir cette chance, et je t’en suis très reconnaissant.

Je remercie la Délégation Régionale Académique à la Recherche et à l’Innovation (DRARI) de la Préfecture Réunion, l’Institut de Recherche pour le Développement (IRD) et le Grand Port Maritime de La Réunion (GPMDLR) qui ont assuré le financement de la thèse, les missions et les travaux de terrain. Sans ces financements, cette thèse n’aurait pas pu voir le jour.

Je tiens à remercier le jury de thèse d’avoir bien voulu prendre le temps pour évaluer ce manuscrit de thèse, Maggy Nugues, Thierry Pérez, Valériano Parravicini et Henrich Bruggemann. Je remercie également Rodolphe Devillers, Lorenzo Bramanti et Jean-Pascal Quod pour avoir accepté de faire partie à trois reprises de mon comité de suivi de thèse.

Je souhaite remercier tout l’équipe d’ENTROPIE avec qui j’ai eu cette chance de travailler pendant presque quatre ans. En particulier je souhaite vivement remercier Sophie Bureau, mon binôme de terrain, avec qui j’ai pu effectuer toutes mes plongées. Merci infiniment Sophie pour toute ton aide en plongée et la logistique des missions. Tu as joué un rôle indispensable et ta contribution dans cette thèse a été inestimable. Je me remémore

fréquemment le moment où tu as pris l'initiative en déclarant : « On y va, même si on n'a pas le budget ! Il faut commencer les plongées sans tarder ! ». Merci Lionel Bigot pour tes conseils et tes aides dans l'identification des coraux. C'est toujours agréable de travailler en ta compagnie. J'espère qu'on aura de nouvelles opportunités pour plongées en recycleur (dans les Eparses ?) ensemble. Merci Perrine Mangion pour tout ton appui technique et ton aide précieuse dans l'organisation de ma thèse et de ma tête ! J'ai beaucoup apprécié travailler avec toi et souhaiterais que l'on puisse aller au bout de la valorisation de l'échantillonnage dans ECOMER ! Merci pour la gestion des sondes température et lumière ! Merci aussi pour ton soutien, tes conseils et ton aide dans les derniers moments de rédaction de cette thèse. Merci Hélène Magalon d'avoir accepté cette collaboration pour comprendre la connectivité horizontale de *Pocillopora*. Merci pour ton accueil à Marseille durant notre formation Classe 3B à l'INPP. François Guilhaumon j'ai beaucoup appris sur R grâce à toi ! Merci pour tes conseils de statisticiens et pour les moments de réflexion scientifique pendant notamment les pauses café. J'espère que nous pourrons collaborer plus tard pour répondre à de nouvelles questions de biodiversité/écologie. Nanou Chauvin merci de m'avoir fait rire avec tes messages de soutien en mode PhD comics. Merci pour tes encouragements et tous les cafés offerts ! Merci à tous les collègues doctorants et post-doctorants du labo Guillaume, Isabel, Margot, Romain, Merlène, Hélène, Jennifer, David, Joséphine, Nicolas, Marion pour vos partages d'expérience et conseils divers et variés sur la vie et la gestion d'une thèse. Même si je n'étais pas forcément très présent à l'université j'ai apprécié vivre ces moments d'étudiant parmi vous. Merci à Juliette Villechanoux et Amanda Lejeune pour leur aide dans les analyses d'images.

Hendrik Sauvignat, merci mon ami de m'avoir accompagné dans une partie de cette thèse, tu auras aussi été d'une aide précieuse en plongée. Ton enthousiasme communicatif et ta bonne humeur constante m'ont beaucoup aidé à supporter les moments difficiles. J'ai adoré partager ces missions plongées avec toi et j'espère que de nouvelles opportunités de missions ensemble se représenteront. Tes photos ont notamment permis de révéler la beauté des écosystèmes mésophotiques et je suis fier et honoré qu'elles illustrent mes travaux.

Au début de cette thèse, j'ai eu l'opportunité de participer au projet MesoRun me permettant de découvrir le monde fascinant mésophotique. Je remercie Thierry Mulochau pour cette opportunité. J'ai eu ensuite la chance de participer au projet HydMeR. Je remercie vivement Emilie Boissin, Héloïse Rouzé et Nicky Gravier-Bonnet de m'avoir intégré dans ce projet. Ces rencontres sont à la base des collaborations qui ont été alors entreprises dans cette thèse et j'ai eu beaucoup de plaisir de travailler avec vous. J'espère que nous pourrons collaborer dans de futurs projets mésophotiques.

Une partie des données collectées durant cette thèse a été possible grâce à l'implication de nombreux plongeurs et plongeuses. Je voudrais remercier toutes les personnes qui ont partagé avec moi quelques moments sous l'eau et ont contribué à la collecte des données : Christophe Ediar, Florence Pitchon, Fara Ranaivoson, Patrick Plantard, Camille Loisl, Luc Poirier, Gildas Monnier, Philippe Ballorain, Clément Delamare et Julien Wickel. Je remercie également Patrick Plantard et Thibault Rauby qui nous ont formés sur le recycleur MEGALODON et REVO avec passion. La découverte de la plongée en recycleur a transformé ma pratique de la plongée et a renforcé mon désir d'explorer les profondeurs.

Je souhaite remercier Michel Guillemard ainsi que toute l'équipe de TSMOI pour leur aide précieuse, tant logistique que technique. Un grand merci à Michel en particulier pour son professionnalisme et sa bonne humeur, qui ont été des atouts pendant les nombreuses missions.

Je souhaite remercier Jane Ballard d'avoir fait une relecture de mon anglais pour les publications de mon manuscrit. Lara Ainley également, toujours prête à apporter sa touche « Aussie » legendary ! Thank you Lara. Un grand merci à Clara Diaz, Veronica Radice, Heather Spalding, Frédéric Sinniger, Francisco Otero Ferrer, Gérard Faure, Michel Pichon, Lucy Woodall et Sheena Talma pour les rencontres, les échanges enrichissants et les conseils inspirants qui m'ont été d'une grande aide.

Mes remerciements s'adressent également à mes anciens collègues du CEDTM Léo Pairrain, Marie Patry, Aurélie Fleury, Anne-Emmanuelle Landes pour leur soutien et les joyeuses fêtes passées ensemble.

La présence et l'encouragement de mes proches ont été essentiels tout au long de cette aventure. Bien qu'ils n'aient pas toujours saisi tous les aspects du projet, leur empathie et leur écoute attentive ont joué un rôle clé dans l'accomplissement de ce travail. Je remercie donc tous mes amis et amies de m'avoir soutenu et encouragé notamment dans la dernière ligne droite. Sans pouvoir tous les citer, je tiens à exprimer toute l'amitié que j'ai pour vous et suis sincèrement heureux de vous avoir dans ma vie : la famille Mercader Limbosch (Gaspar, Délia, Constance, Sylvian), les Jeu-Corbin (Timothé, Thaïs, Sam, Véro), les Thierry-Lachapelle (Guillaume, Stéphane, Sylvie), les Bouny (Imaé, Manoa, Fabien, Lucie). J'aimerais aussi remercier Mayeul et Mary pour leur encouragement et surtout leur accueil et leur disponibilité lors de notre séjour à Moorea, ce qui m'a permis de décompresser pendant la thèse. Je vous en suis reconnaissant. Léa et David (et Loup) merci pour votre écoute et ton aide David si précieuse sur certains schémas de cette thèse. Merci aux Fléchons, Teddy et Maude pour ces soirées.

Merci à ma famille, à mes parents pour votre soutien tout le long de ma vie. Merci de m'avoir aidé à réaliser l'un de mes rêves : chercheur en biologie marine. C'est grâce à vos efforts pour toujours m'encourager dans ma passion pour le monde marin que j'en suis là aujourd'hui. Papa ton aide dans le bricolage m'a permis d'avoir le meilleur photoquadrat qui soit. Maman merci pour ta bienveillance et toutes les attentions que tu as eues envers moi. Anaïs, merci d'avoir été ma guide touristique personnelle à Barcelone. Léon, Mickaël et Elise j'aimerais vous rendre visite rapidement, ce qui est désormais un peu plus envisageable post-thèse. Merci à mes chats GupPy et Chatsourd (Zuzu) pour votre affection et les moments de ronronthérapie. Et oui vous faites aussi partie de la famille !

Je suis profondément reconnaissant à ma chère Stéphanie, ma compagne de la vie, qui a été un pilier de soutien tout au long de cette aventure. Son amour, sa patience et sa présence attentive ont été des sources inestimables de réconfort et de force. Elle a partagé mes doutes et mes épreuves, et sans son soutien inconditionnel, je n'aurais jamais pu achever cette thèse. Merci, mon amour, pour tout ce que tu as fait pour moi.

J'ai une pensée pour Sally Guilloux-Cooke qui n'a pas pu voir ce travail aboutir, mais qui, je suis sûr, serait fière et heureuse pour moi.

Avant-propos

Cette thèse a bénéficié du soutien d'une bourse CIFRE (Convention Industrielle de Formation par la Recherche) de l'Association Nationale de la Recherche et de la Technologie (ANRT), sous le N°2020/0283. Ce type de financement favorise le développement des compétences dans les sciences appliquées au sein du secteur privé, tout en renforçant les capacités nationales en matière de technologie et de recherche. Ainsi, ces bourses requièrent la collaboration d'une entreprise d'accueil et d'un laboratoire de recherche, en l'occurrence le Service Environnement et Aménagement du Grand Port Maritime De La Réunion (GPMDLR) et l'UMR ENTROPIE de l'Université de La Réunion, respectivement. Le GPMDLR a également fourni un appui déterminant dans cette thèse. Sa volonté de préserver des secteurs à valeur écologique et de mener une politique responsable d'aménageur gestionnaire de milieux naturels, complémentaire au développement de ses activités portuaires et industrielles à travers la réalisation de son Schéma Directeur du Patrimoine Naturel (SDPN) est à l'origine de la mise en place de cette thèse. A la suite des diagnostics et des inventaires du milieu naturel sur un périmètre élargi à la circonscription portuaire, le GPMDLR a en effet souhaité étendre les connaissances de son patrimoine naturel jusqu'à à l'horizon mésophotique pour mieux l'intégrer dans ses projets de développement et en faire bénéficier ses partenaires (Etat, collectivités, associations). C'est dans ce contexte qu'est né le programme ECOMER (Ecosystèmes COralliens MEsophotiques à La Réunion), financé par la DRARI (Délégation Régionale Académique à la Recherche et à l'Innovation) de la Préfecture Réunion, et porté par l'IRD (Institut de Recherche pour le Développement) et avec le soutien de GPMDLR (financement BOP 123). Ce financement a permis de mettre en œuvre une variété de protocoles pour étudier les écosystèmes coralliens mésophotiques de La Réunion, dont l'accès est soumis à d'importantes contraintes logistiques et techniques propres à cette zone « crépusculaire ». L'accès à ces zones nécessite des équipements spécialisés et une planification minutieuse pour surmonter les contraintes liées à la pression, à la luminosité réduite et aux courants marins. Grâce à ce soutien financier, il a été possible de mener des recherches approfondies et de recueillir des données précieuses sur la biodiversité, la structure des communautés macro-benthiques et sur la démographie et la dynamique des populations coralliennes dans ces écosystèmes profonds, contribuant ainsi à une meilleure compréhension et à la conservation de ces habitats uniques. J'ai eu l'opportunité de suivre une formation en plongée professionnelle à l'INPP (Institut National de Plongeurs Professionnels), obtenant ainsi la certification de

plongeur Classe 3B, en compagnie de certains membres de l'équipe ENTROPIE. Cette formation nous a permis de réaliser des échantillonnages jusqu'à une profondeur de 90 mètres. De plus, ces opérations à de telles profondeurs n'auraient pas été possibles sans notre formation en plongée en circuit fermé avec recycleur REVO, d'abord avec un diluant Air, puis avec un diluant TRIMIX, ainsi que l'acquisition de tout le matériel nécessaire correspondant.

Deux permis de recherche (DEAL/SEB/UBIO/2021-67 du 16 décembre 2021 et DEAL/SEB/UBIO/2022-30 du 2 juin 2022) ont été octroyés par la Direction de l'Environnement de l'Aménagement et du Logement (DEAL) de la Préfecture de La Réunion, avec l'approbation des gestionnaires de la Réserve Naturelle Marine de La Réunion (GIP-RNMR) et de la DMSOI (Direction de la Mer Sud Océan Indien) ; portant de prélèvement de fragments de colonies d'hexacoralliaires, de sédiments, d'eau et d'autres organismes récifaux dans la RNMR (hors sanctuaires) dans le cadre du projet ECOMER.

En raison de la complexité de l'échantillonnage à ces profondeurs et du temps limité alloué à ce travail de thèse, l'étude des processus démographiques des coraux, notamment la croissance et la mortalité, bien qu'initiée dans le cadre du programme ECOMER, nécessite des suivis pluriannuels. Par conséquent, il n'a pas été possible de traiter tous ces aspects dans cette thèse et par conséquent, seules les données de recrutement sont analysées dans ce manuscrit. Il en va de même pour les données environnementales telles que la température et la lumière, ainsi que l'analyse isotopique et l'étude du microbiome des sédiments marins, dont les échantillons ont été collectés, mais les analyses sont encore en cours). Concernant l'étude de génétique des populations coralliennes, nous avons également des échantillons de scléractiniaires *Leptoseris* spp. et de certaines espèces d'octocoralliaires et d'antipathaires, que nous analyserons et valoriserons plus tard.

Cette thèse de doctorat a débuté en novembre 2020, et j'ai consacré la majeure partie de mon temps au laboratoire UMR ENTROPIE (60%) et dans les locaux du GPMDLR (40%) à La Réunion. En complément de mon étude à La Réunion, j'ai préalablement participé aux programmes MERSORUN, HydMeR, HexMeR et du SDPN 2020 qui avaient notamment pour objectif commun la réalisation d'inventaires faunistiques et floristiques sur certains sites situés en zone mésophotique. Dans l'ensemble, ces expériences ont favorisé des collaborations constructives et ont permis une large représentation des zones et sites d'étude à La Réunion, ce qui était crucial pour répondre aux différents objectifs de cette thèse.

Cette thèse a permis d'initier la thématique de recherche sur les écosystèmes coralliens mésophotiques au sein d'ENTROPIE – thématique qui n'avait jusqu'à présent jamais été abordée. Le succès de cette thèse a incité l'équipe à aller plus loin en soumettant un projet

ambitieux de trois ans au programme FEDER-INTERREG. Ce projet vise à étendre les études sur les écosystèmes coralliens mésophotiques à de nouvelles régions du sud-ouest de l’océan Indien, y compris Madagascar.



Table des matières

RESUME	V
ABSTRACT	VII
REMERCIEMENTS	XI
AVANT-PROPOS	XV
LISTE DES FIGURES	XXIII
LISTE DES TABLEAUX	XXXIII
CHAPITRE 1	1
INTRODUCTION GENERALE	1
1.1. CONTEXTE GENERAL DES ECOSYSTEMES CORALLIENS	2
1.1.1. LES RECIFS PEU PROFONDS : LA PARTIE EMERGEE DE L'ICEBERG « ECOSYSTEME CORALLIEN » A BIEN FONDU... ..	2
1.1.2. LES ECOSYSTEMES CORALLIENS MESOPHOTIQUES, LA PARTIE IMMERGEE DE L'ICEBERG « ECOSYSTEME CORALLIEN » : UNE SOURCE D'ESPOIR ?	3
1.2. CONNAISSANCES ACTUELLES ET SPECIFICITES DES ECMS	5
1.2.1. CARACTERISTIQUES ECOLOGIQUES DES ECMS.....	5
1.2.1.1. <i>La zonation verticale</i>	5
1.2.1.2. <i>Gradients environnementaux associés au gradient de profondeur</i>	6
1.2.1.3. <i>Variabilité spatiale de la structure des communautés des ECMS</i>	9
1.3. LES ECMS DANS LA REGION OCEAN INDIEN	12
1.4. RESILIENCE DES ECOSYSTEMES CORALLIENS, HYPOTHESE DE « REFUGE PROFOND » ET CONNECTIVITE DES ECMS.....	17
1.4.1. L'HYPOTHESE DE REFUGE PROFOND	17
1.4.2. LE RECRUTEMENT DES CORAUX SCLERACTINIAIRES DES ECMS	19
1.4.3. LA CONNECTIVITE DES CORAUX SCLERACTINIAIRES DES ECMS.....	22
1.5. OBJECTIFS GENERAUX ET STRUCTURE DE LA THESE	24
CHAPITRE 2	27
MATERIELS ET METHODES	27
2.1. L'ILE DE LA REUNION	28
2.2. LES ZONES ET SITES D'ETUDES	30
2.2.1. LES RECIFS CORALLIENS	30
2.2.2. LE PLATEAU INSULAIRE ETENDU DE SAINT-PAUL	32
2.2.3. LA ZONE PORTUAIRE.....	33
2.2.4. LA ZONE VOLCANIQUE	35
2.3. STRATEGIES D'ECHANTILLONNAGE ET ACQUISITION DES DONNEES	36
2.3.1. DONNEES ENVIRONNEMENTALES	36
2.3.2. STRUCTURE DES COMMUNAUTES MACRO-BENTHIQUES ET CORALLIENNES	38
2.3.3. PROCESSUS DEMOGRAPHIQUES DES CORAUX SCLERACTINIAIRES	40
2.3.3.1. <i>Recrutement corallien</i>	41
2.3.3.2. <i>Croissance et mortalité corallienne</i>	42
2.3.4. STRUCTURE GENETIQUE DES CORAUX SCLERACTINIAIRES	43
<i>Pocillopora verrucosa</i>	43
<i>Pachyseris speciosa</i>	45
2.3.5. SITES A ENJEUX, LE CAS DE LA ZONE PORTUAIRE.....	48

CHAPITRE 3	51
HETEROGENEITE SPATIALE MARQUEE DES COMMUNAUTES MACRO-BENTHIQUES LE LONG D'UN GRADIENT PEU PROFOND-MESOPHOTIQUE (15–95 M) A LA REUNION	51
RÉSUMÉ	52
ABSTRACT	54
3.1. INTRODUCTION	55
3.2. MATERIALS AND METHODS	58
3.2.1. STUDY SITES	58
3.2.2. SAMPLING OF MACRO-BENTHIC COMMUNITIES	59
3.2.3. ENVIRONMENTAL VARIABLES	60
3.2.4. STATISTICAL ANALYSES	61
3.3. RESULTS	62
3.3.1. ENVIRONMENTAL VARIABLES	62
3.3.2. MACRO-BENTHIC COVER AND CNIDARIAN ABUNDANCE	63
3.3.3. MACRO-BENTHIC COMMUNITIES AND SCLERACTINIAN ASSEMBLAGES	69
3.4. DISCUSSION	72
3.5. STATEMENTS AND DECLARATIONS	79
3.6. SUPPLEMENTARY INFORMATION	81
CHAPITRE 4	103
LE RECRUTEMENT CORALLIEN DES ECOSYSTEMES CORALLIENS MESOPHOTIQUES EST PLUS FAIBLE ET TAXONOMIQUEMENT DISTINCT DES ENVIRONNEMENTS PEU PROFONDS A LA REUNION, SUD-OUEST OCEAN INDIEN	103
RÉSUMÉ	104
ABSTRACT	106
4.1. INTRODUCTION	107
4.2. MATERIALS AND METHODS	109
4.2.1. STUDY LOCATIONS	109
4.2.2. SAMPLING STRATEGY	111
4.2.3. STATISTICAL ANALYSES	113
4.3. RESULTS	114
4.3.1. CORAL RECRUITMENT RATE AND COMPOSITION	114
4.3.2. SURFACE ORIENTATION OF RECRUITS	118
4.3.3. CORRELATION WITH CONFAMILIAL ADULT CORALS	119
4.4. DISCUSSION	120
4.5. STATEMENTS AND DECLARATIONS	125
4.6. SUPPLEMENTARY MATERIAL	126
CHAPITRE 5	135
STRUCTURE GENETIQUE VERTICALE ET HORIZONTALE DES CORAUX SCLERACTINIARES GENERALISTES DE PROFONDEUR : EXEMPLES DU GENRE <i>POCILLOPORA</i> ET <i>PACHYSERIS</i>	135
5.1. PARTIE 1 : <i>POCILLOPORA</i>	137
RESUME	137
ABSTRACT	139
5.1.1. INTRODUCTION	140

5.1.2.	MATERIALS AND METHODS	143
5.1.2.1.	<i>Sampling and genotyping</i>	143
5.1.2.2.	<i>Species identification</i>	146
5.1.2.3.	<i>Genetic diversity and connectivity</i>	146
5.1.3.	RESULTS.....	147
5.1.3.1.	<i>Pocillopora species identification and distribution along depth</i>	147
5.1.3.2.	<i>Allelic diversity</i>	147
5.1.3.3.	<i>Genetic structuring and connectivity</i>	148
5.1.4.	DISCUSSION	149
5.1.4.1.	<i>Species distribution along depth</i>	150
5.1.4.2.	<i>Genetic connectivity across depths and horizontal depth variations</i>	150
5.1.4.3.	<i>Evaluation of the 'deep reef refuge' hypothesis</i>	151
5.1.4.4.	<i>Conclusions</i>	152
5.1.5.	STATEMENTS AND DECLARATIONS.....	153
5.1.6.	SUPPLEMENTARY INFORMATION – CHAPITRE 5.1	155
5.2.	PARTIE 2 : PACHYSERIS	161
	RÉSUMÉ	161
	ABSTRACT	163
5.2.1.	INTRODUCTION	164
5.2.2.	MATERIAL AND METHODS.....	165
5.2.2.1.	<i>Sampling</i>	165
5.2.2.2.	<i>Molecular analyses</i>	168
5.2.2.3.	<i>Data analyses</i>	169
5.2.3.	RESULTS.....	170
5.2.4.	DISCUSSION	172
5.2.5.	STATEMENTS AND DECLARATIONS.....	176
5.2.6.	SUPPLEMENTARY MATERIAL – CHAPITRE 5.2	178
	CHAPITRE 6	183
	GESTION ET CONSERVATION DES ECOSYSTEMES MESOPHOTIQUES DE LA ZONE PORTUAIRE	183
	RÉSUMÉ	184
	6.1. CONTEXTE	185
	6.2. HISTORIQUE DES ETUDES REALISEES DANS LA ZONE PORTUAIRE	186
	6.3. TYPOLOGIE DES HABITATS SOUS-MARINS ACTUELS DU PORT ET DE LA BAIE DE LA POSSESSION	189
	6.4. VERS LA DEFINITION D'UN INDICATEUR INTEGRE	193
6.4.1.	ÉLÉMENTS D'APPROCHE METHODOLOGIQUE	193
6.4.2.	PROPOSITION D'UN INDICATEUR INTEGRE	195
	<i>Résistance, recouvrement et diversité</i>	195
	<i>Densité des cnidaires</i>	196
	<i>Pente</i>	199
	<i>Distance à la côte</i>	199
	<i>Rugosité</i>	199
	<i>Température</i>	199
	<i>Lumière</i>	200
6.4.3.	INDICATEUR QUALITATIF ICHTYOLOGIQUE D'ESPECES CRYPTIQUES ?	203
6.4.4.	PROPOSITION D'UN INDICATEUR INTEGRE D'ETAT DE SANTE.....	205
	6.5. RESULTATS DE L'APPROCHE DES COMMUNAUTES BENTHIQUES REMARQUABLES	206
	6.6. VARIABILITE DE L'INDICATEUR « REMARQUABILITE »	211
	6.7. SYNTHÈSE DES ZONES SENSIBLES ET STATIONS REMARQUABLES	213
	6.8. INFORMATIONS SUPPLEMENTAIRES.....	219

CHAPITRE 7	223
DISCUSSION GENERALE	223
7.1. HETEROGENEITE SPATIALE DES COMMUNAUTES BENTHIQUES ET CORALLIENNES DES ECMS	224
7.2. LES ECMS A LA REUNION : UN « REFUGE » POUR LES RECIFS CORALLIENS EUPHOTIQUES ?	238
7.3. IMPLICATION POUR LA GESTION ET LA CONSERVATION DES ECMS	242
7.4. PERSPECTIVES ET FUTURES DIRECTIONS.....	245
REFERENCES	249
ANNEXE 1	285
ANNEXE 2	293
ANNEXE 3	303
ANNEXE 4	325
ANNEXE 5	329

Liste des Figures

Chapitre 1

Figure 1.1. Schéma conceptuel d'un profil bathymétrique typique des propriétés environnementales d'une communauté benthique tropicale le long d'un gradient bathymétrique, de la surface jusqu'à 150 m de profondeur. DIN : azote inorganique dissous ; DOC : carbone organique dissous ; POC : carbone organique particulaire. Figure adaptée et modifiée d'après Slattery et al. (2024).

Figure 1.2. Photographie d'une grande colonie (> 50 cm de diamètre) de *Leptoseris* cf. *scabra* parmi d'autres colonies laminaires ou de type tabulaire/plateau de *Leptoseris* spp. à 75 m de profondeur sur un tombant de la zone volcanique au sud-est de La Réunion. Le genre *Leptoseris* est courant, voire dominant dans les assemblages des coraux scléactiniaires des écosystèmes coralliens mésophotiques dans de nombreuses régions du monde. ©Ludovic Hoarau.

Figure 1.3. Carte de la région ouest et centrale de l'océan Indien et localités où des recherches sur les communautés des écosystèmes coralliens mésophotiques ont été entreprises (d'après mesophotic.org ; Bongaerts et al. 2019). Notez que la taille des cercles est proportionnelle au nombre de publications pour chaque localité.

Figure 1.4. Schéma conceptuel de l'hypothèse de "refuge des récifs profonds" ('Deep reef refuge hypothesis', DRRH ; Bongaerts et al. 2010). Cette hypothèse est vérifiée si : i) il existe une connectivité verticale des espèces entre les zones peu profondes (0–30 m) et mésophotiques (30–150 m) ; ii) les impacts des perturbations sont limités dans la zone mésophotique en comparaison aux habitats de la zone euphotique peu profonde.

Figure 1.5. Modèle général simplifié des cycles de vie des coraux scléactiniaires à fécondation externe et à fécondation interne. La plupart des coraux sont fixés de manière permanente au substrat. Lors de la reproduction sexuée, ils libèrent des gamètes ou des larves. Ces larves, appelées les planulas, flottent librement dans l'eau pendant une période variable selon les espèces avant de se fixer sur un substrat dur. Après cette fixation et leur métamorphose, elles deviennent des recrues. Environ un an plus tard, ces recrues se développent en colonies juvéniles mesurant quelques centimètres. Après trois à quatre ans, les colonies coralliennes atteignent la maturité sexuelle et sont considérées alors comme adultes. En outre, de nombreux coraux possèdent également la capacité de se reproduire asexuellement par fragmentation/fission. Figure adaptée et modifiée d'après Adjeroūd et al. 2017 et Waller et al. 2023.

Chapitre 2

Figure 2.1. L'île de La Réunion dans le sud-ouest de l'océan Indien, systèmes hydrographiques pérennes et géomorphologie des fonds des différentes zones étudiées.

Figure 2.2. Représentation des éléments géomorphologiques des récifs coralliens de type frangeant à La Réunion associée à la zone mésophotique communément définie entre 30 et 150 m de profondeur.

Figure 2.3. Vue horizontale et verticale de nodules de mélobésiées (ou lits de rhodolites) au bas de la pente externe du récif corallien de Saint-Leu à 40 m de profondeur tels que signalés sur le récif de la Saline à La Réunion et à l'île Maurice (Faure & Montaggioni 1976 ; Faure 1977a, 1977b ; Bouchon 1978). Notez la présence de petites colonies coralliennes scléractiniaires, de macroalgues calcifiantes du genre *Halimeda*, d'un recouvrement important du gazon algal et d'algues calcaires encroûtantes. © Ludovic Hoarau

Figure 2.4. Localisation des 60 stations où des plongées avec des photo-quadrats de communautés macro-benthiques ont été réalisées, situées dans quatre zones autour de La Réunion : **A.** le récif corallien (représenté en jaune), **B.** plateau insulaire (en violet), **C.** port (en bleu) et **D.** les coulées de laves volcaniques (en rouge). À l'exception de la zone du plateau insulaire avec un seul site (S), les suivis ont été menés sur trois sites par zone, et à six profondeurs : 15, 30, 45, 60, 75, et 95 m.

Figure 2.5. Dispositif expérimental pour l'étude des processus démographiques des coraux scléractiniaires à 15, 45 et 75 m de profondeur : le recrutement corallien a été suivi grâce aux plaques en terre cuite, la croissance et la mortalité corallienne ont été estimées grâce aux photo-quadrats permanents autour des corps-morts.

Figure 2.6. Photographies des principales familles de recrues identifiées selon les descriptions de la morphologie du squelette calcaire (Babcock et al. 2003). **A.** Pocilloporidae. **B.** Acroporidae. **C.** Poritidae **D.** « Autre » recrues. La barre d'échelle représente 1 mm. © Ludovic Hoarau

Figure 2.7. Photographies des deux espèces de coraux scléractiniaires dont la structure génétique le long de gradients verticaux et horizontaux a été étudiée dans le cadre de cette thèse, **A.** *Pocillopora verrucosa*, **B.** *Pachyseris speciosa*. © Ludovic Hoarau

Figure 2.8. Résumé graphique de l'échantillonnage des données collectées dans le cadre de cette thèse de doctorat. Les points ne correspondent pas aux positions exactes des stations mais à une représentation schématique de leur position à 15, 30, 45, 60, 75, et 95 m de profondeur de la côte vers le large.

Chapitre 3

Figure 3.1. Location of the 60 stations among the 10 sites at four locations around Reunion Island: **a.** coral reef (insert in yellow), **b.** shelf (in purple), **c.** port (in blue) and **d.** volcanic lava flow (in red). At each site, stations were disposed at six depths: 15, 30, 45, 60, 75, and 95 m.

Figure 3.2. Mean percent cover of eight sessile macro-benthic categories at the 60 stations, disposed across the 10 sites (with coral reef sites in yellow, shelf in purple, port in blue, and volcanic lava flow in red) and the 6 depths (15, 30, 45, 60, 75, and 95 m). Error bars indicate $\pm$ SE.

Figure 3.3. Mean density (number of colonies.m⁻²) of cnidarian (scleractinians, octocorals, antipatharians and hydrozoans) at the 60 stations disposed across the 10 sites (with coral reef sites in yellow, shelf in purple, port in blue, and volcanic lava flow in red) and 6 depths (15, 30, 45, 60, 75, and 95 m). Error bars indicate $\pm$ S.E.

Figure 3.4. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of percent cover of sessile macro-benthic (**a** and **b**) and scleractinian (**c** and **d**) communities based on untransformed Bray-Curtis dissimilarity distance matrix. Different symbols represent locations and ellipses the standard error with 95% confidence limit of depth centroid (**a** and **c**). Different symbols represent depths and ellipses the standard error with 95 % confidence limit of location centroid (**b** and **d**).

Figure 3.5. Depth distribution of the different genera pooled for the ten study sites of Reunion Island. Different colors represent different scleractinian families. Boxplots show presence–absence of scleractinian genera at 15, 30, 45, 60, 75 and 95 m depths. The changes in the grey shading background highlight shallow depths (< 30 m), upper (30-60 m), and lower (> 60 m) mesophotic depths, as commonly delimited.

Figure S3.1. Temporal variation of temperature from September 2022 to April 2023 at three depths (15, 45 and 75 m) across three locations (coral reef R2, port P3 and volcanic lava flow V2).

Figure S3.2. Distribution of photosynthetically available radiation (PAR) measured every 15 minutes for 15 consecutive days between 10 am and 3 pm during winter and summer at 3 depths (15, 45 and 75 m) across three locations: **a.** coral reef, **b.** port and **c.** volcanic lava flow.

Figure S3.3. Photosynthetically available radiation (PAR) measured every 15 min for 15 consecutive days during winter at 3 depths (15, 45 and 75 m) at **a.** coral reef, **b.** port and **c.** volcanic lava flow.

Figure S3.4. Photosynthetically available radiation (PAR) measured every 15 min for 15 consecutive days during summer at 3 depths (15, 45 and 75 m) at **a.** coral reef, **b.** port and **c.** volcanic lava flow. Note that PAR at volcanic lava flow at 75 m were recorded from 3 October to 18 October 2022.

Figure S3.5. Representative photos of benthic communities at six sites (from left to right: R1, R2, P1, P3, V1 and V2) across three locations (coral reef, port and volcanic lava flow respectively) at 15, 30, 45, 60, 75 and 95 m depths (top to bottom).

Figure S3.6. Mean percent cover of eight sessile macro-benthic categories across studied sites with scleractinians, octocorals, antipatharians, hydrozoans, crustose coralline algae, turf algae, macroalgae and sponges. Different colors represent different locations: coral reef (in yellow), shelf (in purple), port (in blue) and volcanic lava flow (in red). Error bars indicate +S.E.

Figure S3.7. Mean percent cover of sessile macro-benthic across depths (all sites pooled) with scleractinians, octocorals, antipatharian, hydrozoan, crustose coralline algae, turf algae, macroalgae and sponges. Error bars indicate +S.E.

Figure S3.8. Mean percent cover of other sessile macro-benthic invertebrates and unconsolidated substrates at the 60 stations, disposed across the 10 sites (with coral reef sites in yellow, shelf in purple, port in blue, and volcanic lava flow in red) and the 6 depths (15, 30, 45, 60, 75, and 95 m). Error bars indicate $\pm$ S.E.

Figure S3.9. Mean density (number of colonies.m⁻²) of cnidarians across studied sites with scleractinians, octocorals, antipatharians and calcareous hydrozoans. Different colors in the barplots represent different locations: coral reef in yellow, shelf in purple, port in blue and volcanic lava flow in red. Error bars indicate +S.E.

Figure S3.10. Mean density (number of colonies.m⁻²) of cnidarians across depths (all sites pooled) with scleractinians, octocorals, antipatharians and calcareous hydrozoans. Error bars indicate +S.E.

Figure S3.11. Distance to centroid of Bray-Curtis dissimilarity as a function of depth for **a.** sessile macro-benthic percent cover and **b.** scleractinian genera percent cover. The equation of the linear model is displayed with r^2 and p-value showing significant increase of beta-diversity for both macro-benthic and scleractinians with increasing depth.

Figure S3.12. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of percent cover of sessile macrobenthic communities (**a** and **b**) based on untransformed Bray-Curtis dissimilarity distance matrix, **b.** with significant vectors ($p < 0.05$) explaining the overall depth patterns in assemblage structure. Different symbols represent locations and ellipses the standard error with 95% confidence limit of depth centroid. Stress value = 0.13.

Figure S3.13. Generic richness of scleractinians as function of depth at the four locations and all locations pooled (total).

Figure S3.14. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of percent cover of scleractinian genera communities (**a** and **b**) based on untransformed Bray-Curtis dissimilarity distance matrix **b.** with significant vectors ($p < 0.05$) explaining the overall depth patterns in assemblage structure. Different symbols represent locations and ellipses the standard error with 95% confidence limit of depth centroid. Stress value = 0.11.

Figure S3.15. Mean percent cover of the 11 dominant scleractinian coral genera (+ others) at each studied site at 15 m in orange, 30 m in green, 45 m in cyan, 60 m in sky blue, 75 m in dark blue and 95 m in grey. Error bars indicate +S.E.

Figure S3.16. Relative proportion of scleractinian genera across sites and depths.

Figure S3.17. Relative proportion of antipatharian families across sites and depths.

Figure S3.18. Relative proportion of octocoral families across sites and depths.

Figure S3.19. Relative proportion of hydrozoan families across sites and depths.

Figure S3.20. Mesophotic coral ecosystems across different locations with various anthropogenic debris on macro-benthic communities. **a.** Anchor on scleractinian corals at 60 m depth in volcanic lava flow **b.** Fishing lines entangled on *Pocillopora verrucosa* at 45 m depth in coral reef, **c.** on gorgonians at 60 m depth in port, **d.** on antipatharians at 65 m depth in shelf, and **e.** on sponge grounds at 60 m depth in port. **f.** Plastic bag entangled at the base of a large antipatharian at 50 m depth in volcanic lava flow.

Chapitre 4

Figure 4.1. Study locations of coral recruitment surveys in Reunion Island in the Southwestern Indian Ocean. Nine sampling stations were located at 15, 45 and 75 m depths at three locations: **a**, coral reef (R2), **b**, port (P3) and **c**, volcanic lava flow (V2).

Figure 4.2. In situ and schematic of monitoring concrete blocks design set-up featuring 32 terracotta settlement tiles ($10 \times 10 \times 2$ cm) secured horizontally to the stainless-steel grids fixed to four blocks plus one central concrete block.

Figure 4.3. Coral recruitment rates (no. recruits. m^{-2} ; all coral categories pooled) at the nine stations across depths and locations. Box plots show the median, interquartile range and ± 1.5 interquartile range. Dots represent recruitment rates on individual tiles and red diamonds the mean values.

Figure 4.4. Recruitment rates (no. recruits. m^{-2}) across depths and locations of Pocilloporidae, Acroporidae, Poritidae and “other” taxa. Error bars represent $\pm SE$.

Figure 4.5. Relative proportion (%) of coral recruit family categories across stations (A), and Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of categories density at each station based on untransformed Bray-Curtis dissimilarity matrices (2D, stress = 0.05; B-C). (B) Different symbols represent locations (coral reef, port and volcanic lava flow) with convex hull and ellipse of 95% confidence intervals with centroids as different depths (15, 45, and 75 m). (C) Different symbols represent different depths (15, 45, and 75 m) with convex hull and ellipse of 95% confidence intervals with centroids as different locations.

Figure 4.6. Relative proportion (%) of scleractinian coral recruits (all categories pooled) as a function of settlement tile surface orientation (top, sides and bottom) across three locations (coral reef, port and volcanic lava flow), and three depths (15, 45 and 75 m).

Figure 4.7. Spatial variation in the mean cover (%) of adult coral colonies of the four categories: Pocilloporidae, Acroporidae, Poritidae and “others” across locations (coral reef, port and volcanic lava flow) and depths (15, 45 and 75 m). Error bars represent $\pm SE$.

Figure S4.1. Mean recruitment rate (number of recruits. m^{-2}) **A.** across depths (all locations pooled) at shallow (15 m), upper (45 m) and lower mesophotic (75 m) habitats and **B.** across locations (all depths pooled) at coral reef, port and volcanic lava flow. Error bars represent $\pm SE$.

Figure S4.2. Relative proportion (%) of dominant scleractinian coral recruit categories (all locations pooled) at shallow, upper mesophotic and lower mesophotic depths. Error bars represent +SE.

Figure S4.3. Relative proportion (%) of coral recruits (all categories pooled) as a function of tile surface orientation (top, sides, and bottom) the three depths 15, 45, and 75 m (all locations pooled). Errors bars represent +SE.

Figure S4.4. Relative proportion (%) of coral recruits of Pocilloporidae, Acroporidae, Poritidae and “other” as a function of tile surface orientation (top, sides, and bottom) at the nine stations at coral reef (R2), port (P3) and volcanic lava flow (V2) across depth (15, 45, and 75 m).

Figure S4.5. Spatial variation in the cover (%) of scleractinians, octocorals, antipatharians, hydrozoans, crustose coralline algae (CCA), turf algae, macroalgae, sponges, other sessile organisms (primarily bryozoans, ascidians and foraminifers) and sand across locations (coral reef, port and volcanic lava flow) and depths (15, 45 and 75 m). Error bars represent $\pm$ SE.

Chapitre 5

Partie 1 : *Pocillopora*

Figure 5.1.1. Map of Reunion Island showing its location in the southwestern Indian Ocean, the three sampling sites: Coral Reef (R), Port (P) and Volcanic lava flow (V), and the proportion of each species hypotheses of *Pocillopora* colonies sampled.

Figure 5.1.2. Results of assignment tests for *Pocillopora* aff. *verrucosa* (Secondary Species Hypothesis SSH13a) N = 211 colonies with (a) STRUCTURE assignments plot (assignment probability ≥ 0.75) for K = 2 and (b) Discriminant Analysis of Principal Components (DAPC). In (a), each individual is represented by a single vertical line split into K colored segments. In (b), each shape represents a sampling site and the color gradient indicates depth (from lightest ‘15 m’ to darkest ‘45 m’).

Figure S5.1.1. *Pocillopora* Secondary Species Hypotheses (SSHs; *sensu* G  lin et al. 2017b) 01, 09a, 09c and 13a genetic identification. Mean STRUCTURE assignments over the five iterations at K = 12 for colonies with their Open Reading Frame (ORF) haplotype identified (N = 892), Q-sorted per haplotype and for colonies to be identified, named after their population’s name (i.e. station’s name; N = 264). SSHs are indicated above each chart and ORF haplotypes (*sensu* G  lin et al. 2017b) are indicated below chart. Each colony is represented by a bar colored according to the SSH it belongs.

Figure S5.1.2. Secondary Species Hypotheses (SSH) colonies’ pictures for (a) each SSH identified in this paper i.e. SSH01, SSH09a, SSH09c and SSH13a (from left to right) at 15 m depth and (b) *Pocillopora* aff. *verrucosa* (SSH13a) at 15, 30 and 45 m depth (from left to right), for the three sampling sites P, R and V (from top to bottom), representing *corallum* macromorphology variability and plasticity.

Figure S5.1.3. STRUCTURE plots for *Pocillopora aff. verrucosa* Secondary Species Hypothesis 13a populations for K = 3 to K = 5. No further genetic partitioning is observed with increasing K groups.

Partie 2 : *Pachyseris*

Figure 5.2.1. Map of Reunion Island showing sampled populations at four contrasted locations (**A**, Coral reef; **B**, extended insular shelf; **C**, Port and **D**, Volcanic lava flows) and at three depth ranges (20–35 m, 43–48 m and 65–75 m depths). Photographs illustrate colonies of *Pachyseris speciosa* in coral reef, port and volcanic lava flow at 45 m depth (from left to right, respectively).

Figure 5.2.2. Principal Coordinates Analysis (PCoA) on 225 samples of *Pachyseris speciosa* collected around Reunion Island at euphotic (20–30 m), upper mesophotic (45 m) and lower mesophotic (65–75 m) depths.

Figure S5.2.1. Factorial correspondence analysis in Genetix, realized with priors on populations. The 10 sampling locations/depths (i.e. stations) are colored following colours in Figure 5.2.1: volcanic lava flow (Sainte-Rose): red, Port (Le Port): blue, Shelf (Saint-Paul): violet, Coral reefs (Saint-Leu): orange.

Figure S5.2.2. Bayesian clustering using the Structure software: (**A**) without priors, (**B**) with priors on locations and **C**) with priors on depths. Panels A and B are ordered by sampling location and panel C is ordered by depth.

Chapitre 6

Figure 6.1. Carte de la géomorphologie des fonds marins de la façade « ouest » du GPMDLR jusqu'à 50 m de profondeur, d'après CREOCEAN, 2017 (SDPN 2017).

Figure 6.2. Carte de la géomorphologie des fonds marins de la façade « nord » du GPMDLR jusqu'à 50 m de profondeur, d'après CREOCEAN, 2017 (SDPN 2017).

Figure 6.3. Carte de la zone portuaire étudiée avec la façade « Ouest » (sites P1 et P2) (**A**), et la façade « nord » (site P3) (**B**) et la localisation des 18 stations du programme ECOMER et des 13 stations sentinelles du SDPN 2020 associées. Modèle projeté Lidar 2016.

Figure 6.4. Exemples de photo-quadrats représentatifs des communautés benthiques rencontrées aux 18 stations sur les trois sites de la zone portuaire (P1, P2 et P3) entre 15 et 95 m de profondeur.

Figure 6.5. Carte des proportions relatives des densités moyennes (nombre de colonies.m⁻²) de cnidaires (scléactiniaires, octocoralliaires, antipathaires et hydrozoaires) aux 18 stations disposées sur les 3 sites à 6 profondeurs (15, 30, 45, 60, 75, et 95 m) sur (**A**) la façade « Ouest et (**B**) sur la façade « Nord ».

Figure 6.6. Quelques espèces de scléactiniaires caractéristiques des stations étudiées de la zone peu profonde (< 30 m) : (**A**) *Porites* cf. *monticulosa*, (**B**) *Acropora* cf. *gemmifera* ; de la zone mésophotique supérieure (45–60 m) : (**C**) *Goniopora* cf. *columna*, (**D**) *Pachyseris* cf. *speciosa* ;

de la zone mésophotique inférieure (> 60 m) : (E) *Leptoseris* spp. (F) *Leptoseris* cf. *hawaiiensis*, (G) *Leptoseris* cf. *scabra*, (H) *Leptoseris* cf. *fragilis*.

Figure 6.7. Caractérisation des communautés benthiques et des conditions environnementales des stations de la zone portuaires. (A) Moyenne du pourcentage de recouvrement de dix catégories macro-benthiques sessiles + sable aux 18 stations, disposées sur les 3 sites et les 6 profondeurs (15, 30, 45, 60, 75, et 95 m). Les barres d'erreur indiquent $\pm$ S.E. (B) Échelle multidimensionnelle non métrique (NMDS) du pourcentage de recouvrement des communautés macro-benthiques sessiles des 18 stations + 13 stations sentinelles (voir **Figure 6.3**) basée sur la matrice de distance de dissimilarité de Bray-Curtis non transformée avec des vecteurs significatifs ($p < 0,05$) expliquant les modèles de profondeur globale dans la structure des communautés benthiques. (C) Radiation disponible photosynthétiquement (PAR en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) pendant 15 jours en été 2022 (novembre-décembre) à trois profondeurs : 15, 45 et 75 m. (D) Variation de la température (en degrés Celsius) entre septembre 2022 et avril 2023 à trois profondeurs : 15, 45 et 75 m.

Figure 6.8. Neuf espèces de poissons photographiées sur la zone portuaire entre 60 m et 95 m de profondeur et n'ayant pas été inventoriées dans le SDPN 2017 et 2020 (y compris en parcours aléatoire). (A) *Canthigaster tyleri* à 95 m, (B) *Halichores trispilus* à 60 m, (C) *Plectranthias* cf. *innermis* à 75 m, (D) *P. winniensis* à 95 m, (E) *Chromis* sp. à 92 m, espèce non identifiée et probablement nouvelle pour la science, (F) *C.* cf. *axillaris* à 95 m en dessous de *Cyprinocirrhites polyactis*, (G) *Cephalopholis pollini* à 62 m, (H) *Epinephelus tukula* à 75 m, et (I) *Luzonichthys waitei* à 60 m. Notez que les espèces A et C–F ont été photographiées au sein de photo-quadrats.

Figure 6.9. Carte récapitulative de l'indicateur de recouvrement relatif des cnidaires : coraux scléactiniaires, octocoralliaires, antipathaires et hydrozoaires sur les trois sites de la zone portuaires (P1, P2 et P3) à six profondeurs 15, 30, 45, 60, 75 et 95 m. Les forts recouvrements relatifs aux 60 stations étudiées autour de La Réunion sont représentées en bleu alors que les faibles recouvrements sont représentés en rouge.

Figure 6.10. Carte récapitulative de l'indicateur de densité relatif des cnidaires : coraux scléactiniaires, octocoralliaires, antipathaires et hydrozoaires à squelette calcaire (i.e. *Millepora* et *Styaster*) sur les trois sites de la zone portuaires (P1, P2 et P3) à six profondeurs 15, 30, 45, 60, 75 et 95 m. Les forts recouvrements relatifs aux 60 stations étudiées autour de La Réunion sont représentées en bleu alors que les faibles recouvrements sont représentés en rouge.

Figure 6.11. Carte récapitulative de l'indicateur de recouvrement relatif en algues calcaires (CCA), gazon algal et macroalgues sur les trois sites de la zone portuaires (P1, P2 et P3) à six profondeurs 15, 30, 45, 60, 75 et 95 m. Pour les CCA, les forts recouvrements relatifs aux 60 stations étudiées autour de La Réunion sont représentées en bleu alors que les faibles recouvrements sont représentés en rouge et inversement pour le gazon algal et les macroalgues.

Figure 6.12. Carte récapitulative de l'indicateur de recouvrement relatif en éponges et autres macro-organismes sessiles benthiques sur les trois sites de la zone portuaires (P1, P2 et P3) à six profondeurs 15, 30, 45, 60, 75 et 95 m. Les forts recouvrements relatifs aux 60 stations étudiées autour de La Réunion sont représentées en bleu alors que les faibles recouvrements sont représentés en rouge.

Figure 6.13. Analyse en composantes principales (ACP) des stations, basée sur les descripteurs utilisés pour caractériser la « remarquabilité » des 18 stations de la zone portuaire de La Réunion entre 15 et 95 m de profondeur.

Figure 6.14. Cartographie de la sensibilité des habitats marins basée sur les suivis des stations sentinelles en 2020 et sur les suivis étendus à l'environnement plus profond au-delà de 50 m de profondeur jusqu'à 95 m.

Figure S6.1. Distribution des températures moyennes journalières en hiver (boxplot 1, 3 et 5, du haut vers le bas) et en été (boxplots 2, 4 et 6) à trois profondeurs 15 m, 45 m, et 75 m sur le site P3. Les cercles noirs représentent les outliers.

Figure S6.2. Radiation photosynthétiquement disponible (PAR en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) à trois profondeurs : 15, 45 et 75 m et moyennée saisonnièrement en été (Novembre-Avril) en hiver (Septembre-Octobre) et annuellement. Moyenne calculée sur les valeurs enregistrées toutes les 15 min entre 10h00 et 15h00. Les barres d'erreur représentent l'écart-type $\pm$ S.D. $Z_{10\%}$ = limite entre la zone peu profonde et la zone mésophotique supérieure (~ 44 m). $Z_{1\%}$ = limite entre la zone mésophotique supérieure et la zone mésophotique inférieure (~ 89 m).

Chapitre 7

Figure 7.1. Courbes d'accumulation des genres de coraux scléractiniaires en zone peu profonde (15–30 m, « Shallow »), dans la zone mésophotique supérieure (45–60 m, « Upper mesophotic »), dans la zone mésophotique inférieure (75–95 m, « Lower mesophotic ») et sur toutes les stations (15–95m, « Total »). La ligne solide indique la courbe de raréfaction, la ligne en pointillé indique la courbe extrapolée, chaque symbole indique le nombre de genres observé, la surface coloriée indique les 95 % d'intervalle de confiance, et les nombres indiquent l'estimation moyenne asymptotique de la diversité générique. (A) Diversité générique en fonction du nombre de stations échantillonnées (40 photo-quadrats par station, représentant de 10 m²/station). (B) Pourcentage d'unité d'échantillonnage en fonction du nombre de stations. (C) Diversité générique en fonction du pourcentage de stations échantillonnées. Les courbes ont été produites grâce à la fonction iNEXT du package iNEXT sur R (Colwell et al. 2012 ; Chao et al. 2014 ; Hsieh et al. 2016 ; Montgomery et al. 2021). Les courbes ont été développées sur la base des stations qui correspondent aux « knots » dans la fonction iNEXT.

Figure 7.2. Pourcentage relatif moyen du recouvrement des catégories macro-benthiques structurellement importantes et dominantes à ~60 m de profondeur, à La Réunion et ses trois zones de l'île (i.e. récif corallien, zone portuaire et les coulées de laves volcaniques) étudiées dans cette thèse ; en Mer Rouge à Eilat (d'après Eyal et al. 2019), à Hawaï (d'après Rooney et al. 2010), aux Bahamas après l'invasion du poisson lion (*Pterois* spp., d'après Lesser & Slattery 2011) et en Polynésie Française sur les îles de Bora Bora et aux Gambiers (d'après Pérez-Rosales et al. 2022a) ; figure adaptée et modifiée d'après Slattery et al. (2024).

Figure 7.3. Fort recouvrement en coraux scléractiniaires sur la zone volcanique à 15 m de profondeur caractérisée par une large dominance de grandes colonies branchues du genre *Pocillopora* (haut), et sur le récif corallien à 45 m composé par un assemblage (quasi)-monospécifique de larges plaques laminaires du genre *Pachyseris* cf. *speciosa* (bas). La complexité structurelle de ces colonies coralliennes constitue un abri important pour de nombreuses espèces de poissons et invertébrés benthiques (Urbina-Barreto et al. 2021, 2022).

Notez que ces 2 stations sont localisées en dehors du périmètre de l'aire marine protégée RNMR. ©Hendrik Sauvignnet

Figure 7.4. Photographie d'une grande colonie de gorgone *Subergorgia suberosa* dans la zone du port à 45 m de profondeur (Hoarau et al. *en révision* – **Annexe 3**). Cette espèce fondatrice des écosystèmes coralliens mésophotiques constitue un support et un abri pour de nombreuses espèces et communautés associées. Lorsqu'elles sont abondantes, ces gorgones peuvent former de véritables forêts animales marines (*sensu* Rossi et al. 2017) et ainsi fournir un habitat et une protection pour de multiples espèces telles que d'autres colonies de cnidaires, de scléactiniaires *Leptoseris* sp. (A, flèche rouge), d'octocoralliaires *Bebryce* cf. *sulfurea* (B, flèche jaune), de mollusques *Pteria* sp. (C, flèche grise), ou de poissons *Oxycirrhites typus* (D, flèche verte). ©Hendrik Sauvignnet

Figure 7.5. Assemblage corallien unique découvert entre 75 et 100 m de profondeur sur les coulées de laves volcaniques au sud-est de La Réunion constitué par *Leptoseris* spp et *Stylaster flabelliformis* (photo à gauche) et dont le recouvrement en *Leptoseris* peut atteindre les 100 % (photo à droite). Cette découverte a été publiée dans le journal *Diversity* (Hoarau et al. 2021 – **Annexe 1**). ©Ludovic Hoarau

Figure 7.6. *Leptoseris* spp. et *Stylaster flabelliformis*, espèces fondatrices des écosystèmes coralliens mésophotiques constituent un support important pour de nombreuses espèces et communautés associées. Les espèces fondatrices affectent les communautés non pas à travers leurs actions mais à travers leur présence. Elles caractérisent les écosystèmes en constituant une structure physique pour les espèces associées et les effets sur les communautés apparaissent à travers de multiples échelles. Par exemple, à large échelle au niveau du paysage marin, les assemblages constituent un environnement et un habitat unique pour la mégafaune marine incluant tortues, requins, poissons et macro-invertébrés mobiles. A plus petite échelle, chaque colonie de scléactinaire ou d'hydrozoaire constitue l'habitat pour de nombreux poissons de petites tailles, par exemple pour de petites demoiselles *Chromis leucura* (A), ou les épiphytes et autres organismes macro-benthiques incluant les algues calcaires (B), les hydrozoaires du genre *Distichopora* (C), et même sur les parties spécifiques des *Stylaster*, telles que sur leur base, colonisée par des éponges, ascidies, bryozoaires (D) et macroalgues (E). © Ludovic Hoarau.

Figure 7.7. Pourcentage en recouvrement des 12 genres de scléactiniaires dominants (+ autres genres) sur les 60 stations des 4 zones d'études à La Réunion entre 15 et 95 m de profondeur. Notez la dominance du genre *Pocillopora* (en rouge) sur la majorité des stations situées à 15 m de profondeur et une faible contribution au recouvrement total en scléactiniaires au-delà de la zone euphotique (> 30 m). Le genre *Pachyseris* (en rose fushia) présente une distribution verticale plus limitée et une distribution horizontale plus étendue avec une forte contribution au recouvrement en scléactiniaires aux stations de la zone mésophotique suivantes : R2–45, R2–60, R3–60, S–60, S–75 et V1–45.

Figure 7.8. Illustration de la faible juxtaposition entre l'aire marine protégée de La Réunion (RNMR) sur la côte ouest et la zone mésophotique représentant environ 70 % de la surface des habitats côtiers (0 – 150 m) à l'échelle insulaire illustrant l'inadéquation de cette AMP pour une protection efficace des écosystèmes récifs coralliens comprenant les ECMs.

Liste des Tableaux

Chapitre 1

Tableau 1.1. Liste des publications sur les ECMs dans la région océan Indien occidental (OIO) et central (OIC) de 1980 à 2023. L’astérisque (*) indique les études dans lesquelles plusieurs localités de différentes régions ont été étudiées, seule la ou les localités figurant dans la région ouest ou centrale de l’océan Indien sont indiquées ; Engin sous-marin autonome (‘Autonomous Underwater Vehicle’, AUV) ; Vidéo sous-marine télécommandée appâtée (‘Baited Remote Underwater Video’, BRUV) ; Engin opéré à distance (‘Remotely Operated Vehicle’, ROV) ; plongée en scaphandre (‘Self-Contained Underwater Breathing Apparatus’, SCUBA).

Chapitre 2

Tableau 2.1. Dates des poses et relèves des sondes température et lumière durant la période d’hiver et d’été sur 9 stations à 15, 45, et 75 m de profondeur.

Tableau 2.2. Marqueurs microsatellites développés pour l’étude du corail *Pachyseris speciosa*. Le tableau indique pour chacun leur motif di-, tri- ou tetra-nucléotides, le nombre de répétitions du motif, la taille du fragment amplifié, les amorces sens et antisens de la séquence ADN, la température d’hybridation optimale des amorces, le multiplex auquel ils appartiennent et le fluorescent utilisé pour les multiplexer.

Chapitre 3

Table 3.1. Summary of best linear models used to describe variation of macro-benthic cover. The importance of each variable is estimated by summing, for each combination of variable, the Akaike weights of the models in which it was included. NI indicates that the variable was not included in the model. CCA: crustose coralline algae. Bold values indicate the relative importance of each variable by summing these wAICc across the models in which they were included, and the corresponding coefficient

Table 3.2. Summary of best linear models used to describe variation of cnidarian density. The importance of each variable is estimated by summing, for each combination of variable, the Akaike weights of the models in which it was included. NI indicates that the variable was not included in the model. Bold values indicate the relative importance of each variable by summing these wAICc across the models in which they were included, and the corresponding coefficient

Table S3.1. PERMANOVA testing for differences in macro-benthic and cnidarian community assemblages between different locations (coral reef: R, shelf: S, port: P and volcanic lava flow: V) and depths (15, 30, 45, 60, 75 and 95 m) and the interactions between them. Model was of the form: sessile macro-benthic community matrix ~ depth × location. Bold values indicate significant effects $p < 0.05$.

Table S3.2. PERMANOVA testing for differences in the composition of scleractinian assemblages between different locations (coral reef: R, shelf: S, port: P and volcanic lava flow: V) and depths (15, 30, 45, 60, 75 and 95 m) and the interactions between them. Model was of the form: scleractinian genera community matrix ~ depth × location. Bold values indicate significant effects $p < 0.05$.

Chapitre 4

Table 4.1. Difference in coral recruitment rates (no.recruits.tile⁻¹). Effects of coral family category (Pocilloporidae, Acroporidae, Poritidae and “others”), depth (15, 45 and 75 m) and location (coral reef, port and lava flow) on recruitment rates. Chis-square-value (χ^2), degrees of freedom (df) and p-value obtained from GLMM model comparisons with ANOVA (type II). Bold p-value indicates a significant effect $p < 0.05$.

Table S4.1. Coral recruitment stations with corresponding concrete blocks and number of tiles retrieved and analyzed in this study. Number of tiles analyzed vary as some were lost or too damaged.

Table S4.2. P-values of Tukey’s HSD post-hoc tests identifying pairwise differences in coral recruitment rate (no.recruits.tile⁻¹) for all categories combined (Pocilloporidae, Acroporidae, Poritidae, and “others”) among all nine stations of the study. Bold p-value indicates significant.

Table S4.3. Difference in coral recruitment rates (no.recruits.tile⁻¹). Effects of surface orientation of tiles (upper, sides, lower), depth (15, 45, and 75 m) and location (coral reef, port and volcanic lava flow) on recruitment rates. Chis-square-value (χ^2), degrees of freedom (df) and p-value obtained from GLMM model comparisons with ANOVA (type II). Bold p-value indicates significant effect ($p < 0.05$).

Table S4.4. Summary of mean effects of confamilial coral cover on the coral recruitment rate for the four coral family categories (**A**, Pocilloporidae, **B**, Acroporidae, **C**, Poritidae and **D**, “others”) using summary of generalized linear mixed model (GLMM) with Poisson error distribution of residuals. E: Estimate. CI: 95% Confidence Interval. Bold p-value indicates a significant effect ($p < 0.05$).

Chapitre 5

Partie 1 : *Pocillopora*

Table 5.1.1. Sampling of *Pocillopora* colonies around Reunion Island. For each site are indicated, the depth at which the samples were collected along with the associated station’s name and GPS coordinates (WGS84), the total number of sampled colonies (N_{tot}), the number of sampled colonies per Secondary Species Hypothesis (SSH): SSH01, SSH09a, SSH09c and SSH13a, and the number of sampled colonies not assigned to a SSH ($P < 0.75$, N_M).

Table 5.1.2. Summary statistics of *Pocillopora* aff. *verrucosa* (SSH13a) populations. N: number of colonies sampled; %NA: percentage of missing data; Na: mean number of alleles;

A_r : mean allelic richness; H_O : observed heterozygosity; H_E : expected heterozygosity; F_{IS} : mean inbreeding coefficient; Stars *** indicates p-values < 0.001.

Table S5.1.1. Loci used in this study, regrouped in panels with their size ranges (in base pairs), their number of alleles for this study and their dye color.

Table S5.1.2. Genetic differentiation among pairs of *Pocillopora* aff. *verrucosa* Secondary Species Hypotheses 13a populations estimated with pairwise F_{ST} tests. All values were non-significant.

Partie 2 : *Pachyseris*

Table 5.2.1. Sampling location and depth, number of colonies, genetic diversity and inbreeding coefficient for the 10 samples of *Pachyseris speciosa* collected around Réunion Island. Number of colonies (N), Expected (H_e) and observed (H_o) heterozygosity values with their standard deviation ($\pm$ SD), mean number of alleles per locus (N_a), inbreeding coefficient (F_{IS}) with the full dataset (17 loci) and with the reduced dataset (11 loci) along with its significance: *** indicate p-values < 0.001, ** indicate p-values < 0.01.

Table 5.2.2. F_{ST} values of pairwise comparisons on the 17-microsatellite multilocus genotype dataset between samples at each station corresponding to the combination of the island location (i.e. coral reef [R], shelf [S], Port [P] and volcanic lava flow [V]) followed by the depth in meters. Numbers in parentheses indicate the number of different individuals sampled. Statistical significance: ** indicate p-values < 0.01, *** indicate p-values < 0.001.

Table S5.2.1. Sampling information for the 225 colonies of *Pachyseris speciosa* collected around Réunion Island.

Table S5.2.2. Information on the 18 loci developed for *Pachyseris speciosa*.

Chapitre 6

Tableau 6.1. Intérêt écologique et enjeux sur les stations étudiées de la zone portuaires sur les sites P1 et P2 de la façade maritime Ouest et P3 de la façade maritime Nord entre 15 et 95 m de profondeur. Les classements relatifs pour les valeurs de remarquabilité écologique sont comme suit :

- Forte (valeurs finales > 1 SD + moyenne (moy.)),
- Modérée à forte (< moy. + 1 SD et > moy.),
- Faible à modérée (< moy. et > moy.- 1 SD),
- Faible (< moy. - 1 SD).

SD = Ecart-type (standard deviation).

L'inverse est effectué pour l'indicateur impact anthropique et vulnérabilité physique. Les lignes en gras indiquent les stations présentant les enjeux les plus forts et donc à prioriser pour les prochains suivis

Tableau S6.1. Résultats du modèle linéaire pour la température montrant des différences significatives des températures entre les profondeurs, entre les saisons et entre l'interaction de ces deux facteurs.

Tableau S6.2. Liste des espèces inventoriées au cours des suivis 2020 du SDPN et celles inventoriées dans le cadre de cette thèse de manière opportuniste entre 2021 et 2022, et qui sont menacées et quasi-menacées de la liste rouge de l’UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature). NE : Non évaluée ; LC : Préoccupation mineure, espèce pour laquelle le risque de disparition est mineure ; NT : Quasi menacée, espèce proche du seuil des espèces menacées ou qui pourrait être menacée si des mesures de conservation spécifiques n’étaient pas prises ; VU : Vulnérable ; EN : En danger ; CR : En danger critique. * Indique les nouvelles espèces inventoriées dans la cadre de la thèse.

Tableau S6.3. Comparaison des moyennes, écart-types (SD) et coefficients de variation (CV) du pourcentage de recouvrement des catégories benthiques en fonction du nombre de photoquadrats analysés par station à suivre en priorité sur le site P1. L’amélioration de la précision (en pourcentage) est calculée comme le pourcentage d’écart de la moyenne obtenu par l’échantillonnage à 40 photoquadrats par station (10 m²).

Chapitre 1

Introduction générale



© Hendrik Sauvignat et Ludovic Hoarau

1.1. Contexte général des écosystèmes coralliens

1.1.1. Les récifs peu profonds : la partie émergée de l'iceberg « écosystème corallien » a bien fondu...

Les récifs coralliens recouvrent moins de 1% de la surface des océans mais constituent un habitat essentiel hébergeant plus d'un million d'espèces représentant plus d'un quart de la biodiversité marine mondiale (Reaka-Kudla 1997 ; Spalding et al. 2011 ; Fisher et al. 2015). En plus de leur importance écologique et patrimoniale, ces écosystèmes fournissent des biens et des services essentiels aux populations vivant à proximité notamment au travers des ressources halieutiques qu'ils abritent, de leur rôle barrière protecteur contre l'action des vagues (Ferrario et al. 2014) ou de l'attractivité touristique qu'ils représentent (Harrison & Booth 2007 ; Mora et al. 2011 ; Hoegh-Guldberg et al. 2007, 2019). Environ un demi-milliard de personnes réparties dans 90 pays du monde, dépendent ainsi directement des récifs coralliens (Moberg & Folke 1999 ; Burke et al. 2011 ; Gattuso et al. 2014 ; Speers et al. 2016).

Ces écosystèmes sont pourtant enclins à des dégradations dramatiques dans le monde (Pandolfi et al. 2003 ; Bellwood et al. 2004 ; De'ath et al. 2012), fragilisant leur capacité à fournir biens et services (Eddy et al. 2021), et mettant ainsi en danger environ 8% de l'humanité. Ce déclin est le résultat de perturbations essentiellement anthropiques qu'elles soient localisées (e.g. eutrophisation, pollutions, surpêche) ou en lien avec les changements globaux tels que le réchauffement climatique et l'acidification des océans (Wilson et al. 2006 ; Hoegh-Guldberg et al. 2007 ; Hughes et al. 2017), la concomitance de ces différentes perturbations pouvant accentuer d'autant plus leurs effets (Ban et al. 2014 ; Bozec & Mumby 2015 ; Harborne et al. 2017 ; Hoegh-Guldberg et al. 2019 ; Madin et al. 2018). L'évaluation de l'étendue et des causes de ce déclin définissent ce qu'on appelle communément la crise globale des récifs coralliens ('global reef crisis' en anglais ; Bellwood et al. 2004 ; Madin & Madin 2015). Cette crise des récifs coralliens suscite un intérêt croissant pour les zones susceptibles d'offrir un refuge contre les perturbations majeures d'origine anthropique et les changements environnementaux liés à la crise climatique.

1.1.2. Les écosystèmes coralliens mésophotiques, la partie immergée de l'iceberg « écosystème corallien » : une source d'espoir ?

Les zones profondes des milieux marins, c'est-à-dire au-delà de 30 m de profondeur et s'étendant jusqu'au bas de la zone euphotique, jusqu'à environ 150 m de profondeur, sont définies comme la zone 'mésophotique' (littéralement se référant aux couches de profondeurs à 'lumière-moyenne'). Les écosystèmes coralliens mésophotiques (ECMs) ont été définis par la présence de coraux dépendant de la lumière et des communautés associées, qui se trouvent généralement à des profondeurs allant de 30 à 40 m et s'étendant jusqu'à plus de 150 m dans les régions tropicales et subtropicales du monde (Hinderstein et al. 2010). Les ECMs présentent une distribution mondiale similaire à celle des récifs coralliens peu profonds (euphotiques). Les ECMs peuvent également apparaître à des latitudes plus élevées selon les conditions océanographiques régionales (Loya et al. 2019).

Notre compréhension des ECMs et des coraux hermatypiques (du grec "herma" et "typoun" qui signifient "récif" et "constructeur" respectivement, par opposition aux coraux ahermatypiques qui ne sont pas bioconstructeurs) qui les composent reste limitée. En revanche, des découvertes significatives ont été faites dans diverses régions tropicales du monde. Les coraux hermatypiques ont été décrits à différentes profondeurs, révélant une vaste distribution verticale. Les avancées technologiques ont en effet permis de mettre en évidence l'existence d'ECMs dans toutes les mers tropicales et subtropicales du monde et de documenter la présence de coraux hermatypiques photosynthétiques jusqu'à des profondeurs souvent inattendues. Par exemple, en mer Rouge, la présence de coraux a été notée jusqu'à 145 m (Fricke & Schuhmacher 1983 ; Fricke et al. 1987 ; Eyal et al. 2019). À Hawaï et dans l'atoll Johnston, ils ont été découverts entre 150 et 165 m (Maragos & Jokiell 1986 ; Kahng & Maragos 2006 ; Kahng et al. 2010 ; Pyle et al. 2016 ; Spalding et al. 2019). En Polynésie française, dans l'archipel des Gambier, des coraux ont été identifiés à une profondeur de 172 m (Rouzé et al. 2021). Ces découvertes révèlent les limites les plus profondes de la distribution bathymétrique des coraux dépendants de la lumière et l'étendue potentielle de l'aire de distribution verticale des communautés coralliennes.

Ces découvertes ont souligné notre méconnaissance des écosystèmes coralliens, et la nécessité d'approfondir nos connaissances de ce compartiment. De plus, bien que les coraux hermatypiques soient retrouvés en faible abondance au-delà de ~60 m de profondeur, ils peuvent former de véritables complexes récifaux à haute valeur écologique et fonctionnelle. Par

exemple, dans le golfe du Mexique, le recouvrement corallien atteint jusqu'à 60 % entre 60 et 75 m de profondeur à Pulley Ridge (Jarrett et al. 2005 ; Reed et al. 2019). De fortes abondances de coraux du genre *Agaricia* représentant jusqu'à 100 % de recouvrement ont été observées à des profondeurs de 70 à 85 m à Curaçao (Hoeksema et al. 2017 ; Frade et al. 2019). Sur la Grande Barrière de Corail (GBR), un recouvrement corallien proche de 100 % a été signalé à 70 m de profondeur (Hopley et al. 2007 ; Bridge et al. 2012, 2019). Sur le récif Myrmidon, on retrouve également des recouvrements importants de coraux, notamment *Leptoseris*, *Pachyseris* et *Montipora*, à 60 m de profondeur (Bongaerts et al. 2013a). Sur les îles d'Hawaï un fort recouvrement des communautés de *Leptoseris* a été relevé entre 70 et 90 m de profondeur (Kahng & Maragos 2006 ; Pochon et al. 2015 ; Pyle et al. 2016 ; Spalding et al. 2019). En Polynésie française, Pérez-Rosales et al. (2022a) révèle des recouvrements en coraux scléractiniaires exceptionnels (> 40%) sur de nombreuses îles entre 60 et 120 m de profondeur. Le développement de telles communautés récifales à ces profondeurs est sujet à des interrogations concernant les conditions environnementales biotiques, abiotiques et géophysiques qui le favorisent ou l'inhibent (Bridge et al. 2011, 2012 ; Harris et al. 2013 ; Moura et al. 2013 ; Kahng et al. 2019 ; Sherman et al. 2019).

Les principales questions concernant la biodiversité des ECMs se concentrent sur la structure des communautés, la compréhension des paramètres environnementaux déterminants qui influencent la composition, la dynamique et la résilience des communautés, ainsi que sur le degré de connectivité de la biodiversité le long du gradient bathymétrique (Turner et al. 2019). Identifier les habitats et communautés des ECMs et caractériser les conditions environnementales le long du gradient bathymétrique est une première étape nécessaire avant d'aborder les processus écologiques et le rôle des habitats profonds dans la résilience des récifs coralliens (Puglise & Colin 2016 ; Lesser et al. 2018 ; Turner et al. 2019 ; Eyal & Pinheiro 2020). C'est également un axe de recherche prioritaire dans les régions où les études sur les ECMs sont rares, comme l'Indo-Pacifique, en comparaison avec l'Atlantique, et plus spécifiquement la région des Caraïbes (Kahng et al. 2010). Le manque de connaissance sur les ECMs est particulièrement prononcé dans le sud-ouest de l'océan Indien (Bongaerts et al. 2019 ; Osuka et al. 2021).

L'intérêt récent et grandissant de la communauté scientifique pour les ECMs est en partie lié à l'existence d'une forte biodiversité associée (Muir et al. 2018) encore inconnue, souvent unique et bien distincte (Rocha et al. 2018), et à l'existence de connectivité entre les récifs coralliens de la zone peu profonde et les ECMs (van Oppen et al. 2011). Ces derniers peuvent en effet constituer des zones de refuge face aux perturbations environnementales et

anthropiques que subissent les récifs coralliens (Bongaerts et al. 2010 ; Bongaerts & Smith 2019). Malgré l'intérêt croissant pour les ECMs, ces écosystèmes demeurent largement inexplorés à l'échelle mondiale (Loya et al. 2016). Pourtant, une protection adéquate des récifs coralliens paraît compromise sans une compréhension complète des caractéristiques écologiques, des processus démographiques et de fonctionnement de ces écosystèmes associés (Lesser & Slattery 2009 ; Bridge et al. 2014).

1.2. Connaissances actuelles et spécificités des ECMs

Les contraintes importantes inhérentes à l'accès à ces milieux profonds rendent l'étude des ECMs particulièrement difficile et expliquent le peu d'études existantes sur les ECMs par rapport aux habitats de la zone euphotique peu profonde (0–30 m de profondeur). Cependant, au cours de cette dernière décennie, avec le développement de la plongée technique profonde (Pyle 2019), une attention scientifique accrue a été portée sur ces écosystèmes (Turner et al. 2017 ; Bongaerts et al. 2019). Cette attention scientifique s'est notamment illustrée à travers une augmentation considérable du nombre de publications et de l'étendue géographique des études sur les ECMs au cours de ces deux dernières décennies (Loya et al. 2016 ; Bongaerts et al. 2019).

1.2.1. Caractéristiques écologiques des ECMs

1.2.1.1. La zonation verticale

Les ECMs sont divisés en tranches bathymétriques, c'est-à-dire en une zone supérieure (ou haute) qui débute autour de 30–40 m de profondeur, et une zone inférieure (ou basse) de ~ 60 à ~ 150 m de profondeur. Cette zonation le long du gradient bathymétrique est établie généralement à travers une transition et/ou un changement des communautés benthiques et ichtyologiques, directement ou indirectement induit par la lumière (Brokovich et al. 2008 ; Laverick et al. 2017, 2020 ; Lesser et al. 2019 ; Tamir et al. 2019). Les gradients importants des conditions environnementales incluant la lumière, la température et la pression (Kahng et al. 2010 ; Eyal et al. 2016) sont à l'origine de cette zonation des communautés benthiques des ECMs (e.g. Kahng & Kelley 2007 ; Englebert et al. 2017).

Bien que des disparités géographiques peuvent exister dans l'établissement de cette zonation, une modification importante dans la composition des communautés mésophotiques existe généralement à ~ 60 m de profondeur ('community break', Lesser et al. 2018, 2019). Il s'agit de la zone à partir de laquelle l'irradiance oscille entre 10 et 1% des valeurs relevées en

surface, et où une transition depuis la dominance d'organismes photoautotrophes vers la dominance d'organismes hétérotrophes s'opère, concomitamment à une augmentation de la disponibilité en nutriments dissous et particulaires (**Figure 1.1**).

Cependant, la division écologique des zones mésophotiques repose sur un nombre limité d'études dans des régions peu variées, ne permettant pas de généraliser les patrons de distribution des organismes ou le changement de biodiversité le long du gradient bathymétrique entre différentes zones biogéographiques (e.g. Pyle et al. 2016). De plus, les différences des conditions environnementales au sein d'une région peuvent engendrer des contrastes importants dans la composition des organismes présents à ces profondeurs (Baker et al. 2016) et peuvent se traduire par une hétérogénéité spatiale prononcée dans la structure des communautés des ECMs d'une même région (Bridge et al. 2011 ; Pérez-Rosales et al. 2022b). Le chevauchement et la dissimilarité dans la composition des communautés de la zone euphotique peu profonde et de celle des ECMs peuvent être en effet fortement différents selon la région ou le taxon considéré (Soares et al. 2018 ; Dumalagan et al. 2019 ; Quimpo et al. 2019). Par exemple, la proportion d'espèces de différents taxons (i.e. poissons, antipathaires, octocoralliaires, scléactiniaires, macroalgues) de la zone peu profonde et présentes dans les ECMs peut varier entre 26 % et 97 % (Laverick et al. 2018). Chez les coraux scléactiniaires, il est estimé qu'environ 57 % (entre 42 et 71 %) des espèces présentes dans les ECMs sont retrouvées dans les zones peu profondes (Laverick et al. 2018). Les limites des ECMs sont flexibles avec la découverte de nouvelles espèces (Kahng et al. 2017) et l'extension de leur distribution horizontale et verticale (Pinheiro et al. 2019 ; Chasqui et al. 2020 ; Pichon et al. 2020 ; Boissin et al. 2021 ; Rouzé et al. 2021).

1.2.1.2. Gradients environnementaux associés au gradient de profondeur

La température joue un rôle crucial dans le développement des ECMs et la structure des communautés (Pyle et al. 2016 ; Pyle & Copus 2019). Les communautés benthiques et spécifiquement les coraux scléactiniaires nécessitent en effet des températures de l'eau généralement supérieures à 18°C pour survivre (Kleypas et al. 1999). Bien qu'il existe des disparités géographiques, la température diminue généralement avec la profondeur en raison de la stratification de la colonne d'eau (Pyle & Copus 2019 ; Slattery et al. 2024), associée à une salinité qui augmente avec la profondeur, ce qui a des impacts significatifs sur la densité de l'eau et la distribution des ressources trophiques (**Figure 1.1**). Néanmoins, la thermocline peut se situer à des profondeurs qui vont au-delà des limites inférieures des ECMs, c'est-à-dire au-

delà de 150 m de profondeur. En comparaison avec les eaux peu profondes, les profondeurs mésophotiques sont considérées comme plus froides et plus stables en termes de température (Bongaerts et al. 2010 ; Turner 2019). Cependant, des ondes internes de gravité peuvent provoquer des fluctuations de température rapides et considérables dans la zone mésophotique (Wall et al. 2015 ; Kahng et al. 2019 ; Wyatt et al. 2020). Ces remontées d'eaux froides riches en nutriments vers les profondeurs mésophotiques peuvent soutenir la croissance corallienne (Leichter & Genovese 2006 ; Radice et al. 2019) et atténuer le stress thermique cumulé pendant les vagues de chaleur, pouvant par exemple conduire à une réduction du blanchissement des scléactiniaires (Wall et al. 2015 ; Schmidt et al. 2016). Paradoxalement, ces ondes internes peuvent au contraire conduire à une augmentation du blanchissement corallien suite à une exposition des coraux à des températures allant en deçà de leur limite inférieure de tolérance (Kahng et al. 2012). De plus, les anomalies de températures dans la zone mésophotique, liées aux vagues de chaleur marine sont à l'origine de l'approfondissement de la couche de mélange supérieure de l'océan qui expose les coraux des ECMs à des eaux anormalement chaudes provenant des eaux de surface et conduisant à des événements de blanchissement (Smith et al. 2016). En 2019, un blanchissement corallien significatif a été observé sur l'atoll d'Egmont dans l'archipel des Chagos entre 60 et 90 m de profondeur dû au déplacement vertical de la thermocline conduisant à la présence d'eaux de surface chaudes à une profondeur normalement associée à la thermocline (Diaz et al. 2023b). La température joue ainsi un rôle primordial dans la structure des communautés benthiques et la distribution des coraux scléactiniaires le long du gradient de profondeur de la surface à la limite inférieure de la zone mésophotique (Diaz et al. 2023a).

Les coraux scléactiniaires hermatypiques vivent en symbiose avec des algues photosynthétiques, ce qui les rend largement dépendants de la lumière pour leur métabolisme. Cette dépendance limite leur présence à la zone euphotique des océans, où la lumière atteint au moins 1 % de celle disponible en surface (Kahng et al. 2010). La lumière, en particulier le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR), aussi nommé irradiance, devient un facteur limitant avec l'augmentation de la profondeur (Kahng et al. 2019 ; **Figure 1.1**). Les valeurs de PAR équivalant à 10 % de la valeur de surface (notée PAR_0) correspondent au milieu de la zone euphotique tandis qu'une valeur de 1 % de la valeur de surface définit la limite basse de la zone euphotique, en dessous de laquelle la photosynthèse équivaut à la respiration (Lesser et al. 2018). Il a été récemment suggéré que la limite basse de la zone mésophotique pouvait s'étendre jusqu'à 0,1% du PAR_0 (Kahng et al. 2010 ; Pyle & Copus 2019) puisque des coraux dépendants de la lumière ont été observés aux profondeurs correspondantes (Laverick et al. 2020 ; Rouzé

et al. 2021). Il existe ainsi un lien entre la clarté de l'eau et les limites de distribution en profondeur des coraux et autres organismes dépendants de la lumière (Kahng et al. 2019 ; Muir & Pichon 2019 ; Pyle & Copus 2019). La croissance et la survie des coraux scléactiniaires photosynthétiques dépendent de la lumière et de la turbidité, et sont ainsi diminuées par une forte sédimentation, par conséquent le plus souvent associée à une faible abondance de coraux (Liddell & Ohlhorst 1988 ; Bridge et al. 2011 ; Sherman et al. 2019 ; Muir et al. 2015).

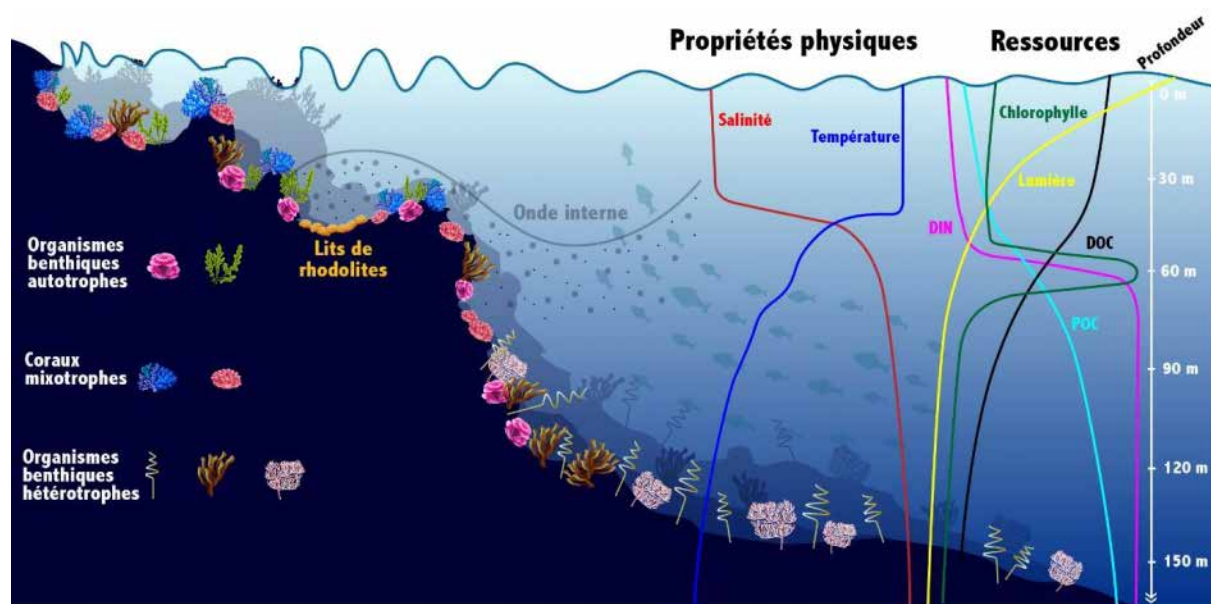


Figure 1.1. Schéma conceptuel d'un profil bathymétrique typique des propriétés environnementales d'une communauté benthique tropicale le long d'un gradient bathymétrique, de la surface jusqu'à 150 m de profondeur. DIN : azote inorganique dissous ; DOC : carbone organique dissous ; POC : carbone organique particulaire. Figure adaptée et modifiée d'après Slattery et al. (2024).

La diminution de l'autotrophie avec la profondeur, due à la réduction de la lumière, est compensée par une augmentation de l'hétérotrophie, soutenue par des variations en carbone organique dissous ('dissolved organic carbone', DOC) et en carbone organique particulaire ('particulate organic carbone', POC). Bien qu'il existe des disparités géographiques, l'établissement de discontinuités de température (la thermocline), de salinité (l'halocline) et par conséquent de densité (la pycnocline), a un effet significatif sur la répartition des ressources trophiques, notamment sur l'azote inorganique dissous ('dissolved inorganic nitrogen', DIN), qui influence la distribution du phytoplancton et la formation de la couche de chlorophylle maximale (Brandtneris et al. 2016). Cette couche de chlorophylle maximale se forme à environ 60 m de profondeur au niveau de l'interface entre une couche supérieure pauvre en nutriments et une couche inférieure limitée en lumière (Lesser et al. 2009 ; Cornec et al. 2021 ; Diaz et al.

2023a ; Slattey et al. 2024). Qu'elle soit le résultat de l'érosion d'origine biotique (e.g. fèces de poissons et invertébrés bioérodeurs) ou abiotique (e.g. apports terrestres de sédiments et de nutriments, effet des vagues), l'accumulation de sédiments peut profiter à d'autres cnidaires (i.e. octocoralliaires, antipathaires) et organismes hétérotrophes (i.e. éponges) se nourrissant de matières organiques particulières et dissoutes (Swanborn et al. 2022a). Dans certaines régions, l'augmentation des apports en nutriments avec des concentrations élevées en matière organique particulière carbonée peut être causée par les ondes internes transportant de l'eau plus froide.

Outre la température et la lumière, la distribution et la structure des communautés benthiques des ECMs sont fortement influencées par diverses variables environnementales. La topographie, la courantologie et autres caractéristiques spécifiques d'un site ont une influence dans la stratification de la colonne d'eau et la formation du pic de chlorophylle (Leichter & Genovese 2006 ; Diaz et al. 2023b). Les facteurs géomorphologiques, tels que le type de substrat, la pente et la rugosité jouent un rôle important dans la structure des communautés benthiques le long d'un gradient environnemental. Les anthozoaires (i.e. scléactiniaires, antipathaires, octocoralliaires), les hydrozoaires et autres organismes macro-benthiques présentant un rôle d'espèces fondatrices des ECMs (Lesser et al. 2009 ; Kahng et al. 2010), nécessitent généralement un substrat dur pour s'installer, c'est-à-dire sur une base soit calcaire bioconstruite soit volcanique (Sherman et al. 2010, 2019 ; Stefanoudis et al. 2019 ; Swanborn et al. 2022a, 2022b). Avec les courants dominants, la rugosité et la pente influencent fortement le transport des sédiments, des particules en suspension et des nutriments dissous, pouvant ainsi fortement contribuer à la distribution spatiale des ECMs localement et régionalement (Locker et al. 2010 ; Bridge et al. 2011). La compréhension de toutes ces variables environnementales est donc importante pour saisir la complexité et la dynamique des écosystèmes coralliens mésophotiques (ECMs) (**Figure 1.1**).

1.2.1.3. Variabilité spatiale de la structure des communautés des ECMs

Les recherches sur les ECMs qui décrivent la variabilité dans la structure des communautés macro-benthiques couvrant un large gradient de profondeur sont rares, et la majorité s'est concentrée sur les coraux scléactiniaires uniquement (Diaz et al. 2023a ; Stefanoudis et al. 2023a). Malgré le peu de recherches existantes sur ces écosystèmes, les études préliminaires montrent que les communautés benthiques des ECMs de la région Indo-Pacifique présentent une grande hétérogénéité dans la structure des communautés coralliennes. Cette variabilité

suggère qu'il reste encore beaucoup à découvrir et à comprendre sur les dynamiques et les interactions au sein de ces écosystèmes.

Les coraux du genre *Leptoseris* sont fréquemment observés dans de nombreux ECMs de l'Indo-Pacifique, notamment à des profondeurs supérieures à 60 m (**Figure 1.2**), du fait de leur capacité photosynthétique importante, à la spécialisation unique de leurs symbiontes et à des adaptations physiologiques (Pochon et al. 2015). Les espèces du genre *Acropora* qui dominent les communautés peu profondes sont rarement abondantes dans les ECMs, et particulièrement dans la zone mésophotique inférieure (Kahng et al. 2010 ; Muir et al. 2015, 2019).

Sur l'atoll de Bikini dans les îles Marshall du Pacifique, trois zones distinctes des ECMs en termes d'abondance et de composition de coraux scléactiniaires peuvent être rencontrées, avec une zone dominée par *Echinophyllia* (18–91 m), une zone intermédiaire dominée par *Leptoseris* (91–146 m) et composée par des coraux scléactiniaires non photosynthétiques, et une zone la plus profonde au-delà de 146 m composée exclusivement par des coraux non photosynthétiques (Kahng et al. 2010).

Dans la région de la GBR, et sur la Mer de Corail, des systèmes récifaux soutenant diverses communautés de coraux scléactiniaires photosynthétiques entre 60 et 120 m peuvent être rencontrées. Les coraux des genres *Leptoseris*, *Pachyseris*, *Montipora*, *Porites* et ceux de la famille des Pectiniidae forment des assemblages jusqu'à 127 m de profondeur (Englebert et al. 2015 ; Bridge et al. 2019 ; Wright et al. 2023). Les octocoralliaires, de la famille des Xeniidae dominent la zone mésophotique supérieure. Un changement dans la composition des espèces benthiques est observé à partir de 90 m de profondeur, avec une dominance des antipathaires et autres coraux hétérotrophes jusqu'à 140 m (Bridge et al. 2019).



Figure 1.2. Photographie d'une grande colonie (> 50 cm de diamètre) de *Leptoseris* cf. *scabra* parmi d'autres colonies laminaires ou de type tabulaire/plateau de *Leptoseris* spp. à 75 m de profondeur sur un tombant de la zone volcanique au sud-est de La Réunion. Le genre *Leptoseris* est courant, voire dominant dans les assemblages des coraux scléractiniaires des écosystèmes coralliens mésophotiques dans de nombreuses régions du monde. © Ludovic Hoarau.

En Polynésie française, les recouvrements en coraux scléractiniaires diminuent généralement le long du gradient bathymétrique, avec une dominance de coraux branchus et massifs jusqu'à 40 m qui sont remplacés par les coraux laminaires du genre *Pachyseris* et *Leptoseris* avec la profondeur (Pérez-Rosales et al. 2022b). Pérez-Rosales et al. (2022b) ont d'ailleurs révélé qu'un peu moins d'un tiers des sites étudiés présentaient un recouvrement corallien plus élevé qu'attendu dans la zone mésophotique avec des valeurs atteignant 81,8 % à 40 m, 74,5 % à 60 m, 53 % à 90 m et 42 % à 120 m, comparativement aux valeurs moyennes prévues par leur modèle, soit 31,2 % à 40 m, 22,8 % à 60 m, 14,6 % à 90 m et 9,8 % à 120 m.

À Hawaï, les coraux scléractiniaires *Leptoseris* sp. et les macroalgues *Halimeda* sp. peuvent dominer entre 50 et 80 m de profondeur. Les formes de vie sont rares entre 90 et 140 m, mais quelques antipathaires peuvent être présents (Spalding et al. 2019). Les macroalgues (e.g. *Halimeda*, *Microdictyon*) peuvent aussi former de larges mattes monospécifiques dans les ECMs d'Hawaï, jouant un rôle important dans la géomorphologie des habitats mésophotiques en consolidant et en modifiant considérablement la complexité du substrat (Spalding et al. 2019).

En Mer Rouge, les ECMs sont relativement bien étudiés. Au nord, les récifs mésophotiques atteignent 130 m de profondeur, avec une dominance de coraux comme *Leptoseris* et des espèces de scléactiniaires non-photosynthétiques entre 100 et 170 m. Les communautés d'éponges et d'algues calcaires encroutantes dominent à partir de 60 m, constituant une part importante de la structure benthique. Les coraux scléactiniaires tels que *Dendrophyllia* et *Javania* prédominent entre 130 et 170 m, tandis que *Madracis* devient plus abondante avec la profondeur (Kahng et al. 2010 ; Eyal et al. 2019).

Une fois de plus, de fortes variabilités peuvent être observées entre différents sites d'une même région dans la structure des communautés des ECMs, soulignant des dynamiques et des trajectoires temporelles contrastées entre les communautés des ECMs et celles des zones adjacentes peu profondes (Hernandez-Agreda et al. 2022).

1.3. Les ECMs dans la région océan Indien

Étant donné le manque de connaissance sur les ECMs, ils sont rarement pris en considération et intégrés dans les plans de gestion et de conservation des récifs coralliens, qui par conséquent, sont souvent limités à la zone euphotique (Menza et al. 2008 ; Morais et al. 2018). C'est notamment le cas dans la région du sud-ouest de l'Océan Indien et à La Réunion.

De même que les estimations à l'échelle régionale et globale, la zone mésophotique (30–150 m) à La Réunion représenterait environ 70 % de la surface entre la surface de l'eau et 150 m de profondeur (Harris et al. 2013 ; Pyle & Copus 2019). La surface de substrats durs favorables au développement des ECMs représenterait un minimum de ~37 km² autour de La Réunion (Guenoc et al. 2008). Cette estimation est en revanche une fourchette basse puisqu'une partie importante des côtes sud et est de La Réunion n'a pas été échantillonnée et intégrée dans ce travail cartographique. Ce potentiel d'occurrence substantiel des ECMs renforce donc l'urgence d'accroître nos connaissances sur leur structure, leur dynamique et leur fonctionnement dans la région ouest de l'océan Indien (Turner et al. 2017). Ces connaissances permettront notamment d'identifier les menaces auxquelles les ECMs sont confrontés, de caractériser les changements potentiels et de proposer des mesures de gestion et de conservation adaptées (Soares et al. 2019 ; Osuka et al. 2021). D'après le site internet « mesophotic.org » (Bongaerts et al. 2019) et la littérature (grise comprise) disponible sur les ECMs (30–150 m) dans la région de l'océan Indien occidental et central, seuls 46 travaux ont été publiés entre 1980 et 2023, dont 22 % concernent l'archipel des Mascareignes (i.e. le mont sous-marin de La Pérouse, les îles de La Réunion et de Maurice) et 16 % sont spécifiques à La Réunion (**Figure 1.3**).

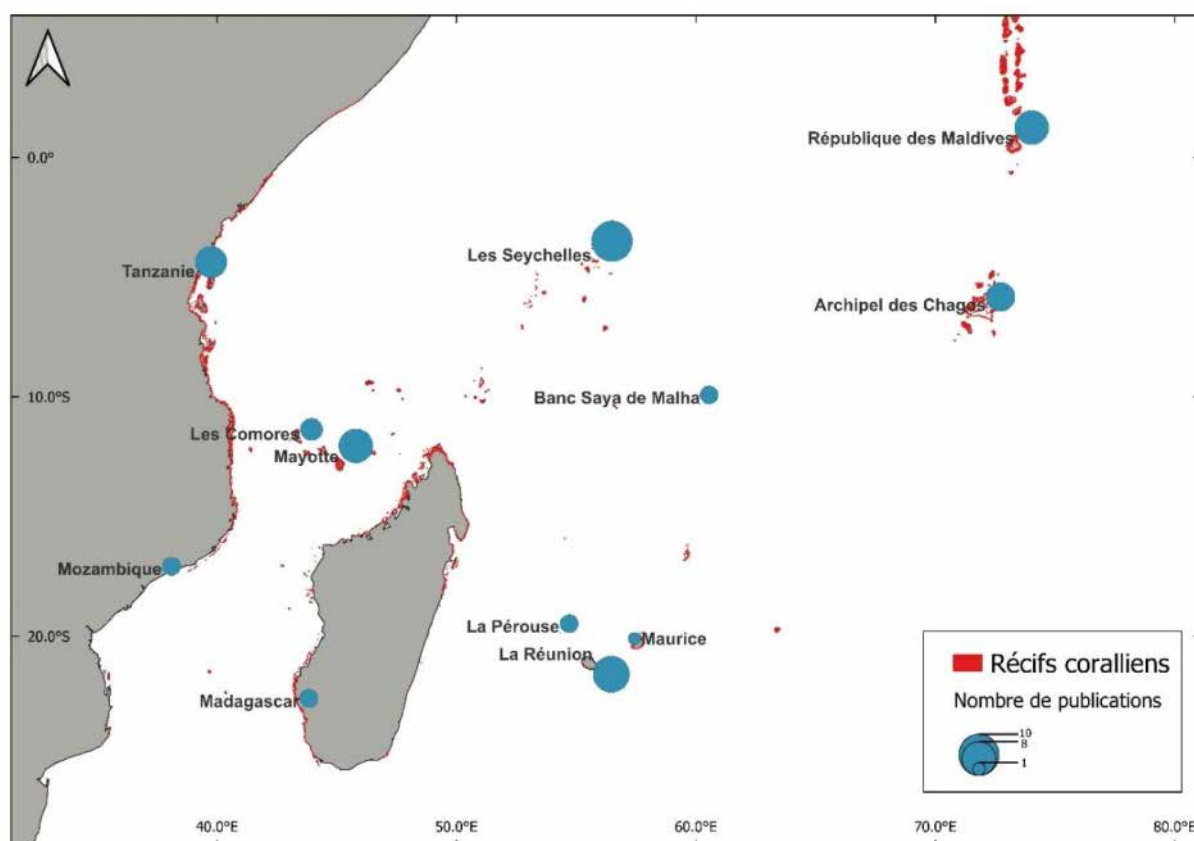


Figure 1.3. Carte de la région ouest et centrale de l’océan Indien et localités où des recherches sur les communautés des écosystèmes coralliens mésophotiques ont été entreprises (d’après mesophotic.org ; Bongaerts et al. 2019). Notez que la taille des cercles est proportionnelle au nombre de publications pour chaque localité.

Le Tableau 1.1 ci-dessous présente chronologiquement les études sur les ECMs dans la région ouest et centrale de l’océan Indien avec les gammes de profondeurs, les localités, les plateformes d’études et les catégories biotiques ou taxons étudiés. Dans le contexte de ce travail de thèse, il nous apparaît important de noter que $\frac{3}{4}$ de ces travaux ont été publiés entre 2020 et 2023, période durant laquelle cette thèse a été réalisée.

Tableau 1.1. Liste des publications sur les ECMs dans la région océan Indien occidental (OIO) et central (OIC) de 1980 à 2023. L’astérisque (*) indique les études dans lesquelles plusieurs localités de différentes régions ont été étudiées, seule la ou les localités figurant dans la région ouest ou centrale de l’océan Indien sont indiquées ; Engin sous-marin autonome (‘Autonomous Underwater Vehicle’, AUV) ; Vidéo sous-marine télécommandée appâtée (‘Baited Remote Underwater Video’, BRUV) ; Engin opéré à distance (‘Remotely Operated Vehicle’, ROV) ; plongée en scaphandre (‘Self-Contained Underwater Breathing Apparatus’, SCUBA).

Référence	Région	Localité	Profondeur (m)		Plateforme	Taxon
			Min	Max		
Sheppard 1980	OIC	Archipel des Chagos	3	60	SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié)	Catégories benthiques générales ; Scléactiniaires
Bouchon 1981	OIO	La Réunion	1	40	SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié)	Scléactiniaires
Sheppard 1981	OIC	Archipel des Chagos			Non spécifié	Scléactiniaires
Faure 1982	OIC	La Réunion	1	30	SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié)	Scléactiniaires
Titlyanov & Titlyanova 2002*	OIC et OIO	République des Maldives ; Seychelles	15	45	Terrestre ; SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié)	Scléactiniaires
Concepcion et al. 2010*	OIO	Maurice	Non spécifié	Non spécifié	D’après travaux ou matériels antérieurs	Octocoralliaires
Gaither et al. 2011*	OIO	Seychelles	100	400	Pêche	Poissons
Muir et al. 2017	OIC	République des Maldives	3	30	SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié)	Scléactiniaires
Andradi-Brown et al. 2019	OIC	Archipel des Chagos	5	82	BRUV ; Dragage / Chalutage ; ROV ; Sonar / Système multifaisceaux	Algues ; Antipathaires ; Poissons ; Octocoralliaires ; Catégories benthiques générales ; Scléactiniaires
Barathieu et al. 2019	OIO	Mayotte	75	75	Recycleur	Crustacés
Radice et al. 2019	OIC	République des Maldives	10	30	SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié)	Plancton ; Scléactiniaires ; <i>Symbiodinium</i>
Tea et al. 2019	OIO	Tanzanie	50	80	Recycleur	Poissons
Gress et al. 2020	OIO	Madagascar	40	40	SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié)	Antipathaires
Maggioni et al. 2020	OIC	République des Maldives	40	50		Octocoralliaires ; Eponges ; Hydrozoaires
Montefalcone et al. 2020	OIC	République des Maldives	5	50	SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié)	Scléactiniaires
Pichon et al. 2020	OIO	Mayotte	65	90	Recycleur	Scléactiniaires
Stefanoudis et al. 2020	OIO	Comores ; Seychelles	10	250	Submersible habité ; ROV	Catégories benthiques générales
Tea et al. 2020	OIO	La Réunion	80	90	Recycleur	Poissons
Terrana et al. 2020	OIO	Madagascar	10	52	SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié)	Antipathaires
Betzler et al. 2021	OIO	Banc Saya de Malha	0	1200	Vidéo par remorquage ; Sonar / Système multifaisceaux ; Capteurs et échantillonneurs déployés en surface	Catégories benthiques générales
Boissin et al. 2021	OIO	La Pérouse	59	67	Recycleur	Scléactiniaires

Tableau 1.1. Suite

Fassbender et al. 2021a	OIO	Seychelles	10	350	Submersible habité ; ROV ; SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié)	Catégories benthiques générales
Hoarau et al. 2021	OIO	La Réunion	75	100	Recycleur	Hydrozoaires ; Scléactiniaires
Mulochau et al. 2021a	OIO	La Réunion	70	110	Recycleur	Catégories benthiques générales ; Poissons
Mulochau et al. 2021b	OIO	Mayotte	65	145	Recycleur	Catégories benthiques générales
Fassbender et al. 2021b	OIO	Seychelles	10	350	Sonar / Système multifaisceaux	Actiniaires et Cériantes ; Algues ; Octocoralliaires ; Autres invertébrés ; Eponges ; Scléactiniaires
Osuka et al. 2021	OIO	Tanzanie	5	150	AUV	Algues ; Antipathaires ; Poissons ; Octocoralliaires ; Scléactiniaires
Radice et al. 2021	OIC	République des Maldives	10	50	SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié) ; Capteurs et échantillonneurs déployés en surface	Plancton
Benzoni 2022	OIO	La Réunion	46	46	D'après travaux ou matériels antérieurs	Scléactiniaires
Gravier-Bonnet et al. 2022	OIO	La Réunion	65	93	Recycleur	Hydrozoaires
Muff et al. 2022	OIO	La Pérouse	60	140	Recycleur ; submersible standalone pumping device	Poissons
Osuka 2022	OIO	Tanzanie	5	150	AUV ; BRUV	Algues ; Antipathaires ; Poissons ; Octocoralliaires ; Scléactiniaires
Osuka et al. 2022	OIO	Tanzanie	5	47	BRUV ; Dragage / Chalutage ; ROV ; Sonar / Système multifaisceaux	Poissons
Radice et al. 2022	OIC	République des Maldives	10	30	Instrumentation <i>in situ</i> ; SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié)	Scléactiniaires ; <i>Symbiodinium</i>
Stefanoudis et al. 2022	OIO	Comores ; Mozambique ; Seychelles ; Tanzanie	30	Non spécifié	Enquêtes en ligne et entretiens semi-structurés	-
Swanborn et al. 2022a	OIO	Seychelles	30	300	Submersible habité ; Sonar / Système multifaisceaux	Catégories benthiques générales
Swanborn et al. 2022b	OIO	Seychelles	30	120	Submersible habité ; ROV ; Sonar / Système multifaisceaux	Poissons
Barathieu et al. 2023	OIO	Mayotte	60	60	SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié)	Crustacés
Betzler et al. 2023	OIO	Banc de Saya de Malha	20	300	Télémétrie acoustique ; Carottage / forage ; Vidéo par remorquage ; Capteurs et échantillonneurs déployés en surface	Catégories benthiques générales
Diaz al. 2023a	OIC	Archipel des Chagos	15	160	Instrumentation <i>in situ</i> ; ROV	Scléactiniaires
Diaz al. 2023b	OIC	Archipel des Chagos	15	160	Instrumentation <i>in situ</i> ; ROV	Algues ; Antipathaires ; Hydrozoaires ; Octocoralliaires ; Catégories benthiques générales ; Scléactiniaires
Donohoo et al. 2023*	OIO	Madagascar ; Mayotte ; Tanzanie ; Mozambique	3	100	Non spécifié	Autres invertébrés
Fricke et al. 2023	OIO	Mayotte	115	115	Recycleur	Poissons
Loiseau et al. 2023	OIO	Mayotte	8	100	Vidéo par remorquage	Poissons
Pinheiro et al. 2023*	OIO	Seychelles ; Comores	2	303	Recycleur ; ROV ; SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié)	Déchets d'origine anthropique
Stefanoudis et al. 2023a	OIO	Seychelles	10	350	Submersible habité ; ROV ; SCUBA (circuit ouvert ou non-spécifié) ; Capteurs et échantillonneurs déployés en surface	Antipathaires ; Poissons ; Catégories benthiques générales ; Scléactiniaires ; Autres invertébrés

Sur la base des données disponibles, la région ouest de l’océan Indien pourrait être une région clé pour les ECMs de l’Indo-Pacifique étant donné la forte biodiversité marine qu’elle héberge associée à sa situation biogéographique. La diversité des coraux scléractiniaires est notamment importante (Obura 2012). Cette (éco)région constitue un hotspot de biodiversité marine avec des récifs coralliens arborant une forte proportion d’espèces endémiques relative à la richesse spécifique totale, la rendant néanmoins particulièrement vulnérable aux pressions et activités anthropiques (Roberts et al. 2002 ; Spalding et al. 2007 ; Bellard et al. 2013). Recouvrant plus de 30 millions de km² (8,1%) des océans (Obura et al. 2017), elle est l’une des régions les plus menacées du monde (Cai et al. 2013).

Les études quantitatives sur les communautés benthiques et coralliennes des ECMs couvrant un large gradient de profondeur sont relativement peu nombreuses dans l’océan Indien occidental (**Tableau 1.1**), en comparaison avec d’autres régions du monde (Laverick et al. 2018 ; Pyle & Copus 2019). Les quelques études couvrant un large gradient de profondeur ont été principalement réalisées sur l’archipel des Seychelles (Swanborn et al. 2022a ; Stefanoudis et al. 2023a), sur les côtes de la Tanzanie (Osuka et al. 2021) et sur l’archipel des Chagos (Diaz et al. 2023b).

L’île de La Réunion fait partie des îles Mascareignes, une écorégion de l’océan Indien occidental récemment classée comme « en danger critique » et confrontée aux niveaux les plus élevés de risque d’effondrement des écosystèmes récifaux coralliens dans la région (Obura et al. 2022). Plusieurs études locales ont été menées sur les communautés benthiques et coralliennes des récifs coralliens peu profonds et des coulées de lave (Tourrand et al. 2013 ; Jouval et al. 2020 ; Urbina-Barreto et al. 2021a ; Hoarau et al. 2023).

Les ECMs de La Réunion restent inexplorés (voir Hoarau et al. 2021 – **Annexe 1**). La biogéographie, les profondeurs maximales, la diversité, la structure des communautés, ou la connectivité restent largement inexplorés. Par conséquent, une grande majorité des ECMs de la région ne sont pas protégés (UNEP-Nairobi Convention & WIOMSA 2021 ; Stefanoudis et al. 2022) et sont rarement explicitement inclus dans des plans de gestions ou la cible de programme de conservation (Turner et al. 2019).

1.4. Résilience des écosystèmes coralliens, hypothèse de « refuge profond » et connectivité des ECMs

Les zones profondes des récifs coralliens et en particulier la zone mésophotique, représentent un habitat considéré comme moins affecté par les perturbations majeures telles que les anomalies de température et les tempêtes (Bongaerts et al. 2010). Étant donné que ces zones profondes se trouvent souvent à proximité immédiate des récifs peu profonds mais sont plus éloignées de la côte, elles peuvent jouer un rôle protecteur face aux perturbations et participer au maintien de la biodiversité et ainsi contribuer à la résilience des récifs coralliens (Bongaerts & Smith 2019). Cette fonction de protection des ECMs associée à leur potentiel de réensemencement des récifs dégradés a été définie à travers le concept de refuge.

1.4.1. L'hypothèse de refuge profond

L'une des premières mentions dans la littérature concernant ce concept de refuge écologique contre les perturbations a été faite par Glynn (1996), qui a proposé que les communautés coralliennes à des "profondeurs modérées" pourraient être protégées du réchauffement rapide des océans. Il a ensuite été proposé que les populations de coraux situées en profondeur pourraient échapper aux effets des tempêtes, ainsi qu'aux effets délétères liés à la mortalité massive d'oursins, herbivores clés participant à la résilience des récifs coralliens (Hughes & Tanner 2000). Les auteurs ont en effet proposé que ces coraux profonds à l'abri des perturbations pourraient jouer un rôle important en fournissant des larves pour soutenir la récupération des récifs peu profonds dégradés. Ce concept, qui évoque la protection des coraux profonds contre les perturbations et leur rôle reproductif comme source de larves pour la régénération des récifs, s'applique logiquement à des profondeurs encore plus grandes et à d'autres perturbations dépendantes de la profondeur. Le concept des ECMs en tant que refuge a été formulé sous l'hypothèse de "refuge des récifs profonds" ('Deep reef refuge hypothesis', DRRH ; Bongaerts et al. 2010, 2017) et a été élargi aux fonctions écologiques (i.e. diversité fonctionnelle et taxonomique), ainsi qu'à des taxons (e.g. poissons) autres que les coraux scléactiniaires (e.g. Loiseau et al. 2023).

Parce qu'un déclin du blanchissement avec la profondeur a été révélé chez les coraux (Baird et al. 2018 ; Pérez-Rosales et al. 2021), les ECMs ont été suggérés comme pouvant constituer de véritables « radeaux de survie » (Baker et al. 2018) pour de nombreuses espèces récifales en alimentant en larves les zones moins profondes et facilitant ainsi leur recolonisation

après des perturbations. La DRRH repose néanmoins sur deux postulats : (i) il existe un degré de similarité dans la composition d'espèces et une connectivité verticale entre populations de récifs profonds (mésophotiques) et peu profonds (e.g. Holstein et al. 2015), et (ii) les récifs profonds sont préservés des perturbations naturelles et d'origine anthropique (**Figure 1.4**). L'hypothèse de refuge profond est aujourd'hui très débattue (Shlesinger et al. 2018 ; Morais & Santos 2018 ; Rocha et al. 2018). De plus en plus d'études montrent que les populations d'invertébrés benthiques des ECMs sont écologiquement et génétiquement distincts des récifs peu profonds, et notent l'absence de connectivité verticale (Van Oppen et al. 2011 ; Bongaerts et al. 2017 ; Veglia et al. 2019 ; voir section 4.2. ci-dessous). Dans la Mer des Caraïbes, la validation de l'hypothèse de refuge des récifs profonds dépend des espèces et des localités étudiées (Bongaerts et al. 2017 ; Sturm et al. 2023 ; Eckert et al. 2024), et est associée à divers facteurs tels que les courants et les caractéristiques reproductives des modèles considérés. La capacité de repeuplement des récifs peu profonds par les populations benthiques mésophotiques est très variable d'une espèce à l'autre (Bongaerts et al. 2017), et semble limitée pour les espèces aux performances reproductives réduites (Shlesinger et al. 2018). Les ECMs semblent aussi constituer des refuges limités pour les espèces aux fonctionnalités importantes pour les récifs tels que les poissons herbivores (Cure et al. 2021). De plus, la similarité des communautés entre les récifs peu profonds et les récifs profonds diminue à mesure que la profondeur augmente (Semmler et al. 2017), reflétant les variations des conditions environnementales avec la profondeur (Kahng et al. 2010). Par conséquent, la DRRH s'appliquerait principalement à la zone mésophotiques supérieure (~30 à 60 m). À ces profondeurs, les récifs sont suffisamment profonds pour échapper aux perturbations, tout en restant assez peu profonds pour permettre l'existence d'un chevauchement suffisant dans la composition des espèces. L'hypothèse DRRH est appropriée pour un nombre limité d'espèces coralliennes généralistes, composées par des populations panmixtiques le long de ce gradient vertical.

Le second postulat de l'hypothèse DRRH stipule que les récifs mésophotiques sont généralement plus épargnés par l'effet des perturbations d'origine naturelle et anthropique que les habitats peu profonds, notamment du fait de leur éloignement des côtes (**Figure 1.4**). Certains ECMs semblent pourtant être aussi vulnérables face aux perturbations naturelles et stress environnementaux et anthropiques que leurs homologues moins profonds (Appeldoorn et al. 2016 ; Etnoyer et al. 2016 ; Smith et al. 2016, 2019 ; White et al. 2017 ; Abesamis et al. 2018 ; Frade et al. 2018 ; Schramek et al. 2018 ; Venegas et al. 2019). Des impacts significatifs des perturbations naturelles et anthropiques majeures sur la structure spatiale des communautés macro-benthiques sessiles des ECMs ont été documentés. Ces perturbations incluent le passage

d'une tempête tropicale ou d'un cyclone (e.g. Bongaerts et al. 2010, 2013a ; White et al. 2013 ; Smith et al. 2016a), ou les effets des perturbations anthropiques incluant les effets du changement climatique (réchauffement des eaux, fluctuations extrêmes de température, augmentation de la fréquence et intensité des tempêtes ; Smith et al. 2016b ; Frade et al. 2018 ; Diaz et al. 2023 ; Smith et al. 2019), de la sédimentation (Katz et al. 2015), et des pollutions (Silva et al. 2016 ; Soares et al. 2020 ; Pinheiro et al. 2023).

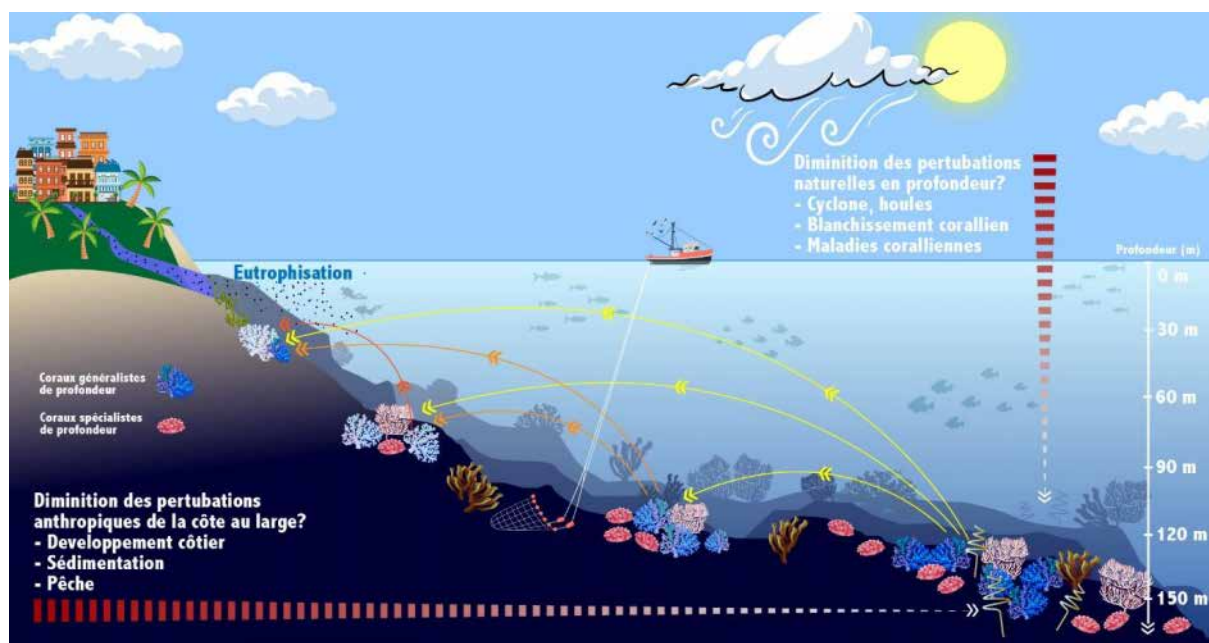


Figure 1.4. Schéma conceptuel de l'hypothèse de "refuge des récifs profonds" ('Deep reef refuge hypothesis', DRRH ; Bongaerts et al. 2010). Cette hypothèse est vérifiée si : i) il existe une connectivité verticale des espèces entre les zones peu profondes (0–30 m) et mésophotiques (30–150 m) ; ii) les impacts des perturbations sont limités dans la zone mésophotique en comparaison aux habitats de la zone euphotique peu profonde.

1.4.2. Le recrutement des coraux scléractiniaires des ECMs

La construction des récifs coralliens et leur persistance dans le temps dépend directement de la capacité des coraux scléractiniaires à coloniser un habitat. Les coraux scléractiniaires ont un cycle de vie qui alterne une phase larvaire pélagique et une phase benthique, qui suit la fixation et la métamorphose de la larve corallienne après dispersion. La phase benthique démarre donc par le stade recrue, dont la taille est généralement de l'ordre du millimètre et invisible à l'œil nu *in situ* (Nozawa et al. 2011 ; Davies et al. 2013). La recrue croît pour donner une colonie juvénile (dont la taille est généralement inférieure à 5 cm, Penin et al. 2010) puis une colonie adulte (dont la taille est généralement supérieure à 5 cm) une fois la maturité sexuelle atteinte (**Figure 1.5**). Il existe de nombreuses modalités de reproduction sexuée chez les coraux

scléactiniaires. La fécondation peut être interne ou externe. Dans le cas de coraux à fécondation externe (« spawners ») les colonies adultes émettent des gamètes directement dans la colonne d'eau, et la fécondation a lieu le plus souvent en surface, suivie de l'embryogénèse qui donnera une larve planula. Dans le cas de fécondation interne (« brooders »), la fécondation et l'embryogénèse ont lieu dans le polype mère, et les planulas déjà formées sont émises dans la colonne d'eau (**Figure 1.5**). Le recrutement des coraux scléactiniaires, défini comme l'entrée de nouveaux individus dans les populations adultes, constitue un processus démographique clé pour la structure, la régulation et le maintien des populations de coraux au fil du temps (Connell et al. 1997 ; Hughes et al. 2000 ; Adjeroud et al. 2017 ; Edmunds 2023).

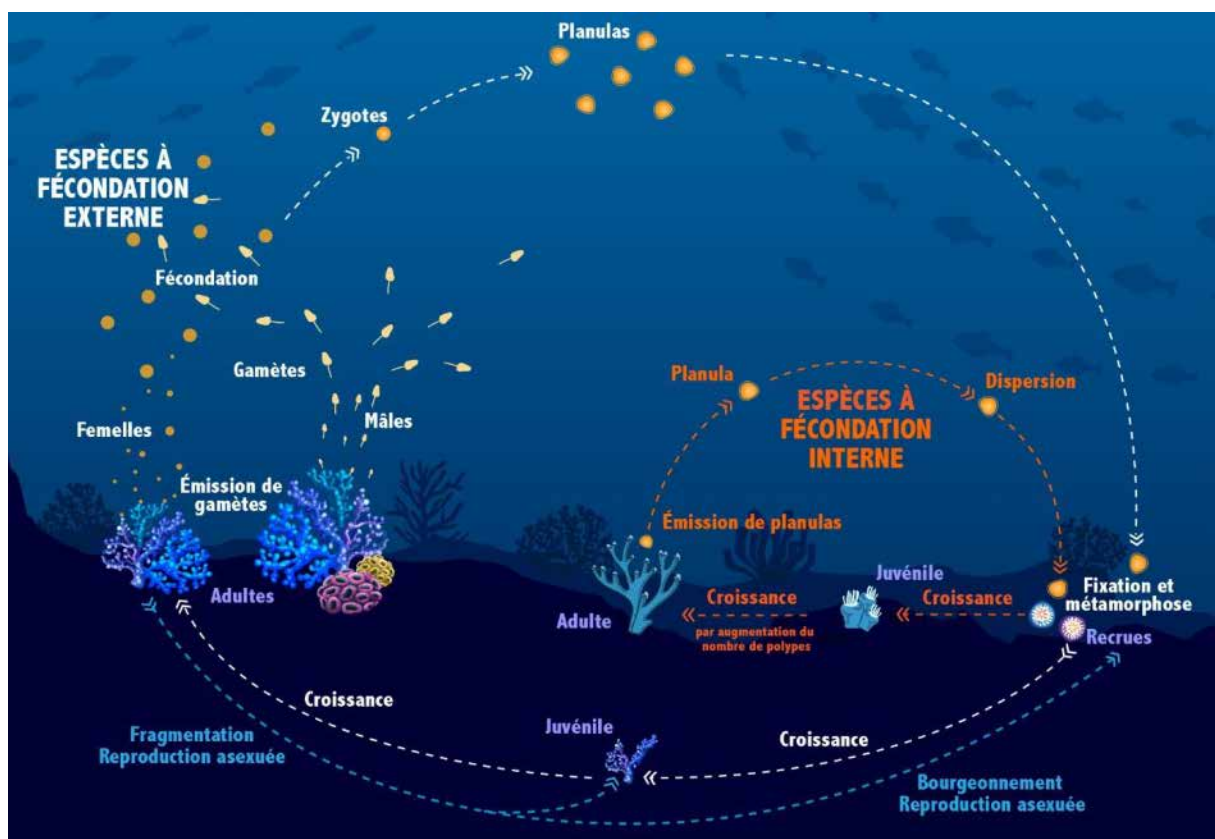


Figure 1.5. Modèle général simplifié des cycles de vie des coraux scléactiniaires à fécondation externe et à fécondation interne. La plupart des coraux sont fixés de manière permanente au substrat. Lors de la reproduction sexuée, ils libèrent des gamètes ou des larves. Ces larves, appelées les planulas, flottent librement dans l'eau pendant une période variable selon les espèces avant de se fixer sur un substrat dur. Après cette fixation et leur métamorphose, elles deviennent des recrues. Environ un an plus tard, ces recrues se développent en colonies juvéniles mesurant quelques centimètres. Après trois à quatre ans, les colonies coralliennes atteignent la maturité sexuelle et sont considérées alors comme adultes. En outre, de nombreux coraux possèdent également la capacité de se reproduire asexuellement par fragmentation/fission. Figure adaptée et modifiée d'après Adjeroud et al. 2017 et Waller et al. 2023.

Le recrutement est également une condition *sine qua non* à la résilience des communautés récifales (Gilmour et al. 2013 ; Mumby et al. 2016 ; Adjeroud et al. 2018 ; Morais et al. 2024). Comprendre la variabilité spatio-temporelle de l'abondance et la composition des recrues le long d'un large gradient bathymétrique est également essentiel pour évaluer l'hypothèse du refuge profond des ECMs. En effet, la zone mésophotique pourrait constituer une zone puit larvaire, avec potentiellement certains taxons de larves qui se fixeraient préférentiellement dans les habitats de la zone mésophotique profonde, garantissant une vision optimiste pour leur survie (Kramer et al. 2019).

Le recrutement des coraux dans les eaux peu profondes (< 30 m) est relativement bien étudié dans la région de l'océan Indien occidental, avec des données disponibles sur la variabilité spatio-temporelle documentées le long des côtes du Kenya (Mangubhai et al. 2007), de Tanzanie (Franklin et al. 1998 ; Nzali et al. 1998), du Mozambique (Sola et al. 2015), d'Afrique du Sud (Glassom et al. 2006), à Madagascar (Todinanahary et al. 2021 ; Botosoamananto et al. 2024), aux Seychelles (Chong-Seng et al. 2014 ; Koester et al. 2021), ainsi que dans les Mascareignes à La Réunion et à Rodrigues (Jouval et al. 2019, 2020). En revanche, aucune étude n'a encore été publiée sur le recrutement à des profondeurs mésophotiques dans le sud-ouest de l'océan Indien. Plus largement, les données sur la variabilité spatio-temporelle du recrutement et des processus post-fixation des coraux mésophotiques font défaut à l'échelle mondiale. En effet, la grande majorité des études sur le recrutement des coraux à l'aide de substrats artificiels de fixation ont été réalisées à de faibles profondeurs (< 20 m) (96% des études d'après Price et al. 2019). Parmi les rares études sur les schémas de recrutement des coraux dans les écosystèmes mésophotiques, qui sont d'ailleurs limitées à la zone mésophotique supérieure (au-dessus de 50 m de profondeur), certaines ont observé un recrutement corallien considérablement réduit aux sites les plus profonds et des taux plus élevés enregistrés à des profondeurs intermédiaires, entre 18 et 25 mètres (Rogers et al. 1984 ; Turner et al. 2018 ; Doropoulos et al. 2020). En revanche, d'autres études ont enregistré des taux de recrutement similaires, voire plus élevés dans la zone mésophotique par rapport à la zone adjacente peu profonde, notamment aux Bermudes (Nativ et al. 2021) et en Mer Rouge à Eilat (Kramer et al. 2019).

Les schémas de recrutement des coraux sont influencés par plusieurs facteurs abiotiques et biotiques qui varient en fonction de la profondeur. Parmi les facteurs physiques, la lumière et la sédimentation sont deux facteurs cruciaux pour la survie des recrues. Ils influencent notamment le comportement des larves avant et après leur fixation, ainsi que leur survie

(Babcock & Mundy 1996 ; Mundy & Babcock 1998 ; Gleason & Hofmann 2011). De plus, même si certaines espèces adultes de la zone mésophotique ne montrent aucune différence de fécondité ou présentent une fécondité accrue par rapport aux colonies de la zone euphotique peu profonde (Holstein et al. 2015, 2016), la fécondité des populations de coraux mésophotiques est généralement bien moindre. Cela s'explique en partie par une acquisition limitée des réserves d'énergie en raison de la faible luminosité caractéristique de la zone mésophotique (Shlesinger et al. 2018). De même, la composition des communautés benthiques environnantes peut avoir une forte influence sur la dynamique du recrutement corallien (Baird et al. 2013), à travers la compétition, l'inhibition ou la facilitation. Par exemple, le gazon algal, les macroalgues, les bryozoaires et les éponges peuvent affecter négativement la croissance et la fixation des recrues coralliennes (Kuffner et al. 2006 ; Ritson-Williams et al. 2009 ; Arnold et al. 2010 ; Brandt et al. 2019). Inversement, certaines espèces d'algues calcaires encroûtantes ('crustose coralline algae', CCA) peuvent favoriser la fixation des recrues (Ritson-Williams et al. 2010 ; Doropoulos et al. 2020 ; Vermeij & Sandin 2008 ; Gomez-Lemos et al. 2018 ; Jorissen et al. 2021). Malgré l'importance reconnue des facteurs physiques et biologiques dans le recrutement des coraux, les schémas de recrutement ont été explorés sur des sites de la zone peu profonde et sur de faibles gradients de profondeur ne permettant pas d'établir des patrons généraux de ce processus démographique clé pour le maintien des populations coralliennes (Edmunds 2023).

1.4.3. La connectivité des coraux scléractiniaires des ECMs

La connectivité des coraux est essentielle à la résilience des écosystèmes coralliens, car elle facilite les flux génétiques entre les populations, renforçant leur capacité à se rétablir après des perturbations. Cette connectivité assure la diversité génétique et la capacité d'adaptation des coraux, pouvant ainsi contribuer à la stabilité et la persistance des récifs coralliens (Holstein et al. 2016 ; Bongaerts et al. 2017). La connectivité horizontale (entre différents sites d'une même gamme de profondeur) et verticale (entre différentes profondeurs d'un même site) des coraux peut être affectée par des forces hydrodynamiques spécifiques à chaque localisation géographique et par les caractéristiques biologiques des larves de coraux (Holstein et al. 2015, 2016 ; Bongaerts et al. 2017 ; Sturm et al. 2023).

Les études sur la dynamique de la connectivité des coraux ont utilisé diverses approches, telles que la modélisation biophysique de la dispersion des larves de coraux (e.g. Holstein et al. 2016 ; Mayorga-Adame et al. 2017) ou l'évaluation de la structure génétique des populations

coralliennes. Ces méthodes ont été appliquées sur quelques espèces de coraux hermatypiques localement dominants dans l'Atlantique, essentiellement en Mer des Caraïbes. Par exemple, chez *Montastrea cavernosa* (Eckert et al. 2019 ; Sturm et al. 2021), *Orbicella annularis*, *O. faveolata*, *Acropora palmata*, *A. cervicornis*, et *Agaricia* spp. (Baums et al. 2006 ; Baums et al. 2010 ; Bongaerts et al. 2013b ; Serrano et al. 2014 ; Devlin-Durante & Baums 2017 ; Rippe et al. 2017 ; Hammerman et al. 2018 ; Studivan & Voss 2018 ; Sturm et al. 2023). Des approches génétiques ont également été utilisées pour évaluer la structure des populations et la connectivité chez les coraux hermatypiques de l'Indo-Pacifique, tels que chez *Seriatopora hystrix* (Bongaerts et al. 2010b ; Van Oppen et al. 2011), *Acropora elegans*, *Montipora* spp., *Leptoseris hawaiiensis*, *Pachyseris* spp. (Bongaerts et al. 2021), ainsi que chez *Pocillopora* spp. (De Palmas et al. 2018, 2021 ; Gélin et al. 2017a ; Oury et al. 2023a, 2023b).

Les recherches sur la connectivité horizontale des coraux à l'échelle régionale ont révélé des variations substantielles selon les espèces et les régions. Dans la Mer des Caraïbes, Baums et al. (2006) ont mis en évidence une structure génétique complexe chez l'espèce *Acropora palmata*, influencée par les courants océaniques et les caractéristiques reproductives de deux populations distinctes. Serrano et al. (2014) ont également montré que les populations de *Montastrea cavernosa* sont génétiquement connectées, même si elles sont éloignées par des distances considérables, suggérant un flux larvaire à large échelle spatiale. Dans l'Indo-Pacifique, les études ont également montré des modèles complexes de connectivité horizontale. Bongaerts et al. (2013a) ont exploré la diversité génétique et la connectivité des coraux dans cette région et ont montré que des barrières géographiques et environnementales peuvent limiter la dispersion larvaire. Les recherches de De Palmas et al. (2021) ont montré des niveaux élevés de connectivité chez *Pocillopora verrucosa* entre différents sites et profondeurs à Ludaio (Taiwan) et ont par conséquent suggéré que les ECMs pourraient servir de source de propagules pour les écosystèmes côtiers voisins peu profonds. Globalement, les études sur la connectivité horizontale des coraux montrent que, bien que certaines espèces présentent une connectivité génétique élevée sur de grandes distances, d'autres espèces sont fortement influencées par des barrières environnementales et géographiques. Ces résultats soulignent l'importance de considérer les spécificités locales et les caractéristiques des espèces dans les stratégies de conservation des récifs coralliens.

À ce jour, peu d'études génétiques ont été menées pour évaluer la connectivité verticale entre les récifs peu profonds et écosystèmes coralliens mésophotiques, et/ou la connectivité horizontale entre les récifs mésophotiques. La majorité de ces recherches est concentrée en Mer des Caraïbes, avec seulement quelques études réalisées dans l'Indo-Pacifique (Kahng et al.

2010 ; Turner et al. 2017 ; Eyal et al. 2021). Comme pour la structure génétique horizontale, des situations contrastées ont été observées quant aux structures génétiques associées à la profondeur (Brazeau et al. 2013 ; Serrano et al. 2016 ; Bongaerts et al. 2017 ; De Palmas et al. 2021). La connectivité génétique verticale des populations de coraux, tout comme la connectivité horizontale, doit être envisagée en fonction des taxons et des localisations (Kahng et al. 2014 ; Bongaerts & Smith 2019 ; Pyle & Copus 2019). Comprendre la variabilité de la connectivité génétique des coraux scléractiniaires est donc un prérequis pour évaluer le rôle refuge des ECMs et la résilience des écosystèmes coralliens.

1.5. Objectifs généraux et structure de la thèse

Dans le contexte de crise globale des récifs coralliens et du potentiel rôle refuge des ECMs, l'objectif principal de ce travail de thèse est de caractériser et d'analyser la diversité et la structure des communautés macro-benthiques sessiles, les processus démographiques et la structure génétique des coraux des ECMs à La Réunion. Ces informations sur l'écologie spatiale des communautés benthiques et coralliennes associées à celles sur la structure génétique le long des gradients horizontaux et verticaux permettront d'examiner le potentiel refuge des ECMs, et de proposer des stratégies de gestion et de conservation de ces ECMs à l'échelle de la zone portuaire et plus largement à l'échelle de l'île. Il s'agira notamment de répondre aux questions générales suivantes :

1. Est-ce que la structure des communautés macro-benthiques et notamment celle des coraux scléractiniaires varie le long d'un gradient horizontal (entre les différentes zones d'une même profondeur autour de La Réunion) et d'un gradient vertical (entre les différentes profondeurs, de 15 à 95 m, d'une même zone) ?
2. Quelles sont les caractéristiques du recrutement des coraux scléractiniaires dans les ECMs, et quelles sont les implications pour l'hypothèse de refuge profond ?
3. Quelles sont les variations spatiales horizontales et verticales dans la structure génétique des coraux scléractiniaires et existe-il une connectivité génétique entre les ECMs et les récifs moins profonds (euphotiques) ?
4. Quels sont les sites et stations à La Réunion, et spécifiquement dans la zone portuaire, qui hébergent des ECMs remarquables à prioriser dans un objectif de gestion et de conservation des écosystèmes coralliens ?

Le présent manuscrit de thèse est organisé en sept chapitres. Le **chapitre 1** d'introduction générale présente les généralités et l'état des connaissances sur les communautés benthiques des ECMs et de leur rôle dans la résilience des écosystèmes coralliens.

Dans le **chapitre 2**, les matériels et méthodes utilisés dans le cadre de cette thèse sont détaillés. Ce chapitre décrit notamment les zones, sites et stations étudiés, et précise également la stratégie d'échantillonnage, d'acquisition des données et les méthodes d'analyse utilisées afin de répondre aux objectifs généraux énoncés ci-dessus.

Dans le **chapitre 3**, la structure spatiale des communautés benthiques et des coraux scléactiniaires le long d'un gradient de profondeur entre 15 et 95 m sur différentes zones de l'île est présentée. Ce chapitre évalue notamment l'hétérogénéité spatiale du recouvrement des principales catégories benthiques (coraux scléactiniaires, antipathaires, octocoralliaires et hydraires, algues calcaires, gazons algaux, macroalgues, éponges et autres organismes macrobenthiques sessiles), de la densité des cnidaires, ainsi que les genres de coraux scléactiniaires, sur 60 stations d'étude. Les facteurs environnementaux (e.g. température, lumière, recouvrement du substrat non-consolidé) à l'échelle stationnelle sont également quantifiés pour comprendre leur rôle dans la structure des communautés benthiques et coralliennes des ECMs. Ce chapitre est rédigé sous la forme d'un article scientifique récemment soumis dans le journal *Scientific Reports*.

Dans le **chapitre 4**, les caractéristiques du recrutement des coraux scléactiniaires le long d'un gradient de profondeur entre 15 et 75 m sur trois zones de l'île sont présentées. La variation horizontale et verticale du taux de recrutement, de la composition et l'orientation des recrues coralliennes est analysée. L'influence de la composition du substrat sur le recrutement est également évaluée. Les résultats permettent d'apporter les premières connaissances sur le recrutement corallien dans la zone mésophotique, au-delà de 50 m de profondeur. Ce chapitre est rédigé sous la forme d'un article scientifique récemment soumis dans le journal *Coral Reefs*. L'étude des autres processus démographiques des coraux (croissance et mortalité) n'a pas pu être finalisée et présentée dans cette thèse, en raison de contraintes liées à l'échantillonnage et du temps limité de la thèse. Ces autres processus démographiques sont succinctement présentés dans le **chapitre 2** (Matériels et Méthodes), et font l'objet d'un suivi temporel qui sera finalisé et valorisé dans les prochaines années.

Dans le **chapitre 5**, la structure génétique de deux espèces dominantes de coraux scléactiniaires le long d'un gradient de profondeur 15–95 m sur trois zones de l'île est présentée. La première, *Pocillopora verrucosa* est dite « généraliste de profondeur », car sa distribution verticale s'étend de la surface à environ 50 m de profondeur. La seconde,

Pachyseris speciosa est dite plus « spécialiste de profondeur » (ou mésophotique spécialiste) car elle est retrouvée majoritairement dans la zone mésophotique entre 30 et 95 m de profondeur. Ce chapitre est rédigé sous la forme de deux articles récemment soumis dans le journal *Coral Reefs* et *BMC Ecology and Evolution*, respectivement.

Dans le **chapitre 6**, un focus est établi sur la zone portuaire dans le cadre d'un plan de gestion et de conservation des habitats marins initié par le Grand Port Maritime de La Réunion. Ce chapitre propose notamment, au regard des résultats obtenus dans le cadre de cette thèse et des suivis antérieurs réalisés dans cette zone, l'identification des sites remarquables et des indicateurs pertinents à mettre en œuvre pour la gestion et la conservation des habitats (mésophotiques) de la zone portuaire.

Dans le **chapitre 7**, une synthèse des résultats des chapitres précédents est présentée, avec une attention particulière sur le potentiel rôle de « refuge profond » des ECMs à La Réunion.

Chapitre 2

Matériels et méthodes



© Hendrik Sauvignat et Ludovic Hoarau

2.1. L'île de La Réunion

L'île de La Réunion, située à 21° 07' S et 55° 32' E, est un département français d'outre-mer. Elle s'étend sur 70 km de long et 50 km de large occupant une surface d'environ 2500 km². Cette île est située à environ 700 km à l'est de Madagascar et 200 km au Sud-Ouest de l'île Maurice (**Figure 2.1**). Avec cette dernière et l'île Rodrigues, l'île de La Réunion constitue l'Archipel des Mascareignes. L'archipel des Mascareignes est ainsi situé à la limite Sud de la zone intertropicale sous l'influence des vents dominants, les alizés provenant du secteur Sud-Est, et du courant dominant appelé courant Sud-Equatorial de l'Océan Indien. Les trois îles sont d'origine volcanique mais se différencient notamment par la structure et le stade de développement de leurs récifs coralliens. La Réunion se distingue en effet des deux autres îles des Mascareignes par un développement limité des récifs coralliens (formations récifales bioconstruites), lesquels sont localisés exclusivement sur la côte occidentale et méridionale de l'île. Ce faible développement des récifs coralliens autour de La Réunion peut être expliqué par sa jeunesse, l'étroitesse de son plateau insulaire, mesurant environ 5 km à son point le plus large (i.e. le sec de Saint-Paul, plateau insulaire étendu), des pentes très abruptes (**Figure 2.1**), et une forte érosion insulaire marquée par des apports terrigènes et sédimentaires à la côte pouvant être significatifs pendant la saison des pluies (i.e. durant l'été austral de novembre à avril).

Les côtes Ouest et Sud de La Réunion sont abritées au vent et arborent un récif corallien de type frangeant s'étendant de Saint-Paul au nord-ouest jusqu'au sud-ouest constitué par les complexes récifaux de Saint-Gilles, de Saint-Leu, d'Etang-Salé, et de Saint-Pierre. Ces complexes récifaux s'étendent sur 25 km de linéaire côtier représentant entre 12 et 15 km² de surface (Ahamada et al. 2008 ; Bigot et al. 2019). Ils sont soumis aux houles australes essentiellement entre juin et septembre mais relativement abrités des houles d'alizés qui affectent principalement les côtes sud, nord et est de l'île. Ces deux dernières sont généralement les plus impactées par les houles cycloniques entre les mois de décembre et mars. Le nord-ouest de l'île, de la baie de Saint-Paul à la baie de La Possession présente des caractéristiques géomorphologiques contrastées avec le reste de l'île en présentant notamment un complexe alluvionnaire résultant du drainage du cirque de Mafate par la rivière des Galets. Le sud-est de l'île abrite la zone volcanique avec le Piton de la Fournaise, dont de nombreuses coulées de lave ont gagné l'océan au cours du dernier siècle (Michon & Saint-Ange 2008 ; Staudacher 2009).

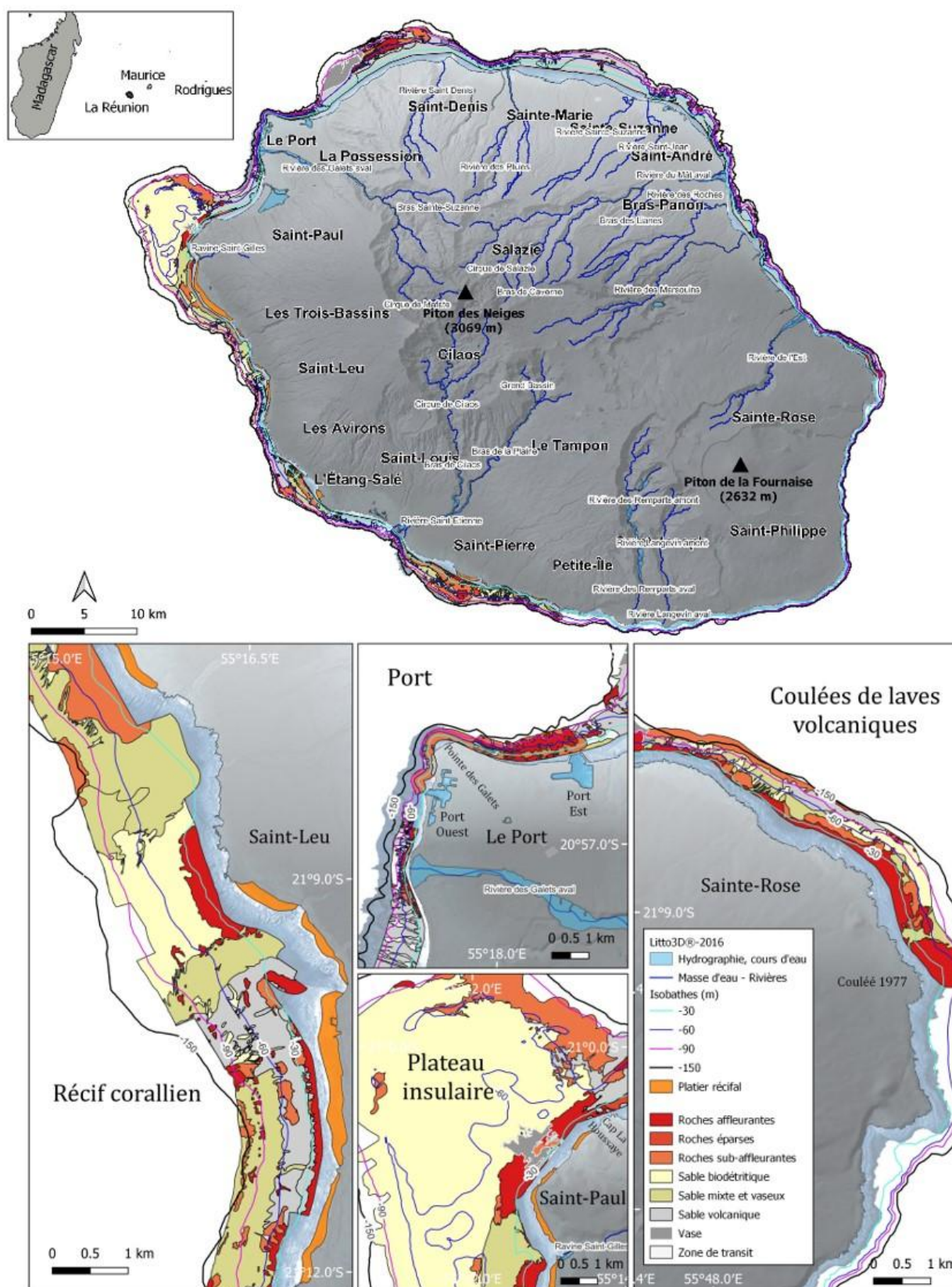


Figure 2.1. L'île de La Réunion dans le sud-ouest de l'océan Indien, systèmes hydrographiques pérennes et géomorphologie des fonds des différentes zones étudiées.

2.2. Les zones et sites d'études

Toutes les stations étudiées dans le cadre de cette thèse ont donc été établies sur 4 zones de l'île, et dans la mesure du possible sur un fond à dominance à substrats durs, favorables à la fixation et au développement de communautés macro-benthiques sessiles et coralliennes. Ces 4 zones, disposées dans des environnements géomorphologiques différents, sont les suivantes :

- Saint-Leu, représentant une zone de récifs coralliens (R),
- Saint-Paul / Cap La Houssaye, sur le plateau insulaire étendu « Shelf » (S),
- Le Port, représentant une zone portuaire (P),
- Sainte-Rose, sur les coulées de laves volcaniques (V).

Pour cette thèse, chaque station étudiée ou échantillonnée est codifiée par la combinaison entre la première lettre des zones étudiée, suivie des numéros des sites (1 à 3) et de la profondeur considérée. Par exemple, la station R2-75 correspond à une station du site R2 situé sur le récif corallien à 75 m de profondeur. Au total, 60 stations réparties sur les 10 sites des quatre zones de l'île ont été étudiées (**Figures 2.4 et 2.8**).

2.2.1. Les récifs coralliens

Le littoral de La Réunion est bordé par quatre complexes récifaux frangeants (La Saline-Ermitage, Saint-Leu, Etang-Salé et Saint-Pierre) répartis sur les côtes ouest et sud, et sont âgés d'environ 10000 ans (Montaggioni & Martin-Garin 2020). Ces récifs coralliens se décomposent en deux grandes zones de la côte vers le large comportant un platier et une pente externe récifale. Les études portant sur la structure et la composition des communautés macro-benthiques au-delà de la pente externe, zone à éperons-sillons, sont historiquement dérisoires. Les travaux de Montaggioni (1978) et de Bouchon (1978, 1981) décrivent les communautés macro-benthiques et de coraux scléactiniaires le long d'une radiale du récif de la Saline jusqu'à 40 m de profondeur. Ils décrivent l'horizon profond au bas de la pente externe, par une absence d'affleurements rocheux. Ils précisent néanmoins l'existence d'un « glacis inférieur » correspondant à la dalle volcanique, et généralement retrouvé à partir de 20 m de profondeur, sous une zone sableuse constituée de nodules polygéniques de Mélobésiées, foraminifères et bryozoaires benthiques (lits de rhodolithes) qui sont généralement établis à partir de 30 m de profondeur (**Figures 2.2 et 2.3**). Bien que le recouvrement des coraux scléactiniaires retrouvé à ces profondeurs soit faible sur les nodules (< 3%), Bouchon (1978, 1981) relève un recouvrement des coraux scléactiniaires ~ 20% sur la dalle volcanique à 30 m et une richesse spécifique importante (54 espèces sur la dalle et 39 espèces sur le lit de nodules), ainsi qu'une

augmentation de l'abondance du genre *Leptoseris* avec la profondeur. Les éponges, gorgones et antipathaires dominent les communautés benthiques sur les dalles volcaniques entre 30–50 m de profondeur dans l'archipel des Mascareignes (Faure 1977b). Les études sur les pentes externes et platiers récifaux témoignent d'une forte hétérogénéité spatiale dans la structure des communautés coralliennes (Scopélitis et al. 2009 ; Jouval et al. 2020).

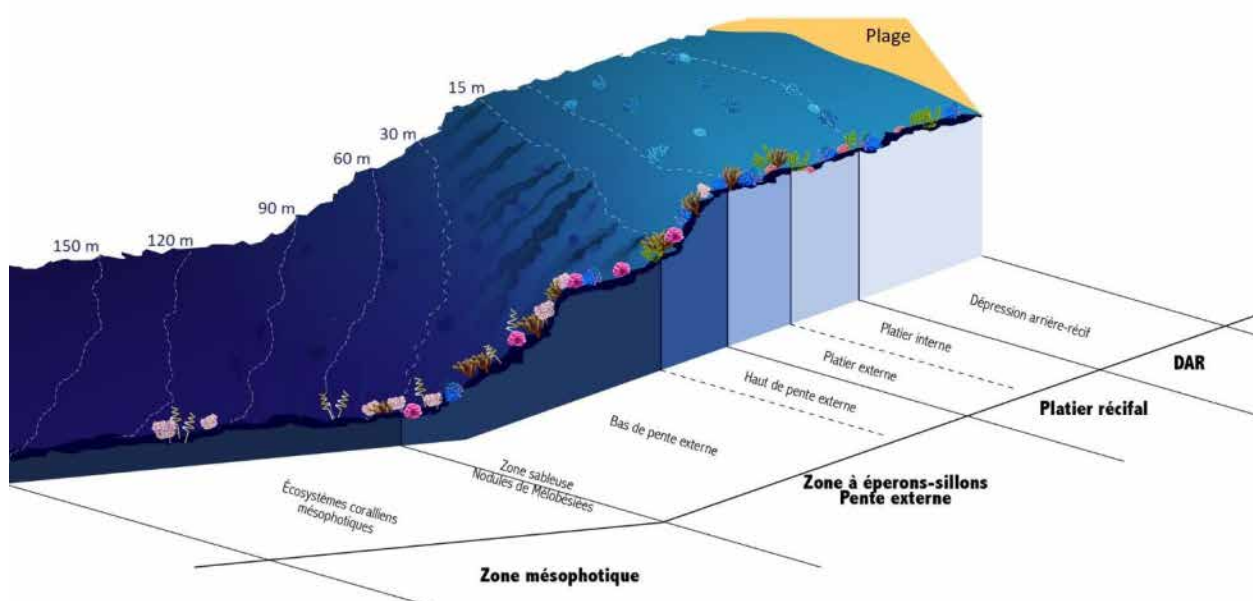


Figure 2.2. Représentation des éléments géomorphologiques des récifs coralliens de type frangeant à La Réunion associée à la zone mésophotique communément définie entre 30 et 150 m de profondeur.

Les communautés macro-benthiques qui composent ces ensembles géomorphologiques peu profonds ont été relativement bien étudiées en comparaison à la zone mésophotique au-delà de 30 m de profondeur. Par exemple, les platiers internes et zones à éperons-sillons de la pente externe des récifs de l'île font l'objet de suivis annuels depuis 1998 (Chabanet et al. 2002 ; Bigot 2008 ; Tessier et al. 2008 ; Bigot et al. 2014, 2016). Ces suivis attestent d'une dégradation générale illustrée notamment par un changement dans la structure des communautés macro-benthiques ou d'une modification de la dominance en coraux scléractiniaires vers une dominance algale (Tourrand et al. 2013 ; Bigot et al. 2016 ; Bajjouk et al. 2019). Cette dégradation du milieu récifal est notamment la conséquence d'une urbanisation intensive qui se concentre sur les littoraux, associée à une forte croissance démographique au cours des dernières décennies (passant en 30 ans d'environ de 600 000 habitants en 1990 à 873 000 en 2023 ; Source Insee 2023). Cette pression anthropique sur le milieu récifal est notamment illustrée par une forte eutrophisation (Cuet 1989 ; Naim 1993 ; Naim et al. 2013), à laquelle

s'ajoute la pollution, y compris les apports chimiques, de pesticides et d'hydrocarbures provenant des ruissellements pollués (ravines, stations d'épuration) et de l'infiltration d'eau douce (Naim et al. 1997 ; Chazottes et al. 2002 ; Cuet et al. 2011a, 2011b ; Guigue et al. 2015 ; Tedetti et al. 2011, 2020). De plus, des études ont mis en évidence une augmentation du recouvrement algal concomitante à la diminution du recouvrement corallien faisant suite à des perturbations à plus large échelle telles que les cyclones, épisodes de blanchissements des coraux (Naim et al. 2000 ; Turquet et al. 2001, 2003 ; Guillaume et al. 2005 ; Tessier et al. 2008 ; Nicet et al. 2017, 2019) et de marées exceptionnellement basses sur les platiers récifaux (Hoarau et al. 2023). Malgré tout, certaines portions des récifs réunionnais peu profonds, notamment dans la zone de Saint-Leu, montrent un bon niveau de résilience (Scopéltis et al. 2009).



Figure 2.3. Vue horizontale et verticale de nodules de mélobésiées (ou lits de rhodolites) au bas de la pente externe du récif corallien de Saint-Leu à 40 m de profondeur tels que signalés sur le récif de la Saline à La Réunion et à l'île Maurice (Faure & Montaggioni 1976 ; Faure 1977b ; Bouchon 1978). Notez la présence de petites colonies coralliennes scléactiniaires, de macroalgues calcifiantes du genre *Halimeda*, d'un recouvrement important du gazon algal et d'algues calcaires encroûtantes. ©Ludovic Hoarau

2.2.2. Le plateau insulaire étendu de Saint-Paul

Cette zone présente une certaine originalité à bien des égards. Elle se situe dans un secteur de transition entre la baie de Saint-Paul abritant un étang littoral au nord, dont le substrat majoritaire est meuble, d'une part, et les récifs coralliens de la côte ouest plus au sud, d'autre part. Elle est caractérisée par le plateau insulaire le plus étendu de l'île qui est le résultat d'avalanches anciennes (glissement de flancs) du Piton des Neiges datées entre 1Ma et 452 Ka (Bachélery et al. 1996, 2003 ; Oehler 2005). Les bancs récifaux (ou récifs embryonnaires entre Les Aigrettes et le Cap La Houssaye) ont relativement été peu étudiés en comparaison avec les complexes récifaux décrits ci-dessus. Les études conduites dans la zone mésophotique et sur

les communautés benthiques associées restent rares. Elles ont essentiellement porté sur l'inventaire de groupes taxonomiques particuliers tels que hydraires (Gravier-Bonnet et al. 2022 ; **Annexe 2**), les octocoralliaires (Benayahu & Ofwegen 2012), les communautés ichthyologiques (Pinault et al. 2013a) et plus récemment en y consacrant trois plongées réalisées entre 68 et 92 m de profondeur pour un inventaire faunistique et floristique des ECMs (Mulochau et al. 2021c). Des prospections sous-marines à l'aide de ROV (Remotely Operated Vehicules) en baie de Saint-Paul entre 100 m et 300 m de profondeur révèlent la présence de conglomérats de galets totalement colonisés par des éponges, octocoralliaires, bryozoaires et hydraires (Durville et al. 2009a). Les auteurs ont notamment noté la présence de « véritables champs de gorgones de plusieurs mètres de hauteur » sans précision quant à leur identification, distribution et abondance. Dans le cadre de cette thèse, un seul site a été étudié sur le plateau insulaire étendu (contrairement aux trois autres zones étudiées, chacune comprenant trois sites d'étude) car les données préalables sur cette zone indiquent une forte dominance du substrat meuble (sable biodétritique essentiellement) au-delà des 20 m de profondeur, alors que la partie étudiée au nord du plateau est essentiellement formée par un substrat dur composé majoritairement par de roches sub-affleurantes (**Figure 2.1**).

2.2.3. La zone portuaire

La zone portuaire est globalement caractérisée par un hydrodynamisme pouvant être fort (courants), des pentes abruptes avec un plateau insulaire relativement étroit, de fortes turbidités et de faibles rugosités. La zone portuaire est soumise à l'influence de deux grands régimes houlographiques (austral et cyclonique) pouvant occasionner des déferlements substantiels à la côte. La houlographie du régime austral, bien que non exceptionnelle au cours de l'année, se caractérise par des paramètres réguliers et une direction d'origine constante (quart sud-ouest). En revanche, le régime cyclonique se distingue par sa grande variabilité. Il présente notamment sur les côtes ouest et nord-ouest une orthogonalité directionnelle avec le régime précédent, en raison de flux incidents provenant du quart nord-ouest. Au niveau de la Pointe des Galets, l'existence de deux transferts littoraux convergents est à noter. D'une part, un transfert du sud vers le nord, situé à l'ouest de la Pointe, est généré par les houles australes qui dominent en fréquence et offrent une possibilité de contournement de la Pointe par les sédiments à fractions fines. D'autre part, un transfert de l'est vers l'ouest, situé à l'est de la Pointe, dépend des houles d'alizés qui sont relativement modérées mais régulières, ainsi que des houles cycloniques qui sont très puissantes mais aléatoires. Outre l'influence du régime houlographique et du cône

alluvial de la Rivière des Galets (qui est l'un des plus longs cours d'eau de La Réunion, voir **Figure 2.1**) alimentant le littoral en sédiments de manière prononcée en période de crue (généralement en été durant les cyclones et tempêtes tropicales), la zone portuaire présente des caractéristiques écologiques spécifiques. Cette zone se distingue notamment par l'occurrence d'espèces ichtyologiques inféodées aux substrats meubles et durs ainsi qu'au domaine pélagique (Pinault et al. 2013a). Bien qu'historiquement bien moins étudiée que les récifs coralliens, la zone portuaire héberge une biodiversité marine importante associée à une typologie d'habitats contrastés. Dans le cadre de la volonté du Grand Port Maritime de La Réunion (GPMDLR) d'inscrire leurs activités portuaires dans un cadre de développement durable, des inventaires de biodiversité marine, des suivis écologiques et des cartographies des habitats du périmètre maritime portuaire entre 0 et 50 m de profondeur ont été entrepris depuis 2017 dans le cadre de l'élaboration de son Schéma Directeur de Patrimoine Naturel (SDPN 2017, 2020). Dans ce cadre, deux secteurs ont été définis : une façade dite « Ouest » s'étendant de la Rivière des Galets à la Pointe des Galets en incluant les darses du Port Ouest et une façade dite « Nord » s'étendant de la Pointe des Galets à la Ravine Lafleur et incluant les darses du Port Est. Ces études ont identifié une forte hétérogénéité spatiale dans la composition et la structure des communautés macro-benthiques principalement façonnées par le type de substrat, l'hydrodynamisme et la profondeur. La géomorphologie des fonds a permis notamment d'identifier différents types de substrats durs tels que le substrat à galets, à méga blocs/substrats artificiels à enrochements, le lahar (i.e. défini géologiquement comme un écoulement de débris composé d'une composante significative de matériaux volcaniques ($> 25\%$) ; Fisher & Schmincke 1984), les tombants et autres affleurements basaltiques parfois cimentés par l'activité coralligène (bioconstruction), supportant le développement de communautés macro-benthiques variées. Par exemple, certaines stations suivies dans la zone mésophotique au-delà des 30 m sur la façade « ouest » présentent une abondance et un recouvrement de gorgones (Cnidaria, Octocorallia) important ($> 10\%$) constituant de véritables forêts animales marines (*sensu* Rossi et al. 2017) et offrant un paysage sous-marin singulier pour La Réunion (Hoarau et al. *en révision*, **Annexe 3**). Ces paysages sous-marins semblent contraster avec ceux des pentes entre 0 et 30 m de profondeur qui présentent des faciès à galets généralement instables résultant des phénomènes d'érosion notamment suite aux aménagements portuaires et à l'influence la rivière des Galets. Néanmoins, la présence d'une assise sous-jacente résistante et stable, le lahar relativement bioconstruit, au nord de ce secteur (Pointe des Galets) semble favoriser des formes coralliennes massives, encroûtantes et tolérantes à un hydrodynamisme important tels que les *Pocillopora* et *Millepora*. La façade maritime nord présente une plaine

sédimentaire plus marquée (substrats meubles majoritaires entre 10 et 100 m de profondeur ; Bigot 2006) due à l'évolution des aménagements littoraux, à la présence d'une baie (baie de la Possession), et à une faible exposition aux houles australes. L'existence de tombants et d'affleurements basaltiques au-delà des 35 m de profondeur le long de ce littoral est propice au développement d'algues calcaires encroûtantes et de communautés coralliennes hémisciaphiles attestant de pentes abruptes du substrat (*Pachyseris* sp. et *Leptoseris* spp.) et indicatrices d'hypersédimentation (*Horastrea indica* et *Coscinarea monile*) (Bigot et al. 1998). Enfin, ces suivis ont également révélé dans ce secteur de la zone portuaire un recouvrement corallien particulièrement important (~ 50-70 %) sur la façade interne de la digue ouest du Port-Est entre 3 m et 6 m de profondeur.

2.2.4. La zone volcanique

La zone volcanique située dans le sud-est de l'île peu urbanisée en comparaison aux zones décrites ci-dessus, est marquée par l'activité volcanique du Piton de la Fournaise. Bien que son activité volcanique ait fortement diminué au cours de ce dernier siècle (Michon et al. 2013), il fait partie des volcans les plus actifs de la planète. Avec en moyenne une phase éruptive tous les 9 mois au cours du siècle dernier (Tanguy et al. 2011), ce volcan est aussi parmi les rares dont les coulées de laves atteignent régulièrement l'océan (Coppola et al. 2005 ; Michon & Saint-Ange 2008). Cinq coulées de laves modernes se sont déversées dans l'océan depuis 60 ans (1977, 2002, 2004, 2005 et 2007). Au-delà d'une biodiversité marine relativement peu explorée des habitats non-récifaux (voir programme Biolave 2011 ; Quod et al. 2013), ces coulées d'âges différents offrent une formidable opportunité pour étudier les impacts de ces perturbations naturelles majeures sur les communautés marines, et les processus de recolonisation du substrat et de succession écologique de la biodiversité marine (Bollard et al. 2013 ; Pinault et al. 2013b, 2014 ; Schleyer et al. 2016 ; Zubia et al. 2018 ; Jouval et al. 2020). Un programme biannuel de suivis de communautés de poissons des coulées de laves de 2002 à 2014 a révélé un recrutement important d'*Epinephelus oceanicus* à la suite d'un cyclone (Pinault et al. 2015). L'éruption la plus récente pour laquelle un écoulement des laves dans l'océan a eu lieu en 2007, a permis la description de nouvelles espèces de poissons, dont certaines spécifiquement inféodées à la zone mésophotique (Durville et al. 2009b ; Quéro et al. 2009a, 2009b et 2011). Plus récemment, à la suite de plongées sur cette zone volcanique entre 68 et 93 mètres de profondeur, quatre nouvelles espèces de poissons non décrites à La Réunion ont pu être photographiées (*Luzonichthys waitei*, *Plectranthias winniensis*, *Osorhichus fukuii*

et *Halichores trispilus*) (Mulochau et al. 2021b). Certaines de ces plongées ont d'ailleurs permis la description, au bas de la coulée historique 1977 entre 75 et 100 m de profondeur, d'une communauté corallienne dont les recouvrements des scléactiniaires *Leptoseris* spp. et de l'hydraire endémique à squelette calcaire *Stylaster flabelliformis* sont exceptionnels (> 70%), au bas de la coulée 1977 (Hoarau et al. 2021 ; **Annexe 1**). Ces coulées de lave abritent également des communautés coralliennes distinctes en zone peu profonde, tant en termes de diversité d'espèces que de composition (Jouval et al. 2020). Comparativement aux récifs coralliens de la côte ouest, les communautés coralliennes de scléactiniaires sur les coulées de lave présentent des caractéristiques particulières, par exemple une forte dominance du genre *Pocillopora*, qui révèle la nature opportuniste de ce taxon et ses traits avantageux pour la succession primaire (à la suite d'une coulée de lave en mer) et secondaire (après une perturbation ; Jouval et al. 2020). Les communautés coralliennes de deux sites sur les coulées volcaniques ont été précisément quantifiées via la photogrammétrie, et les valeurs moyennes de recouvrement corallien entre 8 et 15 m de profondeur sont plus élevées sur les sites de la zone volcanique en comparaison avec des sites des pentes externes du récif corallien (Urbina-Barreto et al. 2021a). Les études de la structure des communautés et de la diversité d'autres taxons tels que les échinodermes (Bollard et al. 2013), cyanobactéries, macroalgues et herbiers de phanérogames (0–30m, Zubia et al. 2018), les ascidies, éponges et octocoralliaires (Schleyer et al. 2016) et les champignons marins (Fouillaud et al. 2017) ont été réalisées sur les coulées de laves, mais ces études sont une nouvelle fois limitées à la zone peu profonde (< 30 m). Cette côte est exposée aux alizés et se distingue également par une houle régulière qui peut être très forte, notamment pendant l'hiver austral, ainsi que par un ruissellement des eaux douces généré par des précipitations très abondantes.

2.3. Stratégies d'échantillonnage et acquisition des données

2.3.1. Données environnementales

À chaque station, nous avons caractérisé les conditions environnementales en nous appuyant sur des photographies grand angle des stations, des photo-quadrats, des observations visuelles *in situ*, des relevés de sondes, et des analyses chimiques et microbiologiques des sédiments.

Les substrats dominants (durs ou meubles) ont été déterminés en fonction du recouvrement en pourcentage du substrat non consolidé, calculé à partir de la méthode décrite dans la section ci-après, correspondant à la proportion de sable, de gravier et de galets (d'un diamètre inférieur à 10 cm) non colonisé à l'intérieur du photo-quadrat. Le pourcentage de

recouvrement du substrat non-consolidé moyen a été calculé sur les 60 stations de ce travail de thèse.

La pente des 60 stations a été visuellement caractérisée selon la classification de Englebert et al. (2017), Sherman et al. (2019) et Pérez-Rosales et al. (2022a), en quatre catégories : pente douce ($\sim 10\text{--}30^\circ$), pente modérée ($\sim 45^\circ$), pente raide ($\sim 60^\circ$) ou mur/tombant ($\sim 80\text{--}90^\circ$).

La complexité structurale de l'habitat, ou la rugosité à l'échelle de l'habitat (c'est-à-dire le relief du fond marin), a été caractérisée visuellement à chaque station à l'aide d'un score de 1 (absence de relief vertical observé dans le photo-quadrat) à 5 (relief de substrat exceptionnellement complexe, avec de nombreuses grottes et/ou surplombs caractérisant la station ; voir Gratwick & Speight 2005 ; Polunin & Roberts 1993 ; Wilson et al. 2007).

Des sondes de température et de lumière ont été déployées à des profondeurs de 15, 45 et 75 mètres sur neuf stations réparties sur les trois zones d'études (récif corallien : R2-15, R2-45 et R2-75 ; port : P3-15, P3-45 et P3-75 ; coulées de laves volcaniques : V2-15, V2-45 et V2-75). La température a été mesurée pendant une période de six mois (septembre 2022 à avril 2023) à des intervalles de 15 minutes à l'aide d'enregistreurs de données HOBO Water Temperature Pro v2. Le rayonnement photosynthétiquement actif (Photosynthetically available radiation en anglais ou PAR) a également été mesuré pendant six mois (septembre 2022 à avril 2023) à des intervalles de 15 minutes à l'aide des enregistreurs de lumière DEFI2-L JFE Advantech. A chacune des stations, les sondes températures et lumière ont été fixées à l'aide de colliers de serrage à une tige métallique verticale intégrée aux corps-morts servant de support expérimental pour l'étude du recrutement corallien (voir **Figure 2.5**). La sonde lumière a été fixée de manière à ce que le capteur soit dirigé vers le haut et qu'il dépasse de la tige métallique afin d'éviter l'ombre de la tige sur le capteur (photo **Figure 2.5**). L'ensemble des sondes a été installé en fin août et début septembre 2022 en fin d'hiver, et un changement de sonde a été effectué aux dates mentionnées dans la **Table 2.1** jusqu'à leur retrait en avril 2023, soit une durée totale d'environ 7 mois.

Table 2.1. Dates des poses et relèves des sondes température et lumière durant la période d'hiver et d'été sur 9 stations à 15, 45, et 75 m de profondeur.

	PÉRIODE 1 - HIVER		PÉRIODE 2 - ÉTÉ	
	Début	Fin	Début	Fin
P3-15	13/09/2022	24/11/2022	24/11/2022	20/02/2023
P3-45	06/09/2022	24/11/2022	24/11/2022	07/04/2023
P3-75	05/09/2022	24/11/2022	24/11/2022	07/04/2023
R2-15	09/09/2022	06/12/2022	06/12/2022	03/04/2023
R2-45	08/09/2022	06/12/2022	06/12/2022	03/04/2023
R2-75	08/09/2022	02/12/2022	02/12/2022	04/04/2023
V2-15	31/08/2022	04/01/2023	04/01/2023	22/03/2023
V2-45	31/08/2022	03/01/2023	03/01/2023	22/03/2023
V2-75	31/08/2022	03/10/2022	03/10/2022	23/03/2023

Les données de température ont été lissées en faisant une moyenne sur 12 heures et sur 24 heures. Du fait d'un biofouling que l'on avait sous-estimé, les données de lumière de PAR de l'ensemble de la période d'immersion n'ont pas pu être utilisées et seules les données des 15 premiers jours après la pose ont été retenues. En parallèle, des profils ponctuels de salinité ont été réalisés sur chacun des sites à l'aide d'une mini-CTD Valeport sur laquelle était fixée une sonde lumière JFE Adventech DEFI2-L. La vitesse de descente était approximativement de 1m/s.

2.3.2. Structure des communautés macro-benthiques et coralliennes

Les stations peu profondes et mésophotiques ont été étudiées à l'aide de plongées techniques en scaphandre autonome et en circuit fermé utilisant un mélange de gaz TRIMIX, à des profondeurs supérieures à 50 mètres. Compte tenu des contraintes liées à la plongée technique et du cadre de nos objectifs, nous avons choisi la méthode des photo-quadrats comme la meilleure stratégie de protocole pour étudier la structure des communautés macro-benthiques des ECMs. À chaque station (**Figure 2. 4**), 40 photo-quadrats (de dimensions 50 × 50 cm, couvrant une superficie totale de 10 m² par station) ont été placés de manière aléatoire le long de chaque isobathe, en évitant tout chevauchement des photo-quadrats, et en prenant des photos approximativement tous les mètres. Ces opérations ont été réalisées par des plongeurs équipés d'un appareil photo Sony α7C dans un caisson Nauticam, avec une lentille de 28 mm, une résolution haute définition de 24,2 mégapixels et deux éclairages Sea & Sea YS-D2J montés sur un quadripode en PVC d'une hauteur de 0,85 m, permettant d'obtenir un angle et une

hauteur orthogonaux constants au-dessus du substrat. Les 40 photo-quadrats de chaque station ont été utilisés comme répliques pour calculer le recouvrement moyen en pourcentage des communautés macro-benthiques et les densités de cnidaires. Au total, 2400 photo-quadrats ont été réalisés aux 60 stations des dix sites répartis dans quatre zones d'étude, à des profondeurs allant de 15 à 95 m, et couvrant une superficie totale de 600 m². Tous les photo-quadrats ont été analysés par un seul observateur afin de limiter les biais potentiels.

Le recouvrement moyen des communautés macro-benthiques, des cnidaires et des coraux scléactiniaires a été déterminé à partir de ces 40 répliques de photo-quadrats. Le recouvrement macro-benthique en pourcentage (%) a été estimé à l'aide du logiciel Coral Point Count with Excel Extension (CPCe) (Kohler & Gill 2006), en se basant sur 50 points répartis aléatoirement par image. Le pourcentage de recouvrement de la catégorie macro-benthique vivante i par quadrat a été calculé comme la somme des points tombant dans la catégorie i , multipliée par 100 et divisée par le nombre total de points (50). Les organismes macro-benthiques situés sous chaque point ont été identifiés et neuf catégories ont été distinguées : coraux scléactiniaires, antipathaires, octocoralliaires, et hydraires, algues calcaires, gazons algaux, macroalgues, éponges et autres organismes sessiles benthiques (ascidies, bryozoaires, foraminifères et les actiniaires). Les invertébrés macro-benthiques mobiles (i.e. les échinodermes) ont été comptabilisés mais non pas été pris en compte dans les analyses étant donné leur faible occurrence et recouvrement (< 1.1 % sur toutes les stations). Les coraux scléactiniaires, antipathaires et hydraires ont été identifiés au niveau du genre, tandis que les octocoralliaires ont été classés au niveau de la famille (conformément à Fabricius & Alderslade 2001). La composition des coraux scléactiniaires a été évaluée avec les données de pourcentage de recouvrement des genres de coraux scléactiniaires. Les recouvrements des genres de scléactiniaires par quadrat ont été calculés comme la somme des points correspondant au genre j multipliée par 100 et divisée par le nombre total de points (50).

Pour quantifier la densité des cnidaires (nombre de colonies.m⁻²), nous avons compté les coraux scléactiniaires (juvéniles < 5 cm, et adultes ≥ 5 cm), antipathaires, octocoralliaires et hydraires formant un squelette calcaire (i.e. appartenant au genre *Millepora*, *Stylaster* et *Distichopora*) à l'aide du logiciel ImageJ (Schneider et al. 2012). Tous les photo-quadrats ont été traités par un seul observateur afin de limiter les biais associés.

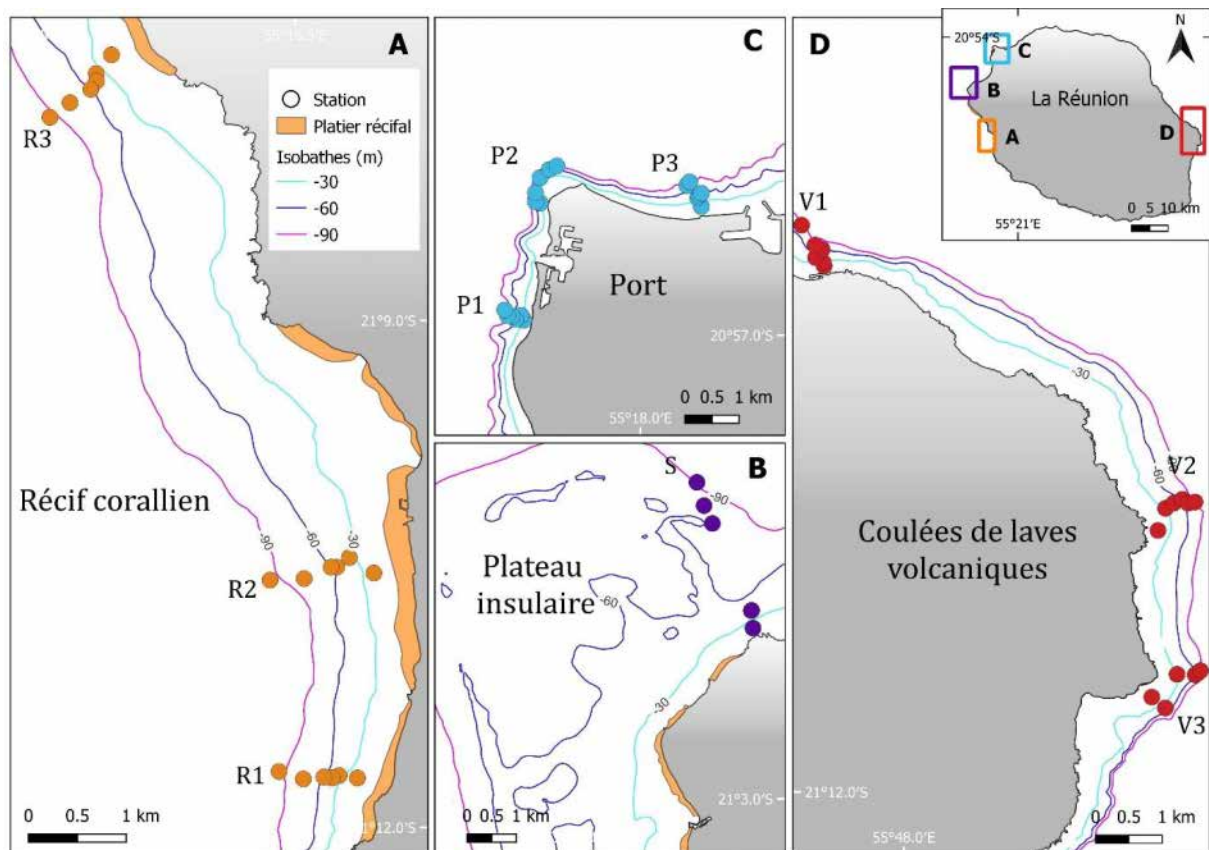


Figure 2.4. Localisation des 60 stations où des plongées avec des photo-quadrats de communautés macro-benthiques ont été réalisées, situées dans quatre zones autour de La Réunion : **A.** le récif corallien (représenté en jaune), **B.** plateau insulaire (en violet), **C.** port (en bleu) et **D.** les coulées de laves volcaniques (en rouge). À l'exception de la zone du plateau insulaire avec un seul site (S), les suivis ont été menés sur trois sites par zone, et à six profondeurs : 15, 30, 45, 60, 75, et 95 m.

2.3.3. Processus démographiques des coraux scléractiniaires

L'étude des processus démographiques implique un échantillonnage lourd (mise en place et récupération de plaques de substrats artificiels, suivis réguliers de quadrats, etc.), il n'a donc pas été possible de déployer cet échantillonnage sur l'ensemble des 60 stations. Neuf stations réparties sur trois zones ont été sélectionnées pour l'étude des processus démographiques : trois stations dans la zone des récifs coralliens (R), trois stations dans la zone portuaires (P), et trois dans la zone de coulées de lave volcanique (V) à trois profondeurs correspondant aux eaux peu profondes, aux zones mésophotiques supérieures et inférieures (c'est-à-dire, respectivement, à des profondeurs de 15, 45, et 75 mètres ; **Figure 2.5**).

2.3.3.1. Recrutement corallien

À chacune des neuf stations, quatre corps-morts, supportant huit plaques de recrutement en terre cuite (dimensions : 10 cm × 10 cm × 2 cm) ont été déployés sur le substrat. Sur chacun des corps-morts, les plaques ont été fixées grâce une grille en acier inoxydable supportant de petites plaques en Acide Polylactique (PLA ; dimensions : 7 cm × 7 cm × 0,3 cm) surmontées d'une protection non érosive et d'une tige filetée inoxydable sur laquelle repose la plaque de recrutement en terre-cuite (~2 cm au-dessus de la grille). Les grilles ont été attachée aux blocs avec des fixations par câble colsons/serflex (**Figure 2.5**). Ces 32 plaques par station ont été immergées pendant six mois durant la période estivale australe, d'octobre 2022 à mars 2023. Le recrutement corallien n'a pas été étudié pendant la période hivernale étant donné les faibles taux de recrutement pendant cette saison à l'île de La Réunion (Jouval et al. 2019). La récupération des plaques de recrutement a été effectuée grâce aux coordonnées GPS du dispositif expérimental, sur lequel une flottaison sous-marine (à 10 mètres sous la surface) était attachée au corps-mort central, indiquant l'emplacement exact du dispositif expérimental.

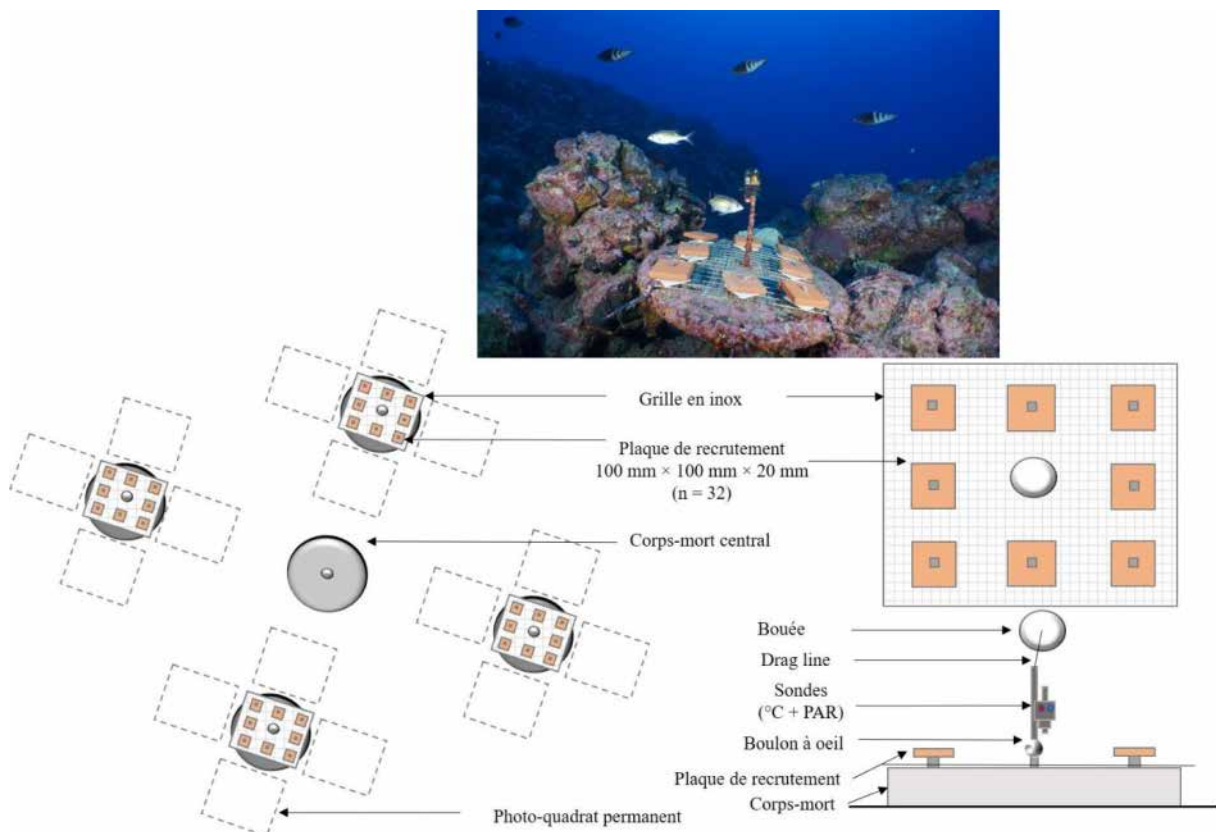


Figure 2.5. Dispositif expérimental pour l'étude des processus démographiques des coraux scléactiniaires à 15, 45 et 75 m de profondeur : le recrutement corallien a été suivi grâce aux

plaques en terre cuite, la croissance et la mortalité corallienne ont été estimées grâce aux photo-quadrats permanents autour des corps-morts.

Après une période d'immersion de six mois, les grilles en acier inoxydable avec des plaques de recrutement corallien ont été récupérées par des plongeurs en CCR. Les plaques ont ensuite été blanchies à l'aide d'une solution de sodium hypochlorite diluée et séchées au soleil avant de quantifier les recrues coralliennes. Ces dernières ont été comptées et identifiées sous un microscope de dissection conformément à l'étude de Babcock et al. (2003), en se basant sur quatre principales catégories de coraux : les familles des Acroporidae, Pocilloporidae, et Poritidae, et une catégorie "autres" (**Figure 2.6**). Il est important de noter qu'à ce stade de développement, le squelette calcaire des recrues, sur lequel est basée l'identification des recrues, n'est pas suffisamment développé pour permettre une identification au-delà de ces quatre catégories (Babcock et al. 2003). Une catégorie de "recrues abîmées" a également été prise en compte dans le cas où le squelette corallien était trop endommagé pour permettre de les classer dans une des 4 catégories (Adjeroud et al. 2007 ; Jouval et al. 2019). Ces recrues abîmées n'ont pas été spécifiquement analysées par la suite, car elles représentaient 3,8 % ($n = 8$) du total des recrues coralliennes comptées. Néanmoins, elles ont été prises en compte dans le taux global de recrutement (toutes catégories confondues). Les recrues coralliennes sur les surfaces supérieures, inférieures et latérales des plaques (orientation de la surface des plaques) ont été enregistrées séparément pour chaque plaque et regroupées pour calculer le taux de recrutement moyen à chaque station (nombre de recrues.m⁻²).

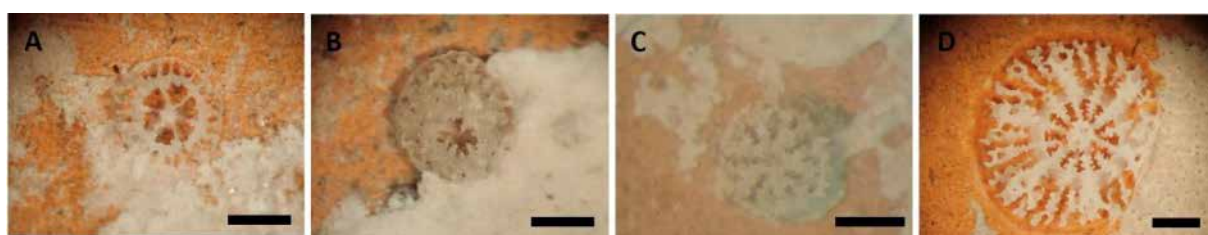


Figure 2.6. Photographies des principales familles de recrues identifiées selon les descriptions de la morphologie du squelette calcaire (Babcock et al. 2003). **A.** Pocilloporidae. **B.** Acroporidae. **C.** Poritidae **D.** « Autre » recrues. La barre d'échelle représente 1 mm. © Ludovic Hoarau

2.3.3.2. Croissance et mortalité corallienne

La collecte de données sur les scléractiniaires a été réalisée en 2D en prenant des photos du substrat à l'aide de quatre photo-quadrats (50 cm x 50 cm) autour de chaque support, à l'aide d'un appareil photo haute résolution décrit ci-dessus. Au total, 16 photo-quadrats permanents

ont été analysés par station pour l'étude de la croissance corallienne (**Figure 2.5**). Les images collectées ont ensuite été utilisées pour mesurer les surfaces planes des colonies de coraux à l'aide du logiciel ImageJ (Schneider et al. 2012) pour chaque date de suivi. Le contour de chaque colonie a été soigneusement tracé pour obtenir la surface totale de chaque colonie corallienne. À partir de cette surface totale, les zones de nécrose et de blanchissement/pâleur ont été déduites pour obtenir la surface totale de la colonie en bonne santé, ainsi que les zones correspondantes de nécrose et de blanchissement/pâleur. Les coraux ont été mesurés uniquement si toute la colonie était visible dans le photo-quadrat. Les colonies situées sur le bord du quadrat (une partie à l'intérieur et une partie à l'extérieur) n'ont pas été mesurées, ni évaluées pour leur état de santé ; seule leur présence et leur structure de taille (juvénile ou adulte) ont été notées. Les suivis de croissance/mortalité corallienne ont été effectués à T0 entre octobre-novembre 2021 et à T1 en septembre 2022.

2.3.4. Structure génétique des coraux scléractiniaires

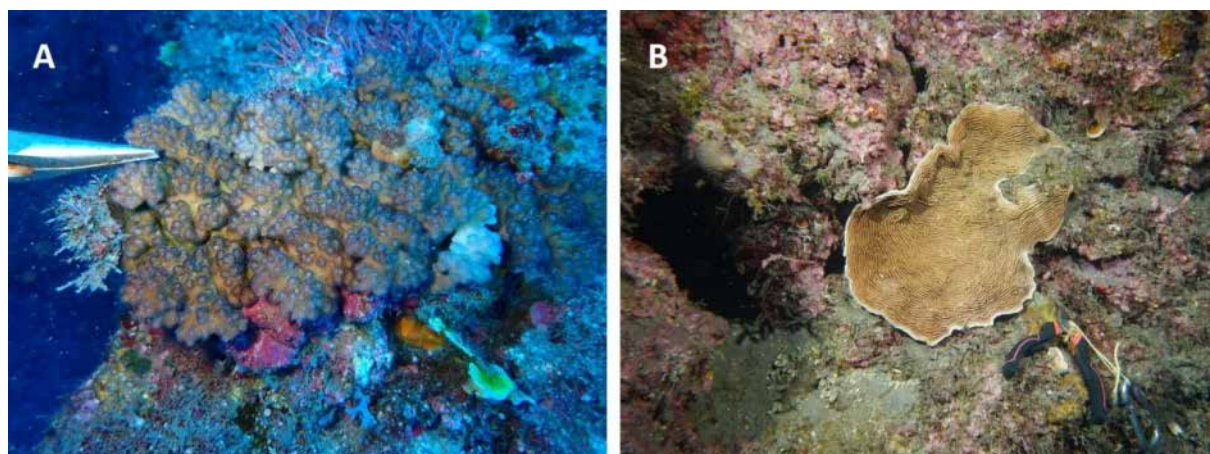


Figure 2.7. Photographies des deux espèces de coraux scléractiniaires dont la structure génétique le long de gradients verticaux et horizontaux a été étudiée dans le cadre de cette thèse, **A.** *Pocillopora verrucosa*, **B.** *Pachyseris speciosa*. © Ludovic Hoarau

Pocillopora verrucosa

En raison de la plasticité morphologique, l'identification morpho-taxonomique au niveau spécifique peut-être difficile voire trompeuse. Des études basées sur le cadre de lecture ouvert mitochondrial (mtORF) et les microsatellites ont permis de déterminer plusieurs hypothèses de sous-espèces (SSH) pour le genre *Pocillopora* (Gélin et al. 2017b ; Oury 2022), et des groupes génétiquement différenciés ont été identifiés au sein de ces SSH chez *Pocillopora* (Gélin et al. 2018a). À La Réunion, deux espèces majeures ont été trouvées sur les pentes externes du récif

: SSH09a (correspondant à *P. cf. grandis*) et SSH13a (correspondant à *P. cf. verrucosa*, **Figure 2.7A**). Dans le cadre de cette thèse, des fragments de *Pocillopora* ont été collectés entre octobre 2021 et avril 2022 sur trois zones (récif corallien, zone portuaire et sur les coulées de laves volcaniques) et à trois niveaux profondeurs (i.e. entre 12 et 15 m, entre 30 et 32 m et entre 43 et 45 m ; **Figure 2.8**). Les extrémités des branches des colonies de *Pocillopora* (taille des fragments ~ 3 cm de long) ont été échantillonnées de manière aléatoire. Pour chaque colonie, l'ADN a été extrait à l'aide du kit DNeasy Blood & Tissue (Qiagen™). Les colonies ont ensuite été génotypées à l'aide de 13 loci microsatellites (voir Gélín et al. 2017a). Les produits PCR ont été génotypés à l'aide d'un analyseur génétique ABI 3730 XL (Applied Biosystems) à la Plateforme Gentyane (INRAE, Clermont-Ferrand, France), et les tailles alléliques ont été déterminées avec GENEMAPPER 4.0 (Applied Biosystems) en utilisant un étalon de taille interne (Genescan LIZ-500, Applied Biosystems). Les loci présentant des profils de pics ambigus ont été retraités en mode simplex, et si l'ambiguïté persistait, le locus était considéré comme une donnée manquante.

Afin de tester l'efficacité des loci microsatellites, des analyses préliminaires ont été réalisées avec le package 'Adegenet' (Jombart 2008) du logiciel R 4.1.1 (R Core Team 2024). Une courbe d'accumulation de génotypes a été établie pour déterminer le nombre minimum de loci nécessaires pour différencier les individus. Ensuite, l'équilibre de liaison a été testé avec GENEPOP 4.7.0 (Rousset 2017) afin d'estimer l'indépendance des loci. Enfin, les allèles nuls ont été évalués avec MICRO-CHECKER 2.2.3 (Van Oosterhout et al. 2004) pour vérifier la fiabilité du génotypage.

Le pourcentage de données manquantes (% NA) a été déterminé pour chaque locus, et les colonies présentant des données manquantes pour au moins cinq loci n'ont pas été prises en compte pour des analyses ultérieures. Afin de tester la clonalité, l'occurrence de génotypes multi-locus identiques (MLG) a été évaluée à l'aide de GENCLONE 2.0 (Arnaud-Haond & Belkhir 2007). Un représentant de chaque MLG identifié a été conservé pour des analyses ultérieures. Les résultats des tests d'attribution ont été comparés avec STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al. 2000) aux SSH décrits par Gélín et al. (2017a) pour l'identification à l'espèce. Après une période initiale de brûlage de 105 générations, cinq itérations de 106 générations MCMC ont été exécutées pour chaque K, variant de K = 2 à K = 5. Les résultats ont été combinés et traités avec le programme 'Clumpak' (Kopelman et al. 2015). Une population a été définie comme l'ensemble des colonies attribuées à un SSH donné avec une probabilité $\geq 0,75$, échantillonnées à chaque station. Seules les populations avec $n \geq 15$ ont été prises en compte. Pour chaque population, les paramètres génétiques suivants ont été calculés : % NA

(pourcentage de données manquantes), Na (nombre d'allèles), Ar (richesse allélique, estimée pour 34 allèles), Ho (hétérozygotie observée), He (hétérozygotie attendue) et FIS (coefficient de consanguinité). L'estimation de Ar a été réalisée à l'aide du package 'Hierfstat' (Goudet 2005), Na, He, Ho et FIS ont été estimés avec GENETIX 4.05.2 (Belkhir 2004).

Suite aux résultats des tests d'attribution qui ont permis d'identifier les différentes espèces, nous avons répété ces tests, mais cette fois-ci sur les SSHs (sous-structures hiérarchiques) séparément afin d'étudier le niveau de structuration entre les populations au sein de chaque SSH. Ensuite, des PCoAs (analyses en coordonnées principales) ont été réalisées pour chaque SSH séparément, permettant de visualiser une éventuelle structuration entre leurs populations respectives. Enfin, le FST entre chaque paire de populations a été estimé pour déterminer le degré de connectivité génétique entre elles, en utilisant le package 'hierfstat' (Goudet 2005).

Pachyseris speciosa

Pachyseris cf. *speciosa* (**Figure 2.7B**) inclut vraisemblablement trois lignées cryptiques sympatriques (Bongaerts et al. 2021).

Étant donné qu'aucun marqueur n'était disponible pour l'espèce *Pachyseris speciosa*, une banque de marqueurs microsatellites a dû être développée au laboratoire, en suivant le protocole ci-après.

L'ADN génomique total a été extrait à l'aide du kit QIAamp 96 DNA QIAcube HT et du robot d'extraction d'ADN QIAcube HT (QIAGEN GmbH, Hilden, Allemagne) en suivant le protocole du fabricant. L'ADN génomique total a été quantifié à l'aide d'un spectrophotomètre Epoch BioTek (Agilent, Santa Clara, États-Unis) et un pool équimolaire de 12 échantillons de *Pachyseris speciosa* (quantité totale 1 µg) a été envoyé à GenoScreen (Lille, France) pour la préparation et le séquençage de la bibliothèque de marqueurs microsatellites. Les échantillons ont été séquencés sur une plate-forme Illumina MiSeq à l'aide d'une puce MiSeq Reagent Kit v2 Nano 2 × 250 cycles. Plus de 3 000 000 de lectures ont été obtenues, résultant en 43 553 contigs permettant de concevoir 129 paires d'amorces. Parmi celles-ci, 30 paires ont été sélectionnées et testées en fonction de leur nombre de répétitions (≥ 7), de leur motif (di, tri et tétranucléotides) et de la taille du produit PCR (100 pb < taille < 300 pb). Les paires d'amorces sélectionnées comprenaient 1 motifs répétés dinucléotides, 22 trinucleotides et 7 tétranucléotides. Différentes plages de tailles de fragments ont été sélectionnées afin de

minimiser les plages de tailles qui se chevauchent et de faciliter l'analyse des fragments lors du multiplexage.

Les 30 paires d'amorces ont ensuite été testées sur 16 échantillons en utilisant quatre températures d'hybridation des amorces (53°C, 57°C, 60°C et 63°C). Les amplifications PCR ont été réalisées à l'aide du kit PCR Type-it Microsatellite (Qiagen) dans des réactions de volume total de 11 µL contenant 4 µL de Type-it Multiplex PCR Master Mix 2X (contient l'ADN polymérase HotStarTaq® Plus, un tampon PCR Microsatellite Type-it avec 6 mM de MgCl₂ et dNTPs), 5 µL d'eau sans RNase, 1 µL d'amorces (2 µM d'amorces sens et antisens diluées dans un tampon 1xTE pH 8) et 1 µL de matrice d'ADN à 10–50 ng/µL. Les paramètres du cycle PCR étaient les suivants : 5 min à 95°C, suivis de 45 cycles de 30 s à 95°C, 1 min 30 s à la température d'hybridation optimale, 30 s à 72°C et une étape d'extension finale de 30 min à 60°C. Le succès de l'amplification a été détecté sur un gel d'agarose à 1,5 % et visualisé avec GelRed (colorant d'acides nucléiques). Sur ces 30 locus, 18 ont été amplifiés et multiplexés avec succès pour des analyses plus approfondies. Pour le multiplexage, les amorces sens (forward) ont été marquées avec un colorant fluorescent à l'extrémité 5' (ATTO565, ATTO550, FAM, JOE ; Eurofins Genomics, Ebersberg, Allemagne) (**Table 2.2**). Les produits de PCR ont été envoyés à GenoScreen et la taille des allèles a été évaluée à l'aide d'un séquenceur Applied Biosystems 3730. Pour un dimensionnement précis, une échelle de taille interne (GeneScan 500 LIZ, Applied Biosystems) a été utilisée.

Table 2.2. Marqueurs microsatellites développés pour l'étude du corail *Pachyseris speciosa*. Le tableau indique pour chacun leur motif di-, tri- ou tetra-nucléotides, le nombre de répétitions du motif, la taille du fragment amplifié, les amorces sens et antisens de la séquence ADN, la température d'hybridation optimale des amorces, le multiplex auquel ils appartiennent et le fluorescent utilisé pour les multiplexer.

	Repeat number	Motif	PCR product size (bp)	Primer left sequence	Primer right sequence	T°C	Multi plex	Dye
Pachy03	14	ACAT	151	ACTGTAAATATAGTTTGGTTCT GGAAT	AGGTCATGTTGAACGGTTCCA	55	1	ATTO565
Pachy14	9	ATC	220	GCGATCATCCCGTCATGCTA	CAATGCTGTCACCTTGATAACT GA	55	1	FAM
Pachy17	9	AGAT	136	GAAAGAATTCCCTAGCATACC GT	ACGATTAATCTAATTCAGCCTT TGG	55	1	FAM
Pachy18	8	AAT	243	TCGAAGTCATACTGTAATACAA TGGA	TGCTGCCAACTTCAGTGACA	55	1	ATTO565
Pachy19	8	AAG	214	CGCCTCTTGGTCAGGTTAGG	ACTTCCAAGTTGAAACCCAGG A	55	1	ATTO550
Pachy27	7	AAG	194	GGAAGTCACTTCCGCTTAACC	GTGAGCCACTTTGTACCTCGA	55	1	JOE
Pachy02	14	AAT	246	CGTTAACACGTATAGGCAACG	CCCACATTGATAGCAGTTGTAC A	55	2	ATTO565
Pachy04	14	ATC	150	ACGCAGCACCACAGTTTCTT	TTTCTGCAAGATCGTTGCGC	55	2	JOE
Pachy06	12	ATC	295	AGGTATTTGCGCTGGTTCT	AGCGTTGCTCAGTTATTAGGT	55	2	ATTO550
Pachy07	12	ATC	209	CCTCACCTATGATGGCACTCC	AGGAGTCCACATCATTGACCA	55	2	FAM
Pachy25	7	AAC	211	TTGCGTGTTCATCAGTGGG	ACCGCCAATGGTAAACAAGC	55	2	JOE
Pachy28	7	AATC	160	GACGGATGGACTGCTTGCTT	TCACATTTCAATCCATCCA TCA	55	2	ATTO565
Pachy12	9	ATC	246	TTCAGATTCTCCGTGCCGTG	GGAACATCCTTAGGGTAAGAC CC	55	3	FAM
Pachy15	9	ATC	159	ACAAAGGATTGGAACATTCAG CA	TCCCTTTACATTACAGTCTGCA CA	55	3	FAM
Pachy22	7	AAC	290	GCAAGCATGATGTCCGACCA	CTGAACTGGTTAGTACAAATAT CATGA	55	3	ATTO565
Pachy24	7	AAC	213	CCTTGGTACACTGCACATTAGC	GTGGCAAGAACACTGTCTGG	55	3	JOE
Pachy29	7	AAC	153	GTATTTGTCTTGCCGCCAC	TCATCAAACATGCATGCTACAC A	55	3	ATTO565
Pachy30	7	AATC	140	GGAAGTGAACAGAAACACG	GAACATATGTATCCAAATAAC AGCGT	55	3	JOE

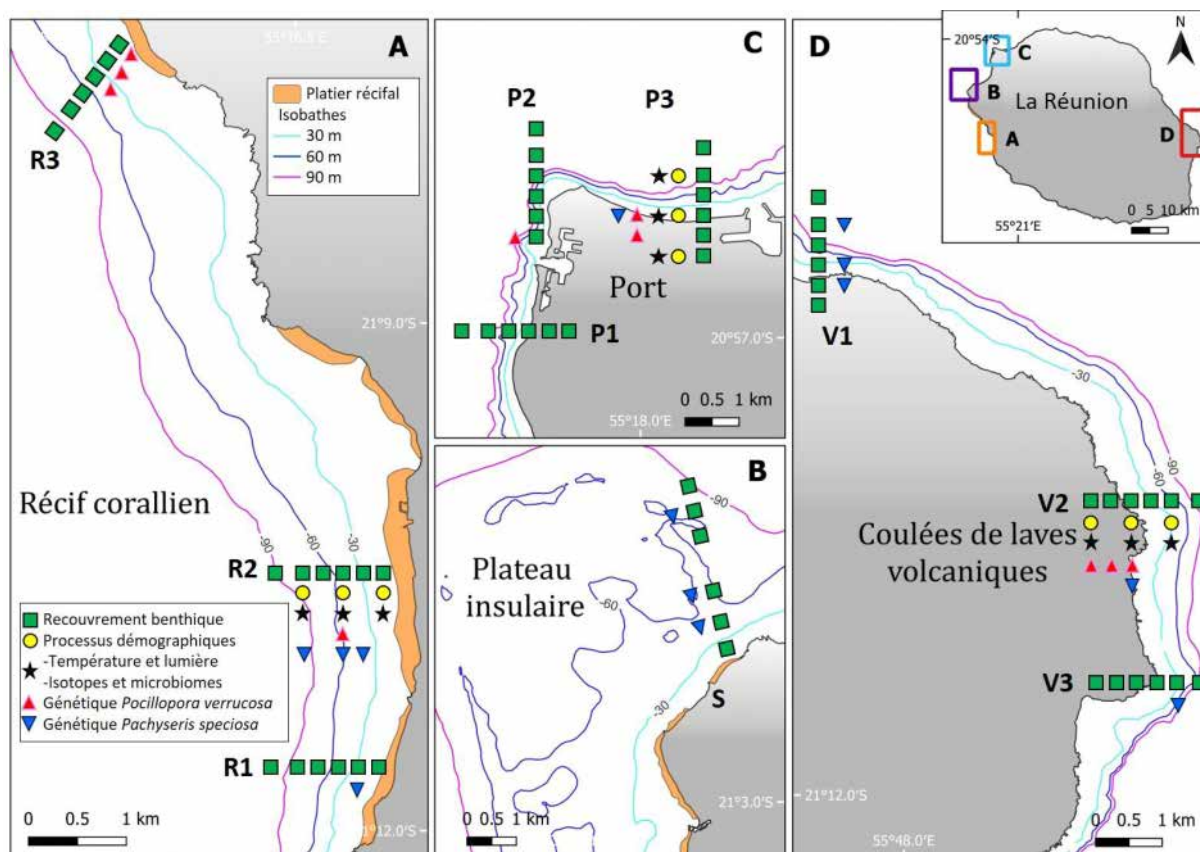


Figure 2.8. Résumé graphique de l'échantillonnage des données collectées dans le cadre de cette thèse de doctorat. Les points ne correspondent pas aux positions exactes des stations mais à une représentation schématique de leur position à 15, 30, 45, 60, 75, et 95 m de profondeur de la côte vers le large.

2.3.5. Sites à enjeux, le cas de la zone portuaire

Le Grand Port Maritime de La Réunion (GPMDLR) a finalisé son Schéma Directeur de Patrimoine Naturel (SDPN) destiné à structurer et à planifier les actions de préservation et de mise en valeur des milieux naturels du territoire portuaire en janvier 2019. Le SDPN reflète la volonté du GPMDLR de préserver des habitats à forte valeur écologique et de mettre en œuvre une politique responsable en tant qu'aménageur et gestionnaire de milieux naturels, en complément du développement de ses activités portuaires et industrielles. Ainsi, des suivis sur 13 stations sentinelles de substrats durs (suivis quantitatifs des organismes macro-benthiques sessiles, poissons et macro-invertébrés) ont été entrepris depuis 2017 dans le périmètre du GPMDLR et ont été reconduits en 2023/2024 (7 stations sur la façade « ouest » et 6 stations sur la façade « nord ») (SDPN 2017, 2020). Ces stations sentinelles sont toutes localisées sur une bathymétrie comprise entre 3 et 47 m de profondeur.

Dans ce contexte, la gestion des habitats à substrats durs de la zone portuaire peut être améliorée en élargissant ces suivis à un horizon plus profond et en se basant sur des indicateurs pertinents qui permettent d'évaluer l'état écologique et la résilience de la zone considérée.

Dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) n°2000/60/CE du 23 octobre 2000, Directive du parlement et du conseil européen transposée en droit français (i.e. loi N° 2004-338 du 21/04/2004), un état écologique (et chimique) a été défini pour pouvoir statuer sur la qualité et l'état écologique d'une masse d'eau. L'état écologique repose sur le calcul d'indicateurs et est classé selon cinq classes (i.e. très bon, bon, moyen, médiocre et mauvais). L'indicateur benthique retenu pour le suivi des pentes externes des récifs coralliens à La Réunion est calculé à partir du recouvrement des coraux scléactiniaires, des octocoralliaires, des macroalgues et algues calcaires. Ces paramètres ont été regroupés après une normalisation pour constituer l'indice final. Ces paramètres incluent la vitalité corallienne (i.e. pourcentage de recouvrement des coraux vivants ramenée au substrat potentiellement colonisable, c'est-à-dire au pourcentage de substrat dur), le pourcentage de recouvrement du genre *Acropora*, le pourcentage de recouvrement en *Acropora* branchus et tabulaires, le pourcentage de recouvrement en macroalgues, le pourcentage de recouvrement en algues calcaires et le pourcentage de recouvrement en coraux mous. En parallèle, des indicateurs de « remarquabilité » (i.e. habitats remarquables) ont été également calculés. Ces indicateurs sont considérés comme primordiaux pour caractériser la résilience des récifs coralliens, c'est-à-dire la capacité des coraux ou des communautés coralliennes à résister aux impacts et/ou à récupérer des perturbations d'origine naturelle ou anthropique. Les indicateurs de résilience comprennent notamment les descripteurs suivants : la proportion d'espèces de coraux résistant au blanchissement (Marshall & Baird 2000 ; McClanahan et al. 2004), la diversité des coraux scléactiniaires, la biomasse en herbivores, l'occurrence de maladies de coraux, le recouvrement en macroalgues, en coraux scléactiniaires en coraux non scléactiniaires, la densité de coraux scléactiniaires juvéniles et adultes (Jouval et al. 2023).

Les façades « Ouest » et « Nord » de la zone portuaire font partie des masses d'eau côtières « LC07 » et « LC08 » de la DCE, séparées par la Pointe des Galets et sont toutes deux classées dans une typologie de « Type 1 » correspondant à des fonds meubles, sablo-vaseux. A ce titre, elles ne font pas l'objet de suivis des communautés macro-benthiques de substrats durs pour le classement de l'état écologique de ces masses d'eau côtières.

Sur chacune des stations étudiées de la zone portuaire dans le cadre de cette thèse et en y incluant les stations sentinelles du SDPN, nous avons calculé les paramètres de l'indicateur benthique de substrats durs de la DCE concernant les pentes externes des récifs coralliens de

La Réunion. D'autres paramètres ont également été calculés (e.g. diversité et recouvrement des hydraires et éponges) et de nouveaux indices sont proposés permettant d'adapter l'indicateur à la zone portuaire et à l'horizon plus profond incluant la zone mésophotique. Ces indices permettront une meilleure détection des évolutions, positives ou négatives, de l'état de santé des sites de la zone portuaire. De plus, un indicateur de « remarquabilité » est intégré pour évaluer les habitats écologiquement remarquables des stations de la zone portuaire. L'analyse de ces stations remarquables permet d'effectuer une comparaison entre les stations envisagées pour la protection ou pour observer l'évolution temporelle de cette « remarquabilité » proxy de la résilience (Nyström et al. 2008 ; Mumby et al. 2014 ; Maynard et al. 2017). A la lumière de ces indicateurs, nous avons cartographié les sites à enjeux écologiques de la zone portuaire qui pourront être prioritaires dans les futurs suivis et faire l'objet de mesures de réduction/d'évitement d'impacts, de compensation, ou de restauration potentielle (Obura & Grimsditch 2009 ; Mcleod et al. 2019).

Chapitre 3

Hétérogénéité spatiale marquée des communautés
macro-benthiques le long d'un gradient peu
profond-mésophotique (15–95 m) à La Réunion



© Hendrik Sauvignat et Ludovic Hoarau

Résumé

Les écosystèmes coralliens mésophotiques (ECMs) ont suscité une attention considérable au cours de la dernière décennie, mais les connaissances sur ces écosystèmes restent limitées, en particulier dans la région du sud-ouest de l'océan Indien. Nous avons exploré la variation spatiale des communautés macro-benthiques et des coraux scléactiniaires le long d'un large gradient de profondeur (15–95 m) et entre des sites contrastés autour de l'île de La Réunion. Le pourcentage de recouvrement des communautés macro-benthiques et celui des scléactiniaires varient de manière significative en fonction de la profondeur, entraînant une zonation verticale des communautés. Nous avons observé une transition des communautés dépendantes de la lumière vers des organismes hétérotrophes entre les zones peu profondes et les zones mésophotiques supérieures à 30–45 m de profondeur, et un changement de communauté dans la zone mésophotique inférieure à 75 m de profondeur. Malgré les chevauchements dans la distribution des genres de scléactiniaires le long du gradient de profondeur, les genres prédominants dans la zone peu profonde sont peu abondants dans les ECMs (> 30 m). Nos résultats soulignent l'importance des ECMs en tant qu'écosystèmes distincts abritant des habitats variés et uniques, et pouvant héberger une forte abondance de cnidaires ingénieurs d'écosystèmes. En soutenant l'Hypothèse du Refuge des Récifs Profonds, 56 % des genres de scléactiniaires se retrouvent à des profondeurs allant des zones peu profondes aux zones mésophotiques, tandis qu'un tiers sont des spécialistes de profondeur, soit peu profonds, soit mésophotiques. Cela souligne le potentiel limité des récifs mésophotiques en tant que refuge pour les communautés de coraux du sud-ouest de l'océan Indien. Nos résultats fournissent des données de référence essentielles pour le suivi et la conservation des écosystèmes coralliens mésophotiques de l'île de La Réunion.

Marked spatial heterogeneity of macro-benthic communities along a shallow-mesophotic depth gradient in Reunion Island

Ludovic Hoarau^{1,2,3*}, François Guilhaumon¹, Sophie Bureau^{1,3}, Perrine Mangion¹, Priscille Labarrère², Lionel Bigot^{1,3}, Pascale Chabanet^{1,3}, Lucie Penin^{1,3}, Mehdi Adjeroud^{3,4,5}

¹ UMR ENTROPIE (IRD, Université de La Réunion, CNRS, IFREMER, Université de Nouvelle-Calédonie), Saint-Denis, La Réunion, France

² Grand Port Maritime De La Réunion, Le Port, La Réunion, France

³ Laboratoire d'Excellence CORAIL, Paris, France

⁴ UMR ENTROPIE (IRD, Université de La Réunion, CNRS, IFREMER, Université de Nouvelle-Calédonie), Perpignan, France

⁵ PSL Université Paris, UAR 3278 CRILOBE - EPHE-UPVD-CNRS, 66860 Perpignan, France

*Corresponding author: Email: ludovic.remy.hoarau@gmail.com

Accepté pour publication dans *Scientific Reports*

Hoarau L, Guilhaumon F, Bureau S, Mangion P, Labarrère P, Bigot L, Chabanet P, Penin L, Adjeroud M (2024) Marked spatial heterogeneity of macro-benthic communities along a shallow-mesophotic depth gradient in Reunion Island. *Scientific Reports* 14, 32021. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-83744-2>

Abstract

Mesophotic coral ecosystems (MCEs) have gained considerable attention this last decade but the paucity of knowledge on these ecosystems is pronounced, particularly in the Southwestern Indian Ocean region. We explore the spatial variation in macro-benthic and scleractinian communities along a wide depth gradient (15–95 m) and among contrasted sites around Reunion Island. Values for percent cover of macro-benthic and scleractinian communities varied significantly along depth, resulting in a vertical zonation of communities. We recorded a transition of light-dependent communities towards heterotrophic organisms between shallow and upper mesophotic zones at 30–45 m, and a community shift in the lower mesophotic zone at 75 m. Despite overlaps in scleractinian genera distribution along the depth gradient, predominant genera of shallow depths were in low abundance in MCEs (> 30 m). Our findings highlight the importance of MCEs as distinct ecosystems sheltering diverse, unique habitats and harboring abundant cnidarian-habitat forming organisms. Supporting the ‘Deep Reef Refuge Hypothesis’, 56% of scleractinian genera spanned shallow to mesophotic depths, while one-third were depth specialists, either shallow or mesophotic. This highlights the limited refuge potential of mesophotic reefs for Southwestern Indian Ocean coral communities. Our findings establish baseline data for monitoring and conserving Reunion Island’s MCEs.

Keywords: Mesophotic coral ecosystems, benthic communities, community shift, deep refuge hypothesis, Reunion Island, Southwestern Indian Ocea

3.1. Introduction

Current coral reef assessment and temporal monitoring are mostly restricted to euphotic zones (reef flats, lagoon patch reefs, shallow fore reef, and outer slope) not exceeding 30 m depths (hereafter shallow zones). The limit of 30 m is widely, but arbitrarily, considered as the starting depth horizon of mesophotic coral ecosystems (MCEs), defined as ‘middle-light’ ecosystems of tropical and sub-tropical, light-dependent macro-benthic communities (Hinderstein et al. 2010). MCEs are traditionally divided into an upper zone that starts around 30-40 m depth, and a lower zone from ~ 60-80 down to ~ 150 m depth. The largest surfaces covered by reef corals and other reef ecosystem engineers are distributed along this depth ‘twilight’ horizon (Pyle 1996a; Brokovich et al. 2008). Hence, MCEs would represent the “invisible” submerged part of the coral reef ecosystem iceberg coral reef ecosystem, covering more than $\frac{3}{4}$ of coral dominated habitat extent (Harris et al. 2013; Pyle & Copus 2019). There is therefore an urgent need for assessing the diversity and distribution of these ecosystems and understanding the environmental factors and anthropogenic stressors responsible for structural and functional community changes, especially in the context of global degradation of coral reefs and other marine habitats worldwide (Hughes et al. 2003; De’ath et al. 2012; Bozec & Mumby 2015; Hughes et al. 2018a, 2018b; James et al. 2023).

Studying MCEs is challenging due to financial and technical constraints (Auster 1993; Auster 1997; Pyle 1998). However, the development of non-destructive, deep-sea observation technologies, including mixed-gas and closed or semi-closed-circuit rebreathers (Norro 2016; Pyle 2019) has led to increased scientific attention to these ecosystems (Loya et al. 2016; Turner et al. 2017; Bongaerts et al. 2019). Further, MCEs are of greater interest due to their unique biodiversity (Rocha et al. 2018) and their potential role as refuges for shallow-water species (Bongaerts et al. 2010; Bongaerts & Smith 2019; Baker et al. 2018; Baird et al. 2018). The “Deep Reef Refugia Hypothesis (DRRH)” (Glynn 1996; Bongaerts et al. 2010) assumes sufficient vertical connectivity between populations (Holstein et al. 2015) and relative preservation of mesophotic habitats from disturbances (i.e. depth refuge, Bongaerts & Smith 2019). However, the DRRH is largely debated (Morais & Santos 2018) and may be context-dependent, varying by region, species and the depth range considered (Slattery et al. 2024). For example, the ability of mesophotic populations to replenish their shallow-water counterparts varies among species (Bongaerts et al. 2017) and is particularly limited for species with reduced reproductive performances (Shlesinger et al. 2018). Several studies suggest that MCE populations may be genetically distinct from shallow reefs (Brazeau et al. 2013; Serrano et al.

2014) or lack vertical connectivity (van Oppen et al. 2011; Bongaerts et al. 2017; Rocha et al. 2018; Eckert et al. 2019; Stefanoudis et al. 2019; Veglia et al. 2019). While the DRRH implies that mesophotic habitats are relatively preserved from large-scale disturbances such as cyclones, thermal bleaching events, or outbreaks of coral predators such as the sea star *Acanthaster* spp., MCEs have been shown to be impacted by environmental and anthropogenic disturbances and, in some cases, are threatened as much as their shallow counterparts (Appeldoorn et al. 2016; Etnoyer et al. 2016; White et al. 2017; Frade et al. 2018; Schramek et al. 2018; Smith et al. 2019; Diaz et al. 2023a).

From the information available, it appears that macrobenthic communities shift towards a distinct zonation of communities along the bathymetric gradient (Brokovich et al. 2008; Laverick et al. 2017, 2020; Lesser et al. 2018, 2019; Tamir et al. 2019). The gradients of environmental conditions with increasing depth, including temperature and light (Kahng et al. 2010, 2012), are the main drivers of this zonation (Kahng & Kelley 2007; Englebert et al. 2017). The lower mesophotic zone hosts depth-specialist species adapted to deep environment conditions (Slattery et al. 2011; Pyle et al. 2016; Semmler et al. 2017; Tamir et al. 2019), which can unexpectedly present high coral cover (Linklater et al. 2016; Hoeksema et al. 2017; Hoarau et al. 2021), biodiversity and rate of endemism (Bridge et al. 2012; Kane et al. 2014; Kosaki et al. 2017). However, the ecological division of mesophotic zones is based on a limited number of studies and regions, preventing generalizations about biogeographic patterns and changes in macro-benthic community structure along a bathymetric gradient (Pyle et al. 2016). Regional environmental differences can lead to significant variations in organism composition at these depths (Baker et al. 2016), resulting in distinct communities (Bridge et al. 2011). Furthermore, community overlap between shallow zones and MCEs can vary by region and taxon (Soares et al. 2018; Dumalagan et al. 2019; Quimpo et al. 2019). For example, the proportion of species present in both shallow zones and MCEs varies geographically and taxonomically between 26% and 97% (Laverick et al. 2018). The depth limits of MCEs exhibit even greater variability, as illustrated by the identification of new species (Kahng et al. 2017) and extension of horizontal and vertical distribution (Pinheiro et al. 2019a; Chasqui et al. 2020; Pichon et al. 2020; Rouzé et al. 2021).

Quantitative studies over a large depth gradient in MCEs are limited in the Indian Ocean (Laverick et al. 2018; Pyle & Copus 2019), with previous reports only in Seychelles (Stefanoudis et al. 2023a; Swanborn et al. 2022a), Tanzania (Osuka et al. 2021) and the Chagos Archipelago (Diaz et al. 2023b). Moreover, studies have rarely resulted in coral reef conservation plans, and if so are often designed for shallow zones (Menza et al. 2008; Morais et al. 2018). Reunion

Island is part of Mascarene Islands, an ecoregion of the Western Indian Ocean recently categorized as ‘critically endangered’ facing the highest levels of risk of coral reef ecosystems collapses in the region (Obura et al. 2022). Several local studies have been conducted on the benthic communities at shallow coral reefs and lava flows (Tourrand et al. 2013; Schleyer et al. 2016; Jouval et al. 2020; Zubia et al. 2018; Urbina-Barreto et al. 2021a; Hoarau et al. 2023). Moreover, the mesophotic zone of Reunion Island, represents roughly 70% of the coastal habitats between 0 and 150 m depth (Harris et al. 2013; Pyle & Copus 2019), underscoring the importance of increasing our knowledge of MCEs. Confronted with multiple disturbances from various origins, a better understanding of the ecological characteristics of deeper ecosystems is required to support adequate conservation strategies for coral reef ecosystems (Lesser & Slattery 2009; Bridge et al. 2014). Identifying key habitats and community structures of MCEs, and monitoring any changes that occur, is a necessary step before addressing the ecological processes and the function of deep habitats as refuges (Puglise & Colin 2016; Turner et al. 2017; Lesser et al. 2018; Eyal & Pinheiro 2020). Having this knowledge will enable the identification of the various threats that these MCEs are facing, the characterization of potential community changes, and the development of appropriate management and conservation strategies (Soares et al. 2019; Osuka et al. 2021; Hernandez-Agreda et al. 2022).

Benthic communities in Reunion Island are distributed along a narrow insular shelf that extends up to 5 km from the coast. Hitherto, cover and diversity of scleractinian corals from the shallow reef flat up to 40 meters was poorly studied and only on the western coral reef (Bouchon 1981; Faure 1982). Recent explorations into the lower mesophotic zone using closed-circuit rebreathers have led to the discovery of localized, distinct deep cnidarian compositions and high coral cover (Hoarau et al. 2021; Gravier-Bonnet et al. 2022). Quantifying the spatial patterns of macro-benthic communities across various island locations and along the full shallow-mesophotic gradient can help identify specific and unique habitats, as well as those that provide potential spatial or temporal refuge for biodiversity under environmental changes and anthropogenic stressors (but see Rocha et al. 2018).

In this study, we provide the first quantitative information of MCEs around Reunion Island, examining the spatial patterns of sessile macro-benthic community structure, with a focus on diversity of scleractinian corals across various locations and depths (15–95 m). In this context, we addressed the following questions: How does composition, cover and abundance of sessile macro-benthic communities vary among locations (horizontal variation) and depths (vertical variation)? What are the implications of our results for the DRRH and the consequences for the management and conservation of MCEs in Reunion Island?

3.2. Materials and Methods

3.2.1. Study sites

Reunion Island is a small volcanic island (ca. $\sim 3,500 \text{ km}^2$) of the Mascarene Archipelago (along with Mauritius and Rodrigues islands) in the Southwestern Indian Ocean (SWIO) located 700 km east of Madagascar. The coast of Reunion Island extends for 150 km and features a narrow, 25 km long fringing coral reef ($\sim 12 \text{ km}^2$ area) off the western and southwestern parts of the island. The southeastern coast is characterized by volcanic lava flows from modern eruptive events, with several eruptions that flowed into the ocean over the last two decades, such as those in 2007 (Peltier et al. 2009; Staudacher et al. 2009). The northern part of Reunion Island has manmade concrete artificial blocks and patch reefs dominated by unconsolidated substrates and is consistently influenced from watershed flows and coastline shoreline modification. The coastline of Reunion Island is distinguished by the extremely narrow island shelf and steep slopes. To account for these contrasting coastlines and provide a comprehensive understanding of the island's ecological characteristics, four representative locations were investigated between September 2021 and September 2023: the fringing coral reef on the leeward western coast (**Figure 3.1a**), the extended insular shelf (**Figure 3.1b**), the island's main commercial and maritime port, on the northwestern coast (**Figure 3.1c**), and the volcanic lava flow location on the windward southeastern coast (**Figure 3.1d**). Ten sites dominated by hard substrates across the four locations of the island were selected: three coral reef sites (R1, R2 and R3), three port sites (P1, P2 and P3), three volcanic lava flow sites (V1, V2 and V3) and a single site on the most extended insular shelf (S) along the island's coast. At each site, six depths horizons (i.e., 15, 30, 45, 60, 75, and 95 m) were surveyed (**Figure 3.1**), thus representing a total of 60 stations. Sites within each location were located at least 2 km away from each other and were selected according to the likelihood of presence of hard-bottom habitats based on knowledge from previous habitat mapping and bottom drop-camera inspections revealing seabed types and sedimentary forms (CARTOMAR project of sedimentological mapping of the coastal seabed of Reunion Island from -20 to -100 m deep).

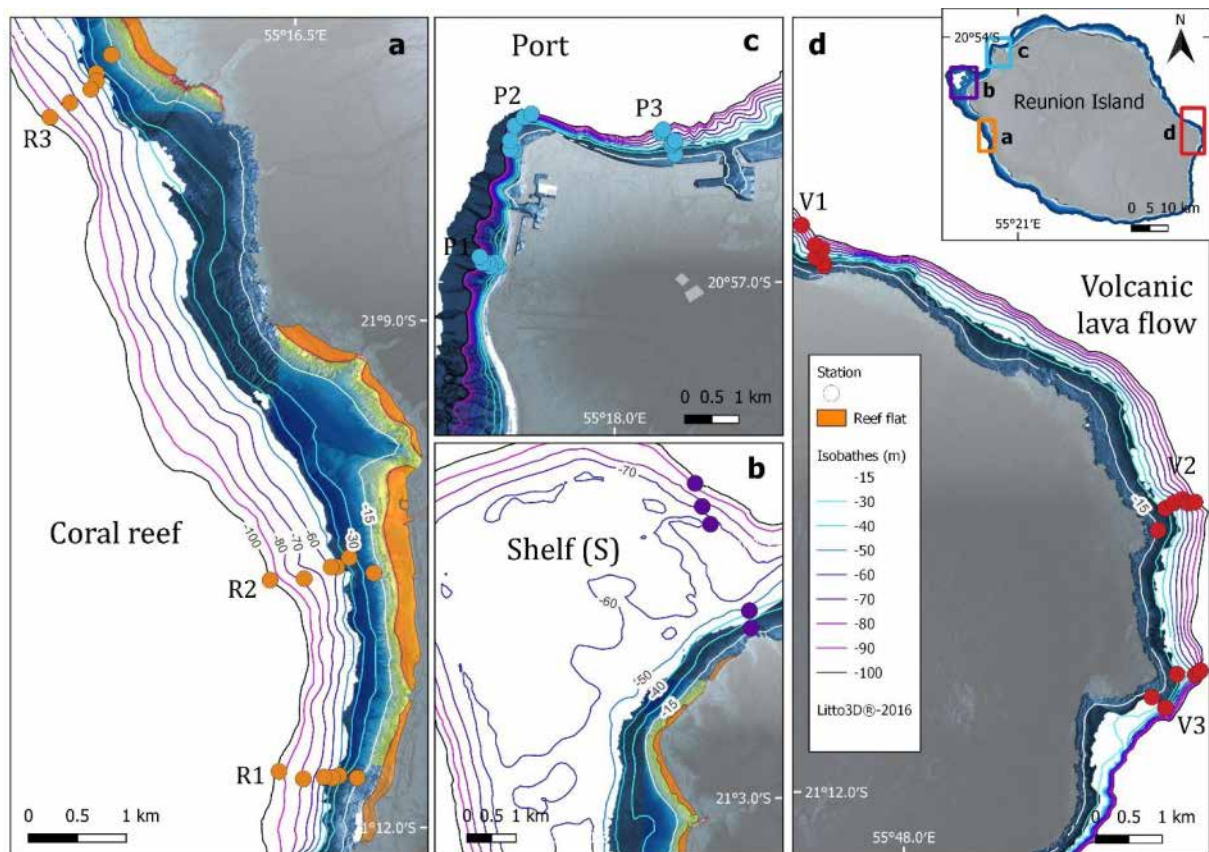


Figure 3.1. Location of the 60 stations among the 10 sites at four locations around Reunion Island: **a.** coral reef (insert in yellow), **b.** shelf (in purple), **c.** port (in blue) and **d.** volcanic lava flow (in red). At each site, stations were disposed at six depths: 15, 30, 45, 60, 75, and 95 m.

3.2.2. Sampling of macro-benthic communities

Stations were surveyed by technical SCUBA and closed-circuit rebreathers using TRIMIX below 50 m depth. Given the technical diving constraints and the framework of our objectives, we selected the photo-quadrat method as the best sampling protocol for studying macro-benthic community structure of MCEs. At each station, 40 photo-quadrats (50×50 cm, covering a total area of 10 m^2 per station) were randomly placed along each isobath, avoiding overlap in the photo-quadrats by taking pictures every alternate meter. These were performed by divers using a Sony $\alpha 7C$ camera in a Nauticam Housing, with a 28 mm lens, 24.2-Megapixel high-definition resolution and two Sea & Sea YS-D2J lights mounted to a 0.85 m high steel fabricated quadpod, which permitted a consistent angle and orthogonal height above the substrate for all photos. The 40 photo-quadrats from each station were used as replicates to calculate the mean percent cover and densities of macro-benthic community organisms. All 2400 photo-quadrats were analyzed by a single and same observer to limit potential biases.

Cover (%) of macro-benthic organisms was estimated using Coral Point Count with Excel Extension software (CPCe) (Kohler & Gill 2006) based on 50 randomly distributed points per image. Nine categories of major macro-benthic organisms were considered: scleractinians, antipatharians, octocorals, hydrozoans (macro-benthic hydrozoan colonies > 1 cm in height for the following genera: *Zygophylax*, *Sertularia*, *Sertularella*, *Macrorhynchia*, and *Antenella*, and those forming a calcareous skeleton: *Millepora*, *Stylaster* and *Distichopora*), crustose coralline algae (CCA), turf algae, macroalgae (including *Dictyota*, *Lobophora* and *Halimeda*), sponges, other sessile macro-benthic invertebrates (i.e. actinarians, ascidians, corallimorpharians, foraminifers, bryozoans and zoanthids). Scleractinian corals were identified to the genus level based on the identification guides and the updated taxonomic classification of scleractinians (Obura et al. 2015; Waheed et al. 2015; Hoeksema & Cairns 2019; Veron et al. 2019) and previous training and supervision from taxonomic experts. Family identification for octocorals was done following identification guides and from the lists of locally identified and described species (Fabricius & Alderslade 2001; Grasshoff 2007; Schleyer et al. 2016; Benayahu & Van Ofwegen 2012; Benayahu 2019) and based on the last revised classification of octocorals (McFadden et al. 2022). For antipatharian and hydrozoan corals, family identification was done following identification guides and from previous works on these specific taxa in the region (Terrana et al. 2020; Fassbender et al. 2021; Gravier-Bonnet et al. 2022). Cnidarian taxa were verified with World Register of Marine Species (WORMS). To quantify cnidaria density (colonies.m⁻²), we counted every scleractinian (juveniles < 5 cm in colony diameter, and adults ≥ 5 cm), antipatharian, octocoral and hydrozoan corals (only colonies forming a calcareous skeleton: *Millepora*, *Stylaster* and *Distichopora*) using ImageJ software (Schneider et al. 2012).

3.2.3. Environmental variables

Temperature was measured during seven months (between September 2022 and April 2023, therefore capturing two austral winter months followed by five summer months) with a 15 min interval with HOBO Water Temperature Pro v2 Data loggers. These environmental parameter loggers were deployed at 15, 45 and 75 m depths at 3 sites (coral reef R2, port P3 and volcanic lava flow V2), thus encompassing nine stations. Photosynthetically active radiation (PAR) was also measured during seven months (between September 2022 and April 2023) with a 15 min interval with DEFI2-L JFE Advantech light-irradiance loggers. Only the first 15 days of light records were considered in winter and in summer when loggers were fixed because of the potential effects biofouling on the logger over a longer period. As for temperature loggers, light

loggers were deployed at 15, 45 and 75 m depths at the same as above nine stations. Since temperature and light were not recorded at all stations, these parameters were not considered in the statistical analyses but were used for data interpretation (**Supplementary Figures S3.1-S3.4**).

3.2.4. Statistical analyses

We analyzed the spatial variation of all macro-benthic categories cover at the four locations and among depths using linear models (LM). Linear models were preferred over linear-mixed models and generalized linear (mixed) models (site within location as a random factor) since, when comparing the full models, LM produced the lowest corrected Akaike's information criterion (AICc; Burnham & Anderson 2002) and avoided overdispersion (function *testDispersion* of 'DHARMA' R package). All statistical analyses were conducted using R version v4.3.0 (R Development Core Team 4.3.0, 2023). The full model considered was: depth + depth² + location + depth:location + depth²:location. A parabolic relationship with depth (i.e. a quadratic term of depth) was included in the models to account for potential hump-shaped relationships between depth on macro-benthic cover and coral richness (Roberts et al. 2019). The most parsimonious combinations of fixed effects were found using model selection based on AICc (models fitted using maximum likelihood). We used the function *dredge* of 'MuMIn' package to fit a complete set of models with all possible combinations of the explanatory variables. We then determined the subset of 'best models' as the ones with ΔAICc value < 2 (the difference between each model's AICc and the AICc of the best model). In addition, we used Akaike weights derived from the AICc (wAICc) to evaluate the relative likelihood of each model, given the dataset and the set of models taken into account, and to assess the relative importance of each variable by summing these wAICc across the models in which they were included. Akaike weights were directly interpreted in terms of each model's probability of being the best at explaining the data (Burnham & Anderson 2002).

To visualize dissimilarities in horizontal (across locations along Reunion Island coasts) and vertical (along the depth gradient) composition of sessile macro-benthic and scleractinian assemblages, we used non-metric multidimensional scaling (NMDS) based on Bray-Curtis distances calculated on percent cover data. NMDS were performed using the function *metaMDS* of the 'vegan' package (Oksanen et al. 2019). The function *envfit* was used to obtain the fitted correlation vector scores for different macro-benthic categories and scleractinian genera. Macro-benthic categories and scleractinian genera that exhibited significant correlations

($p < 0.05$) were then visualized using a biplot created with the ‘ggplot2’ R package (Wickam 2016).

To test for vertical and horizontal differences between macro-benthic, cnidarian and scleractinian communities, we conducted distance-based permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA, Anderson 2001; McArdle & Anderson 2001). All models were run with 9999 permutations using the R ‘vegan’ package with *vegdist* and *adonis2* functions (Oksanen et al. 2019). If the PERMANOVA results were significant, a post hoc multilevel pairwise analysis was performed using the *pairwise.adonis* function in the ‘Pairwise-adonis’ package with Benjamini and Hochberg-corrected p values (Martinez Arbizu 2020). Homogeneity of variance was tested using the *betadisper* and *permutest* functions to check for the effect of within-group dispersion (Anderson & Walsh 2013).

3.3. Results

3.3.1. Environmental variables

Temperature values decreased with increasing depth across the three locations (i.e., coral reef, port and volcanic lava flow) and seasonality was substantial. Temperature values exhibited significant variability during the summer, with pronounced differences observed between depths throughout the season (**Supplementary Figure S3.1**). During the whole recorded 2022–2023 period at 15 m depth, the average daily temperature ($\pm$ standard deviation) was $26.2 \pm 1.8^\circ\text{C}$ on the coral reef, $26.2 \pm 1.7^\circ\text{C}$ at port, and $25.7 \pm 1.6^\circ\text{C}$ on volcanic lava flow. At 45 m, daily temperature averaged $25.4 \pm 1.4^\circ\text{C}$, $25.3 \pm 1.3^\circ\text{C}$ and $24.9 \pm 1.3^\circ\text{C}$, at the three locations respectively. At 75 m, we recorded $24.1 \pm 0.8^\circ\text{C}$, $23.7 \pm 0.6^\circ\text{C}$ and $23.7 \pm 0.6^\circ\text{C}$, respectively. In winter 2022 (September–October 2022), temperature differences between depths were minimal at all three locations, with mean daily temperature ranging between 23.2°C and 23.7°C , across depths and locations. In summer (November 2022–April 2023), daily temperatures averaged $27.0 \pm 1.2^\circ\text{C}$ at 15 m, $26.0 \pm 1.1^\circ\text{C}$ at 45 m, and $24.4 \pm 0.8^\circ\text{C}$ at 75 m on the coral reef; $27.0 \pm 1.2^\circ\text{C}$ at 15 m, $25.8 \pm 1.0^\circ\text{C}$ at 45 m, and $23.9 \pm 0.6^\circ\text{C}$ at 75 m at port; and $26.3 \pm 2.3^\circ\text{C}$ at 15 m, $25.3 \pm 2.3^\circ\text{C}$ at 45 m, and $23.7 \pm 2.0^\circ\text{C}$ at 75 m on lava flow.

PAR is highly dependent on location, time of the day and season (**Supplementary Figures S3.2–S3.4**). The median of these peak values representing typical exposure recorded over the entire period shows that the 10% of surface PAR was recorded between 41 and 55 m depth across the three locations. The 1% and 0.1% surface PAR values were measured between 82 and 109 m, and between 124 and 164 m depth, respectively.

3.3.2. Macro-benthic cover and cnidarian abundance

Overall (all stations pooled), macro-benthic communities of hard substrates were dominated by turf algae ($37.7 \pm 2.6\%$, mean $\pm$ SE), CCA ($16.5 \pm 1.8\%$), scleractinians ($9.8 \pm 1.6\%$), and sponges ($6.9 \pm 1.3\%$). We found low covers of macroalgae ($3.6 \pm 0.6\%$), hydrozoans ($2.7 \pm 0.7\%$), octocorals ($1.8 \pm 0.4\%$), antipatharians ($0.4 \pm 0.1\%$) and other sessile macro-benthic organisms ($0.1 \pm 0.3\%$). Mean percent cover of benthic communities showed contrasted patterns among depths and locations (**Figure 3.2**, **Supplementary Figures S3.5-S3.8**).

According to the AICc-based model selection procedure, the variation in scleractinian cover was best explained by location and depth (**Table 3.1**). Location was included in all best models and therefore had the maximum value of relative importance (1.00). Depth was included in two models and had a value of importance of 0.73. The depths 15 m and 60 m presented on average the highest scleractinian cover (mean $\pm$ SE: $14.0 \pm 2.9\%$ and $13.0 \pm 4.3\%$, respectively; **Supplementary Figure S3.7**) and 95 m the lowest ($1.6 \pm 3.3\%$). Volcanic lava flow harbored higher scleractinian cover ($15.8 \pm 3.8\%$) than port stations ($3.3 \pm 1.1\%$; **Supplementary Figure S3.6**). The highest values of scleractinian percent cover occurred on lava flow at V2 at 75 m and 60 m ($59.4 \pm 1.8\%$ and $46.1 \pm 2.5\%$, respectively) and on coral reef at R2 at 45 m ($43.4 \pm 3.1\%$) (see **Figure 3.2**). Likewise, depth and location were important to explain the variation of octocorals and antipatharians cover (**Table 3.1**). The quadratic term of depth and the interaction of depth and location weakly predicted the percent cover of octocorals and antipatharians. Cover of antipatharians were the highest for several stations at 75 m ($1.1 \pm 0.6\%$) and 95 m ($0.6 \pm 0.2\%$) in comparison with stations at 15 m and 30 m depth where antipatharians were nearly absent ($0.01 \pm 0.01\%$; **Supplementary Figure S3.6**). The highest percent cover of octocorals was found at port (mean $\pm$ SE = $3.0 \pm 0.9\%$; range at 45–95 m depth: 7.5–12.5%). Depth and locations had also a strong influence on hydrozoans percent cover (relative importance of 0.53 and 1 respectively) while depth² has a weak influence (0.18). The highest percent cover of hydrozoans was found at volcanic lava flows ($5.4 \pm 2.1\%$; **Figure 3.2**).

Table 3.1. Summary of best linear models used to describe variation of macro-benthic cover. The importance of each variable is estimated by summing, for each combination of variable, the Akaike weights of the models in which it was included. NI indicates that the variable was not included in the model. CCA: crustose coralline algae. Bold values indicate the relative importance of each variable by summing these wAICc across the models in which they were included, and the corresponding coefficient.

Variables	Intercept	Depth	Depth ²	Location	Depth:Location	Depth ² :Location	df	logLik	AICc	$\Delta AICc$	wAICc
Scleractinians	15.680	-0.103	NI	+	NI	NI	6	-229.524	472.6	0	0.477
	10.170	NI	NI	+	NI	NI	5	-231.349	473.8	1.18	0.265
	9.884	0.175	-0.0025	+	NI	NI	7	-228.856	473.9	1.23	0.258
Importance Coefficient		0.735 -0.005	0.258 -0.0025	1	0	0					
Octocorals	1.407	0.027	NI	+	NI	NI	6	-141.141	295.9	0	0.352
	3.376	-0.010	NI	+	+	NI	9	-137.281	296.2	0.30	0.304
	0.400	0.027	NI	NI	NI	NI	3	-145.265	297.0	1.09	0.204
	2.379	-0.020	0.0004	+	NI	NI	7	-140.786	297.7	1.86	0.139
Importance Coefficient		1 0.009	0.14 0.0004	0.8	0.3						
Antipatharians	-0.227	0.011	NI	+	NI	NI	6	-76.095	165.8	0	0.366
	-0.121	0.011	NI	NI	NI	NI	3	-80.108	166.6	0.87	0.237
	0.029	0.006	NI	+	+	NI	9	-72.594	166.8	1.01	0.220
	-0.638	0.030	-0.0002	+	NI	NI	7	-75.537	167.2	1.45	0.177
Importance Coefficient		1 0.013	0.18 -0.0002	0.76	0.22						
Hydrozoans	0.300	NI	NI	+	NI	NI	5	-181.177	373.5	0	0.464
	2.068	-0.033	NI	+	NI	NI	6	-180.191	374.0	0.50	0.361
	4.417	-0.146	0.001	+	NI	NI	7	-179.624	375.4	1.94	0.176
Importance Coefficient		0.54 -0.070	0.18 0.001	1							
CCA	5.528	0.731	-0.007	+	NI	NI	7	-234.797	485.7	0	0.611
	1.279	0.731	-0.007	NI	NI	NI	4	-238.960	486.6	0.9	0.389
Importance Coefficient		1 0.731	1 -0.007	0.61							
Turf algae	63.25	-0.578	NI	+	NI	NI	6	-231.526	476.6	0	1
Importance Coefficient		1 -0.578		1							
Macroalgae	1.217	NI	NI	+	NI	NI	5	-175.732	362.6	0	1
Importance Coefficient				1							
Sponges	-6.788	0.156	NI	+	NI	NI	6	-212.806	439.2	0	0.652

Importance Coefficient	-2.432	-0.053 1 0.083	0.002 0.35 0.002	+	NI	NI	7	-212.147	440.4	1.25	0.348
Others sessile	0.799	-0.019	0.0002	+	NI	+	10	-101.492	227.5	0	0.692
Importance Coefficient	-1.106	0.066 1 0.034	-0.0005 1 < 0.0001	+	+	+	13	-97.591	229.1	1.62	0.308

For CCA cover, depth and depth² had the maximum relative importance of 1.00, and location with 0.61. Intermediate depths (45 and 60 m) presented the highest cover of CCA ($24.5 \pm 4.0\%$ and $22.4 \pm 4.6\%$, respectively) while at 15 m there was the lowest cover of CCA ($8.8 \pm 1.9\%$). Port presented the lowest cover of CCA ($10.7 \pm 2.3\%$) while volcanic lava flow showed the highest value ($22.1 \pm 3.7\%$). Depth and location were important factors explaining the variation of turf algae cover that was the highest at the shallowest depths, 15 m ($59.3 \pm 3.8\%$) and 30 m ($49.4 \pm 5.9\%$), with the lowest values recorded at 95 m depth ($14.0 \pm 3.0\%$). Port presented the highest turf algae cover ($44.1 \pm 4.6\%$) while volcanic lava flow showed the lowest ones ($30.0 \pm 4.7\%$). For macroalgae cover, only location was included in the model. Overall, macroalgae was the highest at volcanic lava flows ($5.8 \pm 1.3\%$).

The percent cover of sponges was strongly influence by depth and location (both having a relative importance of 1.00) with the highest cover recorded at 95 m ($15.6 \pm 5.7\%$), and the lowest at 15 m ($2.7 \pm 1.3\%$). Thus, coral reef and shelf displayed the lowest mean sponge cover ($2.8 \pm 1.5\%$ and $1.6 \pm 0.6\%$ respectively) while volcanic lava flows and port displayed in comparison higher value ($9.3 \pm 2.7\%$ and $10.4 \pm 2.8\%$ respectively). Other sessile macrobenthic cover was the highest at the greatest depths, 60 m ($1.82 \pm 0.6\%$), 75 m ($1.02 \pm 0.2\%$) and 95 m ($3.5 \pm 1.0\%$), in comparison with 15 m ($0.02 \pm 0.01\%$) and 30 m ($0.07 \pm 0.03\%$) (**Supplementary Figure S3.8**).

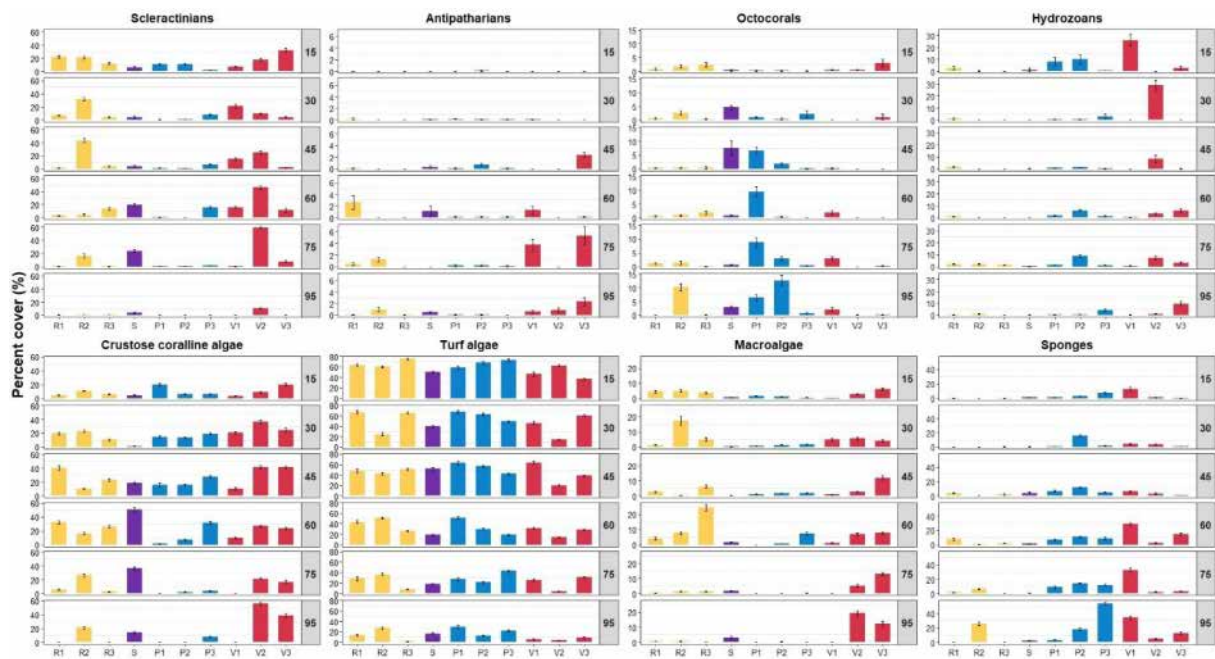


Figure 3.2. Mean percent cover of eight sessile macro-benthic categories at the 60 stations, disposed across the 10 sites (with coral reef sites in yellow, shelf in purple, port in blue, and volcanic lava flow in red) and the 6 depths (15, 30, 45, 60, 75, and 95 m). Error bars indicate $\pm$ SE.

Cnidarian density showed contrasted patterns among depths and locations (**Figure 3.3; Supplementary Figures S3.9-S3.10**). For scleractinian, octocoral and antipatharian densities, depth had the maximum relative importance of 1.00. Location also had a strong influence on scleractinian and hydrozoan densities (relative importance of 0.73 and 1.00, respectively). Depth² was only considered significantly important for scleractinians but had a weak influence on their densities (0.22). Location also had a relatively weak influence on octocoral and antipatharian densities (relative importance of 0.38 and 0.42 respectively) (**Table 3.2**).

Table 3.2. Summary of best linear models used to describe variation of cnidarian density. The importance of each variable is estimated by summing, for each combination of variable, the Akaike weights of the models in which it was included. NI indicates that the variable was not included in the model. Bold values indicate the relative importance of each variable by summing these wAICc across the models in which they were included, and the corresponding coefficient.

Variables	Intercept	Depth	Depth ²	Location	Depth:Location	Depth ² :Location	df	logLik	AICc	$\Delta AICc$	wAICc
Scleractinians	27.94	-0.21	NI	+	NI	NI	6	-262.391	538.4	0	0.514
	31.54	-0.21	NI	NI	NI	NI	3	-266.611	539.6	1.28	0.270
	20.01	0.171	-0.0035	+	NI	NI	7	-261.974	540.1	1.74	0.216
Importance Coefficient		1 -0.128	0.22 -0.0035	0.73							
Octocorals	-1.116	0.12	NI	NI	NI	NI	3	-209.971	426.4	0	0.618
	-3.024	0.12	NI	+	NI	NI	6	-206.873	427.3	0.96	0.382
Importance Coefficient		1 0.12		0.38							
Antipatharians	-0.913	0.049	NI	NI	NI	NI	3	-179.969	366.4	0	0.581
	-2.033	0.049	NI	+	NI	NI	6	-176.718	367.0	0.66	0.419
Importance Coefficient		1 0.049		0.42	0.22						
Hydrozoans	0.161	NI	NI	+	NI	NI	5	-224.871	460.9	0	0.547
	-3.616	-0.071	NI	+	NI	NI	6	-223.822	461.2	0.38	0.453
Importance Coefficient		0.45 -0.071		1							

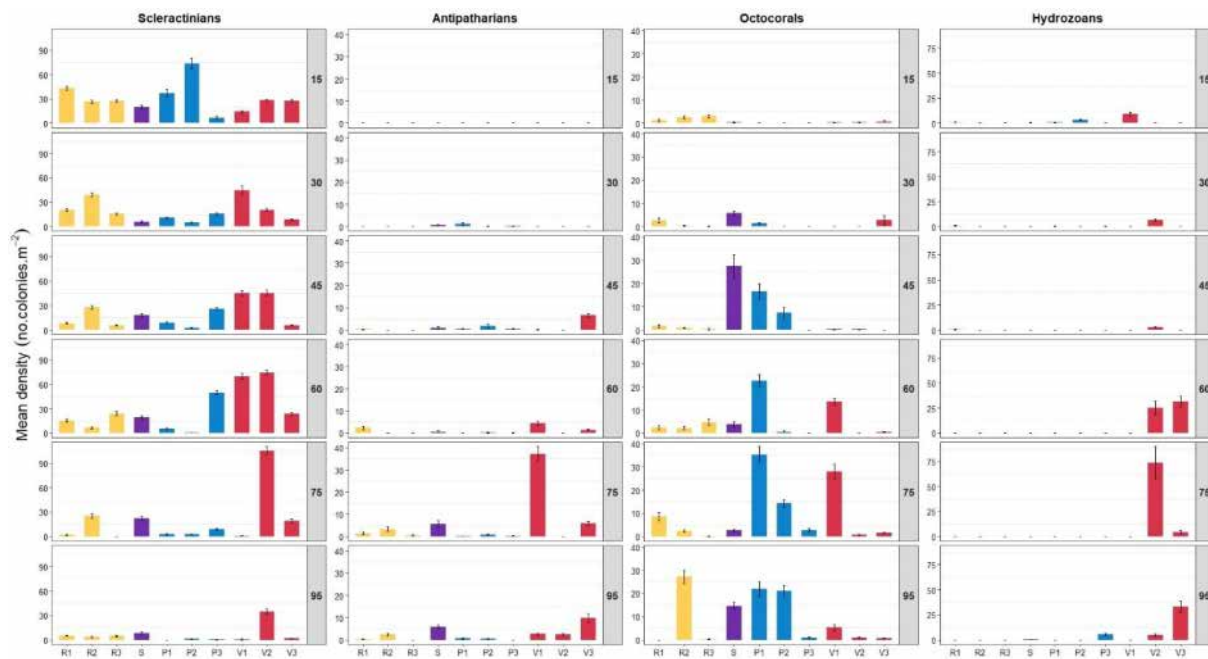


Figure 3.3. Mean density (number of colonies.m⁻²) of cnidarian (scleractinians, octocorals, antipatharians and hydrozoans) at the 60 stations disposed across the 10 sites (with coral reef sites in yellow, shelf in purple, port in blue, and volcanic lava flow in red) and 6 depths (15, 30, 45, 60, 75, and 95 m). Error bars indicate $\pm$ S.E.

3.3.3. Macro-benthic communities and scleractinian assemblages

The macro-benthic community structure varied significantly among depths ($R^2 = 0.21$, pseudo-F = 18.78, $p = 0.0001$; *betadisper*, pseudo-F = 6.47, $p = 0.001$; **Supplementary Table S3.1a**). The NMDS illustrates that the assemblage structure of sessile macro-benthic categories at 15 m is distinct from the assemblage structure at all other depths, except for the 30 m depth. Likewise, there are also clear separations of macro-benthic assemblages between 30–45 m and 75–95 m (**Figure 3.4a**). These distinctions (depth zonation) were confirmed through the pairwise comparisons of macro-benthic community structures along the depth gradient (**Supplementary Table S3.1b**). The location also has a significant effect on the assemblage structure ($R^2 = 0.127$, $F = 3.746$, $p = 0.0001$; **Supplementary Table S3.1a**), and no significance within-group dispersions was detected (*betadisper*, pseudo-F = 0.598, $p = 0.594$; **Figure 3.4b**). Pairwise comparisons showed significant differences between port and all other locations as well as between coral reef and volcanic lava flow (**Supplementary Table S3.1c**).

We also found a significant interaction between depth and location (**Supplementary Table S3.1**) suggesting divergent vertical patterns of variability in the composition of sessile macro-benthic assemblages among locations. The NMDS (**Figures 3.4a-3.4b**) and PERMANOVA results suggested that depth had a greater influence on macro-benthic community structure than location. The highest variability in macro-benthic community structure was recorded at the greatest depths (*betadisper* $p = 0.001$, average distance to centroids at 60 m, 75 m and 95 m depths of 0.27, 0.36 and 0.44 respectively; **Supplementary Figure S3.11a**). The variability of macro-benthic community structure was the lowest at 15 m depth (average distance to centroid 0.16; **Figure 3.4a**). Variation in macro-benthic assemblage structure was mainly driven by scleractinians, turf algae, CCA and sponges (**Supplementary Figure S3.12**).

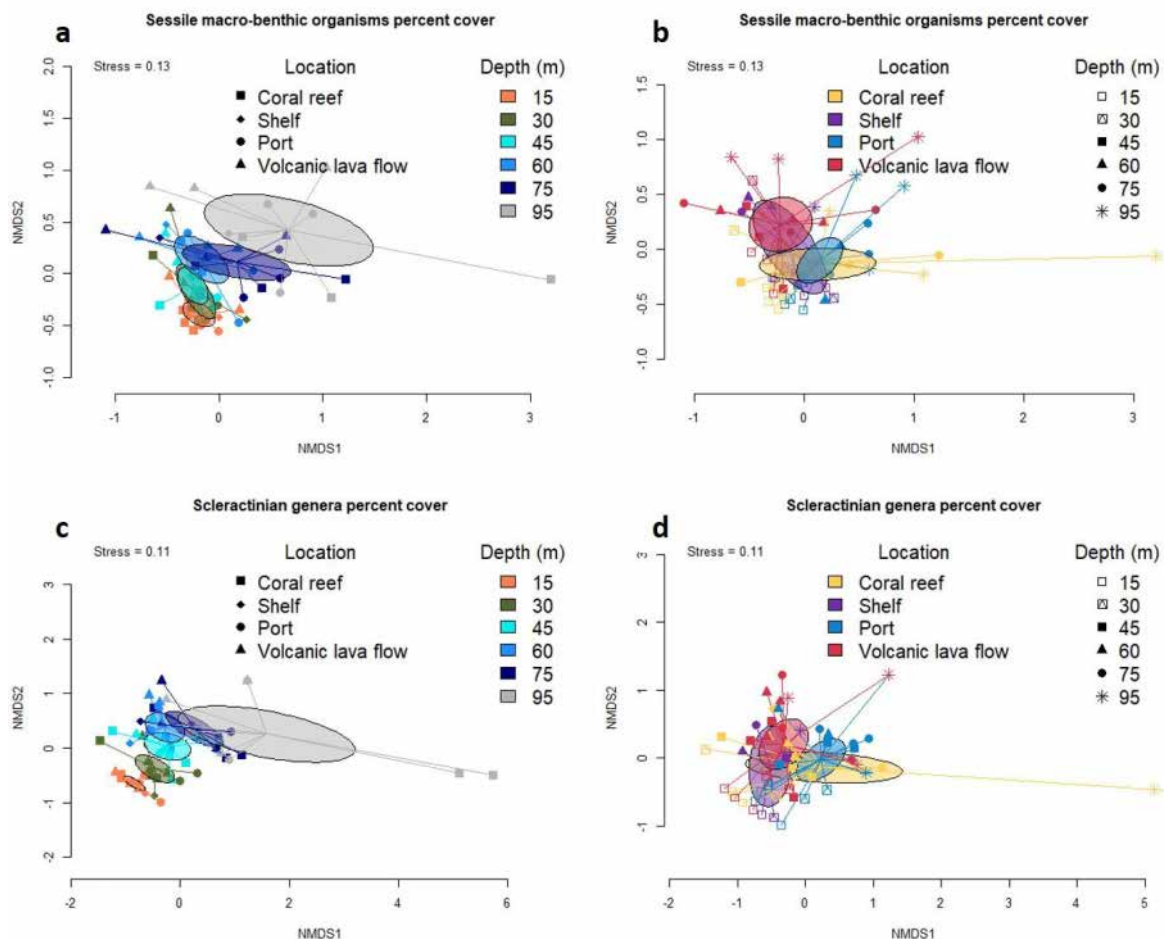


Figure 3.4. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of percent cover of sessile macro-benthic (**a** and **b**) and scleractinian (**c** and **d**) communities based on untransformed Bray-Curtis dissimilarity distance matrix. Different symbols represent locations and ellipses the standard error with 95 % confidence limit of depth centroid (**a** and **c**). Different symbols represent depths and ellipses the standard error with 95 % confidence limit of location centroid (**b** and **d**).

A total of 39 scleractinian genera from 16 families were identified across all the study stations. A depth distribution analysis revealed that most of these genera were distributed in the mesophotic zone below 30 m depth (**Figure 3.5**). The scleractinian generic richness was the highest at 45 m depth (33 genera) and the lowest at 95 m depth (10 genera) (**Supplementary Figure S3.13**). While most of genera were found along a large depth gradient from 15 m to 60 m depths (depth-generalist), several genera were found along the entire studied depth gradient (i.e. *Montipora*, *Echinophyllia*, *Pachyseris* and *Leptoseris*), four genera were found to be restricted to shallow sites ≤ 30 m depth (i.e., shallow-specialist: *Psammocora*, *Galaxea*, *Platygyra* and *Herpolitha*) and nine genera occurred almost exclusively in the deepest sites (e.g. depth-specialist mainly found below 45 m depth: *Caulastrea*, *Oxypora*, *Madracis*, *Echinophyllia*, *Pachyseris*, *Tubastraea*, *Mycedium*, *Alveopora* and *Heteropsammia*).

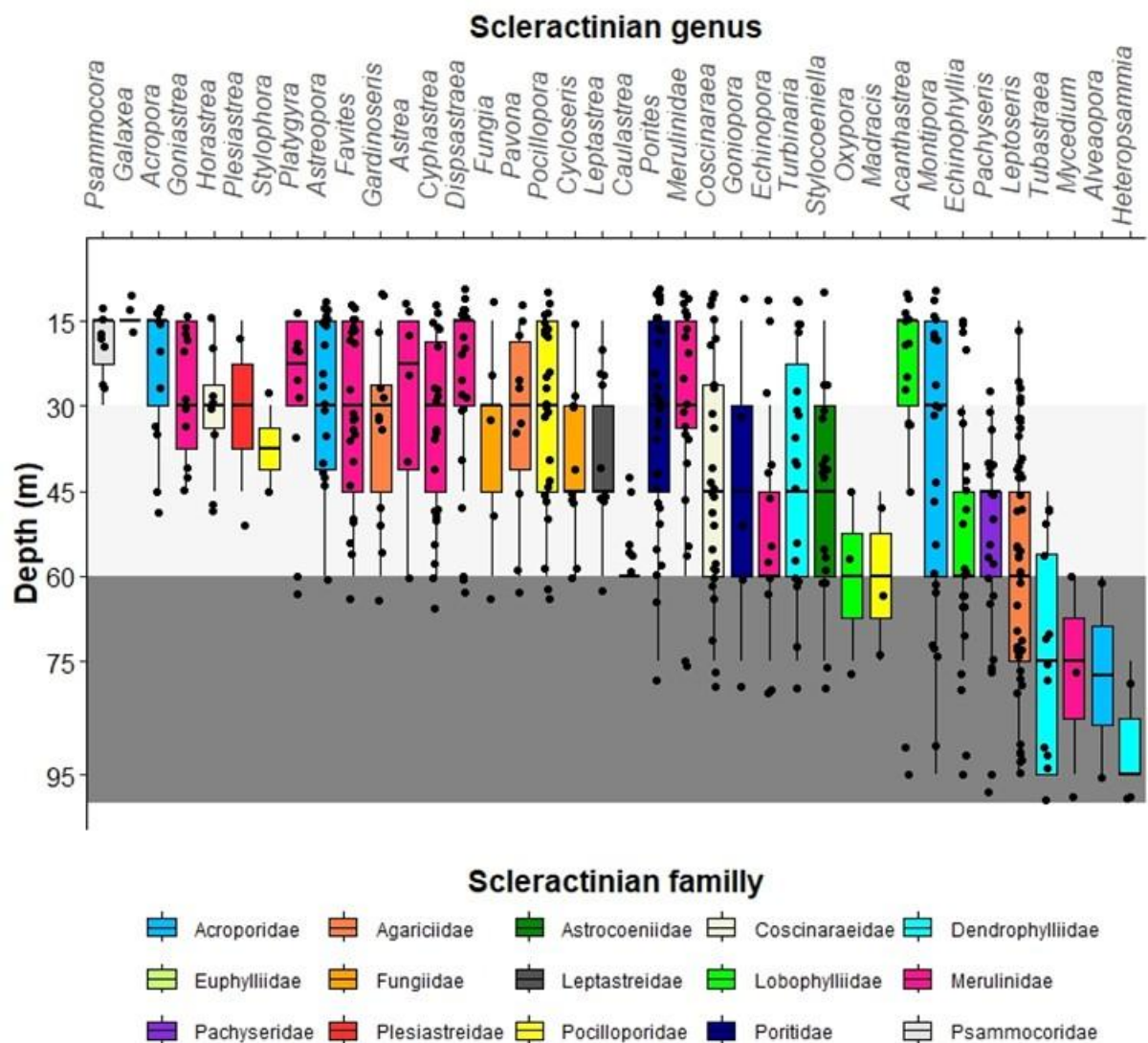


Figure 3.5. Depth distribution of the different genera pooled for the ten study sites of Reunion Island. Different colors represent different scleractinian families. Boxplots show presence–

absence of scleractinian genera at 15, 30, 45, 60, 75 and 95 m depths. The changes from white to grey shading backgrounds highlight shallow depths (< 30 m), upper (30-60 m), and lower (> 60 m) mesophotic depths respectively, as commonly delimited. Note that two genera *Herpolitha* (Fungiidae) and *Scolymia* (Faviidae) are not displayed as they were found at only one station at 30 m and 75 m, respectively.

Composition of scleractinian assemblages varied significantly among depths (**Figure 3.4c**; $R^2 = 0.13$, pseudo-F = 9.192, $p = 0.0001$; *betadisper*, pseudo-F = 2.957, $p = 0.017$) and among locations (**Figure 3.4d**; $R^2 = 0.08$, pseudo-F = 1.841, $p = 0.0031$; *betadisper*, pseudo-F = 1.623, $p = 0.187$; **Supplementary Table S3.2a**). Pairwise comparisons among the six depth zones revealed significant differences between 15 m and all others depths. As with macro-benthic communities, composition of scleractinian assemblages varied significantly between depths at 30 and 45 m compared to 75 and 95 m, and between 60 and 95 m (**Supplementary Table S3.2a**). A significant variation in the composition of scleractinian assemblages was found between port and volcanic lava flow (**Supplementary Table S3.2b**). The highest variability in scleractinian community structure was recorded at 95 m and at 45 m depths, while the shallowest depth displayed the lowest variability (**Figure 3.4c**, **Supplementary Figure S3.11b**).

Variation in the composition of scleractinian assemblages was significantly driven by *Heteropsammia*, *Tubastrea* and *Leptoseris* in the deepest sites, and *Porites*, *Astreopora*, *Dipsastraea*, *Psammocora*, *Favites* and *Pocillopora* in the shallowest sites (**Supplementary Figure S3.14**). Some were dominant across sites (**Supplementary Figures S3.15-S2.16**). For instance, *Leptoseris*, *Pachyseris* and *Montipora* were dominant below 45 m depth, while *Pocillopora*, *Porites* and *Astreopora* were found in all locations but mostly in shallow depths at 15-30 m. *Pocillopora* dominated coral assemblages in all but one stations at 15 m (dominance of *Porites* at R2-15m).

Likewise, they were substantial variations with depth and sites in the composition of antipatharian, octocoral and hydrozoan families (**Supplementary Figures S3.17-S3.19**).

3.4. Discussion

Our findings shed light on the depth zonation patterns observed in sessile macro-benthic, cnidarian and scleractinian communities, highlighting contrasted habitats within MCEs in Reunion Island. We point out a well-defined ecological zonation, characterized by a shift in both macro-benthic and scleractinian assemblages at 30–45 m and at 60–75 m. These changes indicate a clear distinction between shallow and upper mesophotic communities, as well as

between upper and lower mesophotic communities respectively. Mesophotic macro-benthic communities around the island are clearly distinct from their shallow counterparts, as recently shown in studies in the region, in the Seychelles and the Chagos Archipelago (Diaz et al. 2023b; Stefanoudis et al. 2023a). Shallow benthic communities, dominated by autotrophic organisms such as algae and scleractinians, extend into the upper mesophotic zone. Here, the community composition overlaps with those of their shallow counterparts, and representing a transition zone between shallow and mesophotic community structure (Loya et al. 2016; Slattery et al. 2024). A significant cnidarian community shift was observed at 75 m with a clear change towards a decline in scleractinian densities but denser octocorals and antipatharians from this depth limit. The lower mesophotic macro-benthic communities are dominated by sponges, octocorals, antipatharians and other sessile organisms such as bryozoans and ascidians. This shift towards mixotrophic and/or heterotrophic dominated communities in the lower mesophotic zone at 60-80 m depth is congruent with other studies around the world, and is likely to represent a global pattern (Kahng et al. 2010; Turner et al. 2017; Lesser et al. 2019; Slattery et al. 2024).

These boundaries of MCEs were further emphasized by our analyses on scleractinian assemblages and match previously established boundaries across other geographical regions, also occurring between 30 and 40 m (Laverick et al. 2017; Tamir et al. 2019) and from 60 m (Tamir et al. 2019; Laverick et al. 2020; Pérez-Rosales et al. 2022b). Scleractinian assemblages distinctly change with depth. *Pocillopora*, *Porites*, *Astreopora*, *Dipsastraea*, *Favites* and *Psammocora* are strongly associated with shallow scleractinian assemblages. Nine genera were mesophotic-depth specialists as they were recorded almost exclusively in the mesophotic zone (e.g. *Pachyseris*, *Oxypora*). Thus, our study specifically underscores the dominance of a few scleractinian genera at mesophotic depths, such as *Leptoseris*, *Pachyseris*, and *Montipora*. The dominance by these three genera was reported in MCEs across the Red Sea (Tamir et al. 2019; Kramer et al. 2020) and various Indo-Pacific regions (DeVantier & Turak 2017; Bongaerts et al. 2021), in French-Polynesia (Pérez-Rosales et al. 2022a), in Hawaii (Pyle et al. 2016), on the Great Barrier Reef (Bridge et al. 2012) and in the central Indian Ocean (Diaz et al. 2023b). Their vertical distribution is likely to reflect a host–symbiont depth specialization (Frade et al. 2008a, 2008b; Pochon et al. 2015), and depth morphological, photo-acclimatization and photosynthetic adaptations (Einbinder et al. 2009, 2016; Lesser et al. 2010; Nir et al. 2011; Goodbody-Gringley et al. 2018; Carpenter et al. 2022). Some hard corals may also be capable of increasing heterotrophic reliance to other resource allocations with increasing depth and

decreasing light (Einbinder et al. 2009; Lesser et al. 2010; Crandall et al. 2016; Carmignani et al. 2023).

Our study shows that PAR (i.e., light) and temperature are important drivers to consider of the structure of mesophotic macro-benthic and scleractinian communities at Reunion Island. Values of light and temperature decreased with depth, with a marked difference between shallow and mesophotic depths and a higher variability during summer. The 10% and 1% surface PAR values, representing the midpoint and endpoint of the euphotic zone where it is hypothesized that symbiont photosynthesis balances coral respiration (Lesser et al. 2009), align with the NMDS sessile macro-benthic and scleractinian community separations (**Figure 4**). The 10% surface PAR was recorded between 41 m and 54 m. This suggests that 45 m represents the upper limit of MCEs across locations in Reunion Island. Roughly 1% surface PAR, often considered as the lower limit of the mesophotic zone (Lesser et al. 2019), was found between 82 m and 109 m depending on location. In the PERMANOVA analyses of macro-benthic and scleractinian assemblages, the 75–95 m depths displayed a significant separation from shallower depths ≤ 45 m (see **Supplementary Tables S3.1-S3.2**), suggesting 75 m as the lower limit of MCEs in Reunion Island. Although irradiance values measured in this study are consistent with those close from the western Indian Ocean in the Chagos Archipelago (Diaz et al. 2023a), they can display important spatial and temporal variations. There are limitations in our data to indicate what depth zones at 1% or 0.1% surface PAR (based on the maximum depth of light-dependent benthic organisms as suggested by Laverick et al. (2020) are the most suitable boundary to be defined as the lower mesophotic zone. As our sampling did not extend beyond 95 m, it is unclear whether scleractinians and other light-dependent organisms are present at greater depths. Other key factors, such as temperature strongly influences the structure of benthic communities along depth. Depth-related temperature variations are frequently identified as key drivers of MCEs (Pyle et al. 2016; Osuka et al. 2021; Stefanoudis et al. 2023). These fluctuations arise from physical processes such as water column stratification, upwellings, and internal waves, which might change the thermocline, the pycnocline and nutrient availability (Hinderstein et al. 2010; Baker et al. 2016; Slattery et al. 2024). In addition, seasonal high temperature with depth, can substantially affect mesophotic scleractinian coral mortality, as recently documented in the Chagos Archipelago (Diaz et al. 2023b). Cold-water bleaching of a mesophotic coral reef was also recently documented in the Eastern Tropical Pacific at Clipperton Atoll (Foreman et al. 2024). Temperature therefore plays a key role in the structure of mesophotic communities and the regulation of their demographic processes.

In addition to the distinctness of MCEs from shallow habitats, our results highlight a strong spatial heterogeneity in MCEs macro-benthic and scleractinian assemblages among the four locations surveyed around Reunion Island. Cover and composition of both macro-benthic and scleractinian assemblages were highly variable among locations, specifically in MCEs. Scleractinian generic richness peaks at 45 m depth which could be attributed to a mid-domain effect (as in Pérez-Rosales et al. 2022a). Pinheiro et al. (2019b) suggested intermediate levels of disturbance for shallow reefs (Connell 1978) to explain the maintenance of long term scleractinian diversity in MCEs. Similarly to Pérez-Rosales et al. (2022a), the variation in composition between scleractinian communities increases with depth (i.e. beta-diversity; see in Baselga & Orme 2012, 2017) and are the highest in MCEs. This highlights the uniqueness of mesophotic environments when comparing sites particularly across lower mesophotic sites (but see Wright et al. 2023). In contrast, shallow sites exhibit a greater similarity to each other.

Of the 39 scleractinian genera recorded in this study, 74% were observed at shallow depths (15–30 m) with only four genera restricted to these depths **Figure 3.5**). The majority of observed scleractinian genera (56%) have a large depth distribution extending from 15 m down to 60 m depths. Although these genera were often recorded in low abundance through the mesophotic zone, our findings suggest that upper mesophotic habitats (45–60 m) in Reunion Island may serve as a suitable space for the growth of these depth-generalist genera. In particular, *Pocillopora* and *Porites*, two ubiquitous and ecologically important reef building scleractinian corals dominating shallow depths, were found to be thriving in the upper mesophotic zone, which should encourage future research efforts to build on these genera with genetic and morphological analyses for species-level resolution, as the presence of these coral genera along a large depth gradient does not necessarily indicate that the same species are present. In other words, a coral genus found over a large depth gradient may likely constitute multiple species (Montgomery et al. 2021). *Pocillopora* and *Porites* as for other scleractinian genera may exhibit generalist characteristics, yet comprises distinct species experiencing genetic isolation with subtle morphological differences (Forsman et al. 2017) and a wealth of undescribed diversity within species, driving to taxonomic challenges (Schmidt-roach et al. 2014; Arrigoni et al. 2016; Gélín et al. 2017b, 2018a, Bongaerts et al. 2021). On the other hand, the coral genera identified exclusively at a particular depth (**Figure 3.5**) suggest the presence of distinct species adapted to that environment (e.g., *Madracis* exclusively found in the lower mesophotic zone). Our results highlight that 10% and 23% of recorded scleractinian genera were distributed at depths ≤ 30 m (shallow specialists) and > 30 m (mesophotic specialists), respectively. As a result, the first postulate of the DRRH implying a ‘reseeding’ potential of

shallow habitat is unlikely for one third of these scleractinian genera and their corresponding pool of species. Therefore, although our results raise hope for the DRRH potential for a substantial proportion of scleractinian genera (56%), the validity of the DRRH at the whole reef community level is unlikely to hold under such ecological distinctness (Rocha et al. 2018; Diaz et al. 2024), particularly considering the lower MCEs communities (Semmler et al. 2017). The reproductive sources of MCEs species after disturbance or their active ‘reseeding’ potential of shallow habitat should be specifically evaluated (Bongaerts et al. 2010, 2017). Studies on the reproductive potential of mesophotic corals across extensive depth gradients are still limited. This scarcity hampers our ability to delineate trends within scleractinian species, thereby restricting our understanding of connectivity at the ecosystem scale. While some species, such as *Porites astreoides*, retain reproductive capacity at mesophotic depths (Holstein et al. 2016), others show significant reductions in fecundity, oocyte size, or altered reproductive timing, limiting their potential to replenish shallow reefs (Shlesinger et al. 2018). For example, *Paramontastraea peresi* produces smaller and fewer oocytes in mesophotic habitats, likely due to energetic constraints from reduced light availability (Feldman et al. 2018). These findings further emphasize the need for species-specific studies to accurately assess the reseeding potential of MCEs for shallow reef recovery. In addition, the second DRRH postulate implies relative immunity of MCEs facing natural disturbances and anthropogenic stressors (Bongaerts et al. 2010). As in many MCEs in the world (Pinheiro et al. 2023), discarded fishing lines and plastic debris entangled in habitat-forming taxa were observed at all locations in MCEs (**Supplementary Figure S3.20**). This underlines the impact of anthropogenic pollutions on Reunion Island MCEs and the subsequent need for protection and consideration in the planning of marine protected areas.

The upper mesophotic zone also presents the highest percent cover of CCA. These algae components are important contributors to the overall stability of coral ecosystems in the mesophotic environments (Eyal et al. 2019). In shallow reefs, CCA display a significant role in stabilizing sand and carbonate particles and participate in reef growth and carbonate production (Cornwall et al. 2023). Some species can provide settlement cues for coral larvae, thus contributing significantly to coral larval settlement and survival in shallow habitats (Price 2010; Jorissen et al. 2021; Lei et al. 2021). Moreover, CCA are known to contribute to the overall reef resilience (Teichert et al. 2020). However, their function role particularly in mesophotic ecosystems, might be more nuanced as the stabilizing function of CCA in the deeper environments could vary and may not be as prominent as in shallow reefs. This suggests that while CCA might support long-term persistence of reef communities (i.e., depth resilience areas

sensu Bongaerts & Smith 2019), identifying CCA at species level and their impact in mesophotic ecosystems requires further examination.

We found that overall, scleractinian cover decreases with depth. This trend is expected for light-dependent organisms beyond scleractinians (Kahng et al. 2010; Bridge et al. 2012; Laverick et al. 2017, 2020; Sinniger et al. 2022; **Supplementary Figures S3.2-S3.4**). However, several MCEs stations exhibited high scleractinian cover (40% to 60%). These results underline the unique biological nature and ecological value of mesophotic habitats, favorable for the survival and growth of corals at several locations. Mesophotic depths may indeed offer suitable refuge for locally high scleractinian cover (> 40% cover) as documented in various regions, for instance in Caribbean islands - Curaçao (Hoeksema et al. 2017), in the Pacific Ocean - Hawaii (Kahng & Kelley 2007; Pyle et al. 2016;) in French Polynesia (Pérez-Rosales et al. 2022b), on the Great Barrier Reef (Bongaerts et al. 2013a), at Lord Howe Island (Linklater et al. 2016), and in the western Indian Ocean in Reunion Island (Hoarau et al. 2021). While MCEs sites with high scleractinian cover have been neglected in spatial marine protected areas, prioritizing them in conservation strategies would help in preserving these unique and ecologically valuable habitats.

Our findings show that MCEs at Reunion Island harbor distinct communities. Particularly, the lower mesophotic zone has an important potential spatial refuge for other important tridimensional benthic structuring habitat organisms. These eco-engineering species supporting a wide diversity of marine organisms (Jones et al. 1994) including sponges, octocorals, antipatharians and hydrozoans. Overall sponge cover at 95 m was fivefold higher than at 15 m depth. Increasing cover/biomass of sponges along the shallow-mesophotic gradient is likely a common pattern across tropical regions and is supported here for the SWIO. The sponge cover in Eilat's MCEs is sixfold higher than of the shallow counterparts (Eyal et al. 2019). This 'sponge increase with depth hypothesis' remains the subject of an ongoing debate (Lesser & Slaterry 2019; Pawlik & Scott 2019; Scott & Pawlik 2019) even though it was previously documented throughout the Caribbean (Lesser & Slaterry 2018; Slaterry & Lesser 2019), and in the Pacific Ocean in Palau and Chuuk (Slaterry & Lesser 2012). Poorly studied but important MCE habitat-forming taxa, the antipatharians (Bo et al. 2019) also become steadily more abundant deeper in MCEs, as described across disparate biogeographic tropical regions (Hawaii: Kahng & Kelley 2007; Australia: Linklater et al. 2016; Japan: Sinniger et al. 2022; Seychelles: Stefanoudis et al. 2023a, 2023b; Indonesia: Tazioli et al. 2007). Octocorals also exhibit distinct patterns in abundance along the depth gradient (Schubert et al. 2016; Rowley 2018; Benayahu et al. 2019). Increasing abundance and diversity of octocorals across

the shallow-mesophotic gradient was documented in other coral reefs (Bridge et al. 2012; Shoham & Benayahu 2017; Sánchez et al. 2021), and even across a relatively small depth range in the shallow zones (5–15 m, Panero et al. 2023).

Information on the abundance and diversity of organisms in MCEs also provides valuable insights into regional biodiversity trends. Patterns observed in these deeper zones help clarify the distribution of reef species and their ecological functions. Copus et al. (2022) have recently highlighted through the ‘habitat persistence hypothesis’ (Bongaerts & Smith 2019) how species inhabiting MCEs might exhibit distinct biogeographical patterns compared to shallow-reef organisms. Specifically, species restricted to deep (mesophotic) reefs generally have smaller geographical ranges and higher levels of endemism, as opposed to shallow-reef species, which are more widespread (e.g., Pyle 1996b; Kane et al. 2014; Pyle et al. 2016; Coleman et al. 2018). Moreover, the traditional pattern of high diversity in the Indo-Australian Archipelago, which diminishes eastward across the tropical Pacific, does not appear to hold for MCE organisms, indicating that deep-reef biodiversity may follow different regional trends compared to shallow reefs (Pyle & Copus 2019). In the Caribbean Sea, the dominance of a few ecological generalists and relatively low diversity could suggest that mesophotic reefs may not function as refugia as effectively as those in biodiversity hotspots like the Coral Triangle. Further studies combining ecological surveys with genetic analyses are essential to explore the depth-specific dynamics of reef biodiversity and improve our understanding of the role of MCEs in coral reef resilience and conservation.

In Reunion Island, hydrozoans of the shallow depths were mostly composed of *Millepora* spp. that dominated benthic assemblages (i.e. volcanic sites V1 and V2 at 15 m and 30 m depth, respectively). As in other reef sites worldwide, they were generally found in low cover (Lewis 2006) although they may be locally abundant and even dominate shallow communities (Andréfouët et al. 2014; Rioja-Nieto & Álvarez-Filip 2019). Hydrozoans at mesophotic depths below 45 m on volcanic lava flows were dominated by fragile calcareous hydrozoans *Stylaster* cf. *flabelliformis* (Hoarau et al. 2021) and *Distichopora* spp. These stylasterids mostly inhabit deep zones with few known species that have colonized waters shallower than 50 m (Cairns 2007, 2011). Several large colonies of *Stylaster* cf. *flabilliformis* colonies (> 30 cm width) were recorded colonizing the wall at one site in the port at 95 m depth. This extends the horizontal distribution of this endemic and rare species at the island scale, as, to our knowledge, *Stylaster* had only been reported on the eastern volcanic coast in Reunion Island (Hoarau et al. 2021; Gravier-Bonnet et al. 2022).

In this study, we highlighted heterogeneous seascapes of MCEs in Reunion Island (as illustrated in **Supplementary Figure S3.5**). MCEs contain a high diversity of mesophotic scleractinian corals, antipatharian, gorgonian and hydrozoan forests and sponge aggregations, all important and forming distinct communities and unique seascapes. The high scleractinian cover recorded at some sites in Reunion Island MCEs, together with the high densities of other important habitat-forming taxa, are encouraging insights for MCEs conservation. However, the current Reunion Island MPA (Réserve Naturelle Marine de La Réunion) located on the western coral reef does not encompass the majority of MCEs, as no-take zones only extend to the 40 m bathymetric limit at the deepest points. No specific protection exists at other island locations. Therefore, the conservation of Reunion Island MCEs requires adjusting the current MPA with updated management objectives specifically focusing on MCEs and expanding the MPA, in particular the no-take zones, to more accurately reflect the mesophotic gradient. At other locations, establishing MPAs should aim to protect vulnerable MCEs and regulate anthropogenic activities that harm these ecosystems (Soares et al. 2020). For instance, the reinforcement of the management of fishing activities or the implementation of specific measures, such as those to avoid fishing line entanglements, particularly in areas supporting large tridimensional habitat forming taxa or vulnerable animal forests, is of paramount importance. In addition, actions should be taken to reduce the negative effects of freshwater and nutrient inputs from terrestrial run-off and watersheds (Naim 1993; Naim et al. 2013). Finally, before implementing area-based conservation measures or planning reserve networks, it is essential to study both vertical and horizontal genetic connectivity to effectively guide biodiversity conservation decisions (Almany et al. 2009; Beger et al. 2022; Riginos & Beger 2022) and ensure the long-term health and resilience of these unique and still largely unknown ecosystems.

3.5. Statements and declarations

Data Availability

The datasets generated during and/or analyzed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request. Most of data generated and analyzed during this study are included in this published article (and its Supplementary Information file).

Acknowledgements

This study was conducted through the PhD fellowship CIFRE ANRT N° 2020/0283, from the French Association of Research and Technologies, with funding support of Prefecture Réunion (ECOMER program: Mesophotic Coral Ecosystems in Reunion Island), Institut de Recherche pour le Développement (IRD), and the LabEx Corail (Reconnection program). Some surveys were supported by the Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN) grant (HexMeR program: Hexacorallia Mesophotic Reunion) allocated to the Association 3R (Rehabilitation of Reunion Island Reef). We thank voluntary divers Christophe Ediar, Florence Pitchon, Fara Ranaivoson, Camille Loisil, Patrick Plantard, Hélène Magalon Clément Delamarre and Luc Poirier. We thank Michel Guillemard and all the staff from TSMOI for their technical support. We also deeply thank Hendrik Sauvignet from OceanObs for his help on the field. We also gratefully acknowledge critical comments made by Jane Ballard.

Author contributions statements

Conceptualization: L.H., L.P., M.A.; Data curation: L.H., P.M.; Formal analysis: L.H., F.G.; Funding acquisition: L.H., L.P., P.L., P.C., M.A.; Investigation: L.H., S.B., L.B.; Methodology: L.H., L.P., F.G., M.A.; Project administration: L.P., P.L., P.C., M.A.; Resources/Software: L.H.; Supervision: L.P., P.L., M.A.; Validation: L.H., L.P., P.L., M.A.; Visualization: L.H., F.G.; Writing—original draft: L.H.; Writing—review and editing: L.H., L.P., F.G., M.A.; All authors contributed to the article and approved the submitted version.

3.6. Supplementary information

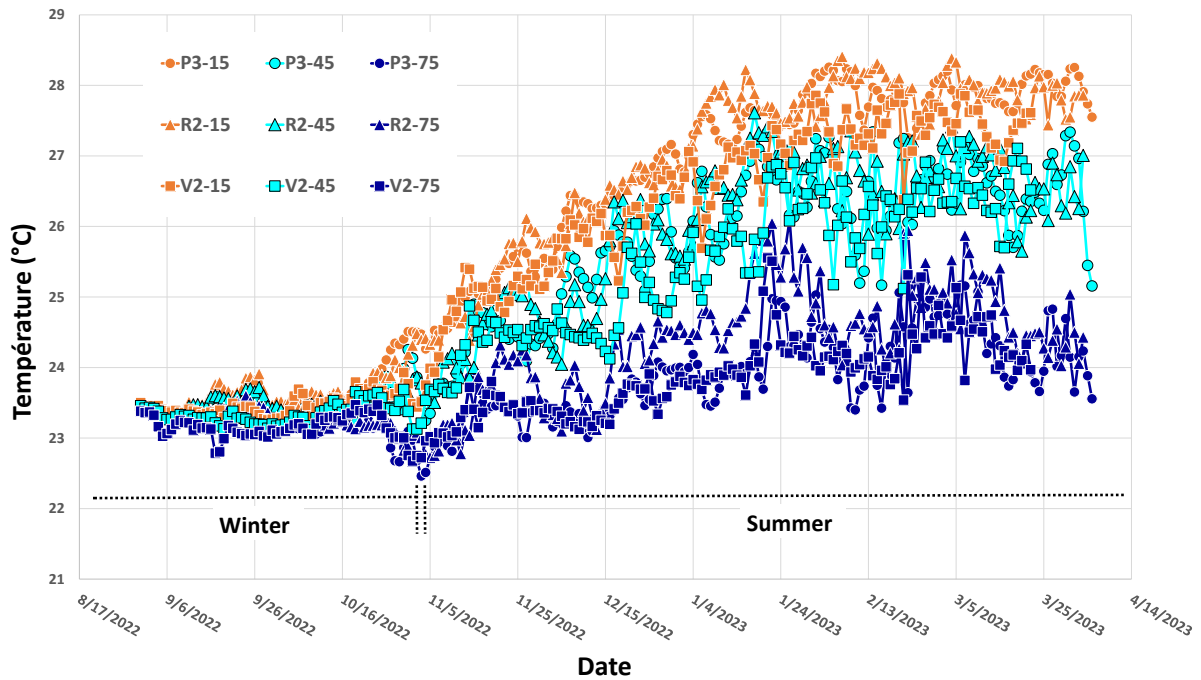


Figure S3.1. Temporal variation of temperature from September 2022 to April 2023 at three depths (15, 45 and 75 m) across three locations (coral reef R2, port P3 and volcanic lava flow V2).

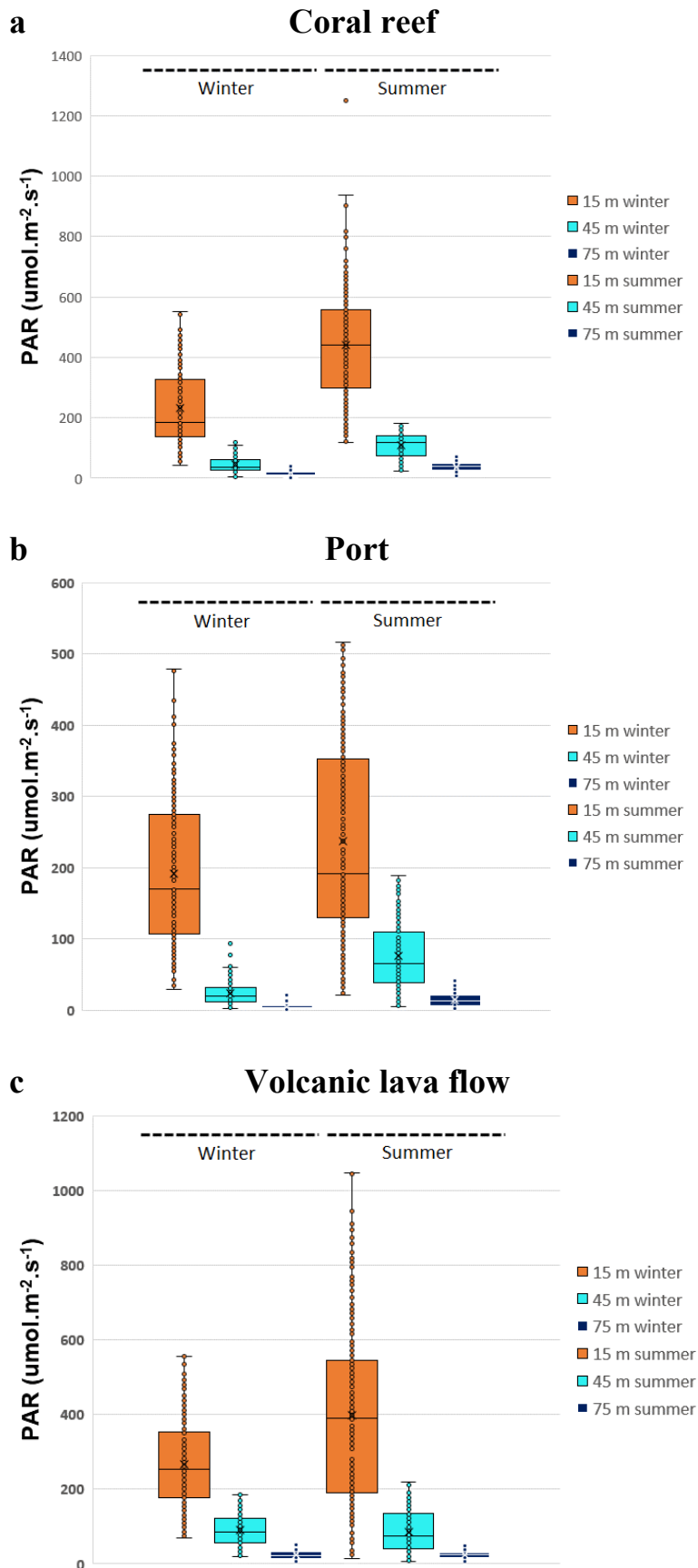


Figure S3.2. Distribution of photosynthetically available radiation (PAR) measured every 15 minutes for 15 consecutive days between 10 am and 3 pm during winter and summer at 3 depths (15, 45 and 75 m) across three locations: **a.** coral reef, **b.** port and **c.** volcanic lava flow.

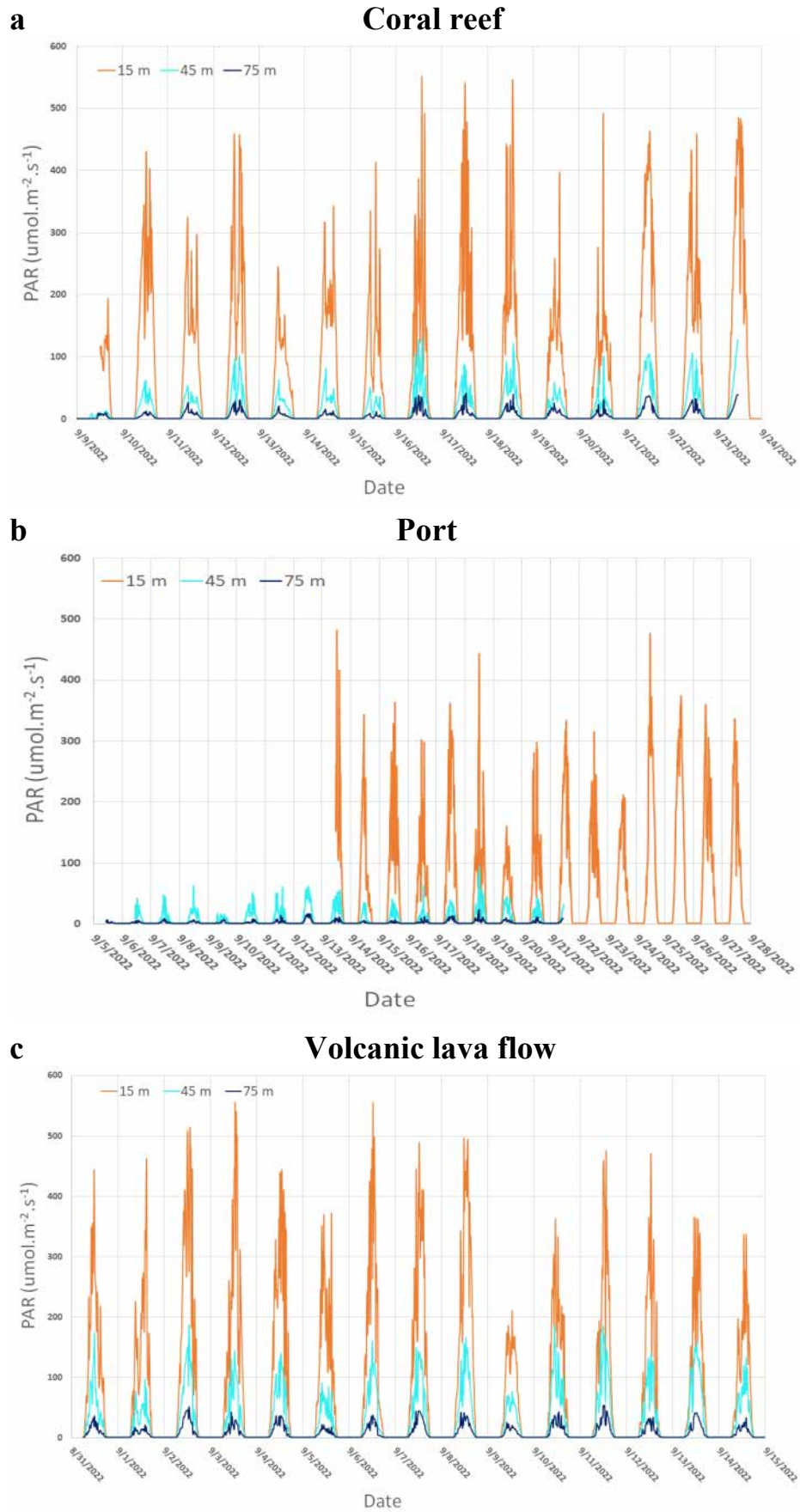


Figure S3.3. Photosynthetically available radiation (PAR) measured every 15 min for 15 consecutive days during winter at 3 depths (15, 45 and 75 m) at **a.** coral reef, **b.** port and **c.** volcanic lava flow.

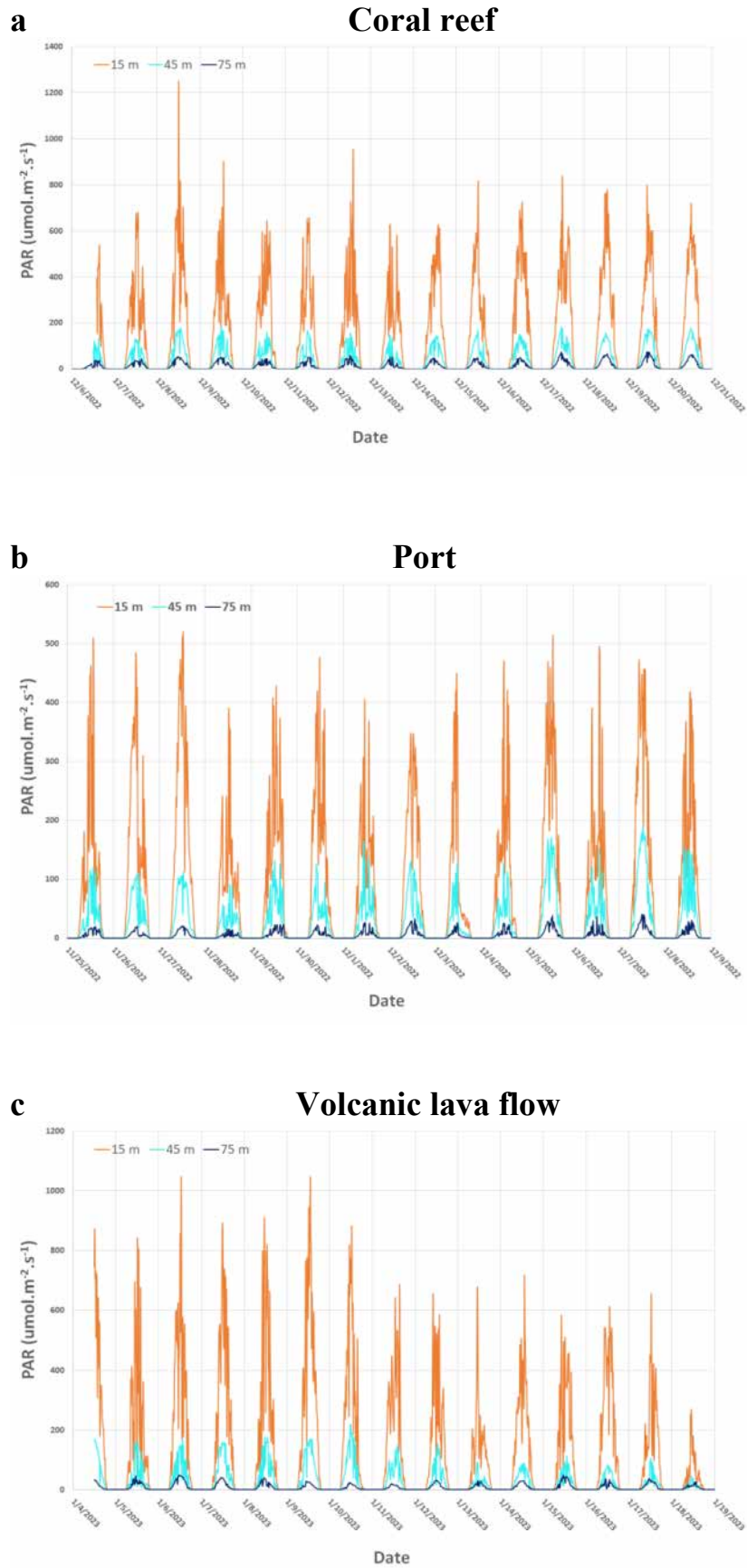


Figure S3.4. Photosynthetically available radiation (PAR) measured every 15 min for 15 consecutive days during summer at 3 depths (15, 45 and 75 m) at **a.** coral reef, **b.** port and **c.** volcanic lava flow. Note that PAR at volcanic lava flow at 75 m were recorded from 3 October to 18 October 2022.



Figure S3.5. Representative photos of benthic communities at six sites (from left to right: R1, R2, P1, P3, V1 and V2) across three locations (coral reef, port and volcanic lava flow respectively) at 15, 30, 45, 60, 75 and 95 m depths (top to bottom).

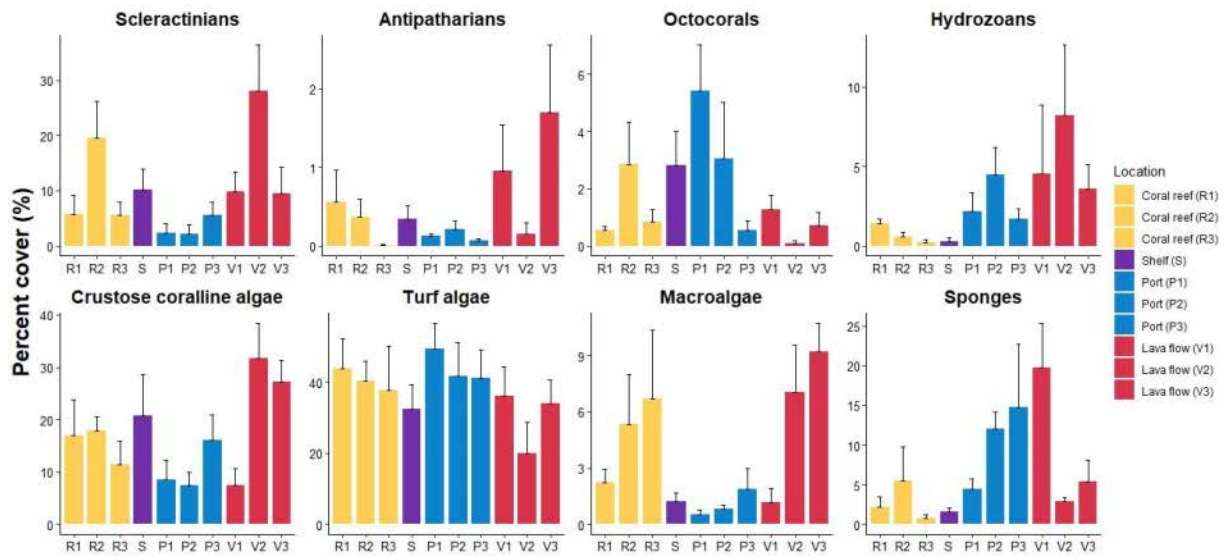


Figure S3.6. Mean percent cover of eight sessile macro-benthic categories across studied sites with scleractinians, octocorals, antipatharians, hydrozoans, crustose coralline algae, turf algae, macroalgae and sponges. Different colors represent different locations: coral reef (in yellow), shelf (in purple), port (in blue) and volcanic lava flow (in red). Error bars indicate +S.E.

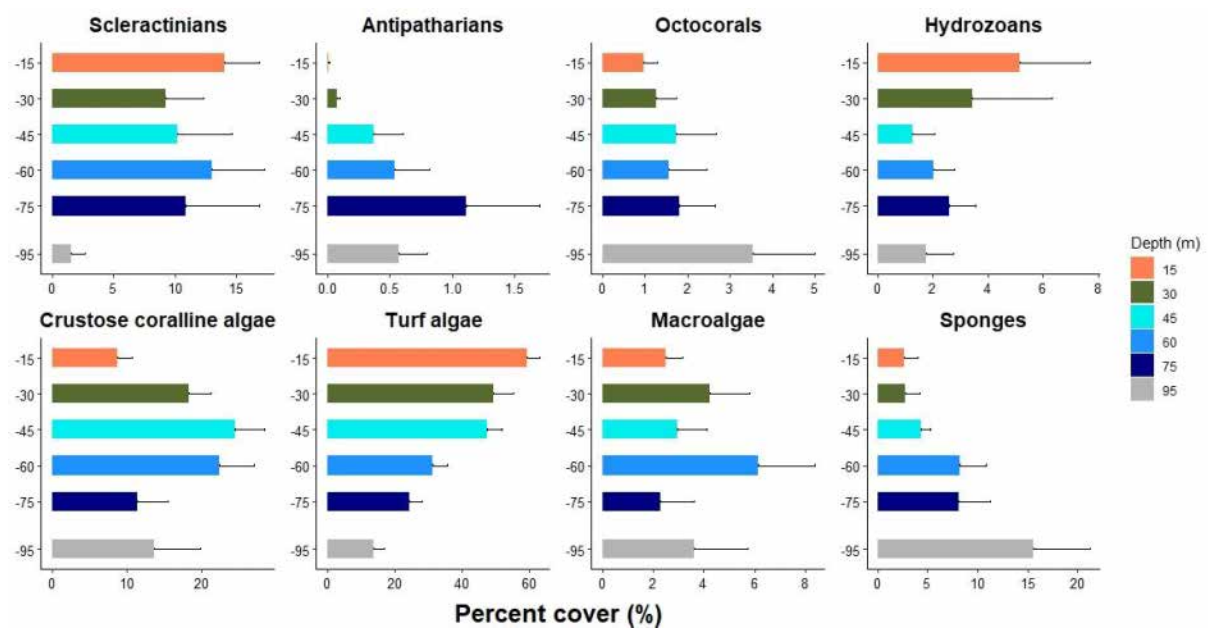


Figure S3.7. Mean percent cover of sessile macro-benthic across depths (all sites pooled) with scleractinians, octocorals, antipatharian, hydrozoan, crustose coralline algae, turf algae, macroalgae and sponges. Error bars indicate +S.E.

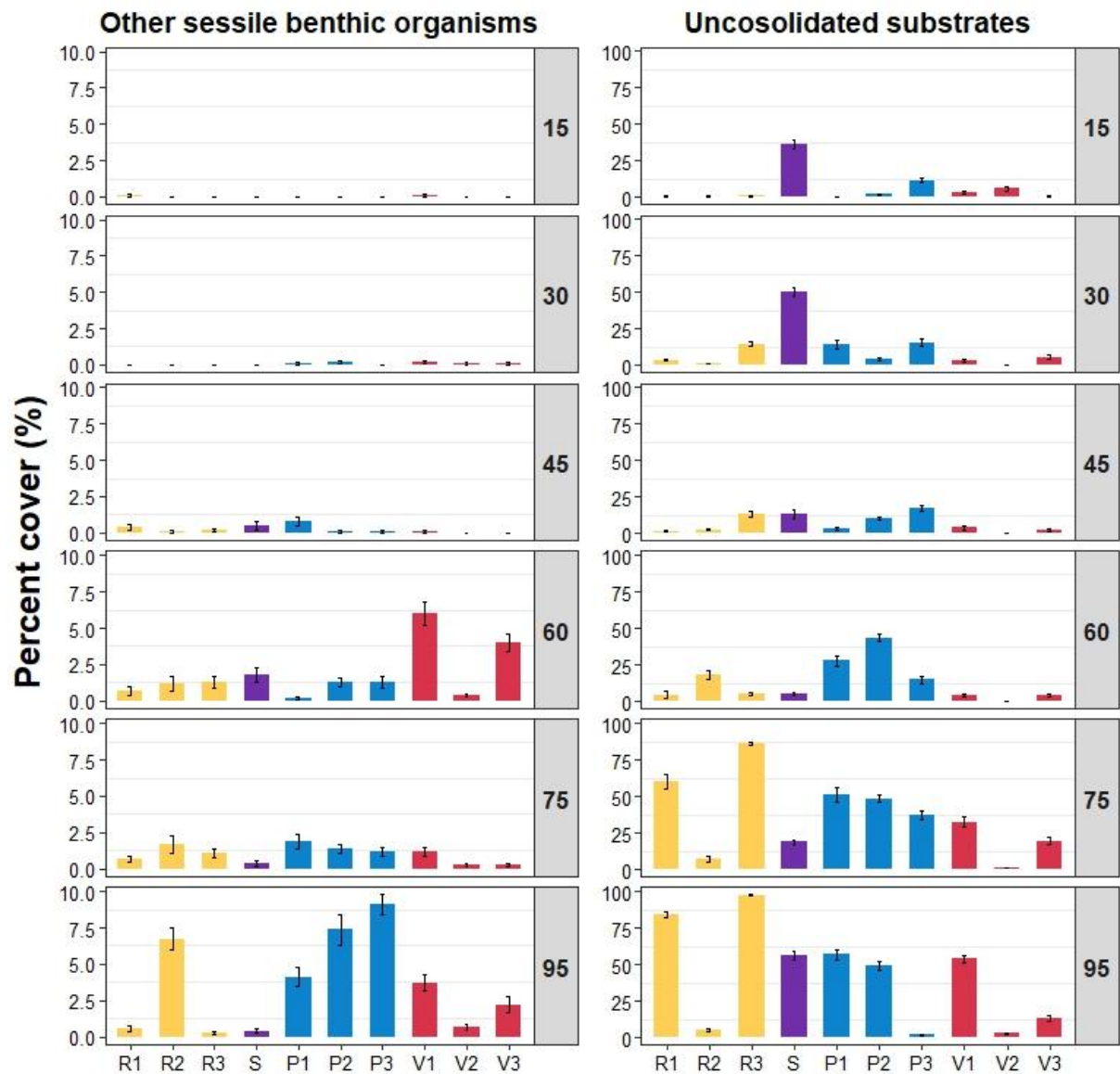


Figure S3.8. Mean percent cover of other sessile macro-benthic invertebrates and unconsolidated substrates at the 60 stations, disposed across the 10 sites (with coral reef sites in yellow, shelf in purple, port in blue, and volcanic lava flow in red) and the 6 depths (15, 30, 45, 60, 75, and 95 m). Error bars indicate $\pm$ S.E.

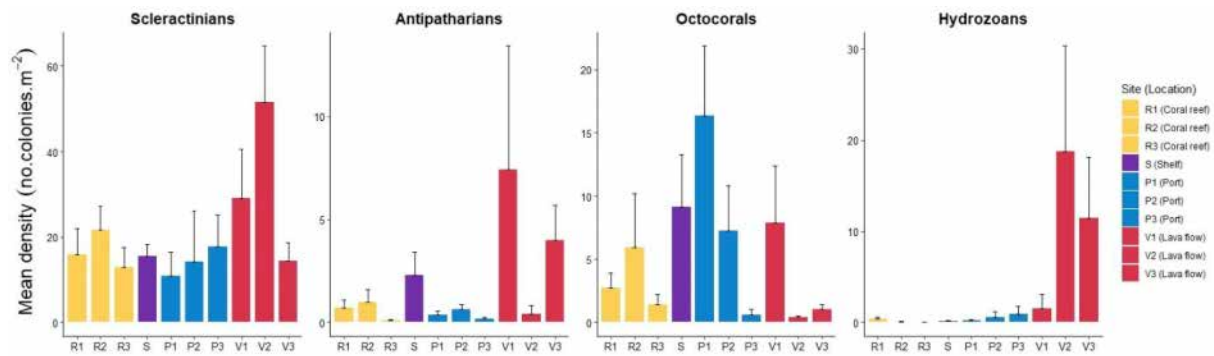


Figure S3.9. Mean density (number of colonies.m⁻²) of cnidarians across studied sites with scleractinians, octocorals, antipatharians and calcareous hydrozoans. Different colors in the barplots represent different locations: coral reef in yellow, shelf in purple, port in blue and volcanic lava flow in red. Error bars indicate +S.E.

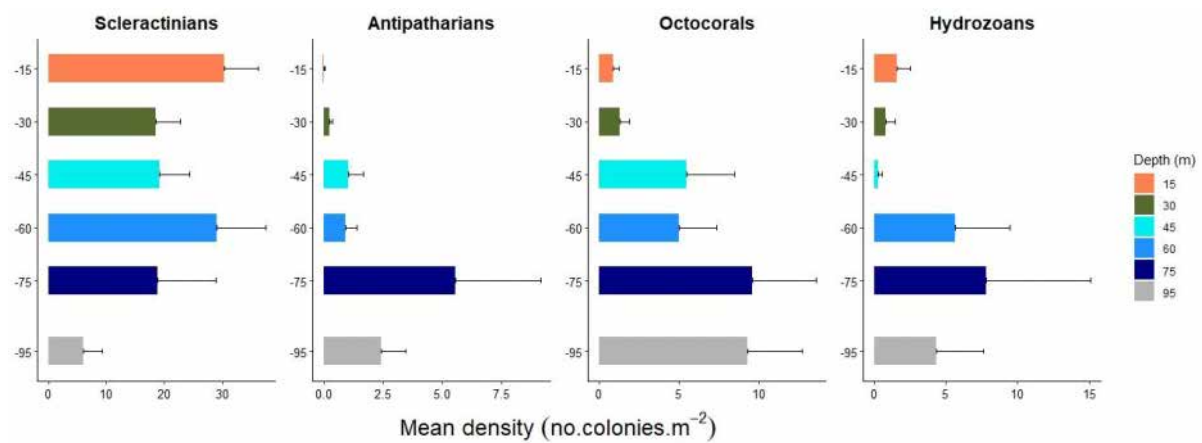


Figure S3.10. Mean density (number of colonies.m⁻²) of cnidarians across depths (all sites pooled) with scleractinians, octocorals, antipatharians and calcareous hydrozoans. Error bars indicate +S.E.

Table S3.1. PERMANOVA testing for differences in macro-benthic and cnidarian community assemblages between different locations (coral reef: R, shelf: S, port: P and volcanic lava flow: V) and depths (15, 30, 45, 60, 75 and 95 m) and the interactions between them. Model was of the form: sessile macro-benthic community matrix ~ depth × location. Bold values indicate significant effects $p < 0.05$.

	Sessile macro-benthic assemblages						Cnidarian assemblages				
	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>R</i> ²	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>p-adj.</i>	<i>SS</i>	<i>R</i> ²	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>p-adj.</i>
a. Main factors											
Depth	1	1.7189	0.2130	18.7814	0.0001	-	1.9883	0.1472	11.1945	0.0001	-
Location	3	1.0286	0.1275	3.7464	0.0001	-	1.4599	0.1080	2.7399	0.0022	-
Depth:Location	3	0.5617	0.0696	2.0460	0.0151	-	0.8282	0.0613	1.5544	0.0587	-
Residual	52	4.7590	0.5899			-	9.2358	0.6835			-
Total	59	8.0682	1.0000			-	13.5122	1.0000			-
b. Depth pairwise comparison											
15 m vs. 30 m	1	0.0898	0.08260	1.6204	0.192	0.2400	0.2050	0.0988	1.9723	0.127	0.2381
15 m vs. 45 m	1	0.1861	0.1866	4.1286	0.005	0.0125	0.3066	0.1068	2.1512	0.099	0.2121
15 m vs. 60 m	1	0.4314	0.2684	6.6025	0.003	0.0090	0.2315	0.0760	1.4807	0.172	0.2790
15 m vs. 75 m	1	0.5873	0.2458	5.8663	0.001	0.0038	0.9645	0.2161	4.9617	0.001	0.0075
15 m vs. 95 m	1	1.3216	0.3468	9.5551	0.001	0.0038	1.5107	0.2971	7.6068	0.001	0.0075
30 m vs. 45 m	1	0.0206	0.0180	0.3293	0.829	0.8290	0.0949	0.0325	0.6047	0.628	0.7246
30 m vs. 60 m	1	0.1930	0.1146	2.3290	0.074	0.1110	0.2541	0.0763	1.4878	0.186	0.2790
30 m vs. 75 m	1	0.4059	0.1609	3.4510	0.011	0.0206	0.6996	0.1569	3.3497	0.011	0.0413
30 m vs. 95 m	1	0.9387	0.2508	6.0244	0.001	0.0038	1.0378	0.2130	4.8710	0.002	0.0100
45 m vs. 60 m	1	0.1333	0.0921	1.8265	0.136	0.1855	0.0943	0.0244	0.4501	0.815	0.8732
45 m vs. 75 m	1	0.3797	0.1637	3.5228	0.010	0.0206	0.2781	0.0588	1.1237	0.289	0.3941
45 m vs. 95 m	1	0.8900	0.2530	6.0967	0.001	0.0038	0.5597	0.1100	2.2239	0.078	0.1950
60 m vs. 75 m	1	0.1421	0.0581	1.1098	0.308	0.3300	0.2756	0.0554	1.0550	0.384	0.4800
60 m vs. 95 m	1	0.4787	0.1379	2.8796	0.014	0.0233	0.5848	0.1090	2.2028	0.057	0.1710
75 m vs. 95 m	1	0.2448	0.0634	1.2180	0.280	0.3231	0.1278	0.0229	0.4210	0.903	0.9030
c. Location pairwise comparison											
R vs. V	1	0.3509	0.0667	2.4281	0.030	0.0450	0.6076	0.0811	3.0022	0.023	0.0690
R vs. S	1	0.0448	0.0145	0.3238	0.940	0.9400	0.1550	0.0403	0.9248	0.410	0.4220
R vs. P	1	0.3551	0.0795	2.9377	0.015	0.0450	0.3949	0.0479	1.7120	0.133	0.1995
V vs. S	1	0.2046	0.0653	1.5363	0.198	0.2376	0.4086	0.0885	2.1353	0.090	0.1800
V vs. P	1	0.6611	0.1420	5.6263	0.001	0.0060	0.9102	0.0981	3.6997	0.008	0.0480
S vs. P	1	0.2714	0.1132	2.8081	0.027	0.0450	0.2171	0.0403	0.9237	0.422	0.4220

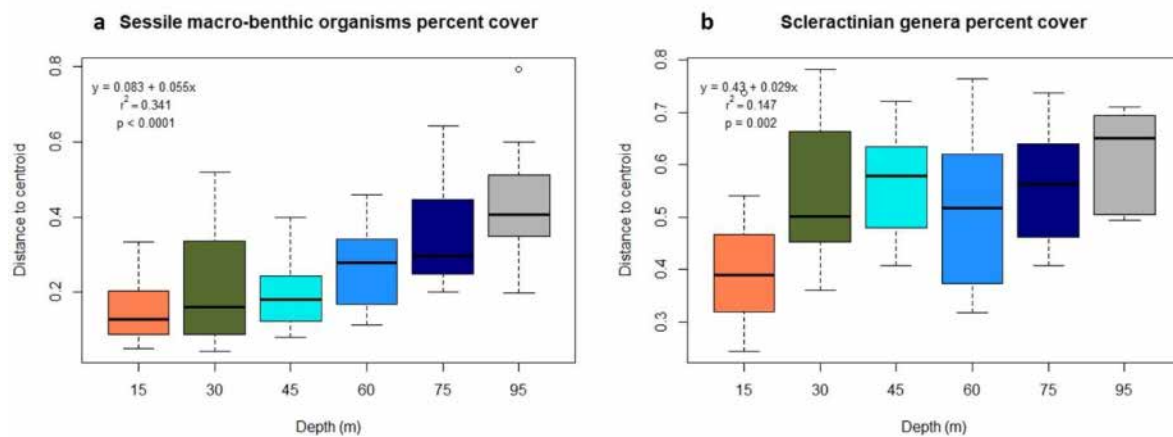


Figure S3.11. Distance to centroid of Bray-Curtis dissimilarity as a function of depth for **a.** sessile macro-benthic percent cover and **b.** scleractinian genera percent cover. The equation of the linear model is displayed with r^2 and p-value showing significant increase of beta-diversity for both macro-benthic and scleractinians with increasing depth.

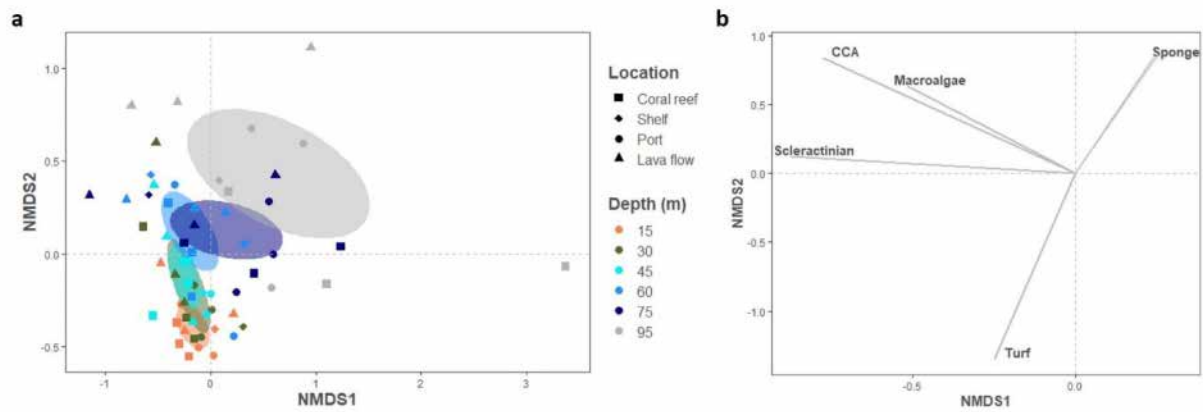


Figure S3.12. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of percent cover of sessile macrobenthic communities (**a** and **b**) based on untransformed Bray-Curtis dissimilarity distance matrix, **b.** with significant vectors ($p < 0.05$) explaining the overall depth patterns in assemblage structure. Different symbols represent locations and ellipses the standard error with 95 % confidence limit of depth centroid. Stress value = 0.13.

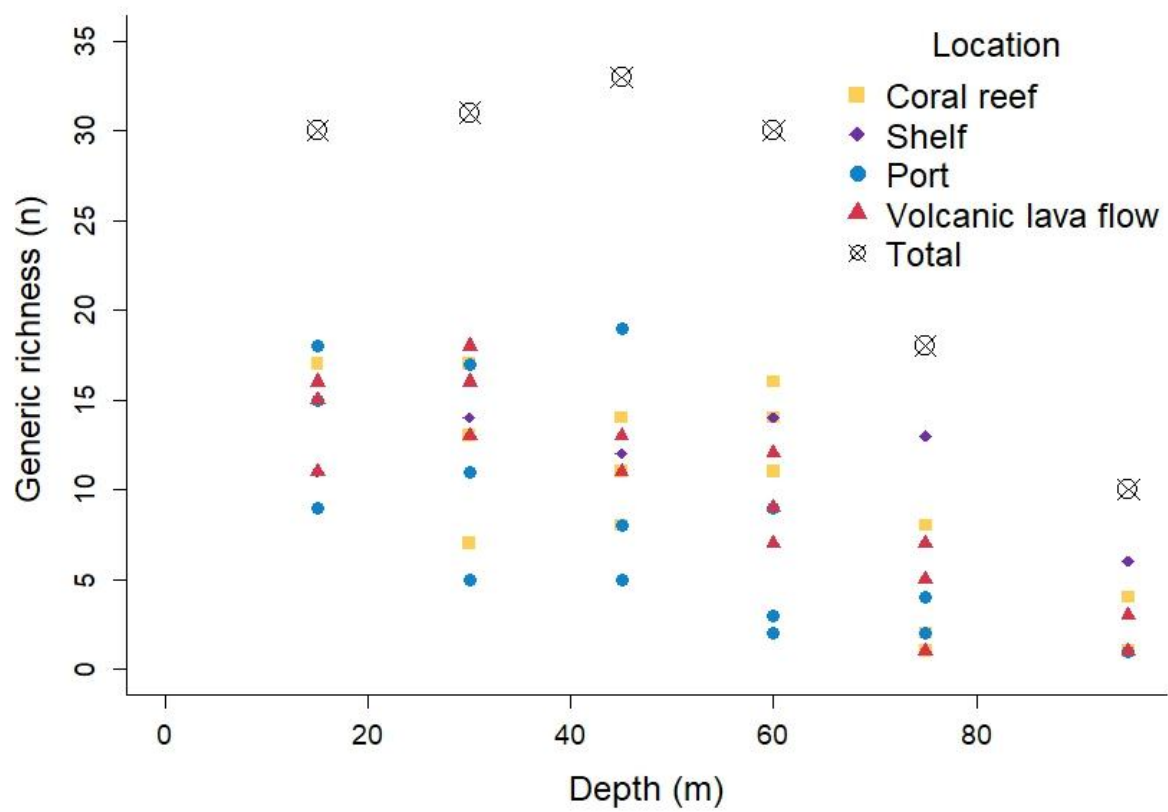


Figure S3.13. Generic richness of scleractinians as function of depth at the four locations and all locations pooled (total)

Table S3.2. PERMANOVA testing for differences in the composition of scleractinian assemblages between different locations (coral reef: R, shelf: S, port: P and volcanic lava flow: V) and depths (15, 30, 45, 60, 75 and 95 m) and the interactions between them. Model was of the form: scleractinian genera community matrix ~ depth × location. Bold values indicate significant effects $p < 0.05$.

Scleractinian assemblages						
	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>R</i> ²	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>p-adjusted</i>
a. Main factors						
Depth	1	3.0719	0.1299	9.1916	0.0001	-
Location	3	1.8459	0.0780	1.8410	0.0031	-
Depth:Location	3	1.3594	0.0575	1.3559	0.0740	-
Residual	52	17.3787	0.7347			-
Total	59	23.6559	1.0000			-
b. Depth pairwise comparison						
15 m vs. 30 m	1	0.7379	0.1316	2.7268	0.004	0.0075
15 m vs. 45 m	1	1.5102	0.2263	5.2641	0.001	0.0025
15 m vs. 60 m	1	2.1621	0.3126	8.1842	0.001	0.0025
15 m vs. 75 m	1	2.3094	0.3102	8.0940	0.001	0.0025
15 m vs. 95 m	1	2.0799	0.2663	6.5333	0.001	0.0025
30 m vs. 45 m	1	0.5286	0.0781	1.5258	0.077	0.0888
30 m vs. 60 m	1	1.1742	0.1677	3.6268	0.002	0.0043
30 m vs. 75 m	1	1.4115	0.1853	4.0926	0.001	0.0025
30 m vs. 95 m	1	1.3125	0.1617	3.4729	0.001	0.0025
45 m vs. 60 m	1	0.4316	0.0659	1.2694	0.240	0.2571
45 m vs. 75 m	1	0.7112	0.0987	1.9693	0.034	0.0464
45 m vs. 95 m	1	0.7638	0.0972	1.9376	0.021	0.0315
60 m vs. 75 m	1	0.6136	0.0915	1.8129	0.077	0.0888
60 m vs. 95 m	1	0.8810	0.1164	2.3717	0.016	0.0267
75 m vs. 95 m	1	0.1641	0.0227	0.4179	0.905	0.9050
c. Location pairwise comparison						
R vs. V	1	0.4500	0.0319	1.1216	0.294	0.3528
R vs. S	1	0.3615	0.0395	0.9048	0.558	0.5580
R vs. P	1	0.6573	0.0467	1.6661	0.067	0.1340
V vs. S	1	0.4869	0.0548	1.2756	0.233	0.3495
V vs. P	1	0.8918	0.0641	2.3285	0.008	0.0480
S vs. P	1	0.7677	0.0859	2.0676	0.032	0.0960

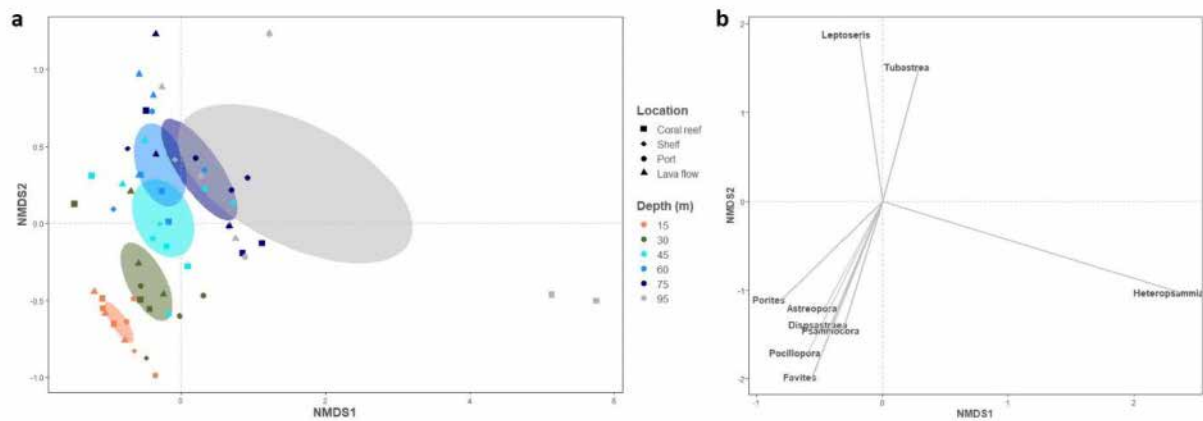


Figure S3.14. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of percent cover of scleractinian genera communities (**a** and **b**) based on untransformed Bray-Curtis dissimilarity distance matrix **b.** with significant vectors ($p < 0.05$) explaining the overall depth patterns in assemblage structure. Different symbols represent locations and ellipses the standard error with 95 % confidence limit of depth centroid. Stress value = 0.11.

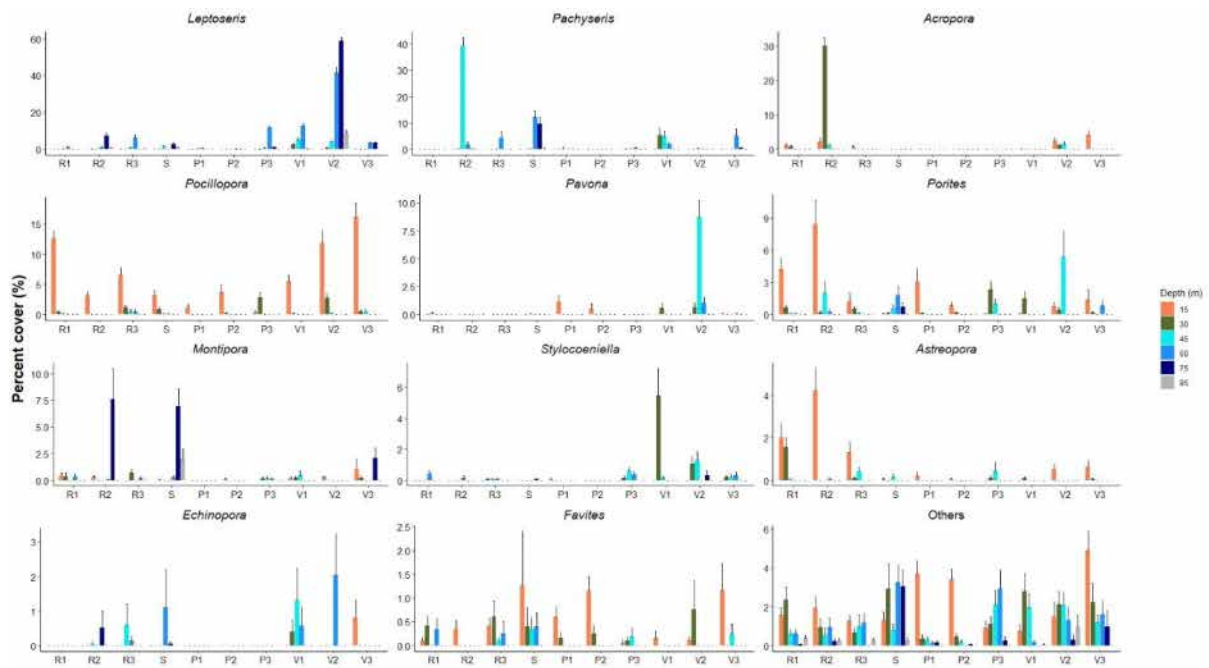


Figure S3.15. Mean percent cover of the 11 dominant scleractinian coral genera (+ others) at each studied site at 15 m in orange, 30 m in green, 45 m in cyan, 60 m in sky blue, 75 m in dark blue and 95 m in grey. Error bars indicate +S.E.

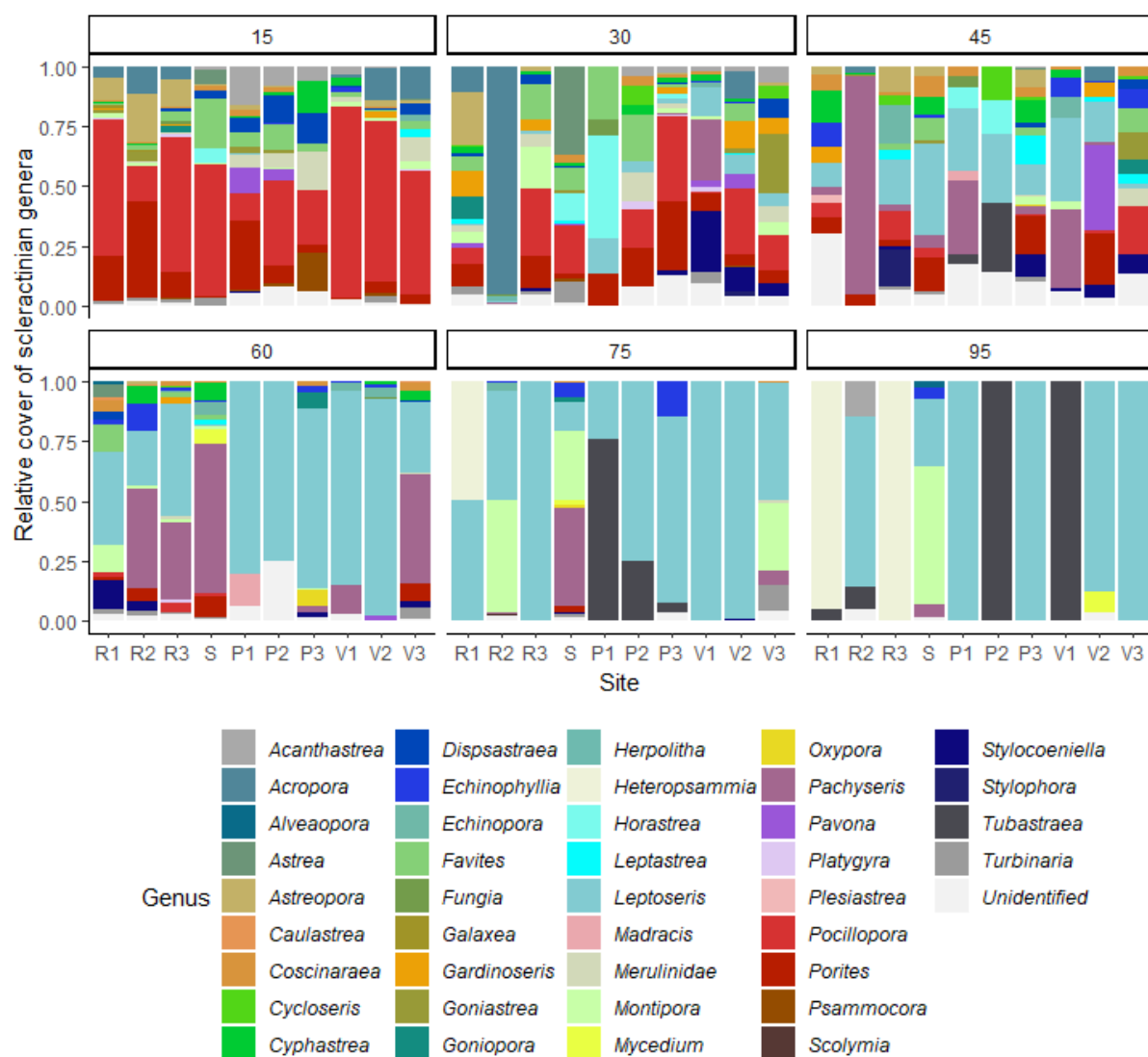


Figure S3.16. Relative proportion of scleractinian genera across sites and depths.

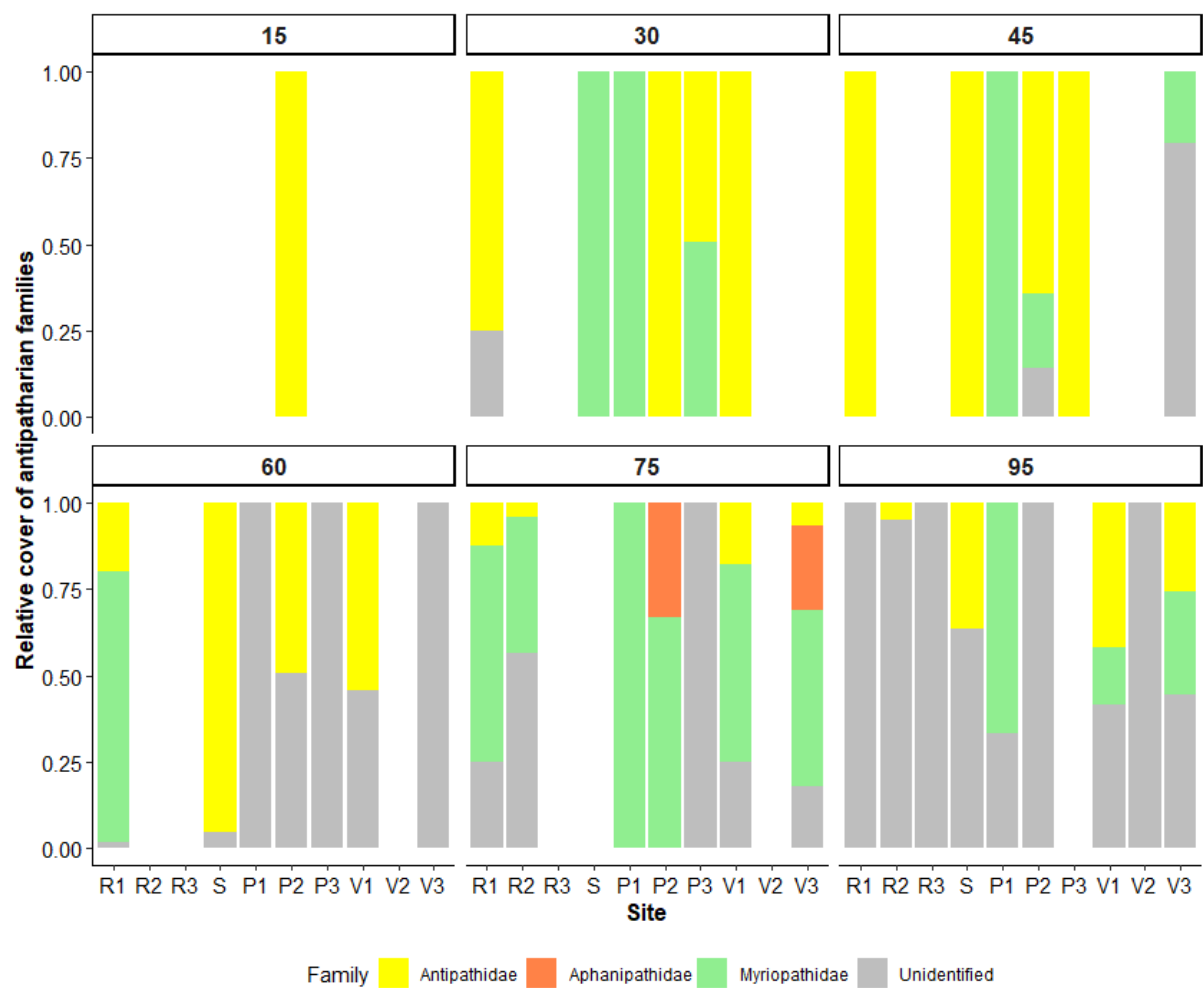


Figure S3.17. Relative proportion of antipatharian families across sites and depths.

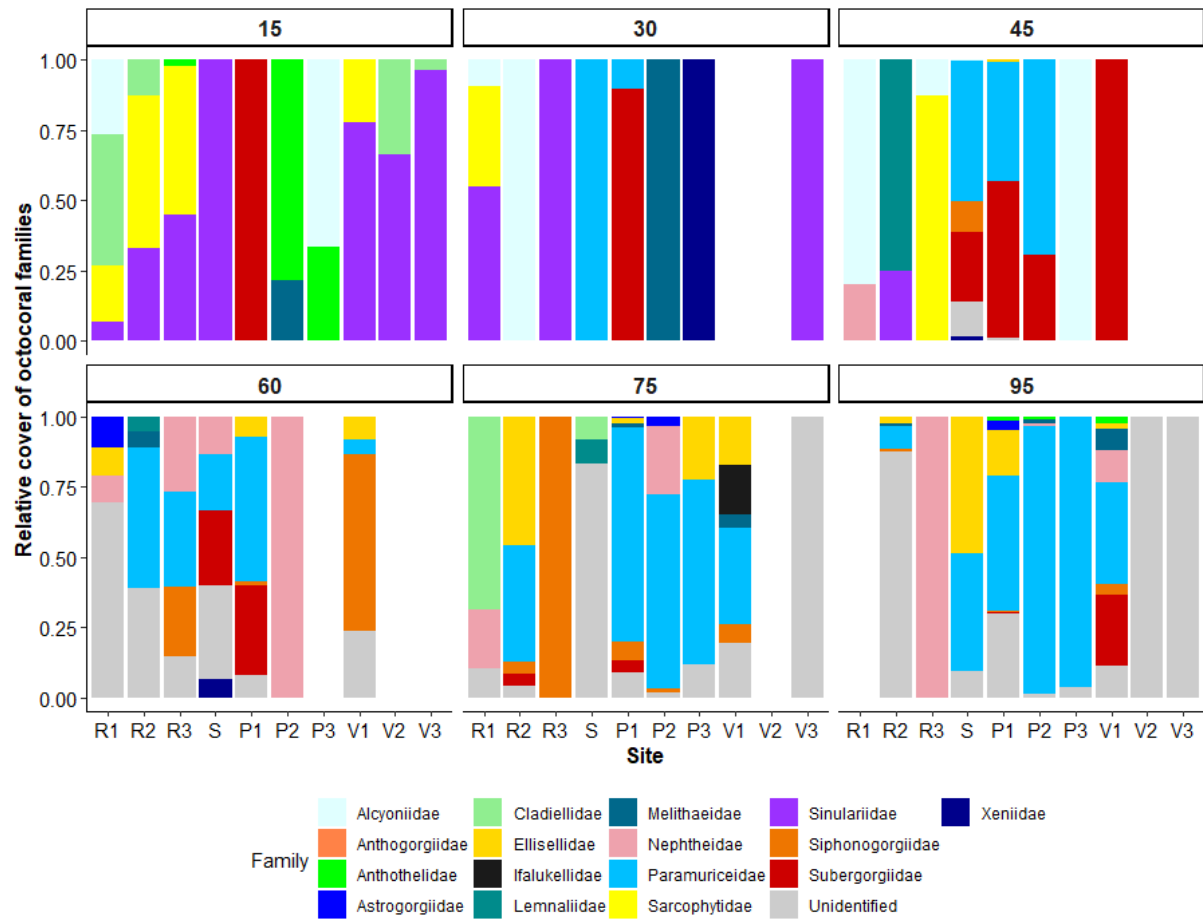


Figure S3.18. Relative proportion of octocoral families across sites and depths.

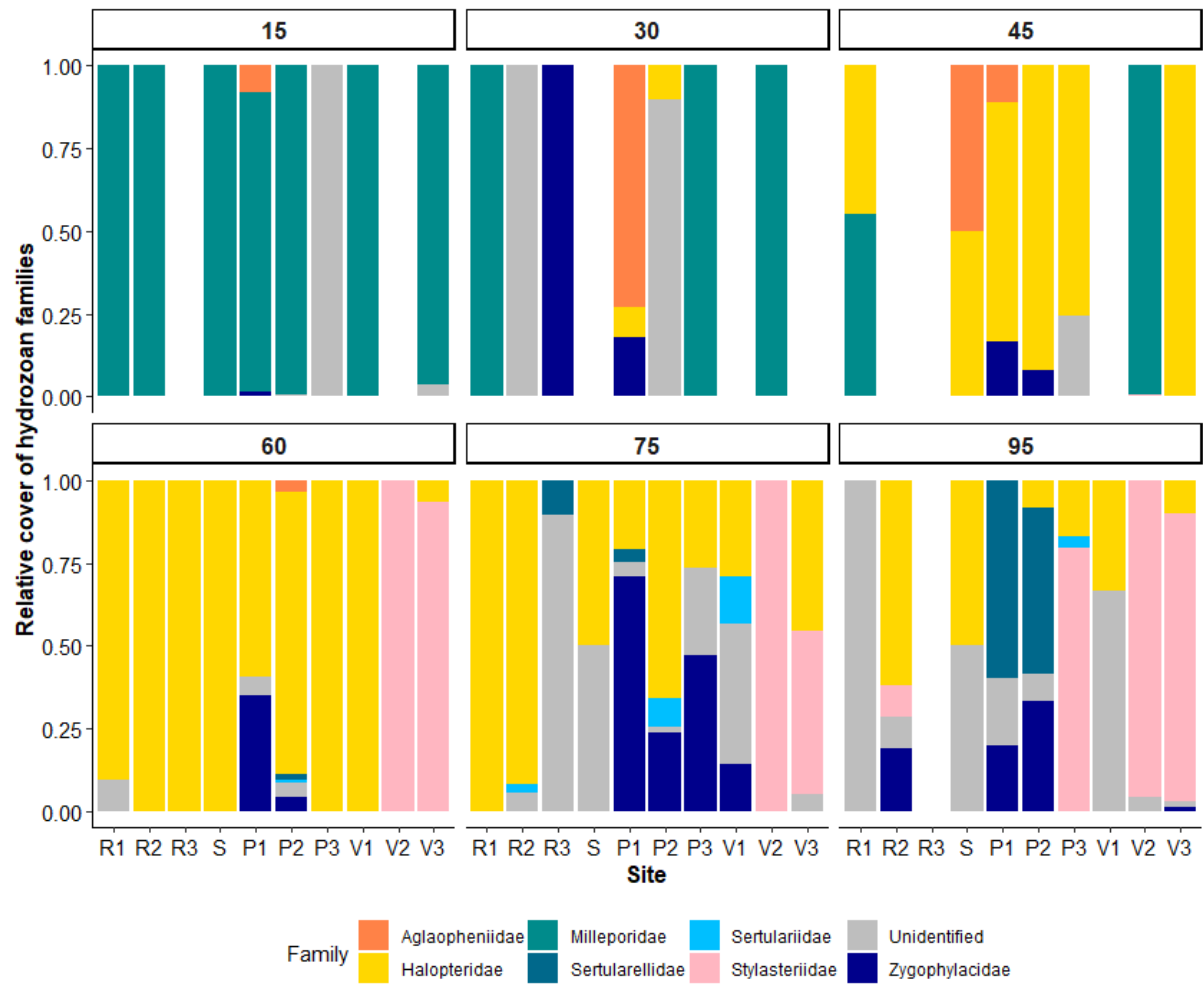


Figure S3.19. Relative proportion of hydrozoan families across sites and depths.

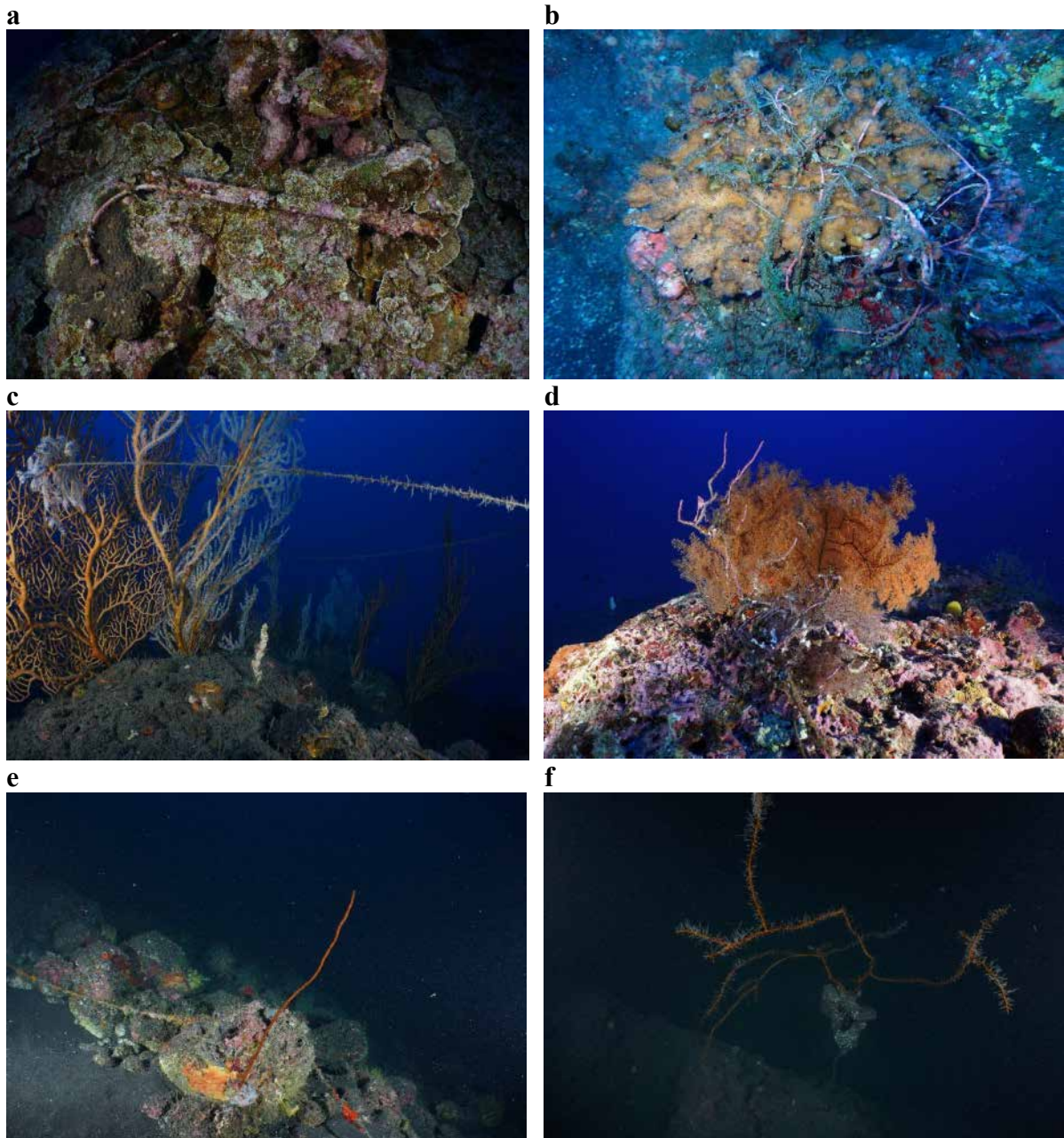
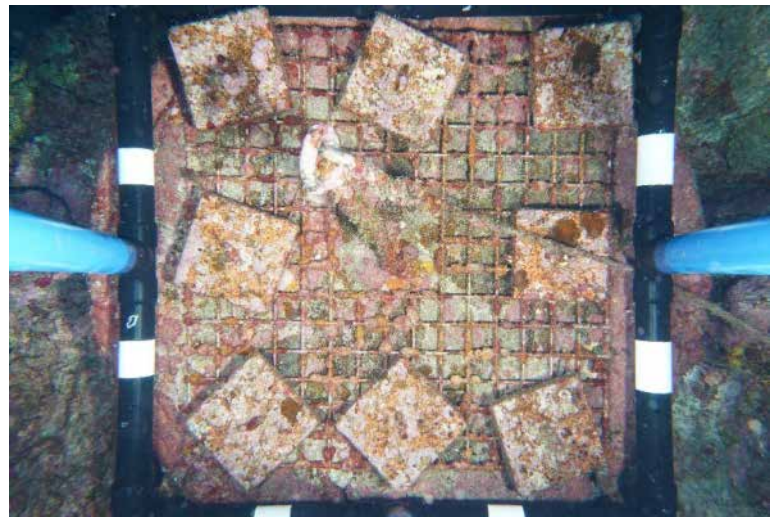


Figure S3.20. Mesophotic coral ecosystems across different locations with various anthropogenic debris on macro-benthic communities. **a.** Anchor on scleractinian corals at 60 m depth in volcanic lava flow **b.** Fishing lines entangled on *Pocillopora verrucosa* at 45 m depth in coral reef, **c.** on gorgonians at 60 m depth in port, **d.** on antipatharians at 65 m depth in shelf, and **e.** on sponge grounds at 60 m depth in port. **f.** Plastic bag entangled at the base of a large antipatharian at 50 m depth in volcanic lava flow.

Chapitre 4

Le recrutement corallien des écosystèmes coralliens mésophotiques est plus faible et taxonomiquement distinct des environnements peu profonds à La Réunion, sud-ouest océan Indien



© Hendrik Sauvignat et Ludovic Hoarau

Résumé

Le recrutement des coraux est un mécanisme démographique essentiel qui constitue la base pour la structure et la dynamique des communautés des récifs coralliens et facilite la récupération des coraux après des perturbations. Cependant, les informations sur les schémas de recrutement des coraux dans les écosystèmes coralliens mésophotiques (ECMs) sont globalement rares, et aucune étude ne décrit le recrutement corallien dans la zone mésophotique inférieure (> 60 m de profondeur). Nous avons quantifié la variabilité spatiale du recrutement des coraux dans les zones peu profondes (15 m), supérieures (45 m) et inférieures mésophotiques (75 m) sur trois sites contrastés (9 stations) autour de l'île de La Réunion, dans le sud-ouest de l'Océan Indien. Cette étude, la première à évaluer les schémas de recrutement des coraux dans les habitats mésophotiques inférieurs, a révélé un déclin marqué du taux de recrutement dans les ECMs, de manière constante sur tous les sites. La composition des recrues varie considérablement en fonction de la profondeur. Les Pocilloporidae dominent les habitats peu profonds, tandis que les zones inférieures des ECMs abritent exclusivement des recrues d'autres familles de coraux (c'est-à-dire autres que les Acroporidae, Pocilloporidae et Poritidae). Le taux de recrutement corallien à la surface des plaques de recrutement varie significativement avec la profondeur, une proportion globalement plus élevée de recrues étant enregistrée sur les surfaces supérieures des plaques dans la zone mésophotique inférieure. L'abondance des recrues des Pocilloporidae est positivement corrélée à la couverture des coraux adultes de la même famille, suggérant des modèles de stock-recrutement ou de limitation du recrutement pour la dynamique des coraux dominants peu profonds sur un large gradient de profondeur. Les zones supérieures des ECMs constitueraient des refuges importants pour les coraux de la famille des Pocilloporidae, tandis que les zones inférieures des ECMs sont d'une importance capitale pour les autres familles de coraux. Des suivis interannuels sont nécessaires pour mieux comprendre la variabilité spatiotemporelle du recrutement corallien dans les habitats peu profonds et les ECMs, ainsi que les facteurs déterminants dans les processus post-fixation des larves coralliennes.

Coral recruitment in mesophotic coral ecosystems is lower and taxonomically distinct from shallow environments at Reunion Island, southwestern Indian Ocean

Ludovic Hoarau^{1,2,3,*}, François Guilhaumon¹, Sophie Bureau^{1,3}, Priscille Labarrère², Lionel Bigot^{1,3}, Mehdi Adjroud^{4,5}, Lucie Penin^{1,3}

¹ UMR ENTROPIE (IRD, Université de La Réunion, CNRS, IFREMER, Université de Nouvelle-Calédonie), Saint-Denis, La Réunion, France

² Grand Port Maritime De La Réunion, Le Port, La Réunion, France

³ Laboratoire d'Excellence CORAIL, Paris, France

⁴ UMR ENTROPIE (IRD, Université de La Réunion, CNRS, IFREMER, Université de Nouvelle-Calédonie), Perpignan, France

⁵ PSL Université Paris, UAR 3278 CRIOBE - EPHE-UPVD-CNRS, 66860 Perpignan, France

*Corresponding author: Email: ludovic.remy.hoarau@gmail.com

Accepté pour publication dans *Coral Reefs*

Hoarau L, Guilhaumon F, Bureau S, Labarrère P, Bigot L, Adjroud M, Penin L (2025) Coral recruitment in mesophotic coral ecosystems is lower and taxonomically distinct from shallow environments at Reunion Island, southwestern Indian Ocean. *Coral Reefs*.

Abstract

Coral recruitment is an essential demographic mechanism that underpins the community structure and dynamics of coral reefs and facilitates post-disturbance coral recovery. However, information on coral recruitment patterns in mesophotic coral ecosystems (MCEs) is globally scarce and no study describes patterns in the lower mesophotic zone (> 60 m depth). We quantified spatial variability in coral recruitment at shallow (15 m), upper (45 m) and lower (75 m) mesophotic depths across three contrasted locations (9 stations) around Reunion Island in the Southwestern Indian Ocean. This study, the first to assess coral recruitment patterns on lower mesophotic habitats, highlighted a marked decline in recruitment rate in MCEs consistently across locations. Recruit composition varied significantly with depth, with Pocilloporidae dominating shallow habitats, while lower MCEs exclusively harbored “other” coral family recruits (i.e., other than Acroporidae, Pocilloporidae and Poritidae). Coral recruitment rate on tile surface orientation varied significantly with depth, with an overall higher proportion of recruits recorded on top surfaces at lower mesophotic depths. The abundance of Pocilloporidae recruits was positively correlated with confamilial adult coral cover, suggesting stock-recruitment or recruitment limitation models for the dynamic of dominant shallow corals over a broad depth gradient. Upper MCEs could constitute substantial refuges for Pocilloporidae corals, while lower MCEs are of paramount importance for “other” coral families. Interannual surveys are necessary to better understand the spatiotemporal variability of coral recruitment in shallow habitats and MCEs and the driving forces of early post-settlement processes.

Keywords Mesophotic coral ecosystems – Scleractinian corals – coral settlement – Spatial variability – Benthic communities – Reunion Island

4.1. Introduction

Coral reefs have undergone major changes over recent decades with acute decline in coral cover and reef functioning due to increased frequency and intensity of large-scale disturbances such as mass coral bleaching events (Bruno & Selig 2007; De'ath et al. 2012; Alvarez-Filip et al. 2013; Hughes et al. 2018a, 2018b; Mudge & Bruno 2023). Coral recruitment, the process by which coral larvae attach to substratum and establish themselves as members of the reef community, is a fundamental demographic process for regulating and maintaining coral populations (Connell et al. 1997; Hughes et al. 2000; Adjeroud et al. 2017; Edmunds 2023). Recruitment is also a critical factor for successful recovery of reef communities following major disturbances (Gilmour et al. 2013; Mumby et al. 2016; Adjeroud et al. 2018; Morais et al. 2024). As corals are key to coral reef health and diversity, disentangling the drivers of recruitment and monitoring their early life stage is fundamental to determine coral reef ecosystem resilience (Ritson-Williams et al. 2009; Hughes et al. 2019; Guerrini et al. 2020). Information on recruitment patterns is therefore critical for coral reef conservation and management considering degradation under global environmental change.

Most coral recruitment studies using settlement tiles have focused on shallow depths (< 20 m; Price et al. 2019), while research on deeper reef habitats, known as mesophotic coral ecosystems (MCEs), remains scarce. MCEs are 'middle-light' ecosystems in tropical and subtropical regions, hosting light-dependent benthic communities like scleractinian corals and algae, found at depths of ~30–150 m (Hinderstein et al. 2010; Pyle and Copus 2019). These ecosystems are divided into an upper zone (~30–60 m) and a lower zone (~60–150 m), where surface light levels range from 10% to 1% of light available at the surface. Light-dependent coral communities shift with depth (Laverick et al. 2020; Lesser et al. 2019; Tamir et al. 2019; Diaz et al. 2023a; Hoarau et al. 2024).

Among the few studies on coral recruitment patterns in MCEs, limited to the upper zone (< 50 m depth), several found greatly reduced recruitment rates at the deepest sites and higher rates recorded at intermediate shallow depths ~18–25 m (Rogers et al. 1984; Turner et al. 2018; Doropoulos et al. 2020). Other surveys recorded similar, and even higher, recruitment rates between mesophotic and shallow reefs in Bermuda (Nativ et al. 2021) and in the Gulf of Eilat (Kramer et al. 2019). While MCE upper zones generally harbor a high proportion of corals and other benthic species found in shallow waters (taxonomic overlap), lower zones shelter distinct communities including deep-specialist coral species (Lesser et al. 2019; Stefanoudis et al. 2019; Hoarau et al. 2021, 2024).

Coral recruitment is determined by several biological and physical factors that can change over a wide depth gradient and among locations. Temperature, light and turbidity are important physical factors, varying along depth gradients, that determine spatial and temporal recruitment patterns (Thomson et al. 2021; Edmunds 2022). These factors are of paramount importance in the ecological and physiological processes of coral larvae development and settlement (Mundy and Babcock 1998). For instance, high temperatures during coral gametogenesis led to lower recruits in Moorea, French Polynesia (Edmunds 2022). Local hydrodynamic conditions and exposition to sedimentation also likely play a key role in recruitment (Birrel et al. 2005; Edmunds et al. 2010; Gouezo et al. 2020; Wakwella et al. 2020; Edmunds 2022). Biotic factors may also have significant effects, such as the effect of abundance and cover of surrounding conspecific adult corals on recruitment (Turner et al. 2018; Thomson et al. 2021; Edmunds 2022; Botosoamananto et al. 2024). In a stock-recruitment model, adult abundance drives coral recruit numbers (Hughes et al. 2000; Adjerooud et al. 2017), while recruitment-limitation states that recruits drive the number of adults (Hughes et al. 2000). Coral recruitment is also affected by biotic interactions with other sessile benthic organisms through space competition (Munby and Babcock 2000), inhibition by algae (Arnold et al. 2010) and substrate facilitation (Raimondi and Morse 2000; Ritson-Williams et al. 2010; Elmer et al. 2018; Doropoulos et al. 2020). Some species of crustose coralline algae (CCA) are major facilitators of recruitment, providing positive cues for settlement (Vermeij and Sandin 2008; Gomez-Lemos et al. 2018), although this pattern may be coral taxa specific, or CCA taxa specific, for instance those with distinct chemical, microbial signatures or with a limited depth/habitat distribution (Ritson-Williams et al. 2014; Doropoulos et al. 2020; Jorissen et al. 2020, 2021). Doropoulos et al. (2020) showed that coral recruitment rate increased with increasing CCA abundance, though at mesophotic depths shifted from preferring to avoid CCA.

Although coral recruitment at shallow depths is relatively well studied in the western Indian Ocean, no study has been published on recruitment at mesophotic depths in the region. For instance, spatial and temporal patterns of coral recruitment is documented in Kenya (0–7 m, Mangubhai et al. 2007), Tanzania (5 m, Franklin et al. 1998; Nzali et al. 1998), Mozambique (5–9 m, Sola et al. 2015), South Africa (15–25 m, Glassom et al. 2006), Madagascar (7–12 m, Todinanahary et al. 2021; Botosoamananto et al. 2024), Seychelles (2–15 m, Chong-Seng et al. 2014; Koester et al. 2021), and in the Mascarenes island (Reunion Island and Rodrigues; 12–15 m, Jouval et al. 2019, 2020). In Reunion Island, coral recruitment has been examined on two contrasted shallow habitats: fringing coral reefs along the western coast and underwater volcanic lava flows on the eastern coast (Jouval et al. 2020). However, to date, no study has

been published concerning coral recruitment at lower mesophotic depths. However, the mesophotic zone of Reunion Island covers about 70% of coastal habitats between 0 and 150 m (Harris et al. 2013; Pyle and Copus 2019). Moreover, the difficulty to study MCEs, related to financial and technical constraints, and the limited time to access such depths by divers has impaired our understanding of MCEs ecology. A deeper understanding on coral recruitment in this extensive habitat, is crucial for assessing the potential contribution of MCEs for the resilience of coral dominated ecosystems. As these ecosystems face multiple disturbances from various sources, quantitative information on coral recruitment processes in MCEs may provide substantial ecological evidence for improving the design of existing marine protected areas and the implementation of appropriate conservation measures for coral dominated systems.

Despite recent increased knowledge in MCEs ecology, the recruitment patterns of scleractinian corals in deep habitats remain unknown. This study hypothesizes that coral recruitment patterns vary significantly along a depth gradient and among locations around Reunion Island, reflecting both vertical (15, 45 and 75 m depths) and horizontal (site-to-site) variability. Given contrasted environmental conditions (i.e., light, temperature, substrate) along both these vertical and horizontal gradients, one expects to observe distinct patterns in coral recruitment at mesophotic depths and from site-to-site. Specifically, we aim to assess how coral recruitment rates, recruit composition, and surface orientation differ across these depth zones and locations by deploying standardized settlement tiles. Additionally, we hypothesize that coral recruitment is positively correlated with the cover of confamilial adult corals, supporting a stock-recruitment or recruitment-limitation model for population regulation. To test this, we quantify adult coral cover through macro-benthic surveys and analyze its relationship with recruitment densities. Finally, we provide insights into the refuge ground potential of mesophotic coral ecosystems for coral recruits by synthesizing recruitment patterns with ecological data to better understand their role in supporting coral populations and guiding effective conservation strategies.

4.2. Materials and methods

4.2.1. Study locations

Reunion Island is a small volcanic island (ca. $\sim 3,500$ km²) of the Mascarene Archipelago (along with the Mauritius and Rodrigues islands) located 700 km east of Madagascar in the Southwestern Indian Ocean (SWIO). The coast extends for 150 km and features a narrow, 25 km long fringing coral reef (~ 12 km² area) off the western and

southwestern parts of the island. The southeastern coast is characterized by lava flows from modern eruptive events. The northern part has artificial blocks and patch reefs dominated by unconsolidated substrates and is consistently influenced from watershed and coastline artificialization. The circulation around Réunion Island is highly variable, with dominant westward-propagating eddies (Pous et al. 2014) playing a major role in shaping local ocean dynamics and influencing the transport of water masses, nutrients, and biological dispersal. Maximal southwestward currents are found in the southeast of the island. The interaction of eddies with the island's topography and the presence of vertical processes remain unclear, emphasizing the need for further research into prevailing currents, upwelling, and stratification and their impact on dispersal and connectivity. The Reunion coastline is distinguished by the extremely narrow island shelf and steep slopes. Three locations (coral reef, the main harbor vicinity hereafter called “port”, and volcanic lava flow), featuring different disturbance exposures and representative of the island's contrasted geomorphologies, were investigated between September 2021 and September 2023. A total of nine stations were selected across the three locations, with three depths corresponding to shallow waters, upper and lower mesophotic zones (i.e. 15, 45 and 75 m depths, respectively; **Figure 4.1**). Station codes are abbreviated as follows: the first letter represents the locations (R: Coral Reef, P: Port and V: Volcanic lava flow), the numbers specify the station and depth.

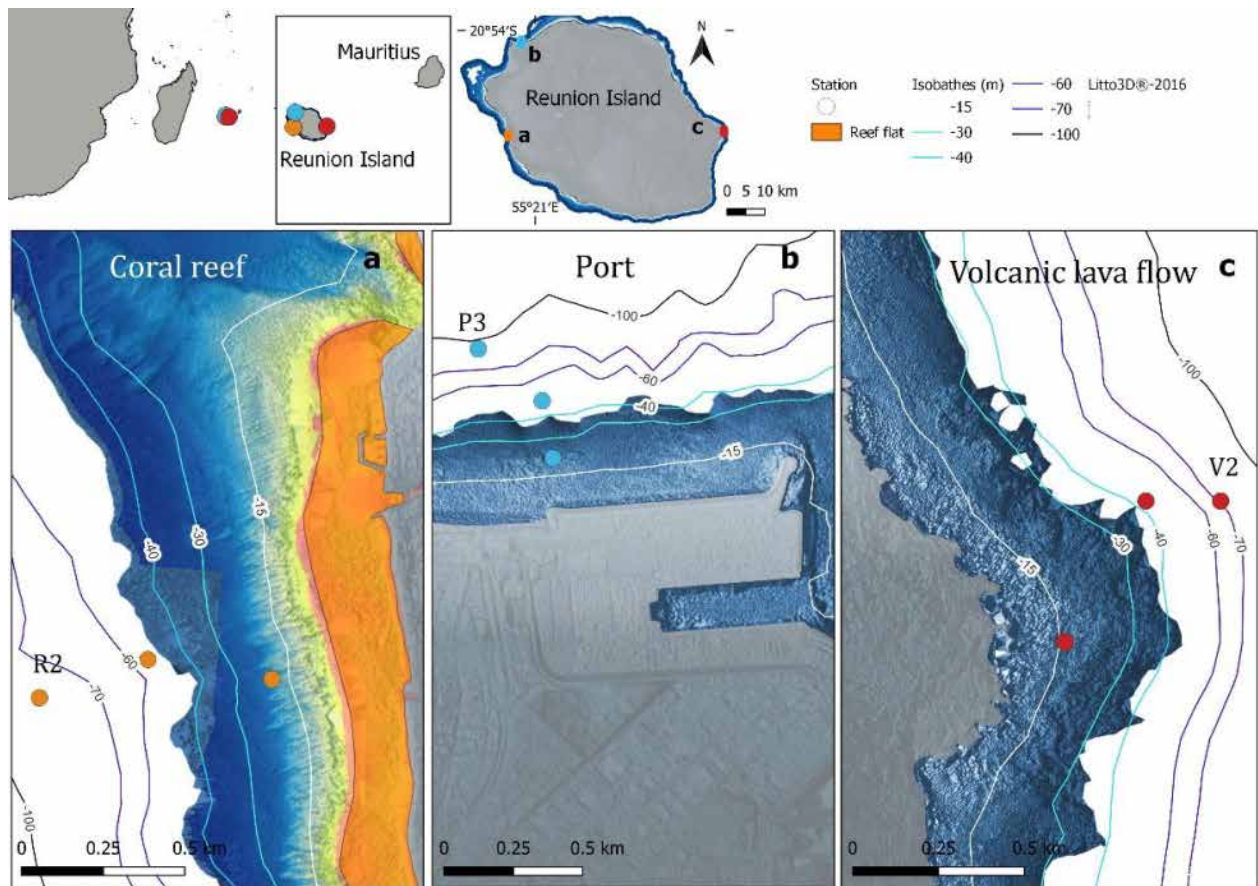


Figure 4.1. Study locations of coral recruitment surveys in Reunion Island in the Southwestern Indian Ocean. Nine sampling stations were located at 15, 45 and 75 m depths at three locations: (a) coral reef (R2), (b) port (P3) and (c) volcanic lava flow (V2).

4.2.2. Sampling strategy

At each station, four concrete blocks mounted with eight equally spaced, unglazed terracotta tiles (dimensions: $10 \times 10 \times 2$ cm) fixed to a stainless-steel grid (attached to blocks with cable fixers) were deployed onto the substrate through a rope from the boat surface threaded through stainless steel eye bolt located in the center of each concrete block. An additional 2-meters drag line was attached to each block with floats to allow the blocks to be relocated and retrieved using air closed-circuit-rebreathers at shallow sites and mixed-gas closed-circuit rebreathers at deep sites (**Figure 4.2**). These 32 tiles were immersed for six months over the austral summer October 2022 – March 2023. The recruitment over the winter period was not studied given the low recruitment rate during this season at Reunion Island (Jouval et al. 2019).

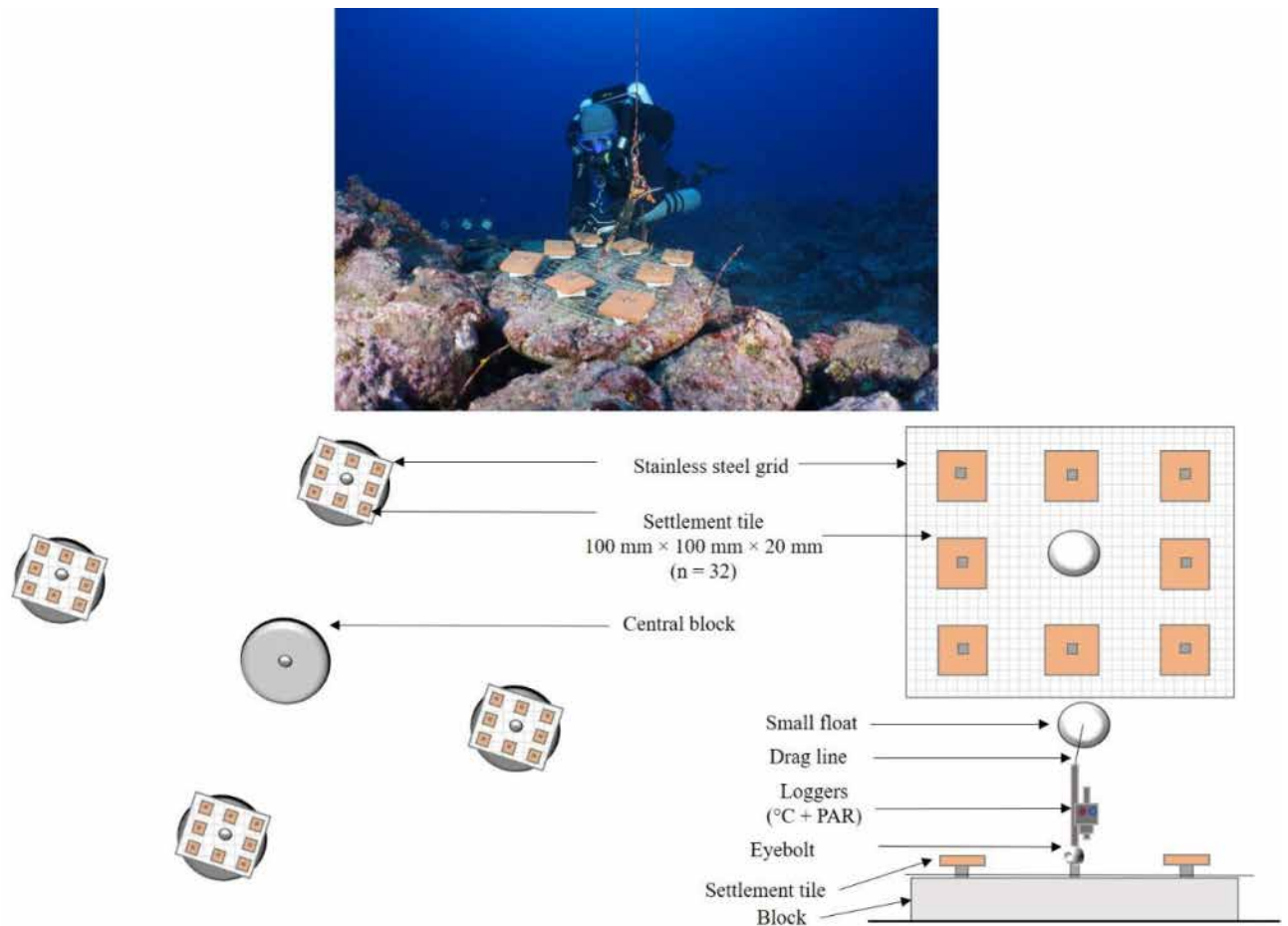


Figure 4.2. In situ and schematic of monitoring concrete blocks design set-up featuring 32 terracotta settlement tiles ($10 \times 10 \times 2$ cm) secured horizontally to the stainless-steel grids fixed to four blocks plus one central concrete block.

Following the 6-month immersion, the grids were retrieved by Closed-Circuit Rebreather (CCR) divers. Tiles were then bleached using a diluted hypochlorite sodium solution and sun dried before quantifying and identifying coral recruits under a dissecting microscope. At this stage of development, skeletal features allowing high taxonomic identifications are not present (Mundy 2000; Babcock et al. 2003). Consequently, identifications consisted of differentiating four main recruit taxonomic categories: Acroporidae, Pocilloporidae, Poritidae and “others”, corresponding to recruits outside of the identifiable families. A ‘broken’ category was considered for coral skeletons too damaged for identification (Adjeroud et al. 2007; Jouval et al. 2019). ‘Broken’ recruits were not specifically analyzed as only eight were recorded, though they were counted in the overall recruitment rate (all categories pooled). Coral recruits on the tile sides, top and bottom surfaces (tile surface orientation) were recorded separately for each tile and were pooled to calculate the mean density of recruits at each station ($\text{no. recruits.m}^{-2}$). Between 12 and 32 tiles were assessed per station,

the range due to a tropical cyclone that buried two concrete blocks at P3-15 and detached or damaged tiles at other stations (**Supplementary Information Table S4.1**).

At each station, 40 photo-quadrats (dimensions 50×50 cm, covering a total area of 10 m^2 per station) were used as replicates to calculate the mean percent cover of adult coral assemblages using Coral Point Count with Excel Extension software (CPCe) (Kohler & Gill 2006) based on 50 randomly overlaid points per image. Ten benthic categories were recorded: scleractinians, antipatharians, octocorals, calcareous hydrozoans (*Millepora*, *Distichopora* and *Stylaster*), crustose coralline algae (CCA), turf algae, macroalgae, sponges, other sessile organisms (ascidians, foraminifers and bryozoans) and unconsolidated substrates (sand, silt and rubble). The percent cover of these categories was not considered in the statistical analyses but was used for data interpretation (**Supplementary Information Figure S4.5**). Scleractinian corals were identified to the genus level. A single observer processed all 360 photo-quadrats to limit biases.

4.2.3. Statistical analyses

Generalized Linear Mixed Models (GLMM, “lme4” package (Bates et al. 2015)) were used to test for differences in overall mean recruitment rates (number of recruits. tile^{-1} ; all coral family categories pooled) among locations (coral reef, port and volcanic lava flow) and depths (15, 45 and 75 m) using a Poisson error family with log link. Fixed factors included location, depth and their interaction. Identity of concrete blocks at each station was set as a random factor (each concrete block is the support for a maximum of eight tiles; see **Figure 4.2**) set as a random factor. Model selection based on Akaike information criterion AIC (Zuur et al. 2009) classed the final models with random effect as better performing for total recruitment rate of Pocilloporidae and “other” recruits. All models were tested for overdispersion and zero-inflation, which was not detected. Model residuals for all models were validated with the “DHARMA” package (Hartig 2022) and hypothesis tests of fixed effects (location and depth) on coral recruitment were calculated as Type II Wald Chisquare (χ^2) tests using the *Anova* function from “car” package. A separate GLMM was conducted adding family as a fixed factor to determine differences in recruitment rate among families. Tukey’s HSD post hoc analyses were conducted using the *emmeans* function package to identify significant differences in recruitment rate among stations.

To visualize dissimilarities in coral recruit assemblages among depths and locations, we used non-metric multidimensional scaling (NMDS, function *metaMDS* within the “vegan”

package (Oksanen et al. 2016)). Dissimilarities between assemblages were computed using the Bray-Curtis dissimilarity index on untransformed coral recruitment rates. We tested for vertical (depths) and horizontal (locations) differences in recruit assemblages using a distance-based permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) performed on pairwise Bray-Curtis dissimilarities in coral recruitment rate. The model was run with 9999 permutations using the R “vegan” package with *vegdist* and *adonis2* functions (Oksanen et al. 2018). Homogeneity of variance was then tested using *betadisper* and *permutest* functions to check for the effect of within-group dispersion (Anderson & Walsh 2013).

A GLMM was also conducted to compare recruitment rate on the different tile surface orientations (top, bottom and sides). This analysis was performed for all recruits (all family categories pooled) and for each main family category separately (Pocilloporidae, Acroporidae, Poritidae and “others”). To evaluate the effects of confamilial corals on recruitment rate, we conducted a GLMM with percent cover at each station for the four main coral family categories as fixed factors and identity of blocks at each station as a random factor. All statistical analyses were conducted using R (R Core Team 2023).

4.3. Results

4.3.1. Coral recruitment rate and composition

Coral recruitment rates varied greatly among depths (GLMM, $\chi^2 = 56.954$, $df = 2$, $p < 0.0001$) and locations (GLMM, $\chi^2 = 21.230$, $df = 2$, $p < 0.0001$), with recruitment constantly higher at 15 m than at mesophotic depths across locations (**Figure 4.3**). Specifically, recruitment rates within each location were significantly higher at 15 m than at mesophotic depths at 45 m (Tukey’s HSD, all $p < 0.05$; **Supplementary Information Table S4.2**), with on average, a recruitment at 15 m was four times higher than at 45 m (**Supplementary Information Figure S4.1**). This decrease in coral recruitment with depth was not consistent among locations (GLMM, $\chi^2 = 14.941$, $df = 4$, $p = 0.0048$). For instance, at the reef, the recruitment rate averaged 76.1 ± 11.1 recruits.m⁻² (1.90 ± 0.28 recruits.tile⁻¹) at 15 m, 17.33 ± 4.57 recruits.m⁻² (0.43 ± 0.11 recruits.tile⁻¹) at 45 m and 27.20 ± 9.44 recruits.m⁻² (0.68 ± 0.24 recruits.tile⁻¹) at 75 m. Over the nine stations, the port had the highest mean recruitment rate at 15 m with 176.7 ± 32.08 recruits.m⁻² (4.42 ± 0.80 recruits.tile⁻¹) as well as the lowest at 75 m with 2.86 ± 1.98 recruits.m⁻² (0.07 ± 0.05 recruits.tile⁻¹). The mean recruitment rate was significantly higher at port at 45 m than at 75 m ($p = 0.019$). Within depths, at both 15 and 45

m, recruitment rates were significantly higher at port than lava flow (**Figure 4.3**; **Supplementary Information Table S4.2**).

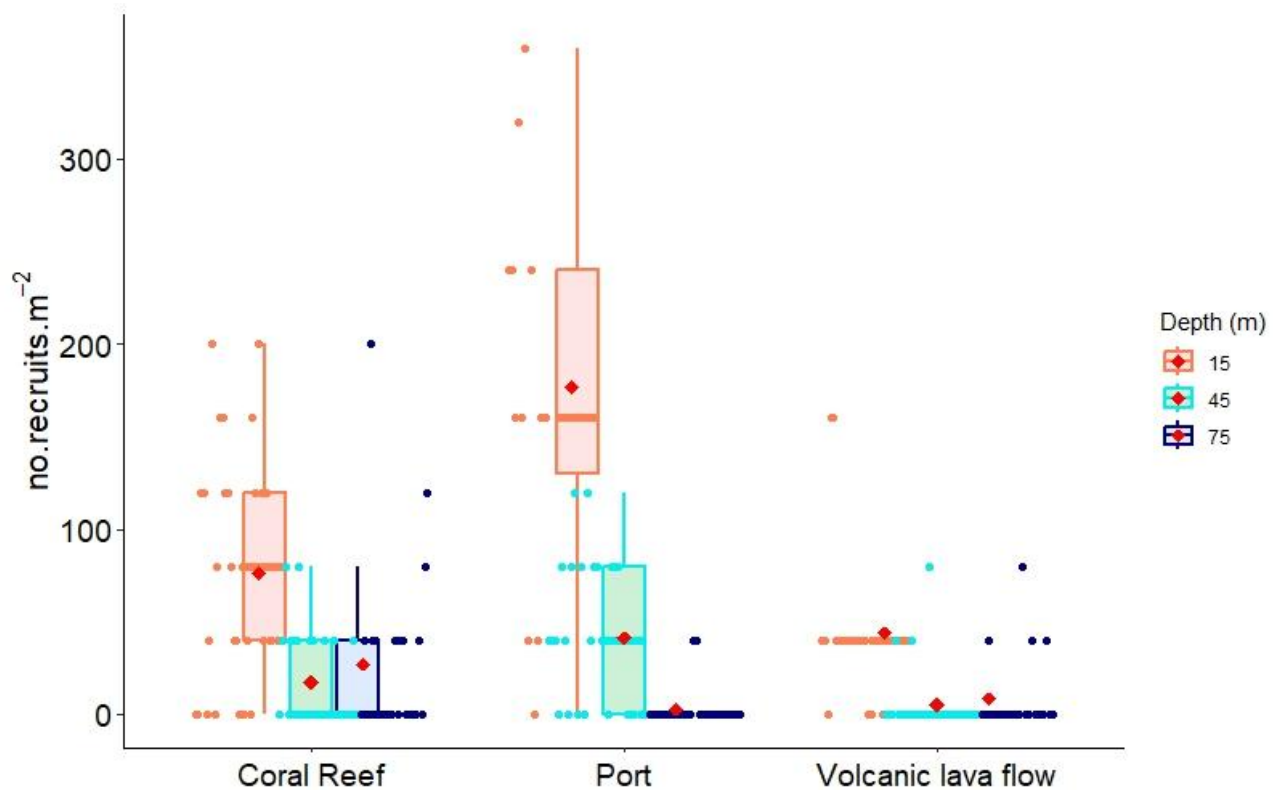


Figure 4.3. Coral recruitment rates (no. recruits. m⁻²; all coral categories pooled) at the nine stations across depths and locations. Box plots show the median, interquartile range and ± 1.5 interquartile range. Dots represent recruitment rates on individual tiles and red diamonds the mean values.

We identified significant differences in coral recruitment based on family category (GLMM, $\chi^2 = 66.94$, $df = 4$, $p < 0.0001$), and a significant interaction between depth and family (GLMM, $\chi^2 = 33.42$, $df = 6$, $p < 0.0001$), but not location (GLMM, $\chi^2 = 5.43$, $df = 6$, $p = 0.49$), indicating that depth effects recruitment differences between family taxa (**Table 4.1**).

Table 4.1. Difference in coral recruitment rates (no.recruits.tile⁻¹). Effects of coral family category (Pocilloporidae, Acroporidae, Poritidae and “others”), depth (15, 45 and 75 m) and location (coral reef, port and lava flow) on recruitment rates. Chis-square-value (χ^2), degrees of freedom (df) and p-value obtained from GLMM model comparisons with ANOVA (type II). Bold p-value indicates a significant effect $p < 0.05$.

Fixed factor	GLMM model comparison ANOVA (type II)		
	χ^2	df	<i>p</i>
Family	66.94	4	< 0.0001
Depth	44.38	2	< 0.0001
Location	20.86	3	0.0001
Family:Depth	33.42	6	< 0.0001
Family:Location	5.43	6	0.490
Depth:Location	14.83	4	0.005

For Pocilloporidae, the recruitment rate was significantly affected by depth (GLMM, $\chi^2 = 68.64$, $df = 2$, $p < 0.0001$) and location (GLMM, $\chi^2 = 15.65$, $df = 2$, $p = 0.0004$). The recruitment rate of Pocilloporidae was highest at 15 m across locations (range: 41.9–146.7 recruits.m⁻² that is 1.04–3.67 recruits.tile⁻¹) while absent at 75 m (**Figure 4.4; Supplementary Information Figure S4.2**). In total, few Acroporidae (five recruits total) and Poritidae (seven recruits total) were recorded. Poritidae were found almost exclusively at 15 m at port and coral reef sites, with only one recorded at port at 45 m. Acroporidae recruits were found almost exclusively at 45 m (one recruit at coral reef and three at port), with one found at 15 m at lava flow. For “others”, recruitment rate varied significantly with depth (GLMM, $\chi^2 = 6.89$, $df = 2$, $p = 0.031$) and we found a significant interaction between depth and location (GLMM, $\chi^2 = 11.83$, $df = 4$, $p = 0.019$) indicating that differences across depth depend upon location. In fact, we found increasing recruitment rate of “others” with depth at coral reef (range: 1.29–25.6 recruits.m⁻² that is 0.03–0.64 recruits.tile⁻¹) and lava flow (range: 0–8.33 recruits.m⁻² that is 0–0.21 recruits.tile⁻¹), with highest values at 75 m depth at these sites, though the overall highest recruitment rate of “others” was 45 m at port (0.55 ± 0.15 recruits.tile⁻¹, representing 21.93 ± 6.11 recruits.m⁻²).

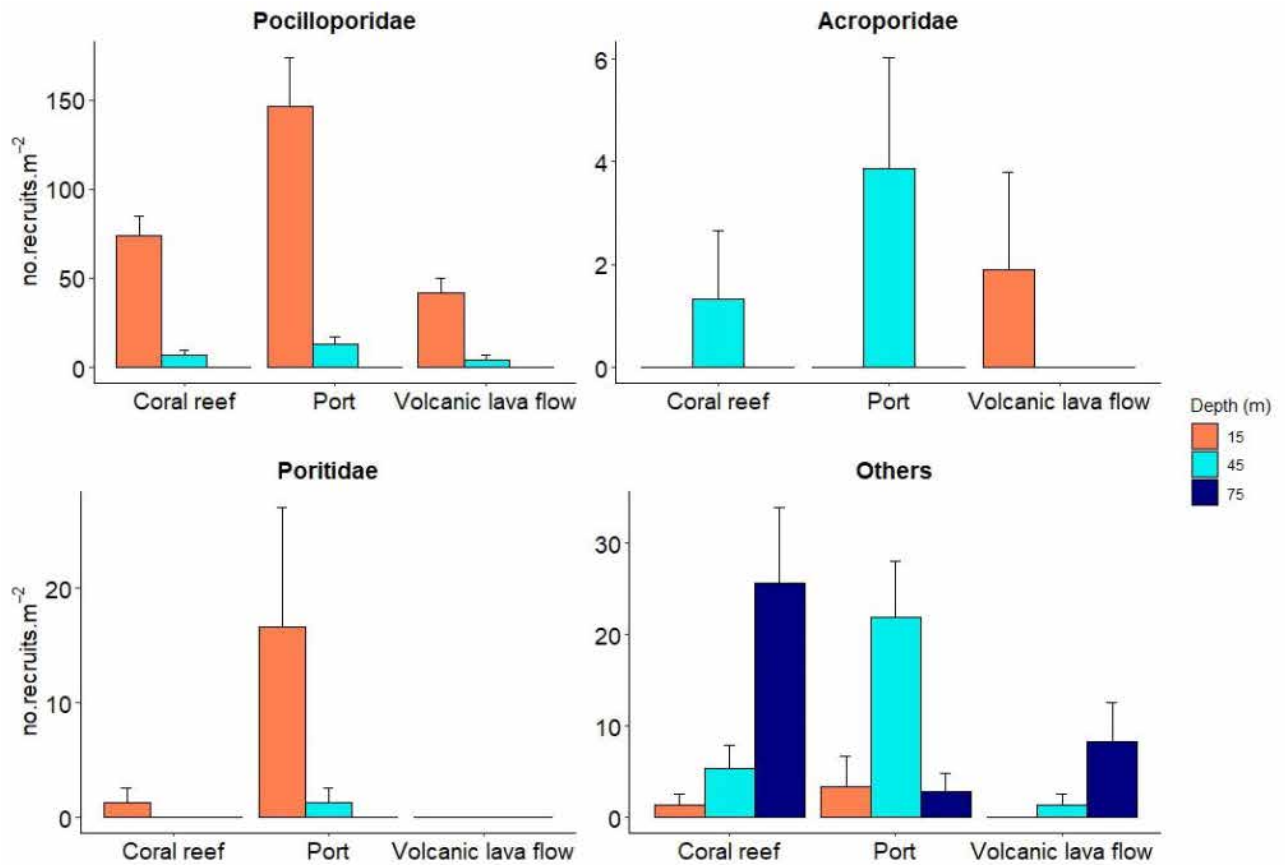


Figure 4.4. Recruitment rates (no. recruits.m⁻²) across depths and locations of Pocilloporidae, Acroporidae, Poritidae and “other” taxa. Error bars represent +SE.

The PERMANOVA showed that recruit assemblage composition varied significantly among depths ($R^2 = 0.47$, pseudo-F = 4.03, $p = 0.01$; *betadisper*, pseudo-F = 0.12, $p = 0.68$) but not locations ($R^2 = 0.05$, pseudo-F = 0.22, $p = 0.98$; *betadisper*, pseudo-F = 0.05, $p = 0.897$). At 15 m, Pocilloporidae dominated recruit assemblages across locations. At 45 m, Pocilloporidae still dominated at lava flow, co-dominated with “others” recruits at coral reef, though “others” dominated assemblages at port. At 75 m, “others” represented 100% of recruits across locations (**Figure 4.5A**). The NMDS represents well the initial Bray-Curtis dissimilarities (stress = 0.05, **Figure 4.5B-C**) and illustrates, in accordance with PERMANOVA results, the distinction among assemblages at different depths along axis 1 (**Figure 4.5B-C**).

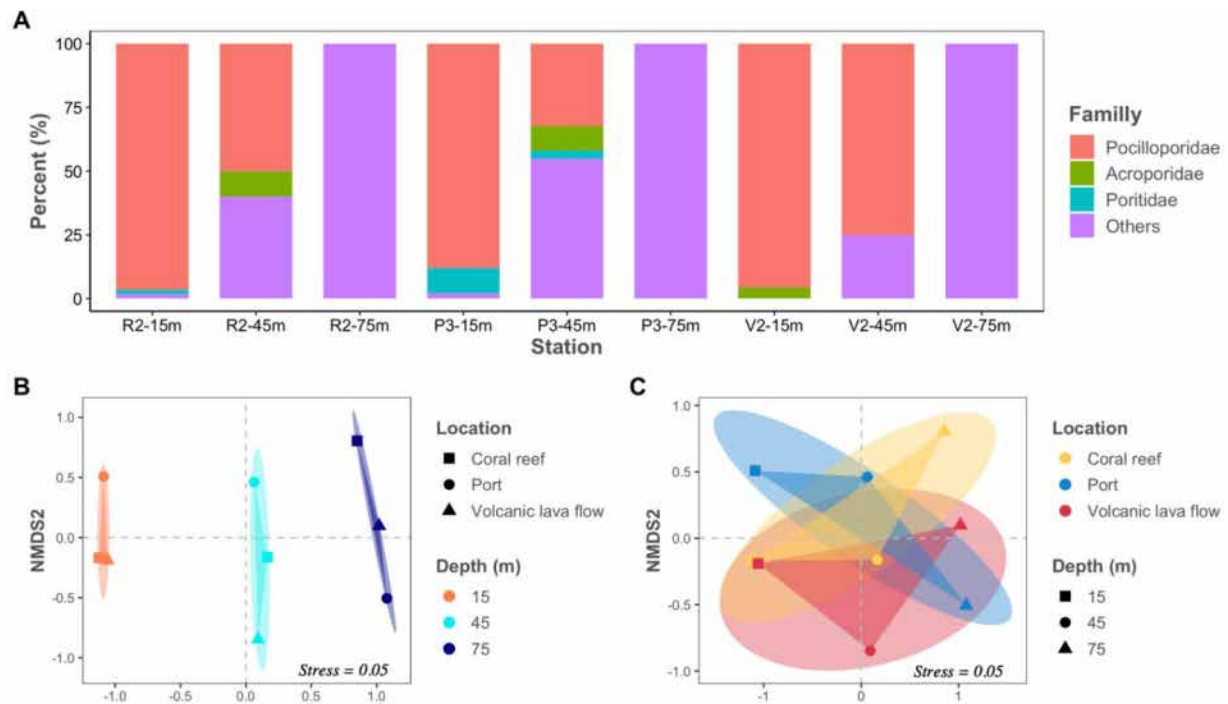


Figure 4.5. Relative proportion (%) of coral recruit family categories across stations (A), and Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of categories density at each station based on untransformed Bray-Curtis dissimilarity matrices (2D, stress = 0.05; B-C). (B) Different symbols represent locations (coral reef, port and volcanic lava flow) with convex hull and ellipse of 95% confidence intervals with centroids as different depths (15, 45, and 75 m). (C) Different symbols represent different depths (15, 45, and 75 m) with convex hull and ellipse of 95% confidence intervals with centroids as different locations.

4.3.2. Surface orientation of recruits

Significant differences in coral recruitment on tile surface orientation were detected (GLMM, $\chi^2 = 51.21$, $df = 2$, $p < 0.0001$), with a significant interaction with depth (GLMM, $\chi^2 = 11.02$, $df = 4$, $p = 0.026$). However, no significant interaction between surface orientation and location was found (GLMM, $\chi^2 = 8.04$, $df = 4$, $p = 0.09$), indicating that coral recruitment on tile surface orientation was affected by depth, independent of location (**Supplementary Information Table S4.3**). At coral reef and port locations, recruit proportion on the top surface increased with depth, while at lava flow this proportion, though dominant, is lower in the mesophotic zone (**Figure 4.6**). Overall, most recruits were recorded on the top surface regardless of depth (**Supplementary Information Figure S4.4**). For Pocilloporidae, most recruits were recorded on the top surface (GLMM, $\chi^2 = 22.44$, $df = 4$, $p = 0.0002$), similar for “others” (GLMM, $\chi^2 = 16.32$, $df = 4$, $p = 0.0026$), except at volcanic lava flow at 45 m where all recruits were recorded on sides (**Supplementary Information Figure S4.4**). Poritidae recruits were all found on the top surface and Acroporidae recruits were recorded mainly on the sides.

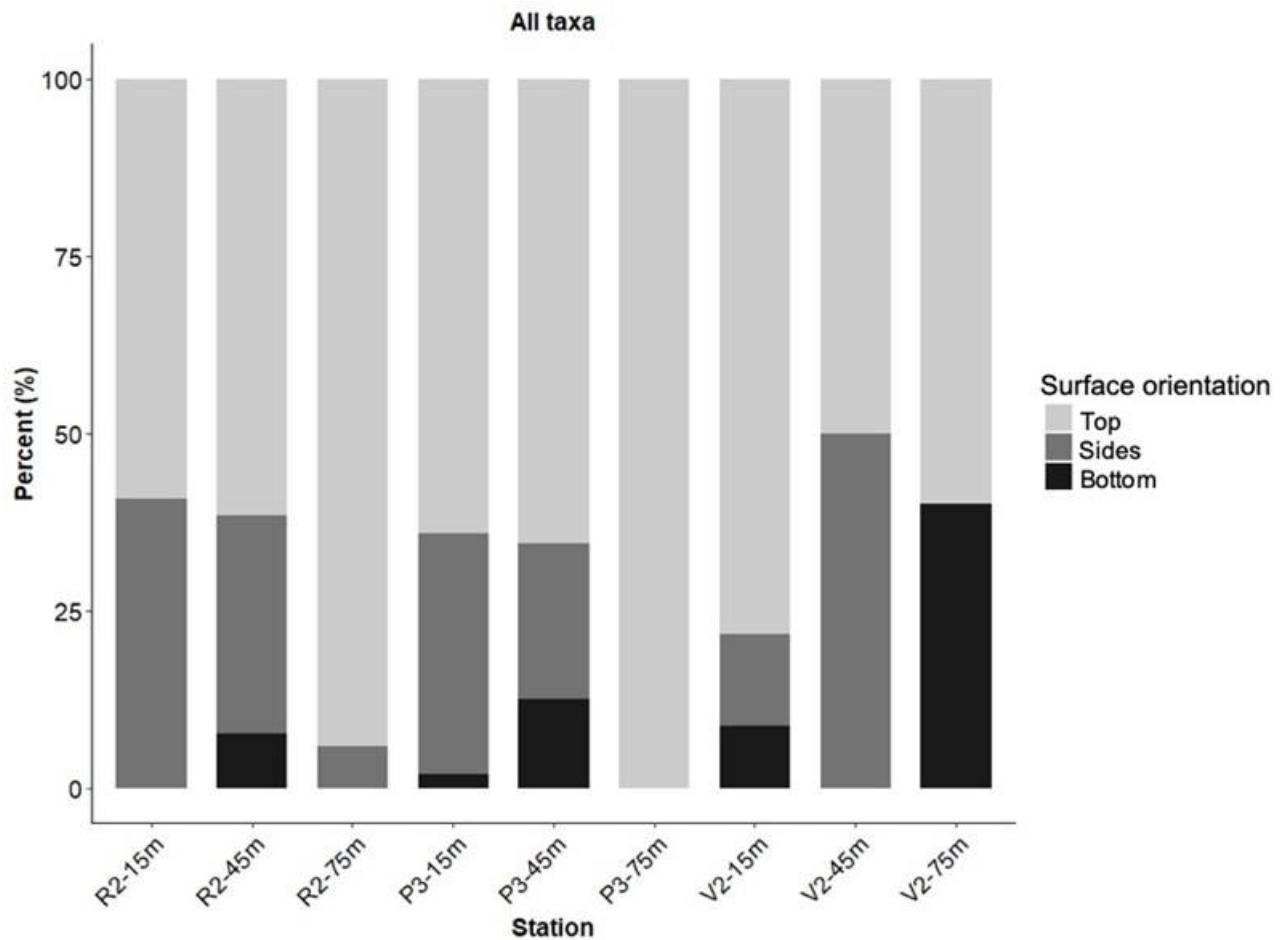


Figure 4.6. Relative proportion (%) of scleractinian coral recruits (all categories pooled) as a function of settlement tile surface orientation (top, sides and bottom) across three locations (coral reef, port and volcanic lava flow), and three depths (15, 45 and 75 m).

4.3.3. Correlation with confamilial adult corals

There was a marked spatial variability of adult coral cover across the nine stations (Figure 4.7; Supplementary Information Figure S4.5), with values ranging from 1.4 to 59.4%.

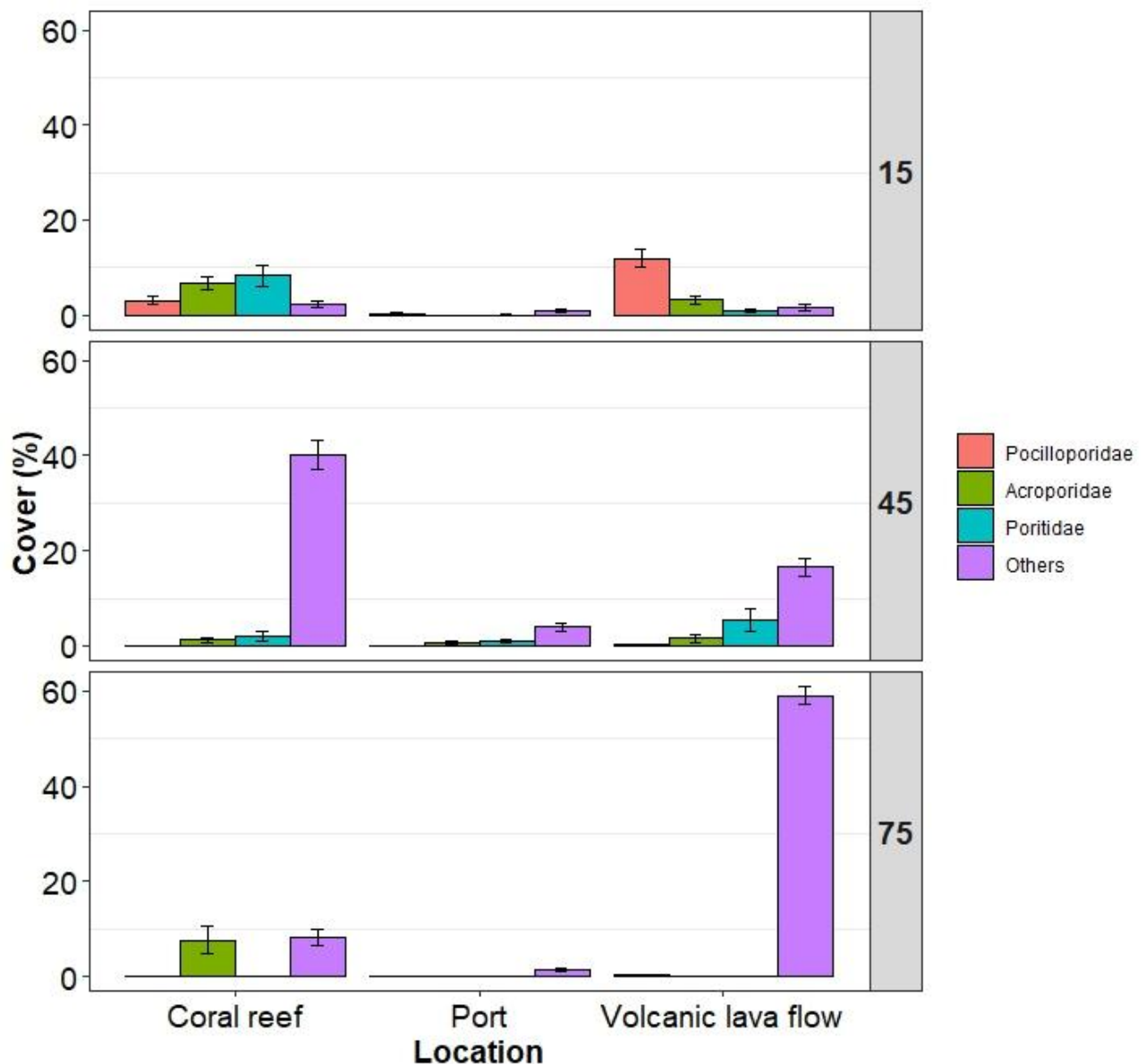


Figure 4.7. Spatial variation in the mean cover (%) of adult coral colonies of the four categories: Pocilloporidae, Acroporidae, Poritidae and “others” across locations (coral reef, port and volcanic lava flow) and depths (15, 45 and 75 m). Error bars represent $\pm$ SE.

Our results from the GLMM underscored that the correlation between the adult coral percent cover (**Figure 4.7**) and recruit numbers from the same family differed across categories, with a significant positive correlation ($p < 0.05$) recorded only for Pocilloporidae (**Supplementary Information Table S4.4**).

4.4. Discussion

This study, the first to assess coral recruitment in the lower mesophotic zone, highlighted a marked heterogeneity in recruitment rate, composition and surface preferences

across locations and depths around Reunion Island. This result is consistent with surveys worldwide that have demonstrated a high degree of spatio-temporal heterogeneity of coral recruitment patterns (Edmunds et al. 2010; Davidson et al. 2019; Edmunds 2023; Guerrini et al. 2020; Adjeroūd et al. 2022; Botosoamananto et al. 2024). Although most recruits were recorded in shallow depths (64.9% of overall recorded recruits, 98.8 recruits.m⁻²), we found evidence of the persistence of this fundamental demographic process at MCEs, even in lower zones at 75 m (upper zone: 23.6%, 21.2 recruits.m⁻²; lower zone: 11.5%, 12.8 recruits.m⁻²). Given the considerable extent of MCEs globally (Harris et al. 2013; Pyle and Copus 2019) and locally (the 30-150 m zone represents nearly 70% of Reunion Island coastal habitats), these results suggest the potential contribution of MCEs, particularly upper mesophotic depths, as a reservoir of young coral colonies that may help shallower depth replenishment.

Recruitment rates recorded at shallow depths (15 m) in this study are of the same order of magnitude as those recorded several years ago in Reunion Island, in both coral reef (48–150 and 20–98 recruits.m⁻² in summer 2015-16 and 2016-17 respectively; Jouval et al. 2019) and volcanic lava flow sites (< 50 recruits.m⁻² at lava flow sites in summer 2016-17 and 2017-18; Jouval et al. 2020). In contrast, coral recruitment rates in shallow reefs in Reunion Island are lower compared to other regions in the western Indian Ocean, such as Madagascar (Botosoamananto et al. 2024), Seychelles (Chong-Seng et al. 2014; Koester et al. 2021), South Africa (Glassom et al. 2006) Mozambique (Sola et al. 2015), Tanzania (Franklin et al. 1998; Nzali et al. 1998) and Kenya (Mangubhai et al. 2017), where rates are typically greater than 150 recruits.m⁻². No information exists on coral recruitment at mesophotic depths in the western Indian Ocean, and as such, direct comparisons are not possible. However, the findings from this study underscore a reduced post-settlement success of coral larvae in the mesophotic zone, highlighting the potential challenges for coral establishment, growth and survival at these depths.

The marked heterogeneity in coral recruitment is also observed at smaller spatial scales, with variability among tile surface orientation. We found most recruits on top exposed surfaces and sides, with increasing proportion of recruits on the top surface with increasing depth. Such a shift in the recruitment orientation from the bottom undersides of surfaces, to the top exposed surfaces with increasing depth is common (Rogers et al. 1984; Babcock and Mundy 1996; Nozawa et al. 2011; Kramer et al. 2019; Adjeroūd et al. 2022), notably at high latitudes (Harriott and Banks 1995; Fairfull and Harriott 1999; Glassom et al. 2006). The higher proportion of coral recruits on exposed top surfaces of tiles at deeper habitats is likely for optimizing light capture and subsequent growth in low light environments (Turner et al. 2018; Doropoulos et al.

2020). The observed shift in coral recruit orientation with increasing depth in our study aligns with findings highlighting the role of light availability in settlement preferences. While recruitment at shallow depths often occurs on the bottom undersides of surfaces likely due to sedimentation on exposed top surfaces (Maida et al. 1994), our results suggest that, in deeper, low-light environments, coral recruits preferentially settle on top surfaces to optimize light capture, supporting the idea that light intensity and spectrum is a key determinant of coral recruitment positioning (Maida et al. 1994; Mundy and Babcock 1998).

The decline of coral recruitment along a broad depth gradient from shallow (15 m) to lower mesophotic depths (75 m) found in this study was consistent across locations with contrasted environmental conditions. This study provides the first insights into coral recruitment beyond 50 m in the lower mesophotic zone. Such lower coral recruitment at mesophotic depths was also recorded in other tropical and sub-tropical regions, in Ningaloo Western Australia (Turner et al. 2018) and US Virgin Islands (Rogers et al. 1984) but not the Red Sea, where recruitment rates in MCEs are similar and even higher at some sites compared to shallow habitats (Kramer et al. 2019; Nativ et al. 2021). These lower recruitment rates in MCEs compared to shallow waters may be attributed to a complex combination of physical and environmental processes (Edmunds 2022) over a broad depth gradient. First, increasing physical constraints that limit coral larval settlement at mesophotic depths (e.g., light, temperature, sedimentation, availability of hard substrate) likely influence settlement. Besides, decreasing photosynthetically active radiation (PAR) with depth was identified as the main driver of variation in community composition in the central Indian Ocean at Egmont Atoll (Diaz et al. 2023a). At Reunion Island, changes in macro-benthic and coral community structure along the depth gradient is also associated with decreased PAR (Hoarau et al. 2024). Hoarau et al. (2024) showed that the 10% and 1% of PAR (i.e., considered respectively as the upper and lower mesophotic zones and regarded as the midpoint and the lower limit of the euphotic zone, where the balance between photosynthesis and respiration is reached) were recorded from 41 m and 82 m depths, respectively across different island's locations, suggesting a substantial correlation between observed pattern of decreased recruitment rate and the decreased light across depths. In the case of autochthone recruitment, lower abundance and reproductive rates of adult corals, or changes of taxa with specific reproductive success with increasing depth, may result in lower recruitment at mesophotic depths. Lastly, changes in biotic interactions including competition with other benthic sessile organisms such as algae (Kuffner et al. 2006; Arnold et al. 2010), sponges (Brandt et al. 2019) and octocorals (Hoarau et al. 2024), or direct/indirect effects of predations such as grazing by fishes and invertebrates (Christiansen et

al. 2009; Davies et al. 2013) along the depth gradient are likely to drive differences between shallow and mesophotic depths.

The results of this study underline a major shift in coral recruit composition with depth. Pocilloporidae recruits largely dominated shallow waters at 15 m (93.2%) (as in Jouval et al. 2019), while “others”, nearly absent at shallow depths (1.5%), represent the entire coral recruit assemblage at 75 m. This dominance of Pocilloporidae in shallow reef habitats has been documented in various Indo-Pacific regions, for instance Singapore (Bauman et al. 2015), Lord Howe, Australia (Cameron and Harrison 2016), Moorea, French Polynesia (Adjeroud et al. 2007), Eilat, Red Sea (Kramer et al. 2019) as well as Seychelles (Chong-Seng et al. 2014; Koester et al. 2021). The upper mesophotic zone (45 m) likely constitutes an “intermediate” zone between shallow and deeper habitats of the lower mesophotic zone, with Pocilloporidae and “others” recruits recorded in nearly equal proportions at 45 m (40% and 48.9% respectively). Such intermediate zones in the upper MCEs, with a combination of “shallow” and “deep” recruits’ assemblages, were also recorded in other coral reefs of Poritidae, “others” and Pocilloporidae, at Eilat in the Red Sea (Kramer et al. 2019) and “others”, Acroporidae and Pocilloporidae in Australia (Turner et al. 2018). The high contribution of Pocilloporidae at shallow depth sites could be related to high cover of Pocillopora, the dominant genus of Pocilloporidae in Reunion Island (Jouval et al. 2020; Hoarau et al. 2024), given the opportunistic nature of Pocillopora. This taxon can colonize new available substrates such as recent lava flow substrates following eruptions (Tomascik et al. 1996; Jouval et al. 2020). At lower mesophotic depths, *Madracis* was the unique Pocilloporidae recorded, found in very low cover. *Madracis* may be considered as a mesophotic depth-specialist scleractinian genus (Hoarau et al. 2024). Similarly, the high contribution of “others” recruits at mesophotic depths may be attributable to high cover of Merulinidae (e.g., *Favites* spp., *Dipsastraea* spp.) and Agaraciidae (e.g., *Pavona* spp., *Leptoseris* spp.) or *Pachyseris* spp. (Hoarau et al. 2021, 2024).

Pocilloporidae recruits were found to be positively correlated only with confamilial adult coral cover, contrary to any other family. This pattern was recently documented in Toliara, Madagascar (Botosoamananto et al. 2024) and underlines heterogeneous recruitment patterns and regulation processes among coral taxa with contrasting life history traits (Harper et al. 2023). Thus, the positive correlation between Pocilloporidae recruits and adult cover supports a stock-recruitment model and/or a recruitment-limitation model for population regulation for this coral family at Reunion Island (Caley et al. 1996; Penin et al. 2007; Adjeroud et al. 2017; Edmunds 2023).

Given the relatively high cover of *Pocillopora* at shallow depths (and relative low cover of *Pocillopora* at mesophotic depths) around Reunion Island (Hoarau et al. 2024) and the relatively high contribution of Pocilloporidae recruits at shallow and upper mesophotic depths, we may hypothesize significant larval movements and population connectivity between shallow and upper mesophotic depths for this family. Upper MCEs may therefore constitute a suitable refuge ground for pocilloporid recruits (Kramer et al. 2019). In addition, for “others”, our findings suggest that upper mesophotic depths could serve as nearby coral larvae sources for lower mesophotic habitats and vice versa. However, lower MCEs are an unlikely source or sink of coral larvae to and from nearby shallow habitats given the distinctness of recruits’ composition and lower recruitment rates. Hence, our results provide some support for the Deep Reef Refuge Hypothesis (DRRH, Glynn 1996; Bongaerts et al. 2010) core hypothesis, i.e., that for some scleractinian corals commonly found in shallow habitats (i.e., Pocilloporidae), upper MCEs might provide an adequate space for larval settlement and coral growth, and may contribute to shallow habitat replenishment (Bongaerts et al. 2010, 2017). However, the distinctness in recruit composition and the lower abundance of coral recruits at lower mesophotic depths suggest that their role in contributing to shallow reef replenishment and recovery following disturbances is elusive. While upper MCEs appear to support population connectivity with shallow reefs for some coral taxa, the potential for deep mesophotic habitats to act as effective larval sources remains uncertain and likely taxon-specific (Bongaerts et al. 2017).

This study provides baseline data on the recruitment rate and composition of scleractinian corals within MCEs in Reunion Island in the southwestern Indian Ocean. Consistent decrease in recruitment and shift in recruitment composition along the depth gradient across island locations indicates that the MCEs of Reunion Island potentially offer a limited refuge for threatened corals of shallow habitats. These results also highlight the uniqueness and distinctness of MCEs, not only in terms of macro-benthic and coral structure (Hoarau et al. 2024), but also through their functioning and the demographic processes of reef-building corals, particularly recruitment, which plays a crucial role in post-disturbance recovery and ecosystem resilience. These depth variations, along with associated factors such as light availability, appear to be the primary drivers of these recruitment patterns. Other biotic factors such as favorable hard substrates for settlement and local coral cover also show correlations with the coral recruitment, suggesting MCEs substantial extent of the reef continuum as significant contributor for the regulation processes of certain coral taxa. Further studies should be conducted over a longer time frame to strengthen the outcomes of the present study and to better

understand recovery capacities of Reunion Island coral reefs. The findings of this study emphasize the distinctness and ecological importance of MCEs and the need to further extend existing MPAs and other conservation actions to MCEs in Reunion Island and worldwide.

4.5. Statements and declarations

Acknowledgements

This study was conducted through the PhD fellowship CIFRE ANRT N°2020/0283, with funding support of Prefecture Réunion (ECOMER program: Mesophotic Coral Ecosystems in Reunion Island), of Labex Corail (RECONNECTION program), and Institut de Recherche pour le Développement (IRD). We would like to thank Stéphanie Sorby, Perrine Mangion, Hendrik Sauvignet, Amanda Lejeune, Juliette Villechanoux, Hélène Magalon, Luc Poirier, Camille Loisil and Patrick Plantard who helped us during the sampling period, and Michel Guillemard and all the staff from TSMOI for their technical support. We also gratefully acknowledge critical comments made by Jane Ballard.

Declarations

This research was conducted under permit authorization DECISION DEAL/SEB/UBIO/2021-67 from the Direction de l'Environnement de l'Aménagement et du Logement, Prefecture Reunion.

Funding

This study was conducted through the PhD fellowship CIFRE ANRT N°2020/0283, with funding support of Prefecture Réunion (ECOMER program: Mesophotic Coral Ecosystems in Reunion Island), of Labex Corail (RECONNECTION program), and IRD.

Author contributions

Conceptualization: Ludovic Hoarau, Lucie Penin and Mehdi Adjeroud; Methodology: Ludovic Hoarau, Lucie Penin and Mehdi Adjeroud; Formal analysis and investigation: Ludovic Hoarau, François Guilhaumon, Sophie Bureau and Lionel Bigot; Writing - original draft preparation: Ludovic Hoarau; Writing - review and editing: all authors; Funding acquisition: Ludovic Hoarau, Priscille Labarrère and Mehdi Adjeroud; Resources: Ludovic Hoarau and Priscille Labarrère; Supervision: Lucie Penin and Mehdi Adjeroud.

4.6. Supplementary Material

Table S4.1. Coral recruitment stations with corresponding concrete blocks and number of tiles retrieved and analyzed in this study. Number of tiles analyzed vary as some were lost or too damaged.

Location	Station	Depth (m)	No. of blocks	No. of tiles analyzed
Coral reef	R2-15	15	4	31
Coral reef	R2-45	45	4	30
Coral reef	R2-75	75	4	25
Port	P3-15	15	2	12
Port	P3-45	45	4	31
Port	P3-75	75	4	28
Volcanic lava flow	V2-15	15	3	21
Volcanic lava flow	V2-45	45	4	31
Volcanic lava flow	V2-75	75	3	24

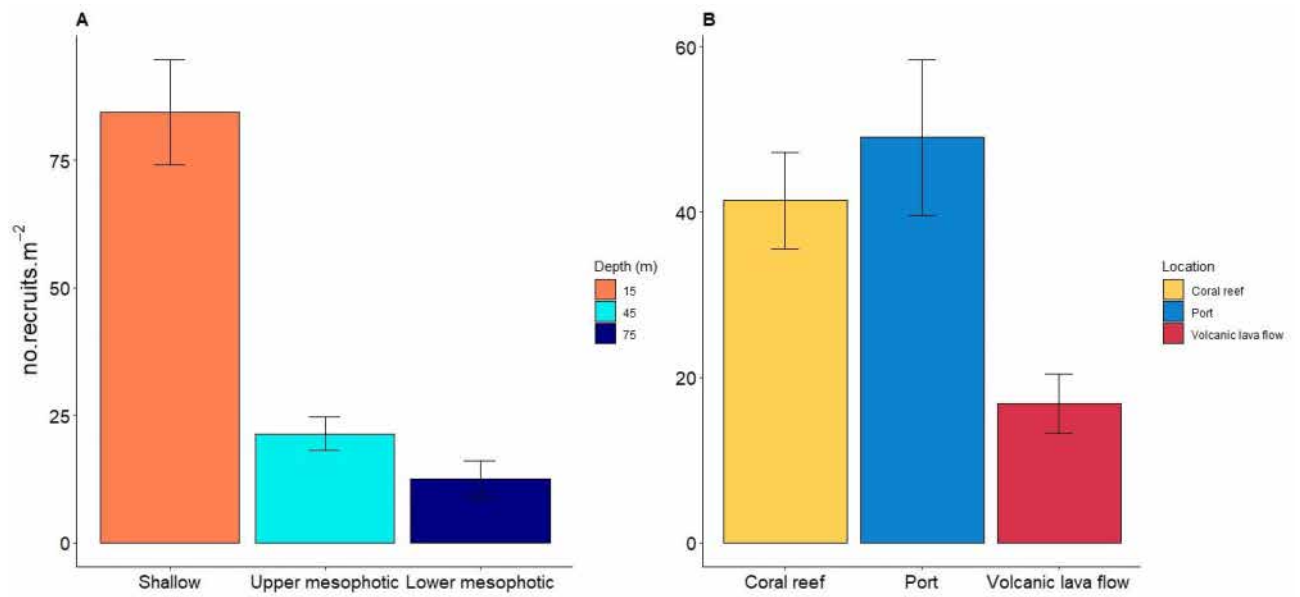


Figure S4.1. Mean recruitment rate (number of recruits.m⁻²) (**A**) across depths (all locations pooled) at shallow (15 m), upper (45 m) and lower mesophotic (75 m) habitats and (**B**) across locations (all depths pooled) at coral reef, port and volcanic lava flow. Error bars represent $\pm$ SE.

Table S4.2. P-values of Tukey's HSD post-hoc tests identifying pairwise differences in coral recruitment rate (no.recruits.tile⁻¹) for all categories combined (Pocilloporidae, Acroporidae, Poritidae, and "others") among all nine stations of the study. Bold p-value indicates significant effect ($p < 0.05$).

Depth (m)	Location (Site)	Emmean	SE	df	asympt.LCL	asympt.UCL
15	Volcanic lava flow (V2)	0.0192	0.295	Inf	-0.559	0.597
45	Volcanic lava flow (V2)	-2.1087	0.532	Inf	-3.151	-1.067
75	Volcanic lava flow (V2)	-1.6189	0.491	Inf	-2.581	-0.657
15	Port (P3)	1.3159	0.257	Inf	0.812	1.820
45	Port (P3)	-0.0740	0.255	Inf	-0.575	0.427
75	Port (P3)	-2.6966	0.730	Inf	-4.127	-1.266
15	Coral reef (R2)	0.6150	0.217	Inf	0.190	1.040
45	Coral reef (R2)	-1.1839	0.369	Inf	-1.907	-0.461
75	Coral reef (R2)	-0.4935	0.308	Inf	-1.097	0.110
Contrast		Estimate	SE	z.ratio	p	
V2-15 - V2-45		2.1279	0.605	3.516	0.0130	
V2-15 - V2-75		1.6381	0.571	2.871	0.0957	
V2-15 - P3-15		-1.2967	0.388	-3.342	0.0235	
V2-15 - P3-45		0.0932	0.386	0.241	1.0000	
V2-15 - P3-75		2.7159	0.785	3.460	0.0158	
V2-15 - R2-15		-0.5958	0.365	-1.633	0.7868	
V2-15 - R2-45		1.2031	0.467	2.574	0.1975	
V2-15 - R2-75		0.5127	0.423	1.213	0.9540	
V2-45 - V2-75		-0.4898	0.721	-0.679	0.9990	
V2-45 - P3-15		-3.4246	0.588	-5.827	<.0001	
V2-45 - P3-45		-2.0347	0.586	-3.471	0.0153	
V2-45 - P3-75		0.5879	0.901	0.653	0.9993	
V2-45 - R2-15		-2.7237	0.573	-4.752	0.0001	
V2-45 - R2-45		-0.9248	0.642	-1.440	0.8826	
V2-45 - R2-75		-1.6152	0.611	-2.643	0.1690	
V2-75 - P3-15		-2.9348	0.552	-5.317	<.0001	
V2-75 - P3-45		-1.5450	0.551	-2.806	0.1136	
V2-75 - P3-75		1.0777	0.878	1.228	0.9506	
V2-75 - R2-15		-2.2340	0.536	-4.170	0.0010	
V2-75 - R2-45		-0.4350	0.611	-0.712	0.9986	
V2-75 - R2-75		-1.1254	0.577	-1.951	0.5783	
P3-15 - P3-45		1.3898	0.358	3.882	0.0033	
P3-15 - P3-75		4.0125	0.772	5.200	<.0001	
P3-15 - R2-15		0.7008	0.335	2.092	0.4790	
P3-15 - R2-45		2.4997	0.445	5.623	<.0001	
P3-15 - R2-75		1.8094	0.397	4.553	0.0002	
P3-45 - P3-75		2.6227	0.771	3.403	0.0192	
P3-45 - R2-15		-0.6890	0.333	-2.066	0.4966	
P3-45 - R2-45		1.1099	0.442	2.509	0.2274	
P3-45 - R2-75		0.4195	0.395	1.061	0.9796	
P3-75 - R2-15		-3.3117	0.761	-4.354	0.0005	
P3-75 - R2-45		-1.5128	0.814	-1.858	0.6429	
P3-75 - R2-75		-2.2031	0.790	-2.790	0.1182	
R2-15 - R2-45		1.7989	0.426	4.221	0.0008	
R2-15 - R2-75		1.1085	0.375	2.955	0.0762	
R2-45 - R2-75		-0.6904	0.475	-1.453	0.8768	

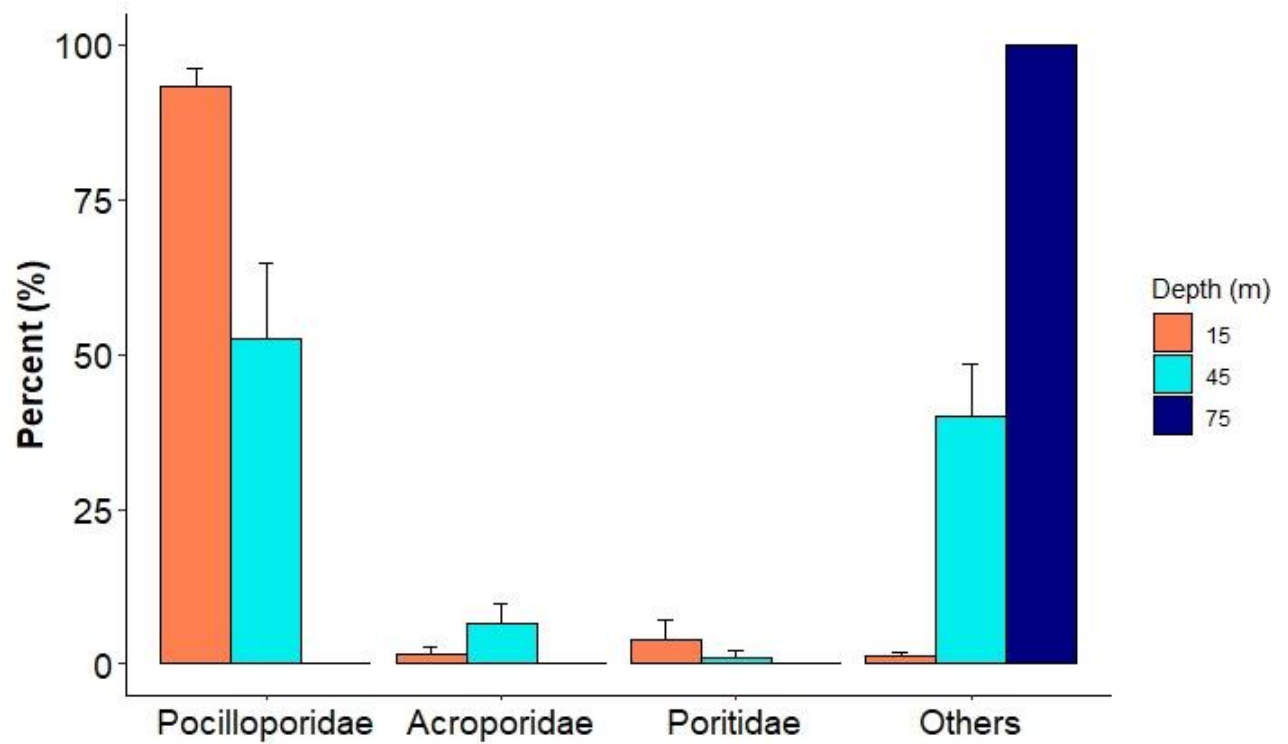


Figure S4.2. Relative proportion (%) of dominant scleractinian coral recruit categories (all locations pooled) at shallow, upper mesophotic and lower mesophotic depths. Error bars represent +SE.

Table S4.3. Difference in coral recruitment rates (no.recruits.tile⁻¹). Effects of surface orientation of tiles (upper, sides, lower), depth (15, 45, and 75 m) and location (coral reef, port and volcanic lava flow) on recruitment rates. Chis-square-value (χ^2), degrees of freedom (df) and p-value obtained from GLMM model comparisons with ANOVA (type II). Bold p-value indicates a significant effect ($p < 0.05$).

Fixed factor	GLMM model comparison ANOVA (type II)		
	χ^2	df	<i>p</i>
Orientation	51.21	2	< 0.0001
Depth	49.74	2	< 0.0001
Location	18.51	2	< 0.0001
Orientation:Depth	11.02	4	0.0263
Orientation:Location	8.04	4	0.0902
Depth:Location	16.15	4	0.0028

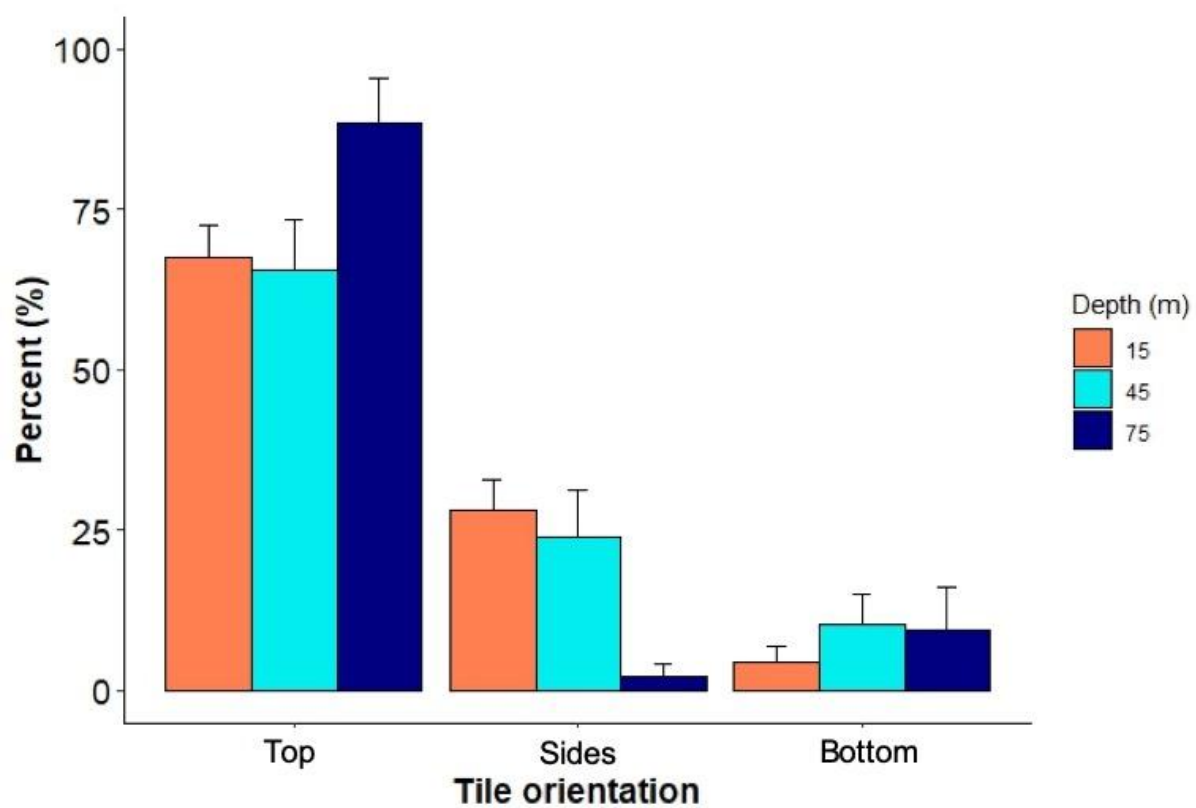


Figure S4.3. Relative proportion (%) of coral recruits (all categories pooled) as a function of tile surface orientation (top, sides, and bottom) the three depths 15, 45, and 75 m (all locations pooled). Errors bars represent +SE.

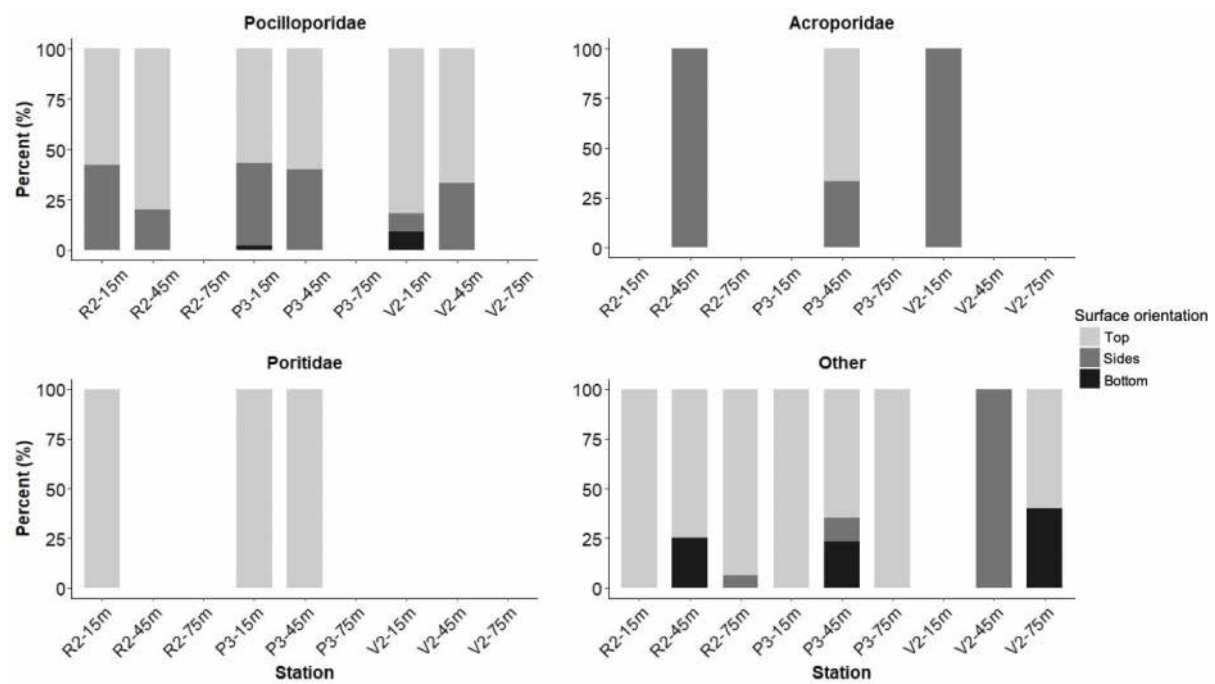


Figure S4.4. Relative proportion (%) of coral recruits of Pocilloporidae, Acroporidae, Poritidae and “other” as a function of tile surface orientation (top, sides, and bottom) at the nine stations at coral reef (R2), port (P3) and volcanic lava flow (V2) across depth (15, 45, and 75 m).

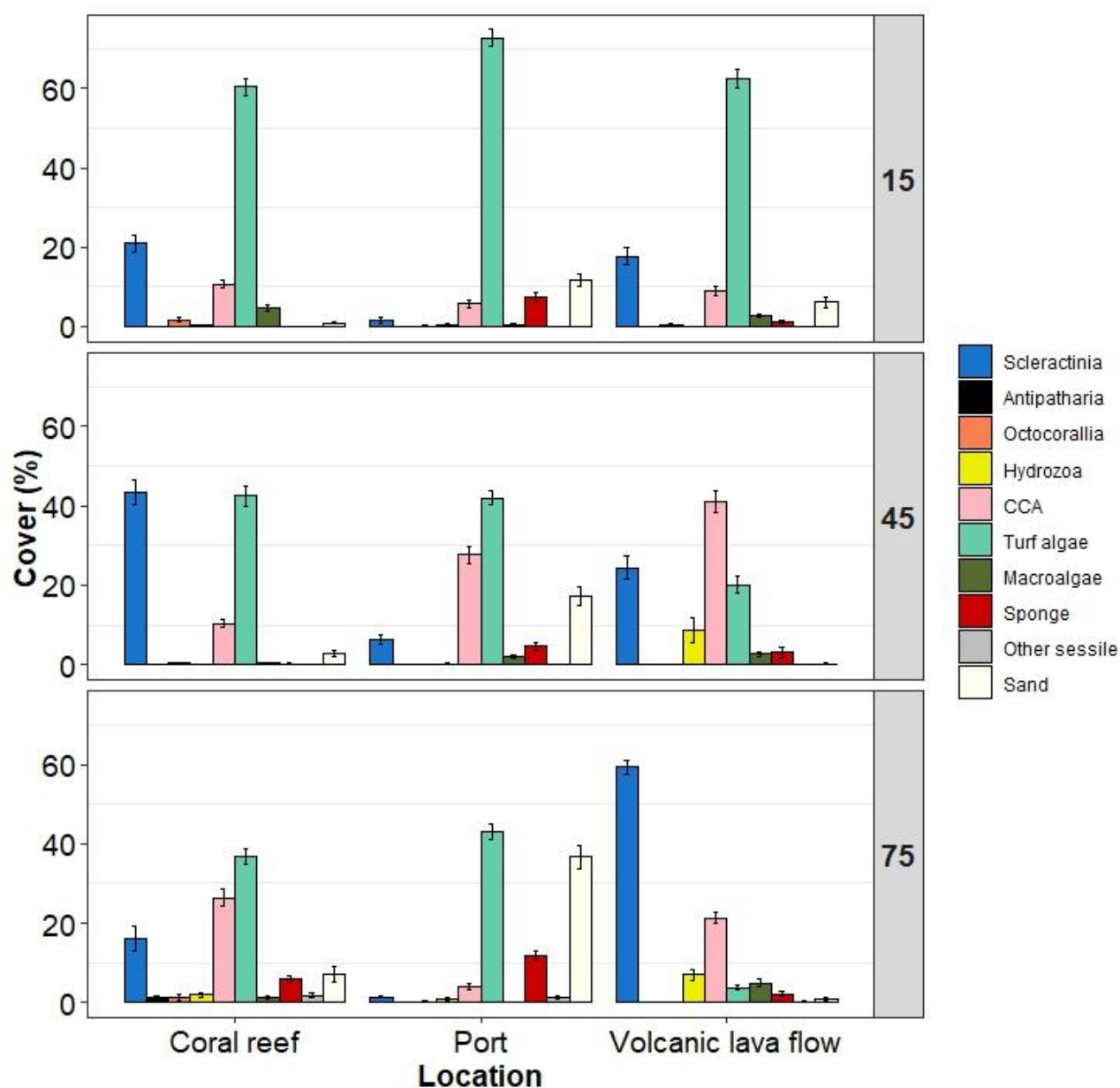


Figure S4.5. Spatial variation in the cover (%) of scleractinians, octocorals, antipatharians, hydrozoans, crustose coralline algae (CCA), turf algae, macroalgae, sponges, other sessile organisms (primarily bryozoans, ascidians and foraminifers) and sand across locations (coral reef, port and volcanic lava flow) and depths (15, 45 and 75 m). Error bars represent $\pm$ SE.

Table S4.4. Summary of mean effects of confamilial coral cover on the coral recruitment rate for the four coral family categories (**A**, Pocilloporidae, **B**, Acroporidae, **C**, Poritidae and **D**, “others”) using summary of generalized linear mixed model (GLMM) with Poisson error distribution of residuals. E: Estimate. CI: 95% Confidence Interval. Bold p-value indicates significant effect ($p < 0.05$).

A. Pocilloporidae

		Pocilloporidae recruits		
<i>Predictors</i>	<i>Estimate</i>	<i>Standard Error</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	-2.36	0.53	-3.39 – -1.33	< 0.0001
Pocilloporidae cover	0.25	0.11	0.05 – 0.46	0.016

B. Acroporidae

		Acroporidae recruits		
<i>Predictors</i>	<i>Estimate</i>	<i>Standard Error</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	-4.34	1.28	-6.85 – -1.84	< 0.001
Acroporidae cover	-0.22	0.29	-0.79 – 0.35	0.445

C. Poritidae

		Poritidae recruits		
<i>Predictors</i>	<i>Estimate</i>	<i>Standard Error</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	-7.75	2.60	-12.85 – -2.65	< 0.01
Poritidae cover	-0.02	0.36	-0.73 – 0.69	0.946

D. Others

		Other recruits		
<i>Predictors</i>	<i>Estimate</i>	<i>Standard Error</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	-2.81	0.61	-4.02 – -1.61	< 0.0001
Others cover	0.01	0.02	-0.03 – 0.05	0.643

Chapitre 5

Structure génétique verticale et horizontale des
coraux scléractiniaires généralistes de profondeur :
exemples du genre *Pocillopora* et *Pachyseris*



© Hendrik Sauvignat et Ludovic Hoarau

5.1. Partie 1 : *Pocillopora*

Résumé

Au cours des dernières décennies, les récifs coralliens euphotiques peu profonds ont été soumis à des perturbations de plus en plus sévères, entraînant leur dégradation et posant des risques significatifs pour leur survie à l'échelle mondiale. L'hypothèse du refuge des récifs profonds (DRRH) propose que les récifs coralliens profonds, c'est-à-dire les écosystèmes coralliens mésophotiques (ECMs ; 30–150 m), pourraient être protégés de ces perturbations et fournir des larves aux récifs moins profonds, représentant ainsi une source génétique pour la recolonisation des habitats dégradés. En se concentrant sur le genre corallien *Pocillopora* à La Réunion dans le sud-ouest de l'océan Indien, notre objectif était d'identifier les espèces échantillonnées, de déterminer la structure génétique des populations au sein de chaque espèce pour déterminer le potentiel de connectivité verticale et horizontale en profondeur, et de tester l'applicabilité de la DRRH aux récifs coralliens de La Réunion. Nous avons utilisé 13 loci microsatellites pour évaluer la structure génétique des populations de *Pocillopora* échantillonnées le long d'un gradient de profondeur (à 15, 30 et 45 m de profondeur) sur trois sites (récif corallien, port et coulée de lave volcanique) autour de l'île. Parmi les 288 colonies échantillonnées, quatre espèces ont été identifiées, mais une seule espèce (*P. aff. verrucosa*) a été trouvée en nombre suffisant à toutes les profondeurs. Les populations de *P. aff. verrucosa* n'ont montré aucune preuve de structure génétique basée sur les sites ou les profondeurs, mettant en évidence une connectivité verticale et horizontale substantielle en profondeur. Nous soutenons donc que les populations peu profondes de *P. aff. verrucosa* pourraient bénéficier des larves produites par les ECMs à La Réunion, suggérant ainsi que les ECMs peuvent servir de refuge reproductif potentiel pour cette espèce. Des études supplémentaires sont nécessaires pour confirmer ces résultats en ciblant d'autres espèces de coraux scléractiniaires ainsi que d'autres régions.

Exploring genetic structure in *Pocillopora* populations along a depth gradient in Reunion Island (southwestern Indian Ocean): an assessment of the ‘deep reef refuge’ hypothesis

Jeanne Guibert^{1#*}, Aurélien Fajeau^{1#}, Ludovic Hoarau^{1,2}, Mehdi Adjeroud^{3,4,5}, Lucie Penin^{1,4}, Nicolas Oury^{1,6§}, Hélène Magalon^{1,4,§}

¹ UMR ENTROPIE (Université de La Réunion, IRD, IFREMER, Université de Nouvelle-Calédonie, CNRS), Université de La Réunion, Saint-Denis, La Réunion, France.

² Grand Port Maritime De La Réunion, Le Port, La Réunion, France.

³ UMR ENTROPIE (IRD, Université de La Réunion, IFREMER, Université de Nouvelle-Calédonie, CNRS), Université de Perpignan Via Domitia, Perpignan, France.

⁴ Laboratoire d’Excellence CORAIL, France.

⁵ PSL Université Paris, UAR 3278 CRIOBE – EPHE – UPVD – CNRS, Perpignan, France

⁶ present address: KAUST Red Sea Research Center and Marine Science Program, Biological and Environmental Science and Engineering Division (BESE), King Abdullah University of Science and Technology (KAUST), Thuwal, Saudi Arabia.

#Jeanne Guibert and Aurélien Fajeau shared co-first authorship.

§Nicolas Oury and Hélène Magalon shared co-last authorship.

Soumis à *Coral Reefs*

Guibert J, Fajeau A, Hoarau L, Adjeroud M, Penin L, Oury N, Magalon H (2025) Exploring genetic structure in *Pocillopora* populations along a depth gradient in Reunion Island (southwestern Indian Ocean): an assessment of the ‘deep reef refuge’ hypothesis.

Abstract

Over the past few decades, shallow-water coral reefs have faced increasingly severe disturbances, leading to their degradation and posing significant risks to their survival globally. The ‘Deep Reef Refuge Hypothesis’ (DRRH) postulates that deep coral reefs, that is mesophotic coral ecosystems (MCEs), may be protected from these disturbances and could provide larvae to shallower reefs, therefore representing a genetic source for recolonising degraded shallow habitats. Focusing on the coral genus *Pocillopora* in Reunion Island (southwestern Indian Ocean), we aimed to (1) identify the species sampled, (2) determine the population structure within each species to seek for evidence of vertical and horizontal connectivity in depth, and (3) test whether the DRRH may apply to Reunion Island’s coral reefs. We used 13 microsatellite loci to assess the genetic structure in *Pocillopora* populations sampled along a depth gradient (at 15, 30 and 45 m depth) on three locations (at coral reef, port and volcanic lava flow) around the island. Among the 288 colonies sampled, four species were identified but only one species (i.e. *P. aff. verrucosa*) was found in sufficient number at all depths. *P. aff. verrucosa* populations showed no evidence of genetic structure based on sites or depths highlighting substantial vertical and horizontal connectivity in depth. We argue that shallow populations of *P. aff. verrucosa* could benefit from the larvae produced by MCEs in Reunion Island, therefore implying that MCEs can serve as a potential reproductive refuge for this species. Additional studies are needed to confirm these results in targeting other reef-building species and regions.

Keywords: Species delimitation, vertical connectivity, Mesophotic Coral Ecosystems, Deep Reef Refuge Hypothesis, *Pocillopora*, Reunion Island.

5.1.1. Introduction

Shallow-water coral reefs are vulnerable ecosystems facing numerous natural and anthropogenic disturbances (El-Naggar 2020). While these disturbances are often treated separately, those that are considered ‘natural’ may be accentuated by anthropogenic activities (Paine et al. 1998; Nyström et al. 2000; Smith et al. 2019). For instance, global warming, mainly driven by human activities, induces warmer and more acidic seawater causing coral bleaching (Pandolfi et al. 2011; Hughes et al. 2017), and has been responsible for the significant increase in mortality events in reefs worldwide over the past decades (Hoegh-Guldberg 1999; Hoegh-Guldberg et al. 2007). Global change is as well predicted to intensify tropical cyclones (Emanuel 2005; Knutson et al. 2010, 2020), which also greatly affect coral colonies by accelerating their degradation and leading to losses of fish and other fauna that need corals for shelter or food (Cheal et al. 2017).

The question of how coral populations can recover and repopulate after critical events has raised considerable concern. Several researchers have suggested that potential answers may lie in deeper habitats, specifically in mesophotic coral ecosystems (MCEs; Glynn et al. 1996; Bongaerts et al. 2010; Hinderstein et al. 2010). MCEs are characterized by the presence of light-dependent corals, algae and other non-light-dependent communities such as sponges that are typically found at depths starting at 30–40 m and extending to over 150 m in tropical and subtropical regions (Hinderstein et al. 2010; Loya et al. 2019). MCEs represent around 80% of potential coral reef habitats worldwide and are among the most biologically diverse, yet least protected ecosystems in the global ocean (Pyle & Copus 2019). Compared to shallow reefs, very little is known about MCEs, even though they are an increasingly popular research topic (Pyle & Copus 2019; Loya et al. 2019; Soares et al. 2020).

Several studies have shown that MCEs, extending to at least 60 meters depth, should be regarded as a transition zone or an extension of the adjacent shallow coral ecosystems. These deeper reefs share similar biological and chemical conditions with shallow reefs and exhibit some overlap in species composition, while also supporting depth-specialist species not found in shallower waters (Lesser et al. 2009; Hinderstein et al. 2010; Slattery et al. 2011; Kahng et al. 2014; Hoarau et al. 2021). Indeed, using a prediction model based on an extensive literature review, Laverick et al. (2018) have shown that 57% (95% CI: [42%, 71%]) of shallow scleractinian taxa are found on MCEs. In Reunion Island, a majority of observed scleractinian genera (58%) have a large depth distribution extending from 15 m down to 60 m depths (Hoarau et al. *in revision*).

Compared to shallow coral ecosystems, MCEs were once thought to be less susceptible to major disturbances (e.g. thermal bleaching events, cyclones), though this view is now subject to reconsideration. They would be more protected from temperature- and light-induced coral bleaching events as well as from storms and the loss of major herbivores (Hughes & Tanner 2000; Feingold 2001; Glynn et al. 2001; Bongaerts et al. 2010; Van Oppen et al. 2011). However, even if mesophotic reefs may be able to withstand these disturbances, they are by no means immune (Frade et al. 2018; Rocha et al. 2018; Smith et al. 2016). Stresses affecting MCEs may include impacts from invasive species, damages from crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci*), cold-water intrusions, increased prevalence of disease outbreaks, catastrophic sedimentations or even physical damages from human activities such as subsea cable installation, vessel anchoring, plastic and fishing debris deposits and mining (Blyth-Skyrme et al. 2013; Rocha et al. 2018; Smith et al. 2019; Soares et al. 2019, 2020; Andradi-Brown 2019; Pinheiro et al. 2023).

Given that MCEs may be less affected by disturbances than shallow reefs and share similar communities, they are hypothesized to function as ecological refuges for depth generalist species (Bongaerts et al. 2010). This hypothesis, referred to as the ‘Deep Reef Refuges/Refugia’ Hypothesis (DRRH), states that deeper reef areas (1) are protected or dampened from disturbances that affect shallower reefs and (2) can provide a viable reproductive source for shallow reef areas following disturbance (Bongaerts et al. 2010, 2017). In other words, MCEs may provide larvae to some shallow-water species, therefore serving as reservoirs of species that can repopulate shallow reefs affected by disturbances (Hinderstein et al. 2010). Indeed, vertical connectivity between shallow and mesophotic depths may allow shallow reefs to recover as long as deeper populations are reproductively active (Bongaerts et al. 2017; Laverick et al. 2018). However, vertical genetic connectivity, which measures the effective dispersal along the depth gradient, is a requirement for the success of the DRRH and coral population persistence (Bongaerts et al. 2017; Bongaerts & Smith 2019). The effectiveness of vertical connectivity in corals can be affected by life history traits, including fecundity, reproductive mode, and recruitment (Holstein et al. 2015; Lesser et al. 2018).

Many studies were conducted on horizontal connectivity for the past 30 years in reef building corals, but vertical connectivity began to be studied only a decade ago and not across a wide range of scleractinian corals. In addition, there were discrepancies on the genetic structures associated with depth (Brazeau et al. 2013; Serrano et al. 2016; Bongaerts et al. 2017; De Palmas et al. 2021). A variety of studies have shown that vertical genetic connectivity, as for horizontal connectivity, must be considered taxon- and location-specific (Kahng et al. 2014;

Bongaerts & Smith 2019; Pyle & Copus 2019). Therefore, the DRRH is unlikely to apply broadly at a community level, as it is relevant only to depth-generalist species specifically to those that freely exchange recruits across different depths (Bongaerts & Smith 2019). In the southwestern Indian Ocean, studies evaluating vertical connectivity across a shallow-mesophotic gradient are still inexistent.

This study focuses on the coral genus *Pocillopora* at Reunion Island, an abundant and dominant shallow scleractinian coral (Jouval et al. 2020; Hoarau et al. *in revision*) and, at a larger scale, is a main component of the Indo-Pacific coral reefs (Benzoni et al. 2003). Reunion Island is a volcanic island of the Mascarene Islands, an ecoregion of the southwestern Indian Ocean categorized as ‘critically endangered’, with the highest levels of risk of coral reef ecosystems collapses in the region (Obura et al. 2022). *Pocillopora* corals have been intensively studied over the last decades and although this genus is mainly abundant at shallow depths (Madin et al. 2016), colonies may be found at various depths from the surface to about a hundred meters depth. For example, *P. verrucosa* was found at 48 m and 54 m at its maximum depth in the western Australia and in the tropical northwestern Pacific respectively, while *P. meandrina* was found at 110 m depth in the northeast Pacific (Carpenter et al. 2008; Muir & Pichon 2019). *Pocillopora* display morphological plasticity in their skeletal macro- and micro-structure (Soto et al. 2018; Oury et al. 2023b). The primary environmental drivers of this morphological variability are light and water movements which co-vary with depth (Todd 2008; Kenkel & Matz 2016; Soto et al. 2018). At greater depths, with lower light levels, colony shapes become even more variable, regardless of whether the colonies are from the same species or not, making identification challenging. Therefore, to accurately capture biodiversity patterns, sampling must be stratified by depth rather than be conducted horizontally across sites. The sampling design should also address morphological plasticity by avoiding reliance on morphological traits alone for identifying genetically and ecologically distinct species (Gélin et al. 2017b).

Previous studies on integrative taxonomy (Gélin et al. 2017b; Oury et al. 2023b) allowed to delimit several species hypotheses among the *Pocillopora* genus in Reunion Island: *P. effusa*, *P. acuta*, *P. aff. meandrina*, *P. grandis*, *P. aff. verrucosa* and *P. villosa nomen nudum* (corresponding respectively to a Secondary Species Hypothesis [SSH, *sensu* Gélin et al. 2017b]: SSH01, SSH05c, SSH09a, SSH09c, SSH13a and SSH13b). *P. aff. meandrina* and *P. aff. verrucosa* presented the highest densities on the outer reef and volcanic slopes (Jouval et al. 2020).

On this basis, we aimed to test whether the DRRH applies to any of these *Pocillopora* species of Reunion Island’s coral reefs by assessing the genetic structure in populations sampled

along a depth gradient (at 15, 30 and 45 m depth) on three outer locations around the island. To this purpose, we identified the species sampled at the different depths and determined the population structure within each species to seek evidence of vertical and horizontal connectivity across depth. Therefore, we provide new insights into the DRRH to enrich our understanding of the functional role of MCEs as a potential refuge and genetic source for shallow-water reefs recolonization which may help at improving resilient-based management strategies.

5.1.2. Materials and methods

5.1.2.1. Sampling and genotyping

The sampling of *Pocillopora* colonies was conducted between October 2021 and April 2022 at Reunion Island (southwestern Indian Ocean, 700 km eastward Madagascar; **Figure 5.1.1**). We targeted two *Pocillopora* morpho-species (*P. aff. meandrina* and *P. aff. verrucosa*) that were haphazardly sampled (branch tips), by scuba diving, at three different sites: coral reef, the main harbour vicinity hereafter called “port”, and volcanic lava flow. These sites (or locations) featured different disturbance exposures and representative of the island’s contrasted geomorphologies (**Figure 5.1.1**). Coral fragments were collected randomly, with a distance of 5 m between samples to minimize sampling clones. Each sample consisted of a 2–3 cm fragment from the peripheral portion of the colony, collected with a bone cutter and preserved in absolute ethanol. Across each of the three locations, three stations were selected, each corresponding to one depth: shallow, intermediate and mesophotic depths (i.e. 15, 30 and 45 m depths respectively; **Table 5.1.1**). Station codes are abbreviated as follows: the first letter represents the locations (R: Coral Reef, P: Port and V: Volcanic lava flow) and the numbers specify the sampling depth.

In G  lin et al. (2017b), Primary Species Hypotheses (PSHs, *sensu* G  lin et al. 2017b) recovered by Bayesian clustering analyses were designated as Secondary Species Hypotheses (SSHs), keeping the same identification number as PSHs (Schlick-Steiner et al. 2009). They were subsequently designated as Genomic Species Hypotheses (GSHs) when recovered by genomic analyses (Oury et al. 2023b). Here, species hypotheses were designated as SSHs, the same nomenclature of G  lin et al. (2017b) and subsequent papers (G  lin et al. 2017a, 2018a, 2018b; Oury et al. 2020, 2021, 2022, 2023a, 2023b) regarding that no genomic analyses were performed.

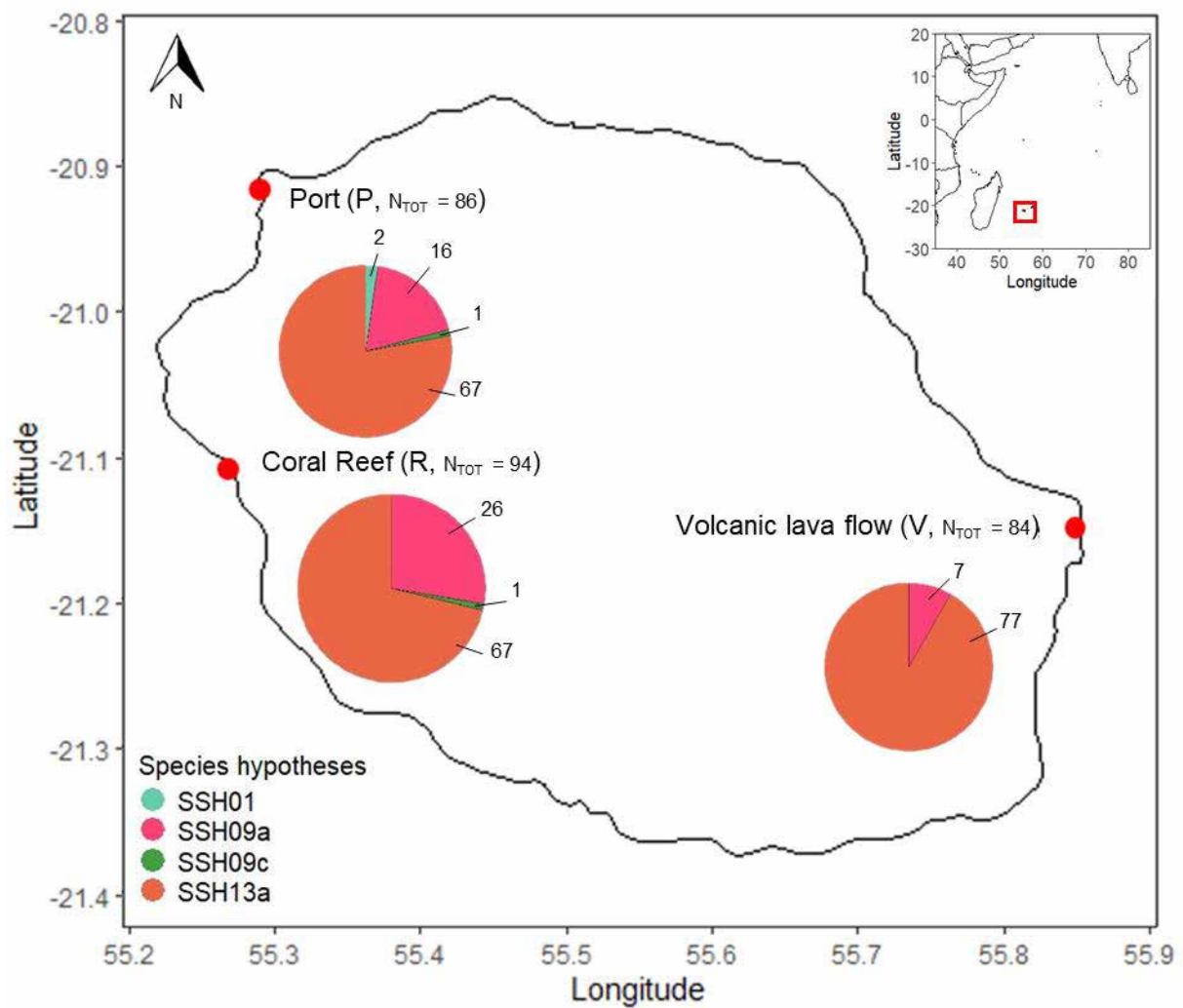


Figure 5.1.1. Map of Reunion Island in the southwestern Indian Ocean with the three sampling locations: Coral Reef (R), Port (P) and Volcanic lava flow (V), and the proportion of each species hypotheses of *Pocillopora* colonies sampled. The size of circles is proportional to the total number of sampled colonies per location (N_{TOT}).

Table 5.1.1. Sampling of *Pocillopora* colonies around Reunion Island. For each site are indicated, the depth at which the samples were collected along with the associated station's name and GPS coordinates (WGS84), the total number of sampled colonies (N_{tot}), the number of sampled colonies per Secondary Species Hypothesis (SSH): SSH01, SSH09a, SSH09c and SSH13a, and the number of sampled colonies not assigned to a SSH ($P < 0.75$, N_{NI}).

Site	Depth (m)	Station	Longitude	Latitude	N_{tot}	SSH 13a	SSH 09a	SSH 09c	SSH 01	N_{NI}
Port	15	P15	55.28216°E	20.92643°S	48	18	15	1	2	12
Port	30	P30	55.31017°E	20.92553°S	32	29				3
Port	45	P45	55.31044°E	20.92509°S	22	20	1			1
Coral Reef	15	R15	55.25688°E	21.12380°S	48	24	23	1		0
Coral Reef	30	R30	55.25539°E	21.12564°S	23	21	1			1
Coral Reef	45	R45	55.27905°E	21.17432°S	24	22	2			0
Volcanic lava flow	15	V15	55.83678°E	21.16208°S	29	27				2
Volcanic lava flow	30	V30	55.83853°E	21.15957°S	30	21	6			3
Volcanic lava flow	45	V45	55.83905°E	21.15813°S	32	29	1			2
N_{tot}					288	211	49	2	2	24

DNA was extracted using DNeasy Blood & Tissue kit (QiagenTM). Colonies were genotyped using 13 microsatellite loci (as in G  lin et al. 2017b; **Supplementary Information Table S5.1.1**). PCR products were then analysed using an ABI 3730 XL genetic analyzer (Applied Biosystems) at the Plateforme Gentyane (INRAE, Clermont-Ferrand, France) and allelic sizes were determined with GENEMAPPER 4.0 (Applied Biosystems) using an internal size standard (Genescan LIZ-500, Applied Biosystems). Loci showing ambiguous peak profiles were processed again in simplex and if remaining ambiguous, designated as missing data. Then, linkage disequilibrium was tested for each pair of loci in each population with 10^3 iterations, using GENEPOP 4.7.0 (Rousset 2017). Finally, null alleles were assessed with MICRO-CHECKER 2.2.3 (Van Oosterhout et al. 2004).

5.1.2.2. Species identification

The percentage of missing data ($\%NA$) was determined for each locus. Colonies presenting missing data for at least five over the 13 loci were not considered for further analyses. To test for clonality, the occurrence of identical multi-locus genotypes (MLGs) was assessed with GENCLONE 2.0 (Arnaud-Haond & Belkhir 2007). One representative of each MLG found was kept for further analyses.

As in Oury et al. (2020, 2022), colonies were identified *a posteriori* of sampling and *a priori* of connectivity analyses using assignment tests performed with STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al. 2000). Identifications were performed by compiling all the genotypes we aimed to identify with 892 genotypes from G  lin et al. (2017b) that corresponded to colonies from various SSHs already identified (and whose ORF has been sequenced), thus acting as references. Five iterations of STRUCTURE were run at $K = 12$ (this value was found to retrieve the main SSHs in G  lin et al. 2017b), with the same parameters as in G  lin et al. (2017b). Consequently, each colony was assigned to the SSH it belonged to, based on the known SSHs of the reference colonies.

Then, a population was defined as all the colonies assigned to a given SSH with a probability ≥ 0.75 , sampled at the same station (i.e. same site and depth).

5.1.2.3. Genetic diversity and connectivity

For the following analyses, only the populations with $N \geq 15$ and present at all depths were considered, i.e. only populations from SSH13a (indeed, the other species were found only at 15 m depth or in insufficient number at the other depths; see Results section Genetic diversity was assessed for each population: $\%NA$, Ar (allelic richness) were estimated with the package ‘hierfstat’ (Goudet 2005) with R 4.3.3 (Jombart 2008, R Core Team 2024), while Na (number of alleles), H_O (observed heterozygosity), H_E (expected heterozygosity), and F_{IS} (inbreeding coefficient) were estimated with GENETIX 4.05.2 (Belkhir et al. 2004).

As a first level of structuring can hide a second one (see G  lin et al. 2018a, 2018b; Oury et al. 2020, 2021), assignment tests were run again with STRUCTURE 2.3.4 on SSH13a to seek for potential substructuring of the species into clusters. After an initial burn-in of 10^5 generations, five iterations of 500,000 MCMC generations were run for each K , varying from $K = 2$ to $K = 5$. Results were combined and processed with CLUMPAK (Kopelman et al. 2015). A DAPC (Discriminant Analysis of Principal Components) was also performed with the packages ‘adegenet’ and ‘ggplot2’ (Jombart 2008), to confirm results from STRUCTURE.

Finally, F_{ST} between each pair of populations were estimated, using GENEPOP 4.7.0 (Rousset 2017).

5.1.3. Results

5.1.3.1. *Pocillopora* species identification and distribution along depth

A total of 288 *Pocillopora* colonies were sampled across the different stations (from 15 to 45 m; **Table 5.1.1**). Missing data proportion was high (12.3%) so only samples successfully genotyped for at least eight loci were kept, resulting in 264 colonies and reducing missing data to 4.7%. Each locus was polymorphic with between seven alleles for Pd2-001 and 21 alleles for Pd13. All MLGs were unique, showing no evidence of clonality. Regarding linkage disequilibrium, only 48 pairwise tests over 858 (5.6%) were significant ($P < 0.05$). Furthermore, no scoring error nor large allele dropout were found for any locus. Despite the presence of null alleles for five of the 13 loci (Pd3-004, Pd3-008, Pd13, Pd4 and PV7), as for the previous studies all loci were kept in order to maintain statistical power, robustness of results, and to facilitate the comparison with these previous studies (Gélin et al. 2017b, 2018a, 2018b; Oury et al. 2021, 2022, 2023a, 2023b).

Assignment tests allowed us to molecularly identify four species hypotheses: SSH01, SSH09a, SSH09c and SSH13a, consistent with previous findings (Gélin et al. 2017b). Of the 264 colonies, 211 were assigned to SSH13a (*P. aff. verrucosa*), 49 to SSH09a (*P. aff. meandrina*), 2 to SSH01 (*P. effusa*) and 2 to SSH09c (*P. grandis*) (**Table 5.1.1**; **Supplementary Information Figures S5.1.1 and S5.1.2a**).

The colonies of SSH01 and SSH09c were only found at 15 m depth. Only 11 out of 49 SSH09a colonies were retrieved deeper than the shallow zone with seven and four colonies in the intermediate (30 m) and the mesophotic (45 m) zones respectively (**Table 5.1.1**). Conversely, SSH13a colonies were present in the same proportions along the entire depth gradient. Therefore, vertical connectivity could only be addressed for the 211 colonies of SSH13a. Other species hypotheses were excluded of the further analyses. Populations with $N > 15$ were hereafter designated by their station name (e.g. R15 for population of SSH13a at coral reef at 15 m depth; **Table 5.1.2**).

5.1.3.2. Allelic diversity

For SSH13a, the percentage of missing data (%NA) was variable among populations with the lowest value at 2.20% for V30 and the highest at 6.96% for R30, and a mean value of $4.49\% \pm$

0.51%. The mean number of alleles per locus (N_a) varied from 5.70 for P45 to 6.62 for V45, with a mean value ($\pm$ standard-error) of 6.16 ± 0.12 . The values for the allelic richness were similar to N_a for each population with a mean value of 6.0 ± 0.1 . H_O varied from 0.431 for V45 to 0.516 for P15 and H_E varied from 0.615 for P45 to 0.668 for P30, R30 and V15. The mean value of observed heterozygosity (0.475) was lower than the mean value of expected heterozygosity (0.654). Moreover, F_{IS} varied from 0.245*** for P15 to 0.341*** for V45 with a mean value of 0.296 ± 0.01 and no significant difference between mean F_{IS} at 15, 30 and 45 m was found (Kruskal-Wallis test; $P < 0.05$), highlighting a heterozygote deficiency among all sites and depths (**Table 5.1.2**).

Table 5.1.2. Summary statistics of *Pocillopora* aff. *verrucosa* (SSH13a) populations. N: number of colonies sampled; %NA: percentage of missing data; N_a : mean number of alleles; Ar : mean allelic richness; H_O : observed heterozygosity; H_E : expected heterozygosity; F_{IS} : mean inbreeding coefficient. Stars *** indicates p-values < 0.001 .

Sites and Depth	N	%NA	N_a	Ar	H_O	H_E	F_{IS}
P15	18	5.56	5.8	5.9	0.516	0.658	0.245***
P30	29	5.84	6.2	6.1	0.475	0.668	0.306***
P45	20	3.46	5.7	5.7	0.433	0.615	0.321***
R15	24	3.53	5.8	5.5	0.477	0.666	0.304***
R30	21	6.96	6.1	6.1	0.484	0.668	0.300***
R45	22	5.24	6.2	6.2	0.503	0.649	0.249***
V15	27	3.13	6.5	6.2	0.496	0.668	0.276***
V30	21	2.20	6.5	6.2	0.462	0.663	0.325***
V45	29	4.51	6.6	6.3	0.431	0.639	0.341***

5.1.3.3. Genetic structuring and connectivity

STRUCTURE assignment tests on SSH13a showed no clear differentiation between populations whatever K considered, whether it is according to the sampling site for a given depth (horizontal connectivity) or the sampling depth for a given site (vertical connectivity; **Figure 5.1.2**; **Supplementary Information Figure S5.1.3**). This result was confirmed by the DAPC (**Figure 5.1.2**) and all F_{ST} were non-significantly different from zero suggesting no further genetic partitioning (**Supplementary Information Table S5.1.2**). All colonies thus belong to a single cluster.

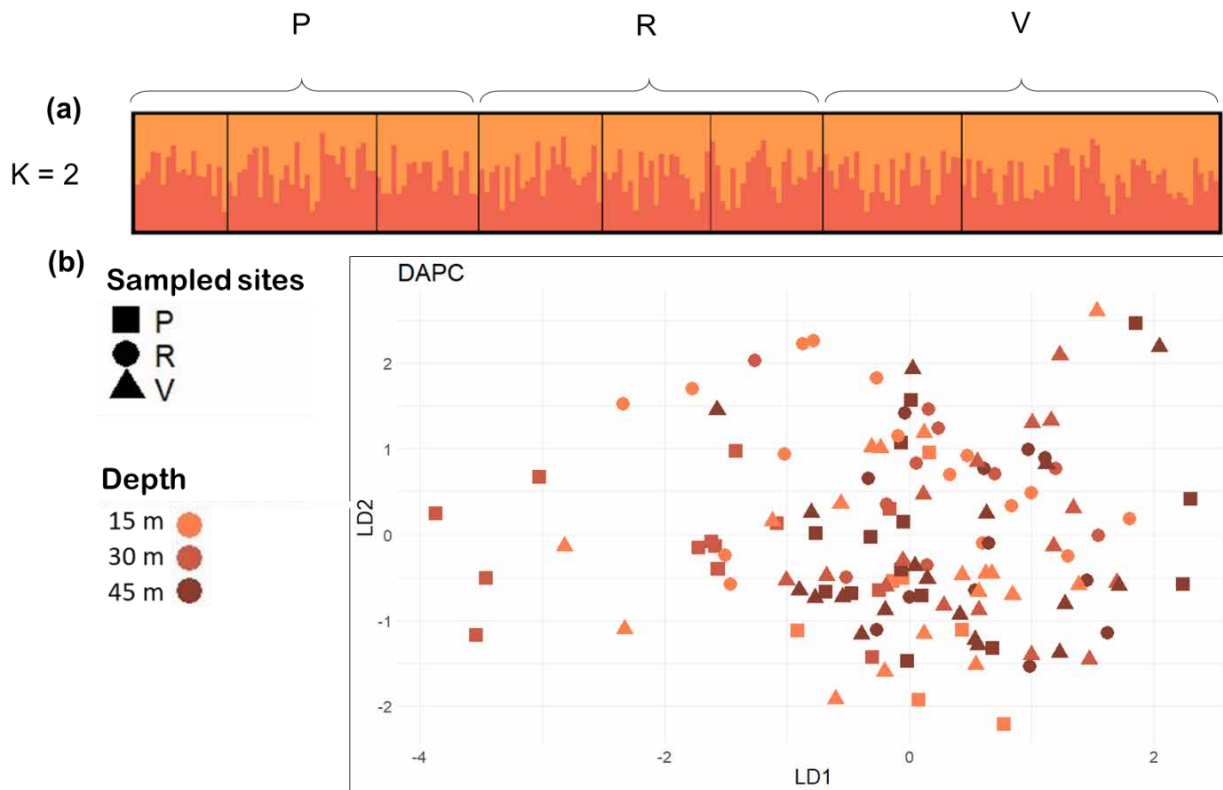


Figure 5.1.2 Results of assignment tests for *Pocillopora* aff. *verrucosa* (Secondary Species Hypothesis SSH13a) N = 211 colonies with (a) STRUCTURE assignments plot (assignment probability ≥ 0.75) for K = 2 and (b) Discriminant Analysis of Principal Components (DAPC). In (a), each individual is represented by a single vertical line split into K colored segments. In (b), each shape represents a sampling site and the color gradient indicates depth (from lightest ‘15 m’ to darkest ‘45 m’).

5.1.4. Discussion

Pocillopora colonies originating from three sites and three depths were genotyped at 13 microsatellite loci to evaluate genetic structure and differentiation, and to estimate vertical (across depths) and horizontal (between sites) genetic connectivity at the scale of Reunion Island. Overall, *P. aff. verrucosa* exhibits no genetic structure and a low level of genetic differentiation. Pairwise F_{ST} values were low supporting high genetic connectivity across depths and between sites and the lack of clustering indicates that *P. verrucosa* specimens were collected from a single, well-mixed population unit. Our findings highlight that from a genetic connectivity perspective, there is substantial evidence supporting the high refuge potential of these depth generalist *P. verrucosa* populations. Mesophotic coral ecosystems around Reunion Island could therefore serve as an ecological refuge against disturbances for several other depth-generalist coral species inhabiting the Mascarene Archipelago (i.e. Reunion Island, Mauritius and Rodrigues islands).

5.1.4.1. Species distribution along depth

Results confirmed that four species could be found among the *Pocillopora* genus in Reunion Island's outer reefs and non-habitat reef locations (i.e. port and volcanic lava flow). The species present in high density at each sampling depth being SSH13a: *P. aff. verrucosa*. SSH13a colonies showed strong morphological plasticity with depth, confirming that molecular identification is a requirement especially for studies on deeper coral colonies (see **Supplementary Information Figure S5.1.2**).

Regarding SSH09a (*P. aff. meandrina*), very few colonies were retrieved in the deeper zones (30–45 m). This species seems to be restricted to shallow waters in agreement with other studies (Dai & Horng 2009; De Palmas et al. 2018). Nevertheless, Increased sampling effort could provide more information to confirm or refute this assumption.

SSH01 and SSH09c remain very rare as already noticed, and may be confounded with the two other species (SSH09a and SSH13c). Noteworthy, none of their colonies were sampled in intermediate and mesophotic depths (i.e. 30 and 45 m). Thus, *P. aff. verrucosa* SSH13a can be considered a depth-generalist for which DRRH may be applicable, unlike the other species sampled and identified, which were present in lower densities at intermediate and mesophotic depths.

5.1.4.2. Genetic connectivity across depths and horizontal depth variations

Pocillopora. aff. verrucosa (SSH13a) was found at each depth sampled. Assignment tests and F_{ST} did not show any evidence of structuring either between sites nor depths, emphasizing a high vertical connectivity over a depth gradient (15 to 45 m) and horizontal connectivity in depth. The heterozygote deficit, even at depth, is likely due to inbreeding, as observed in shallower populations in the Ligurian sea (Italy) and the marine protected areas of South Africa and Mozambique (Costantini et al. 2007; Ridgway et al. 2008). This conclusion is reinforced by the absence of asexual reproduction, as no clones were identified. The absence of differences between the F_{IS} of shallow and deeper populations further underlines this vertical connectivity.

Previous studies on vertical connectivity in coral populations have shown contrasting results. Van Oppen et al. (2011) found connectivity across depth ranges at certain sites for *Seriatopora hystrix* but lacked evidence of dispersal from deep slope to shallow habitats at other sites, inferring that the recovery of shallow habitats from deeper waters was highly unlikely. In addition, Hoarau et al. (2021) showed that the lower mesophotic zone (> 75 m) at volcanic lava

flow in Reunion Island hosts a distinct and unique coral community. Lesser et al. (2018) concluded that lower mesophotic reefs are unique and are improbable sources of propagules for helping the restoration of shallow coral reefs communities, particularly for sessile taxa like scleractinian corals. On the other hand, De Palmas et al. (2018, 2021) found high levels of connectivity within *P. verrucosa* among sites and depths in Ludao (Taiwan) and therefore concluded that MCEs could act as a source of propagules for nearby shallow-water ecosystems. Furthermore, Studivan & Voss (2018) concluded that their findings provided evidence to support the role of MCEs in the Gulf of Mexico as a potential refugia for *Montastrea cavernosa*. Indeed, they found vertical connectivity within a single site, but also horizontal connectivity of MCEs to distant populations.

Vertical connectivity is therefore very likely to be species-specific but also site-specific as Serrano et al. (2014) found regional differences for this connectivity within *M. cavernosa*. Our results showed that *P. aff. verrucosa* is distributed along a depth gradient meaning that there is an overlap between shallow and deeper reefs and a strong vertical connectivity. This connectivity could be explained by the broadcast spawning of *P. aff. verrucosa*, which allows larval dispersal and gene flow over a large scale (Ayre et al. 1997; Wilson & Harrison 1998) in addition to the absence of oceanic barrier.

Even though horizontal connectivity between shallow reefs is well-documented (Ridgway et al. 2008; Paz-García et al. 2012; Gélín et al. 2018a, 2018b; Oury et al. 2021), we found that this connectivity was also high among mesophotic SSH13a populations of different sites. The same results were found by Serrano et al. (2016) who studied the brooding coral *Porites astreoides* in Florida, Bermuda, and the U.S. Virgin Islands, and by De Palmas et al. (2021) who focused on *Pocillopora verrucosa* in Taiwan both using microsatellite markers. The mesophotic ecosystem could therefore act as a refuge for other species found in deeper ecosystems and may allow a better genetic diversity and an avoidance of inbreeding.

5.1.4.3. Evaluation of the ‘deep reef refuge’ hypothesis

We therefore argue that *P. aff. verrucosa* could indeed benefit from the larval source that Reunion Island’s reefs may provide both for shallow and mesophotic ecosystems. Reunion Island’s reefs are subject to many threats and having a back-up source of propagules to replenish shallow or mesophotic reefs following a major hydrodynamical disturbance (such as tropical cyclones Firinga in 1989, Bejisa in 2014 or Belal in 2024) could be a significant help for their resilience. However, in line with the conclusions of Soares et al. (2020), the presence of this

species in both shallow and mesophotic reefs, along with its vertical connectivity, does not necessarily indicate that MCEs act as refuges for the entire reef ecosystem across the depth gradient. Instead, these findings suggest that MCEs may function as refuges specifically for this species and may not work for other coral species (e.g. Bongaerts et al. 2010, 2017).

While utilizing propagule sources from mesophotic reefs can help to cope with disturbances, it also facilitates the increase of genetic diversity thereby enhancing resistance and resilience to disturbances (Bongaerts & Smith 2019). Indeed, increased dispersal may spur adaptation through increased genetic diversity and may also raise the likelihood of range expansions (Bashevkin et al. 2020).

Complementary studies need to be conducted to further confirm the fact that deeper populations could consistently serve as reservoirs for shallow ones. Further research should focus on the synchronization of the reproduction period and on the *Symbiodinium* dispersal because a limited range in symbionts will in turn limit recruitment and post-settlement survival (Bongaerts et al. 2010). In light of our results, *P. aff. meandrina* may be a species that cannot benefit from the DRRH regarding that it does not appear to be a depth-generalist across all regions.

5.1.4.4. Conclusions

This study confirmed that the most found species of *Pocillopora* at Reunion Island's contrasted geomorphological and environmental locations are *P. aff. meandrina* (SSH09a) and *P. aff. verrucosa* (SSH13a). While *P. aff. verrucosa* can be found up to at least 45 m, *P. aff. meandrina* seems to be restricted to shallow habitats (almost not found under 15 m). *Pocillopora aff. verrucosa* displays a strong vertical connectivity and horizontal connectivity in depth. Larval dispersal along with abundant colonies in the mesophotic reefs may be the reason for this connectivity and allows us to think that the potential decrease of shallow *P. aff. verrucosa* colonies could be compensated by these deeper reservoirs. Therefore, our results add further arguments in favour of the mesophotic reefs acting as refuges for shallow reefs. However, the DRRH depends on several factors like the taxon and the location considered, so complementary studies need to be achieved to confirm it. Increased conservation efforts need to be directed towards MCEs as they are very important both to maintain other MCEs and shallow reefs. Protecting these ecosystems would contribute to the preservation of significant reef-building components of both shallow and deeper reefs, such as *Pocillopora*.

5.1.5. Statements and declarations

Acknowledgments

We gratefully thank the Plateforme Gentyane of the Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement (INRAE, Clermont-Ferrand, France) for sequencing. Jeanne Guibert was financially supported by PhD contracts from the Doctoral School of Reunion Island University. Ludovic Hoarau was supported by a PhD fellowship CIFRE ANRT N°2020/0283, with funding support of Prefecture Réunion (ECOMER program: Mesophotic Coral Ecosystems in Reunion Island), of Labex Corail (RECONNECTION program), and Institut de Recherche pour le Développement (IRD). We would like to deeply thank Sophie Bureau, Lionel Bigot and Hendrik Sauvignet who helped us at collecting the samples and for their technical assistance during scuba diving. We also thank Michel Guillemard and all the staff from TSMOI for their technical support during the sampling period.

Data availability statement

Microsatellite genotypes were deposited on Zenodo: <http://doi.org/XXXXXX>

Author Contribution Statement:

Conceptualization: Ludovic Hoarau, Lucie Penin and Mehdi Adjeroud; Methodology: Ludovic Hoarau, Lucie Penin, Mehdi Adjeroud, Nicolas Oury and H       Magalon; Data collection: Ludovic Hoarau and H       Magalon; Formal analysis and investigation: Jeanne Guibert, Aur       Fajeau and Nicolas Oury; Laboratory analyses: Jeanne Guibert, Aur       Fajeau, Nicolas Oury and Helene Magalon; Writing - original draft preparation: Jeanne Guibert and Aur       Fajeau; Writing - review and editing: all authors; Funding acquisition: Ludovic Hoarau and Mehdi Adjeroud; Resources: Ludovic Hoarau and H       Magalon; Supervision of first author: H       Magalon and Nicolas Oury; Supervision of second author: Lucie Penin and Mehdi Adjeroud.

Funding

Funding support of Prefecture Réunion (ECOMER program: Mesophotic Coral Ecosystems in Reunion Island), of Labex Corail (RECONNECTION program), and Institut de Recherche pour le Développement (IRD Réunion).

Sampling and field studies

All necessary permits for sampling and observational field studies have been obtained by the authors from the competent authorities DEAL Reunion and GIP RNMR. This research was conducted under permit authorization DECISION DEAL/SEB/UBIO/2022-30 from the Direction de l'Environnement de l'Aménagement et du Logement, Prefecture Reunion.

Credits photos: Program ECOMER (Ecosystèmes COralliens Mésophotiques à La Réunion) and Ludovic Hoarau

5.1.6. Supplementary information – Chapitre 5.1

Table S5.1.1. Loci used in this study, regrouped in panels with their size ranges (in base pairs), their number of alleles for this study and their dye color.

Locus name	Repeat motif	Size (bp)	Na	Dye	Reference
Panel 1					
Pd3-004	(ATG) ₈	175-202	9	6-FAM	[4]
Poc40	(CAA) _x	308-335	8	6-FAM	[3]
Pd3-005	(TGA) ₉	213-258	16	NED	[4]
PV2	(GA) ₂₀	139-189	15	VIC	[2]
PV7	(GT) ₅ (CT) ₂ GT (CT) ₃	242-262	10	VIC	[2]
Panel 2					
Pd2-001	(CA) ₁₁	208-224	7	VIC	[4]
Pd2-006	(CA) ₈	205-235	16	NED	[4]
Pd3-008	(CTG) ₇	179-200	8	6-FAM	[4]
Pd3-009	(CAA) ₇ (GAG) ₆	346-369	9	6-FAM	[4]
Panel 3					
Pd3-EF65	(GTT) ₅ (TGC) ₁₁	191-236	15	PET	[1]
Pd4	(AAAC) ₅	152-170	9	6-FAM	[5]
Pd11	(CA) ₇ T (AC) ₁₃	148-186	20	VIC	[5]
Pd13	(TCTT) ₅	160-220	21	NED	[5]

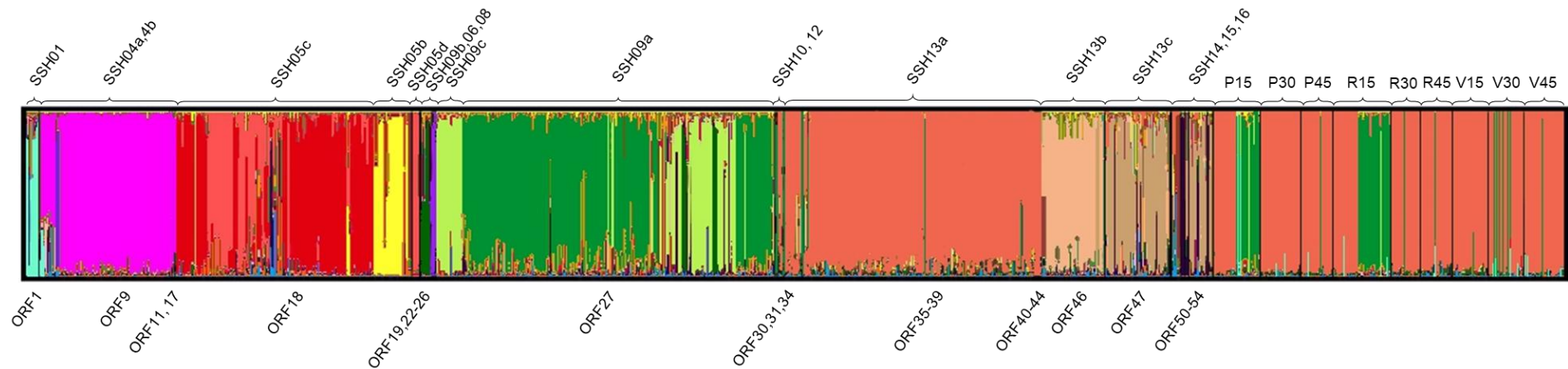
[1] Gorospe KD, Karl SA (2013) Genetic relatedness does not retain spatial pattern across multiple spatial scales: dispersal and colonization in the coral, *Pocillopora damicornis*. *Mol Ecol* 22:3721–3736.

[2] Magalon H, Samadi S, Richard M, Adjeroud M, Veuille M (2004) Development of coral and zooxanthella-specific microsatellites in three species of *Pocillopora* (Cnidaria, Scleractinia) from French Polynesia. *Mol Ecol Notes* 4:206–208.

[3] Pinzón JH, LaJeunesse TC (2011) Species delimitation of common reef corals in the genus *Pocillopora* using nucleotide sequence phylogenies, population genetics and symbiosis ecology. *Mol Ecol* 20:311–325

[4] Starger CJ, Yeoh SS, Dai CF, Baker AC, Desalle ROB (2008) Ten polymorphic STR loci in the cosmopolitan reef coral, *Pocillopora damicornis*. *Mol Ecol Res* 8:619–621.

[5] Torda G, Schmidt-Roach S, Peplow LM, Lundgren P, van Oppen MJH (2013) A rapid genetic assay for the identification of the most common *Pocillopora damicornis* genetic lineages on the great barrier reef. *PLoS ONE* 8:e58447



1

2 **Figure S5.1.1.** *Pocillopora* Secondary Species Hypotheses (SSHs; *sensu* G  lin et al. 2017b) 01, 09a, 09c and 13a genetic identification. Mean
 3 STRUCTURE assignments over the five iterations at K = 12 for colonies with their Open Reading Frame (ORF) haplotype identified (N = 892),
 4 Q-sorted per haplotype and for colonies to be identified, named after their population's name (i.e. station's name; N = 264). SSHs are indicated
 5 above each chart and ORF haplotypes (*sensu* G  lin et al. 2017b) are indicated below chart. Each colony is represented by a bar colored according
 6 to the SSH it belongs.

(a)

SSH01



SSH09a



SSH09c



SSH13a



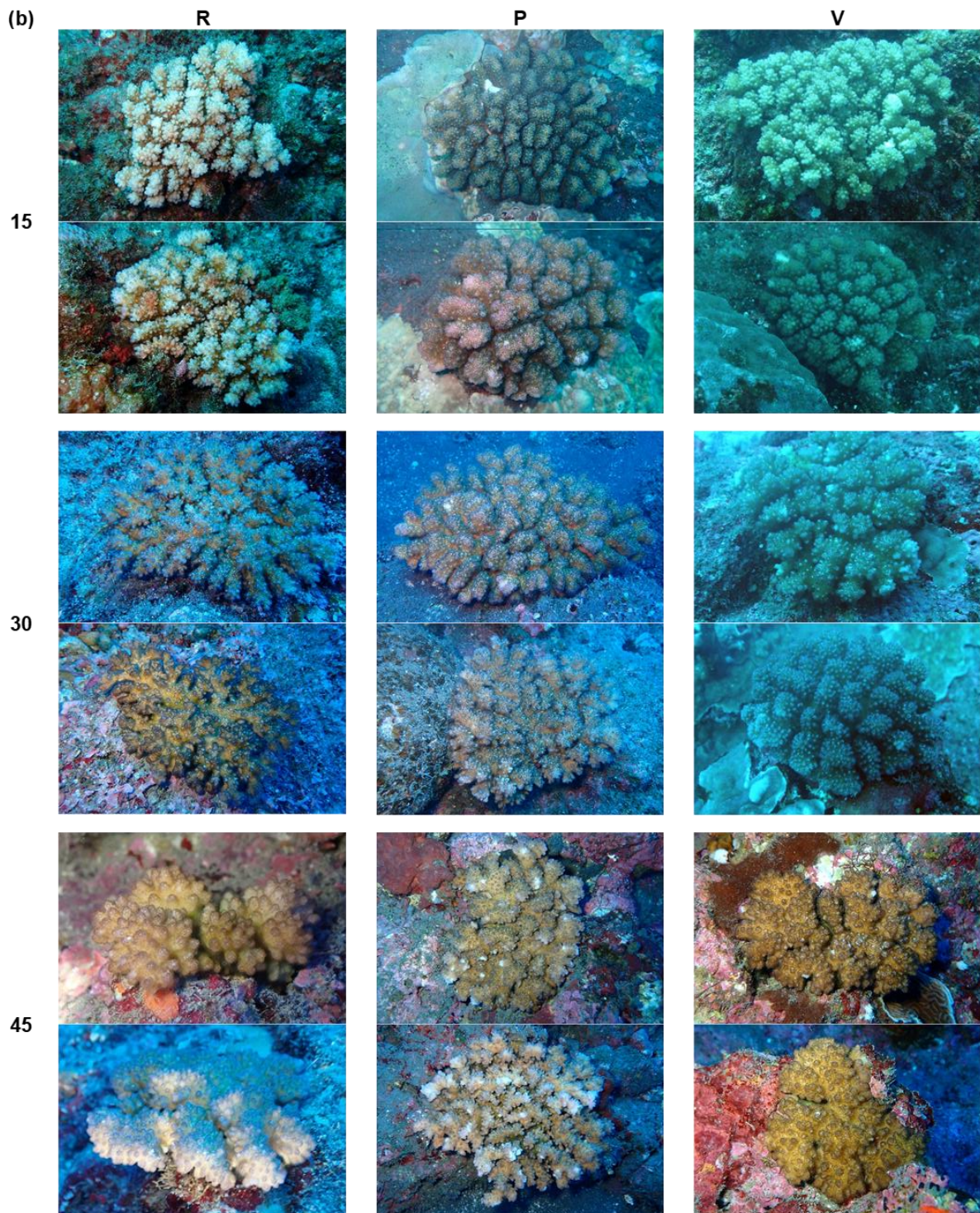


Figure S5.1.2. Secondary Species Hypotheses (SSH) colonies' pictures for (a) each SSH identified in this paper i.e. SSH01, SSH09a, SSH09c and SSH13a at 15 m depth and (b) *Pocillopora* aff. *verrucosa* (SSH13a) at 15, 30 and 45 m depth (from top to bottom), for the three sampling sites R, P and V (from left to right), representing *corallum* macromorphology variability and plasticity.

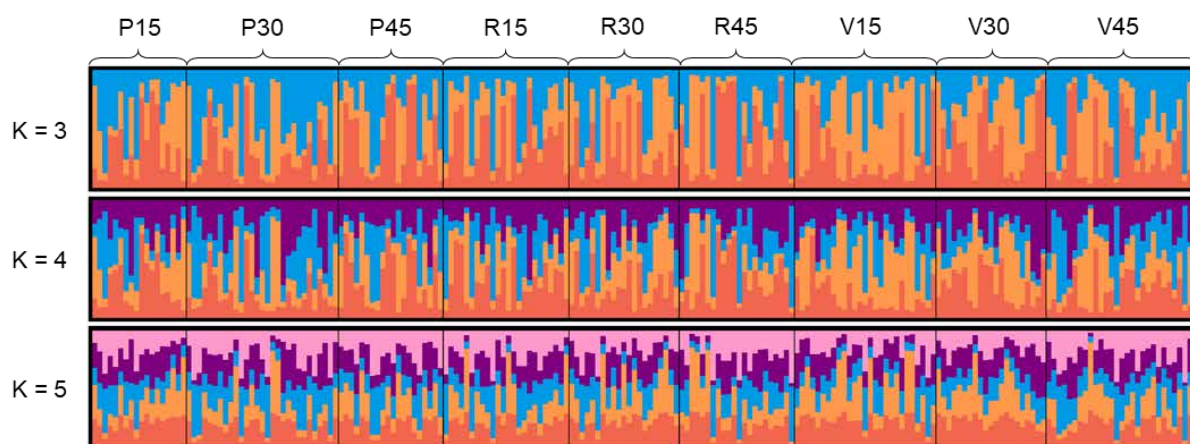


Figure S5.1.3. STRUCTURE plots for *Pocillopora* aff. *verrucosa* Secondary Species Hypothesis SSH13a populations for K = 3 to K = 5. No further genetic partitioning is observed with increasing K groups.

Table S5.1.2. Genetic differentiation among pairs of *Pocillopora* aff. *verrucosa* Secondary Species Hypotheses SSH13a populations estimated with pairwise F_{ST} tests. All values were non-significant.

P30	0.0061							
P45	0.0047	0.0068						
R15	0.0042	0.0124	0.0187					
R30	-0.0026	0.0040	0.0008	-0.0050				
R45	0.0073	0.0074	0.0100	-0.0025	-0.0107			
V15	0.0072	0.0051	0.0155	0.0186	0.0004	0.0220		
V30	-0.0060	0.0064	0.0037	0.0124	-0.0090	0.0028	0.0077	
V45	0.0118	0.0027	0.0004	0.0153	0.0046	8.4180 ^{e-8}	0.0110	0.0021
	P15	P30	P45	R15	R30	R45	V15	V30

5.2. Partie 2 : *Pachyseris*

Résumé

Alors que les récifs coralliens font face à des menaces globales, les écosystèmes coralliens mésophotiques (ECMs ; 30–150 m) qui sont diversifiés et étendus, offrent un mince espoir pour la régénération des récifs euphotiques peu profonds (< 30 m) dégradés. L’hypothèse du refuge des récifs profonds (DRRH) propose que les récifs mésophotiques pourraient jouer un rôle crucial dans la recolonisation des récifs euphotiques peu profonds. Malgré la nécessité impérieuse d’intégrer les ECMs dans les stratégies de conservation des récifs coralliens, les données concernant ces écosystèmes demeurent remarquablement insuffisantes à l’échelle mondiale. Dans cette étude, nous avons analysé 225 colonies du corail scléactiniaire *Pachyseris speciosa* à La Réunion, collectées sur quatre sites distincts (i.e. le récif corallien, le plateau insulaire, la zone portuaire et les coulées de lave volcanique) à des profondeurs variées : dans la zone euphotique peu profonde (20–30 m), dans la zone mésophotique supérieure (45 m) et dans la zone mésophotique inférieure (65–75 m). Nous avons développé 18 marqueurs microsatellites pour examiner la connectivité verticale entre les échantillons peu profonds et ceux de la zone mésophotique, ainsi que la connectivité horizontale entre les échantillons mésophotiques. La différenciation génétique observée était faible (inférieure à 4 %) et principalement non significative, suggérant une connectivité à la fois verticale et horizontale entre les échantillons. *Pachyseris speciosa* semble constituer une population quasi-panmictique sur l’île de La Réunion, soutenant ainsi la DRRH et la possibilité que les récifs mésophotiques facilitent la recolonisation des récifs peu profonds dégradés par la dispersion de propagules.

Connectivity between euphotic and mesophotic populations of the ringed-plate coral *Pachyseris speciosa* supports the ‘deep reef refuge hypothesis’ in Reunion Island, southwestern Indian Ocean.

Boissin E^{1,2*}, Hoarau L^{3,4}, Bureau S³, Bigot L^{2,3}, Ory D³, Mouronvalle C¹, Penin L^{2,3}, Adjeroūd M^{2,3}

¹ PSL Research University, USR3278 CRILOBE - CNRS-EPHE-UPVD, Perpignan, France

² Laboratoire d’Excellence CORAIL, Papetoai, Moorea, French Polynesia

³ UMR ENTROPIE - IRD, UR, CNRS, IFREMER, UNC, Perpignan and Saint Denis - La Réunion, France

⁴ Grand Port Maritime de La Réunion, La Réunion, France

* Corresponding author, eboissin@gmail.com

Soumis à *BMC Ecology and Evolution*

Boissin É, Hoarau L, Bureau S, Bigot L, Ory D, Mouronvalle C, Penin L, Adjeroūd M (2025) Connectivity between euphotic and mesophotic populations of the ringed-plate coral *Pachyseris speciosa* supports the ‘deep reef refuge hypothesis’ in Reunion Island, southwestern Indian Ocean.

Abstract

As coral reefs face global threats, diverse and extensive mesophotic coral ecosystems (MCEs; 30–150 m) offer a glimmer of hope for the recovery of degraded shallow reefs. The ‘Deep Reef Refuge Hypothesis’ (DRRH) postulates the potential of mesophotic reefs to reseed shallower reefs. Despite the need to incorporate MCEs into coral reef conservation planning, data on MCEs are still critically lacking worldwide. Here, we analyzed 225 colonies of the ringed-plate coral *Pachyseris speciosa* from Réunion Island, collected at four locations (i.e. coral reef, insular shelf, port and volcanic lava flow), at euphotic (20–30 m), upper mesophotic (45 m) and lower mesophotic (65–75 m) depths. We developed 18 microsatellite markers to investigate vertical connectivity between euphotic and mesophotic samples and horizontal connectivity between mesophotic samples. Genetic differentiation was low ($< 4\%$) and mostly non-significant, suggesting both vertical and horizontal connectivity between samples. *Pachyseris speciosa* represents a quasi-panmictic population on Reunion Island, supporting the DRRH and the potential reseedling of degraded shallow reefs by propagules from mesophotic reefs.

5.2.1. Introduction

As the pace of environmental change accelerates, about half of the world's coral reefs have been destroyed in the last 150 years, and up to 90% of the remaining coral reefs could disappear with a 1.5°C temperature rise (IPBS 2019). While coral reefs are home to at least a quarter of the planet's marine biodiversity and support one billion people living along coastlines, their loss can have dramatic consequences (Souter et al. 2020). This ecosystem urgently needs special attention and conservation measures. One hope comes from mesophotic coral ecosystems (MCEs), located at depths of 30–150 m, which have been shown to be rich in biodiversity and could be a source of propagules that contribute to the reseedling of degraded shallow coral reefs, thus acting as a refuge (Glynn 1996). The 'Deep Reef Refuge Hypothesis' (DRRH, Bongaerts et al. 2010, 2017) has been supported (Muir et al. 2017; Goodbody-Gringley et al. 2021; Sturm et al. 2022) or refuted (Smith et al. 2016; Bongaerts et al. 2017; Medeiros et al. 2021) depending on the region, spatial scale, habitat and/or species considered. To date, the validity of the DRRH has mainly been tested on a few emblematic taxa, such as scleractinian corals and fish, and in a few geographical areas. However, even the iconic Great Barrier Reef suffers from under-study and under-exploration of its mesophotic coral ecosystems (Eyal et al. 2021). Data on MCEs worldwide are urgently needed (Bridge et al. 2013; Bongaerts 2022).

The underlying condition of the DRRH is that the same species are found along the depth gradient and that there is connectivity between shallow and mesophotic populations. An emerging consensus is that reef fishes are well connected between upper MCEs (30–60 m depth) and shallow reefs (< 30 m depth). For some species, particularly those of commercial importance, this connectivity appears to be critical and may extend to the lower MCEs (60–150 m, Loya et al. 2016). The emerging consensus for benthic assemblages is that the lower MCEs host unique communities, and substantial support for the DRRH may be restricted to the upper MCEs alone (Bongaerts et al. 2015; Pochon et al. 2015). These findings suggest that MCEs deserve special management attention for conservation to protect their role as critical habitat and source of sustainability (Bongaerts & Smith 2019). To date, few genetic studies have been conducted to assess vertical genetic connectivity between shallow and mesophotic reefs or horizontal connectivity between mesophotic reefs. The majority of these studies have focused on the Caribbean Sea, with only a few on the Indo-Pacific region (Kahng et al. 2010; Turner et al. 2017; Eyal et al. 2021). In the Caribbean, support for the DRRH was found to be species- and location-dependent (Bongaerts et al. 2017; Sturm et al. 2023; Eckert et al. 2024) and

associated with a variety of factors (e.g. currents, reproductive characteristics), warranting further studies at wider geographic scales and on more species to disentangle general and species-specific patterns.

The South West Indian Ocean (SWIO) contains 16% of the world's coral reefs and the second largest marine biodiversity hotspot (Obura 2012). In 2016, during the third global mass bleaching event, 30% of Indian Ocean coral reefs showed signs of moderate to severe bleaching (Obura et al. 2017). By 2020, most of the coral reefs in the SWIO were degraded (64%, Ifremer 2021). Coral cover in Mayotte and Reunion Island is low - around 20-30% - and fish biomass in Réunion has declined by 80% in the last 20 years. With 60 million people living within 100 km of the coast and relying on marine resources for their livelihoods, the biodiversity loss associated with coral reef degradation in the SWIO poses an alarming ecological and societal threat (Obura et al. 2017). While shallow reefs have been shown to maintain and generate biodiversity (Obura 2012; Hoareau et al. 2013), data on MCEs in the region remain largely insufficient. Only recently, the MCEs of Réunion Island have been shown to harbor distinct habitats and unexpected rich biodiversity (Pichon et al. 2020; Boissin et al. 2021; Hoareau et al. 2021; Gravier-Bonnet et al. 2022). These results highlight the importance of investigating the MCEs of the SWIO and assessing the connectivity between shallow and mesophotic reefs, as this may be essential for coral reef management and conservation in the region.

Here we sampled colonies of the ringed-plate coral *Pachyseris speciosa* on shallow, upper and lower mesophotic reefs around Réunion Island in the SWIO, to assess vertical genetic connectivity between shallow and mesophotic reefs and horizontal genetic connectivity between MCEs, thus testing the validity of the ‘Deep Reef Refuge Hypothesis’ in Réunion Island.

5.2.2. Material and methods

5.2.2.1. Sampling

We focused on Reunion Island of the Mascarene Archipelago (along with Mauritius and Rodrigues Islands) in the Southwestern Indian Ocean (SWIO), located 700 km east of Madagascar, where we targeted shallow (20–30 m), upper mesophotic (43–46 m) and lower mesophotic (65–75 m) depths at four different island locations: the fringing coral reef on the west coast (**Figure 5.2.1A**), the most extended insular shelf along the island’s coast (**Figure 5.2.1B**), the island’s main commercial and maritime port, on the northwestern coast (**Figure**

5.2.1C), and the volcanic lava flow location on the southeastern coast (**Figure 5.2.1D**). The coastline of Reunion Island extends for 150 km and features a narrow, 25 km long fringing coral reef ($\sim 12 \text{ km}^2$ area) off the western and southwestern parts of the island. The southeastern coast is characterized by volcanic lava flows from modern eruptive events, with several eruptions having flowed into the sea in the last two decades, such as those in 2007 (Peltier et al. 2009; Staudacher et al. 2009). The northern part of Reunion Island has artificial blocks and patch reefs dominated by unconsolidated substrates and is continuously influenced by watershed flows and coastline artificialization. The coastline of Reunion Island is characterized by the extremely narrow island shelf and steep slopes.

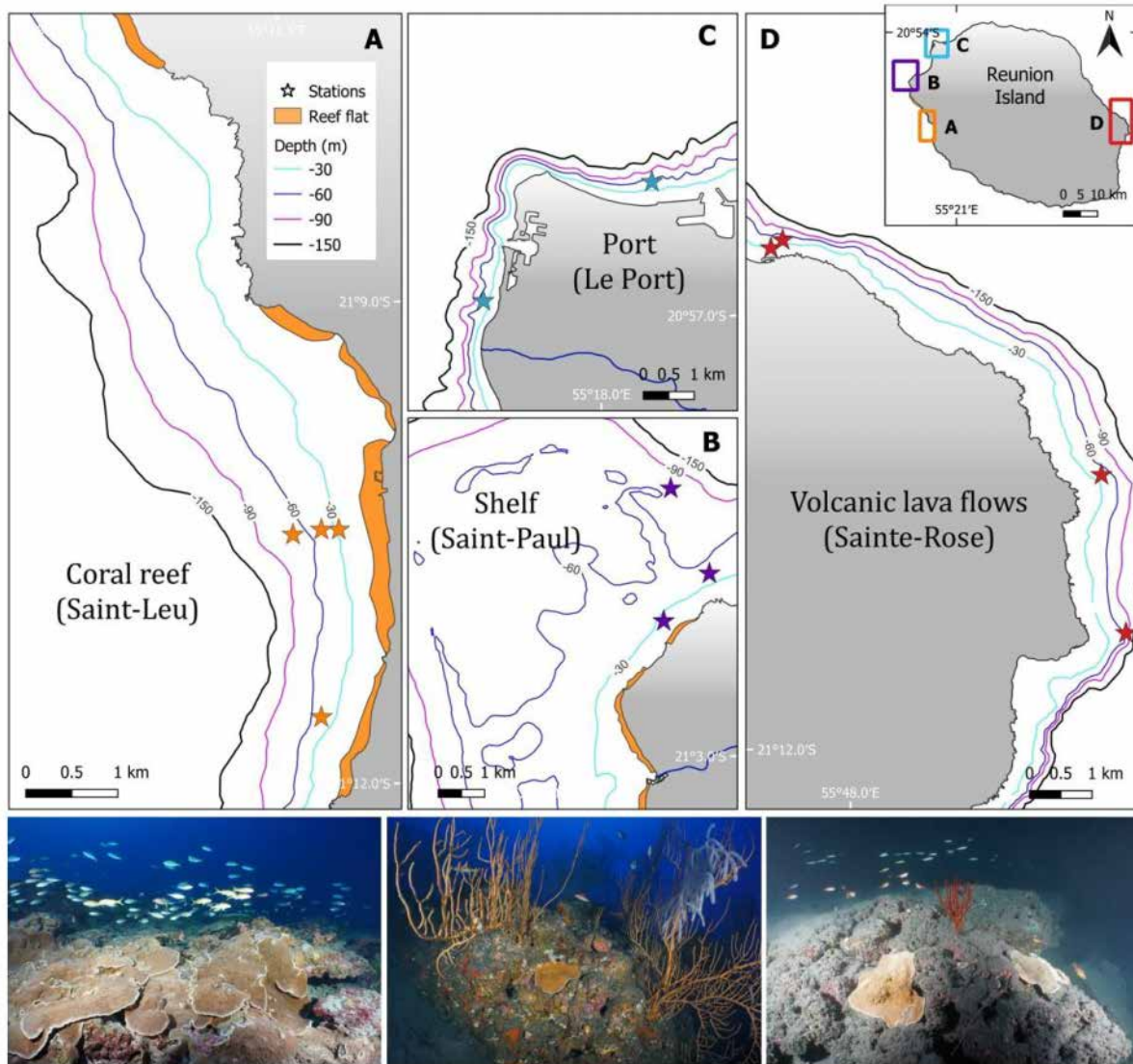


Figure 5.2.1. Map of Reunion Island showing sampled populations at four contrasted locations (A, Coral reef; B, extended insular shelf; C, Port and D, Volcanic lava flows) and at three depth ranges (20–35 m, 43–48 m and 65–75 m depths). Photographs illustrate colonies of *Pachyseris speciosa* in coral reef, port and volcanic lava flow at 45 m depth (from left to right, respectively).

A total of 225 colony fragments of *Pachyseris speciosa* were collected from the 4 main areas around the island (Table 5.2.1, Figure 5.2.1, Supplementary information Table S5.2.1). Colony fragments were collected under collection permit no. DEAL/SEB/UBIO/2022-30 from the Direction de l'Environnement de l'Aménagement et du Logement, as part of the HEXMER and ECOMER programs between June 2022 and June 2023. Using SCUBA and closed-circuit rebreather diving, coral fragments were collected randomly, with a distance of 3 m between samples to minimize sampling clones. Each sample consisted of a 1–2 cm fragment from the peripheral portion of the colony, collected with a bone cutter and preserved in absolute ethanol.

Table 5.2.1. Sampling location and depth, number of colonies, genetic diversity and inbreeding coefficient for the 10 samples of *Pachyseris speciosa* collected around Réunion Island. Number of colonies (N), Expected (He) and observed (Ho) heterozygosity values with their standard deviation ($\pm$ SD), mean number of alleles per locus (Na), inbreeding coefficient (F_{IS}) with the full dataset (17 loci) and with the reduced dataset (11 loci) along with its significance: *** indicate p-values < 0.001, ** indicate p-values < 0.01.

Location	Depth (m)	N	He ($\pm$ SD)	Ho ($\pm$ SD)	Na	F_{IS} (17 loci)	F_{IS} (11 loci)
Volcanic lava flow	30	17	0.6539 (0.2756)	0.4849 (0.3230)	7.6471	0.287 ***	0.150***
Volcanic lava flow	45	29	0.6588 (0.2735)	0.5394 (0.2549)	8.7059	0.199 ***	0.067***
Volcanic lava flow	75	7	0.5963 (0.2344)	0.4804 (0.3022)	4.6471	0.273 ***	0.147***
Port	45	19	0.6371 (0.2812)	0.4769 (0.2792)	7.5294	0.278 ***	0.168***
Coral reef	30	30	0.6387 (0.2774)	0.5457 (0.2742)	7.8824	0.163 ***	0.010
Coral reef	45	37	0.6600 (0.2481)	0.5235 (0.2408)	8.7059	0.221 ***	0.052**
Coral reef	65-75	21	0.6574 (0.2788)	0.5080 (0.2515)	7.6471	0.251 ***	0.093***
Shelf	20	20	0.6293 (0.3039)	0.5035 (0.2887)	7.2941	0.226 ***	0.077***
Shelf	45	17	0.6368 (0.2747)	0.4965 (0.2831)	6.6471	0.252 ***	0.091***
Shelf	65	24	0.6523 (0.2860)	0.5172 (0.2928)	7.8235	0.228 ***	0.065**

5.2.2.2. Molecular analyses

DNA extraction and microsatellite library development

Total genomic DNA was extracted using the QIAamp 96 DNA QIAcube HT Kit and the QIAcube HT DNA extraction robot (QIAGEN GmbH, Hilden, Germany) according to the manufacturer's protocol. Total genomic DNA was quantified using an Epoch BioTek spectrophotometer (Agilent, Santa Clara, US), and an equimolar pool of 12 *Pachyseris speciosa* samples (1 μ g total) was sent to GenoScreen (Lille, France) for microsatellite library preparation and sequencing. The samples were sequenced on an Illumina MiSeq platform using a MiSeq Reagent Kit v2 Nano 2 $\times$ 250 cycles chip. Over 3,000,000 reads were generated, resulting in 43,553 contigs that allowed the design of 129 primer pairs. From these, 30 primer pairs were selected, and tested, based on their number of repeats (≥ 7), motif (di-, tri- and tetranucleotides) and PCR (polymerase chain reaction) product size (100 bp < size < 300 bp). Selected pairs included 1 dinucleotide, 22 trinucleotide, and 7 tetranucleotide repeat motifs. Different fragment size ranges were chosen to minimise marker overlap and allow multiplexing. The 30 primer pairs were tested on 16 samples using four annealing temperatures (53°C, 57°C, 60°C, and 63°C). PCR amplifications were performed using the Type-it Microsatellite PCR Kit (Qiagen) in 11 μ L total volume reactions containing 4 μ L Type-it Multiplex PCR Master Mix 2X (contains HotStarTaq® Plus DNA Polymerase, Type-it Microsatellite PCR Buffer with 6 mM MgCl₂ and dNTPs), 5 μ L RNase-free water, 1 μ L primers (2 μ M forward and reverse

primers diluted in 1xTE pH 8 buffer) and 1 μ L of DNA template at 10-50 ng/ μ L. PCR cycle parameters were as follows: 5 min at 95°C, followed by 45 cycles of 30 s at 95°C, 1 min 30 s at the annealing temperature, 30 s at 72°C, and a final extension step of 30 min at 60°C. Amplification success was detected on 1.5% agarose gel and visualised with GelRed. Of these 30 loci, 18 were successfully amplified and multiplexed for further analysis. For multiplexing, forward primers were labelled with a fluorescent dye at the 5' end (ATTO565, ATTO550, FAM, YAKYE; Eurofins Genomics, Ebersberg, Germany) (Supplementary information Table S5.2.2). PCR products were sent to GenoScreen and allele sizes were assessed using an Applied Biosystems 3730 sequencer. An internal size ladder was used for accurate sizing (GeneScan 500 LIZ, Applied Biosystems). Allele sizes were assessed using GeneMarker (SoftGenetics, State College, USA).

5.2.2.3. Data analyses

Genetic diversity and inbreeding coefficient

The Microchecker software was used to check for the presence of null alleles, stuttering errors and large allele drop-outs (Van Oosterhout et al. 2004). The total (N_t) and mean (N_a) number of alleles per locus, and the observed and expected heterozygosities (H_o and H_e) were estimated using Genetix v4.05.2 (Belkhir et al. 2004). The inbreeding coefficient (F_{IS}) was calculated with Genetix, using 1000 permutations to assess significance.

Population structure and connectivity

Pairwise F_{ST} values were estimated using the theta estimator in Genetix (Weir & Cockerham 1984) and the Benjamini and Hochberg correction for multiple testing was applied (FDR, Benjamini & Hochberg 1995).

Population structure was investigated using a Principal Coordinates Analysis (PCoA) in GenAlEx v6.5 (Peakall & Smouse 2006) and Bayesian clustering with Structure v2.3 (Pritchard et al. 2000). The Structure analysis was performed both with and without priors on the geographic location (coral reef, shelf, port and volcanic lava flow) and depths (euphotic/upper mesophotic/lower mesophotic). A burn-in period of 50,000 iterations was applied, followed by 500,000 recorded iterations for each $k=1$ to $k=5$ clusters and 10 iterations per k value. The most likely number of clusters in the genetic dataset was assessed using Evanno's method (Evanno et al. 2005).

5.2.3. Results

Genetic diversity and inbreeding coefficient

The presence of null alleles was suspected in six loci (Pachy03, Pachy04, Pachy17, Pachy22, Pachy24, Pachy27). Analyses were run with and without them and the F_{IS} values were lower when removing these loci (**Table 5.2.1**). Inbreeding coefficient (F_{IS}) values for samples from each location and depth were all high and significant, ranging from 16% to 29% of heterozygote deficit and decreased (ranging from 5% to 17%) but stayed significant (except for one value) when removing 6 loci with putative null alleles (**Table 5.2.1**). The total number of alleles per locus ranged from 4 to 35, with 7 loci having 4 to 7 alleles, 7 loci having 11 to 22 alleles and 3 loci having 29 to 35 alleles. The mean number of alleles per locus ranged from 4.6 to 8.7 depending on the sample (**Table 5.2.1**). Observed and expected heterozygosity values ranged from 0.477 to 0.546 and 0.596 to 0.660, respectively (**Table 5.2.1**). The observed and expected heterozygosity values and the inbreeding coefficient (F_{IS}) values were similar between locations and across all depths.

Population structure and connectivity

Pairwise F_{ST} values between samples when considering sampling location and depth were all low (maximum value 4%) but some were significant (**Table 5.2.2**). A total of 12/45 pairwise F_{ST} values were significant after Benjamini & Hochberg FDR correction. Regarding vertical connectivity, pairwise comparisons between euphotic and mesophotic depths for a given location were all below 2% and only 3/9 were significant.

Table 5.2.2. F_{ST} values of pairwise comparisons on the 17-microsatellite multilocus genotype dataset between samples at each station corresponding to the combination of the island location (i.e. coral reef [R], shelf [S], Port [P] and volcanic lava flow [V]) followed by the depth in meters. Numbers in parentheses indicate the number of different individuals sampled. Statistical significance: ** indicate p-values < 0.01, *** indicate p-values < 0.001.

	V45 (29)	V75 (7)	P45 (19)	R30 (30)	R45 (37)	R65 (25)	S20 (20)	S45 (17)	S60 (24)
V30 (17)	0.01029	0.01349	0.00688	0.01187	0.00223	0.00007	0.00597	0.00732	0.00113
V45 (29)		0.00459	0.00959	0.01799 ***	0.00951	0.00796	0.03284 ***	0.02525 ***	0.00547
V75 (7)			0.01285	0.03164	0.02324	0.01168	0.02930	0.04121 **	0.01111
P45 (19)				0.01120	0.00863	0.01098	0.02271 **	0.01319	0.00368
R30 (30)					0.00541	0.01189 **	0.02355 **	0.01060	0.00430
R45 (37)						0.00370	0.02001 **	0.01778 **	0.00080
R65 (25)							0.01582 **	0.00613	0.00337
S20 (20)								0.01920 **	0.01070
S45 (17)									0.01478 **

The PCoA performed with GenAlEx showed a homogeneous cloud of points with no obvious grouping, either by location or by depth (**Figure 5.2.2**). The factorial correspondance analysis (FCA) in Genetix also showed a homogeneous cloud of points with no obvious grouping, even when the analyses were performed with a prior on populations. Similarly, the Bayesian clustering did not reveal any particular grouping, even when running the analyses with a prior on sampling location or depth (**Supplementary information Figure S5.2.2**).

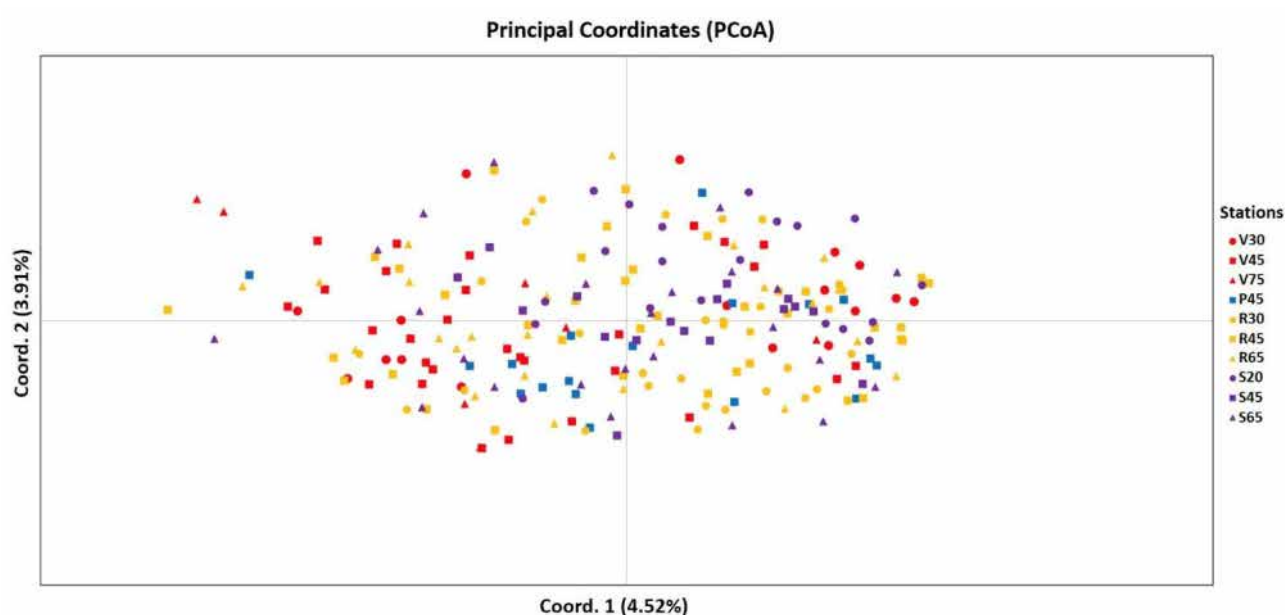


Figure 5.2.2. Principal Coordinates Analysis (PCoA) on 225 samples of *Pachyseris speciosa* collected around Reunion Island at euphotic (20–30 m), upper mesophotic (45 m) and lower mesophotic (65–75 m) depths.

5.2.4. Discussion

Moderate genetic diversity and high inbreeding coefficient

The genetic diversity range values of the *Pachyseris speciosa* samples from Réunion Island are well within the ranges generally observed for other corals from Réunion or the southwest Indian Ocean. In Reunion Island, the cauliflower coral *Pocillopora damicornis* type β had expected heterozygosity values ranging between 0.42 and 0.58 and observed heterozygosity values between 0.42 and 0.44 (Gélin et al. 2017a), and populations of *Pocillopora verrucosa* had values between 0.43 and 0.52 for H_o and between 0.61 and 0.67 for H_e (Guibert et al. *under review*). In the southwestern Indian Ocean (SWIO), populations of the brain coral *Platygyra daedalea* in Kenya and Tanzania had lower expected heterozygosity values (0.21 to 0.61) and observed heterozygosity values (0.26 to 0.60) (Souter & Grahn 2008). For *Acropora austera* and *Platygyra daedalea* populations along the southeast African coast, expected heterozygosity values ranged from 0.36 to 0.59, and from 0.26 to 0.45, respectively (Montoya-Maya et al. 2016). For *Seriatopora hystrix* throughout the SWIO, both the expected and observed heterozygosities were lower, varying from 0.19 to 0.41 and from 0.16 to 0.37, respectively (van der Ven et al. 2021).

Few studies have been conducted on mesophotic corals, with most conducted in the Caribbean, and few in the Indo-Pacific (Kahng et al. 2010; Turner et al. 2017; Eyal et al. 2021). Only a small proportion of studies used molecular ecology (Turner et al. 2017) and most of these focused on population structure and connectivity, did not report genetic diversity values, and mostly sampled at depths no less than 45m (Bongaerts et al. 2017; Prata et al. 2021; Sturm et al. 2023). The Bird of Paradise coral *Seriatopora hystrix* on the eastern and western coasts of Australia showed a number of alleles per locus ranging from 1 to 13 and heterozygosity values per locus at Yonge Reef: from 0.022 to 0.940 for H_o and 0.041 to 0.85 for H_e (Van Oppen et al. 2011). An ongoing study of *Pachyseris speciosa* populations in French Polynesia using the same microsatellite markers revealed much lower levels of genetic diversity, with expected heterozygosity values ranging from 0.20 to 0.29 for H_o and 0.18 to 0.44 for H_e (Boissin et al. *in prep*), which may be related to the isolation of French Polynesia and its position at the edge of the species' geographic distribution.

The genetic diversity of *Pachyseris speciosa* in Réunion appears to be in line with that of other corals and higher than the values reported for the species elsewhere in its geographic range, providing potential for adaptation and population maintenance.

The inbreeding coefficient values tend to be high and significant, although well within the range of the usual observations for coral species: F_{IS} values ranged from 11% to 28% in populations of *Pocillopora damicornis* type B (Gélin et al. 2017a), and from 25% to 50% in *Acropora austera* and from 12% to 34% in *Platygyra daedalea* (Montoya-Maya et al. 2016). An ongoing study of *Pocillopora verrucosa* on Réunion Island has found a heterozygote deficit of 25% to 34% (Guibert et al. *under review*). In French Polynesia, populations of *Pachyseris speciosa* showed values between 21% and 37% (Boissin et al. *in prep*).

Pachyseris speciosa is a gonochoric and broadcast spawning species (Babcock et al. 1986; Richmond & Hunter 1990). Therefore, the high values of inbreeding coefficient are not the result of self-fertilization. These high values are also unlikely to be the result of asexual reproduction (by fragmentation or fission), as the sampling was done to avoid clones and the multilocus dataset does not include clonal genotypes. High inbreeding values may be due to the presence of null alleles at some loci. Indeed, F_{IS} values decrease when loci with putative null alleles are removed from the dataset, but high and significant values still remain. High levels of inbreeding are common in marine invertebrates and corals (Olsen et al. 2020). Inbreeding in populations may result from mating with related individuals, which may be facilitated in these sessile organisms. *Pachyseris speciosa* colonies have been observed in patches, and family effects (where larval cohorts settle close together) would increase F_{IS} values. Sibling aggregation has been reported in populations of the fire coral *Millepora platyphylla*, a broadcast spawning species, with more than 40% of siblings settling within 30 m of each other on the reefs of Moorea, French Polynesia (Dubé et al. 2020). Similarly, some populations of *Acropora millepora*, another broadcast spawning species, showed substantial inbreeding, probably due to outcrossing of closely related individuals (van der Ven et al. 2021). Furthermore, fertilization success in marine organisms is often dependent on proximity (Carlon 1999). On Réunion Island, similar to other corals on the GBR (Richmond & Hunter 1990), the colonies of *Pachyseris speciosa* spawn during a massive spawning event after the full moon in October/November. *Pachyseris speciosa* colonies on the GBR were reported to spawn on the 5th and the 7th days after the full moon in November 2017 (Bongaerts et al. 2021). These features are likely promoting outcrossing with close relatives and increasing inbreeding.

Interestingly, both heterozygosity values and inbreeding coefficients were similar among shallow and mesophotic samples of *Pachyseris speciosa* in Réunion Island, which would suggest genetic homogeneity around the island.

A quasi panmictic population of *Pachyseris speciosa* around Réunion Island

Genetic differentiation between samples of *Pachyseris speciosa* around Réunion Island is low (below 4%) and mostly not significant. Studies of genetic connectivity between populations of marine invertebrates on Réunion Island are virtually non-existent. However, a previous study of *Pocillora damicornis* suggested long-distance dispersal of parthenogenic larvae between populations 40 km apart on the west coast of Réunion Island (Gélin et al. 2017a). Conversely, a study of the sea cucumber *Stichopus chloronotus* revealed genetic differentiation between populations on the west and the southwest coasts (Pierrat et al. 2023). Notably, vertical connectivity within location appears to be little restricted in our *Pachyseris speciosa* dataset, supporting the putative role of mesophotic reefs around Réunion in reseeding degraded shallow reefs. A companion study using 13 microsatellite loci was carried out on populations of *Pocillopora grandis* and *Pocillopora verrucosa* at the same three locations (i.e. coral reef, port and volcanic lava flow) around Réunion Island (Guibert et al. *under review*) and showed F_{ST} values below 2% and not significant, suggesting a global panmixia for this species on Réunion Island.

Other genetic studies of euphotic and mesophotic coral populations have reported location-based differences in vertical connectivity between populations of *Montastraea cavernosa* in the Gulf of Mexico and western Caribbean, likely as a result of diverse oceanographic and environmental conditions that may drive variation in gene flow and depth-dependent selection (Sturm et al. 2023). These results suggest that while vertical connectivity between paired shallow and mesophotic populations may vary, certain upper mesophotic populations may play an important role in maintaining coral metapopulations and should be considered in future management strategies (Sturm et al. 2021, 2023). Similarly, Bongaerts et al. (2017) studied populations of the corals *Agaricia fragilis* and *Stephanocoenia intersepta* in Bermuda (western Atlantic) and showed that vertical connectivity within the same reef system can differ greatly between species and thus that reseeding potential varies between coral populations.

Furthermore, most studies of mesophotic coral populations have reported cryptic diversity. Both *Agaricia grahamae* and *A. lamarcki* in the Caribbean at Curaçao and Bonaire contained cryptic lineages (Prata et al. 2021). The coral *Stephanocoenia intersepta* also showed cryptic diversity but despite population genetic structuring across depth, some mesophotic populations may provide a refuge for shallow populations and remain important contributors to the overall genetic diversity of this species throughout the region (Eckert et al. 2024). Similarly, 5 of the 8 focal species in *Leptoseris* and *Agaricia* corals in the Indo-Pacific and the Caribbean,

respectively, presented at least two sympatric cryptic genetic lineages, urging for a biodiversity assessment of corals at mesophotic depths (Gijssbers et al. 2023). While the Bird of Paradise coral, *Seriatopora hystrix*, also showed cryptic diversity on the eastern and western Australian reefs, evidence of recruitment of larvae of deep-water origin into shallow habitats was found on Scott Reef, suggesting that shallow habitat recovery may be aided by migration from deep-water refuges (van Oppen et al. 2011).

Recently, three cryptic lineages have been recovered within *Pachyseris speciosa* populations in Singapore (Feldman et al. 2022) and on the Great Barrier Reef, Okinawa, Israel and Papua New Guinea (Bongaerts et al. 2021). Some of these lineages showed regional genetic structure and others panmixia (Bongaerts et al. 2021; Feldman et al. 2022). *Pachyseris speciosa* populations in French Polynesia showed structure between samples from different archipelagos (Society, Australes, Tuamotu). However, within sites, vertical connectivity between samples collected at 30, 40, 60, and 90 m depths was the general pattern observed. Vertical connectivity might therefore be a general feature for *Pachyseris speciosa* populations. The present dataset did not recover three genetic groups within *Pachyseris speciosa* in Réunion Island, and even if it is unlikely that the microsatellite marker set would have failed in detecting this structure, an ongoing study using single nucleotide polymorphisms (SNPs) will confirm or infirm this genetic homogeneity.

Resilience of coral reefs and support for the deep reef refuge hypothesis

The genetic diversity levels of *P. speciosa* populations on Réunion Island appear to be adequate to ensure population persistence. The species may highly contribute the resilience of the reefs in Reunion as it may be locally abundant and dominant in the mesophotic zone (Hoarau et al. under review). Furthermore, the structural complexity of the colonies provides shelters for numerous fish and benthic invertebrate species. However, *P. speciosa* is very rare above 20 m on Reunion Island, while elsewhere on its geographic range, it is commonly found between the surface and 20 m (Feldman et al. 2022; Bongaerts et al. 2021) as well as in the marine lakes of Raja Ampat (Becking et al. 2024). From earlier studies, *Pachyseris speciosa* was described as a ‘deep’ species on Reunion Island (Faure 1977b, 1982; Bouchon 1981), however, recently it was found in abundance at one site of the west coast at 8–12 m depth in crevasses and overhangs (Hoarau pers. obs.). It is not clear if the species disappeared from the shallower part of the reef, if it was never present or if it might be present in the future, but monitoring over long periods of time is essential.

The DRRH appears to be supported by *P. speciosa* on Réunion Island, and the shallow reefs would have the potential to be repopulated by mesophotic reef propagules. The DRRH also seems to be supported by data from another coral species on Reunion (*P. verrucosa*, Guibert et al. *under review*). Further comparative studies of hydroid populations are underway to determine the generality of vertical connectivity around the island, or whether it is species or taxon specific. In any case, protected areas need to be extended to mesophotic reefs, as they are not immune to global change and anthropogenic stress, as exemplified by bleaching events (Smith et al. 2016; Diaz et al. 2023) or the occurrence of macroplastic debris from fishing activities (Pinheiro et al. 2023). The occurrence of fishing line damage in a marine forest of octocorals has recently been reported on Reunion Island, highlighting once again the need for exploration and protection of MCEs (Hoarau et al. *under review*).

5.2.5. Statements and declarations

Acknowledgments

Ludovic Hoarau was supported by a PhD fellowship CIFRE ANRT N°2020/0283, with funding support of Prefecture Réunion (ECOMER program: Mesophotic Coral Ecosystems in Reunion Island), of Labex Corail (RECONNECTION program), and Institut de Recherche pour le Développement (IRD). We would like to deeply thank Stéphanie Sorby, Hendrik Sauvignet and Gildas Monnier who helped us at collecting the samples and for their technical assistance during scuba and rebreather diving. We thank Patrick Plantard, Camille Loisil and Luc Poirier who collected few samples in the lower mesophotic zone. We also thank Michel Guillemard and all the staff from TSMOI for their technical support during the sampling period.

Data availability statement

Microsatellite genotypes were deposited on Zenodo: <http://doi.org/XXXXXX>

Author Contribution Statement:

Conceptualization: Emilie Boissin, Ludovic Hoarau, Lucie Penin and Mehdi Adjeroūd; Methodology: Emilie Boissin, Ludovic Hoarau, Lucie Penin and Mehdi Adjeroūd; Data collection: Emilie Boissin, Ludovic Hoarau, Sophie Bureau, Lionel Bigot, and Mehdi Adjeroūd; Laboratory analyses: Emilie Boissin, Ludovic Hoarau, Clara Mouronvalle and David Ory; Formal analysis and investigation: Emilie Boissin, Clara Mouronvalle and David Ory; Writing - original draft preparation: Emilie Boissin and Ludovic Hoarau; Writing - review and

editing: all authors; Funding acquisition: Ludovic Hoarau and Mehdi Adjeroūd; Resources: Emilie Boissin and Ludovic Hoarau; Supervision of second author: Lucie Penin and Mehdi Adjeroūd.

Funding

Funding support of Prefecture Réunion (ECOMER program: Mesophotic Coral Ecosystems in Réunion Island), of Labex Corail (RECONNECTION program), and Institut de Recherche pour le Développement (IRD Réunion).

Sampling and field studies

All necessary permits for sampling and observational field studies have been obtained by the authors from the competent authorities DEAL Réunion and GIP RNMR. This research was conducted under permit authorization DECISION DEAL/SEB/UBIO/2022-30 from the Direction de l'Environnement de l'Aménagement et du Logement, Prefecture Réunion.

5.2.6. Supplementary material – Chapitre 5.2

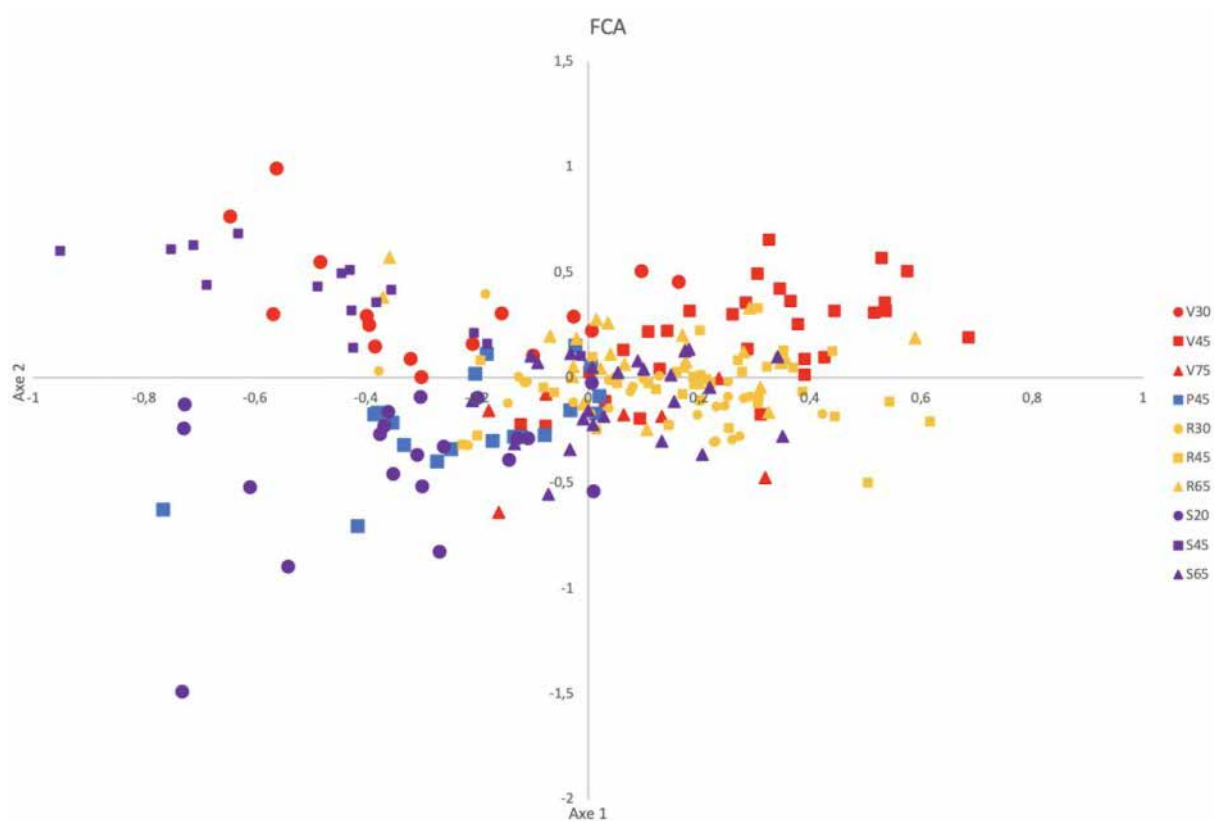


Figure S5.2.1. Factorial correspondence analysis in Genetix, realized with priors on populations. The 10 sampling locations/depths (i.e. stations) are colored following colours in Figure 5.2.1: volcanic lava flow (Sainte-Rose): red, Port (Le Port): blue, Shelf (Saint-Paul): violet, Coral reefs (Saint-Leu): orange.

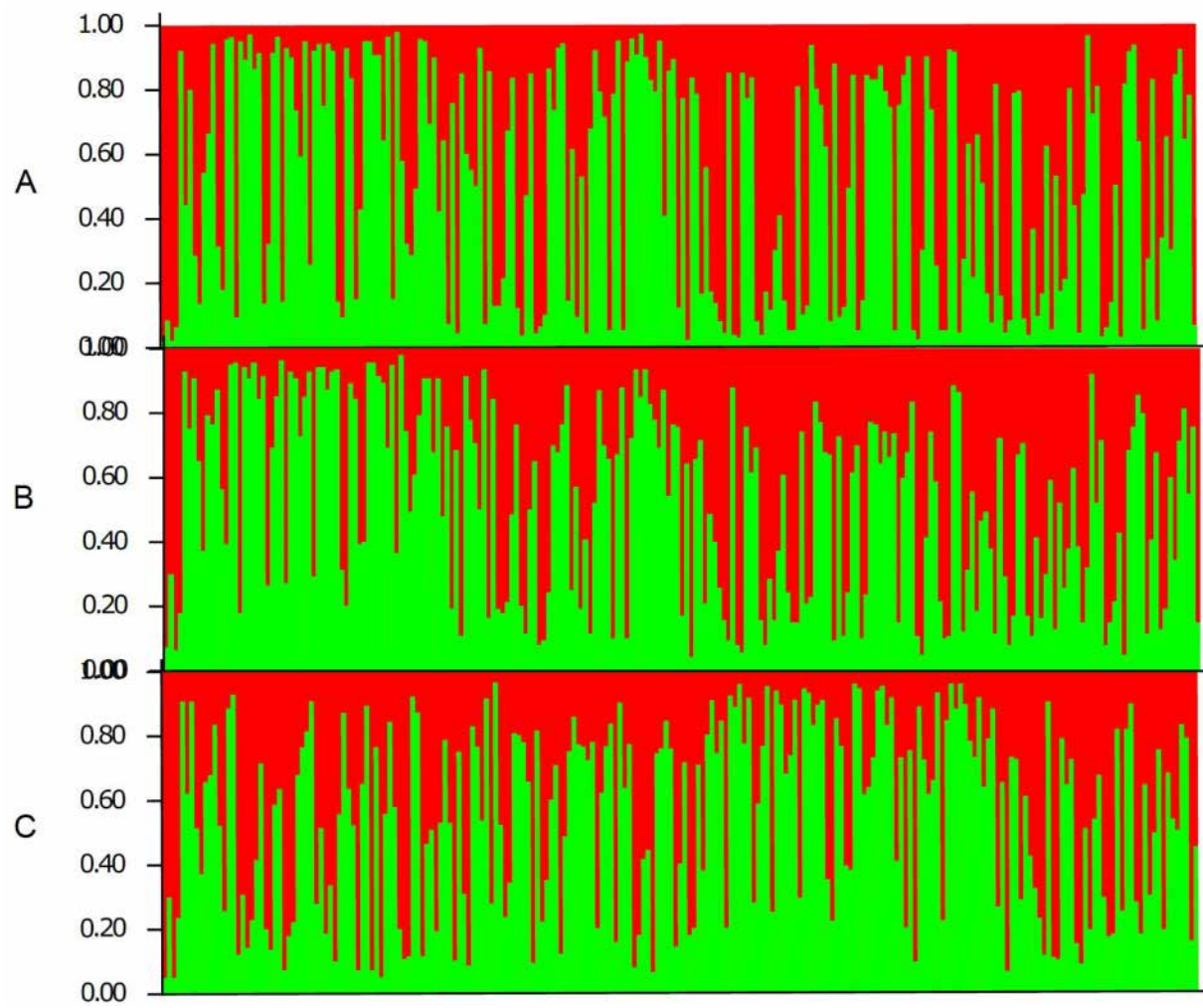


Figure S5.2.2. Bayesian clustering using the Structure software: **A)** without priors, **B)** with priors on locations and **C)** with priors on depths. Panels A and B are ordered by sampling location and panel C is ordered by depth.

Table S5.2.1. Sampling information for the 225 colonies of *Pachyseris speciosa* collected around Réunion Island.

Date of sampling	Location	Depth (m)	Site code	N
20220818 and 20230513	Volcanic lava flow	32–35	V1 and V2	17
20220404, 20221004 and 20230513	Volcanic lava flow	45	V1 and V2	29
20220830	Volcanic lava flow	65–75	V3	7
20220615	Port	45	P3	19
20221229	Shelf	20	S	20
20220617, 20220811 and 20230518	Shelf	43–46	S	20
20220325 and 20221209	Shelf	65–75	S	24
20211125 and 20220805	Coral reef	32–35	R1 and R2	30
20220614, 20220729 and 20220923	Coral reef	43–46	R2	38
20230608	Coral reef	65	R2	21
20220729 and 20220914	Coral reef	75	R2	11

Table S5.2.2. Information on the 18 loci developed for *Pachyseris speciosa*.

	Repeat number	Motif	PCR product size (bp)	Primer left sequence	Primer right sequence	T°C	Multiplex	Dye	Null alleles
Pachy03	14	ACAT	151	ACTGTAAATATAGTTTGGTTCTGGAAT	AGGTCATGTTGAACGGTTCCA	55	1	ATTO565	0.19*
Pachy14	9	ATC	220	GCGATCATCCCGTCATGCTA	CAATGCTGTCACCTTGATAACTGA	55	1	FAM	0.07
Pachy17	9	AGAT	136	GAAAGAATTCCCTAGCATACCGT	ACGATTAATCTAATTCAGCCTTTGG	55	1	FAM	0.18*
Pachy18	8	AAT	243	TCGAAGTCATACTGTAATACAATGGA	TGCTGCCAACTTCAGTGACA	55	1	ATTO565	0.007
Pachy19	8	AAG	214	CGCCTCTTGGTCAGGTTAGG	ACTTCCAAGTTGAAACCCAGGA	55	1	ATTO550	0.05
Pachy27	7	AAG	194	GGAACTCACTTCCGCTTAACC	GTGAGCCACTTTGTACCTCGA	55	1	JOE	0.31*
Pachy04	14	ATC	150	ACGCAGCACCACAGTTTCTT	TTTCTGCAAGATCGTTGCGC	55	2	JOE	0.23*
Pachy06	12	ATC	295	AGGTATTTGGCGCTGGTTCT	AGCGTTGCTCAGTTATTAGGT	55	2	ATTO550	0.04
Pachy07	12	ATC	209	CCTCACCTATGATGGCACTCC	AGGAGTCCACATCATTGACCA	55	2	FAM	0.005
Pachy25	7	AAC	211	TTGCGTGTTCAATCAGTGGG	ACCGCCAATGGTAAACAAGC	55	2	JOE	0.03
Pachy28	7	AATC	160	GACGGATGGACTGCTTGCTT	TCACATTTTCATCAATCCATCCATCA	55	2	ATTO565	0.008
Pachy12	9	ATC	246	TTCAGATTCTCCGTGCCGTG	GGAACATCCTTAGGGTAAGACCC	55	3	FAM	0.02
Pachy15	9	ATC	159	ACAAAGGATTGGAACATTCAGCA	TCCCTTTACATTACAGTCTGCACA	55	3	FAM	0.04
Pachy22	7	AAC	290	GCAAGCATGATGTCCGACCA	CTGAACTGGTTAGTACAAATATCATGA	55	3	ATTO565	0.20*
Pachy24	7	AAC	213	CCTTGGTACACTGCACATTAGC	GTGGCAAGAACACTGTCTGG	55	3	JOE	0.13*
Pachy29	7	AAC	153	GTATTTGTCTTGCCCGCCAC	TCATCAAACATGCATGCTACACA	55	3	ATTO565	0.01
Pachy30	7	AATC	140	GGAACTGAGCACAGAAACACG	GAACATATGTATCCAAATAACAGCGT	55	3	JOE	0.04

Chapitre 6

Gestion et conservation des écosystèmes mésophotiques de la zone portuaire



© Hendrik Sauvignat et Ludovic Hoarau

Résumé

Les habitats marins, en particulier les récifs coralliens sont menacés à l'échelle mondiale en raison de nombreux facteurs de stress d'origine anthropique et naturelle qui se manifestent à la fois à l'échelle globale et locale. L'étude des communautés benthiques et de coraux scléactiniaires qui persistent dans des conditions extrêmes permet d'apporter des informations importantes sur la manière dont ces facteurs influencent la structure des communautés des écosystèmes marins, avec des implications pour leur persistance dans les conditions de changements environnementaux. Le Port de La Réunion est situé dans un environnement urbanisé avec un développement côtier actif. Les suivis environnementaux marins mis en place aux abords du port de la Réunion, géré par l'autorité administrative « Grand Port Maritime De La Réunion » (GPMDLR), ont révélé qu'en dépit d'une dominance des habitats de substrats meubles, les habitats de substrats durs arborent des communautés benthiques et ichtyologiques variées. En étendant les suivis des communautés benthiques sessiles dans la zone mésophotique, de 45 à 95 m de profondeur, nous avons documenté des communautés diversifiées de cnidaires colonisant les galets et affleurements basaltiques profonds, reflétant des écosystèmes mésophotiques distincts et remarquables pouvant prospérer malgré des conditions environnementales extrêmes (e.g. faible luminosité, forte turbidité et sédimentation). La structure des communautés benthiques sessiles et de coraux varie significativement avec la profondeur avec une zonation séparant les communautés peu profondes de la zone mésophotique à partir des 45 m de profondeur. L'existence de communautés benthiques mésophotiques distinctes et diversifiées dans cette zone, parfois composées d'espèces à forte complexité structurelle tridimensionnelle et hébergeant une biodiversité associée importante, met en évidence le potentiel corridor écologique de la zone mésophotique portuaire à l'échelle locale mais aussi le potentiel de refuge d'espèces menacées face aux changements environnementaux et autres pressions anthropiques. Néanmoins, leur persistance dépendra des stratégies de gestion et de conservation qui seront effectivement mises en place localement pour préserver ces habitats.

6.1. Contexte

Le Port de la Réunion est un pilier essentiel de l'économie de l'Île de la Réunion. Il s'intègre également dans des stratégies internationales : il fait partie du réseau européen RTE-T et de la stratégie portuaire nationale, tout en contribuant au développement économique et à la sécurité des approvisionnements de La Réunion. Conscient de ses responsabilités et de l'importance de son rôle, le Grand Port Maritime de La Réunion (GPMDLR) a continué à développer ses activités, dans une logique économique, durable et sociale, initiée lors de son premier Projet Stratégique (période 2014-2018).

Le Projet Stratégique 2019-2023 a intensifié la considération des défis sociaux et environnementaux dans les documents stratégiques du port et de ses partenaires. L'établissement de la Direction de l'Aménagement et du Développement Durable au cœur de l'organisation du port démontre la détermination du GPMDLR à intégrer ces défis dans son évolution. En accord avec l'ambition « Port Responsable » et l'orientation visant à renforcer la relation ville-Port (Projet Stratégique 2019-2023), plusieurs plans d'action sont en cours sur les divers aspects que représentent les grands thèmes de la biodiversité, de l'énergie, du climat, de la qualité de l'air, du bruit. Ces différents documents stratégiques s'insèrent dans une démarche de Responsabilité Sociétale des Entreprises (RSE).

Un Schéma Directeur du Patrimoine Naturel (SDPN), démarche volontaire visant à améliorer la connaissance de la biodiversité a été mis en œuvre depuis 2016 et est actuellement en cours de révision. Le SDPN est un document d'orientations fondé sur des inventaires de la faune, de la flore et des habitats naturels terrestres et marins, permettant d'identifier les zones à enjeux et de les préserver vis-à-vis des impacts des projets portuaires. Il exprime la volonté du GPMDLR de protéger des secteurs/sites à haute valeur écologique et de mener une politique responsable en tant qu'aménageur gestionnaire de milieux naturels, complémentaire au développement de ses activités portuaires et industrielles. Le développement économique nécessite des anticipations sur le long terme et des orientations vers un développement équilibré du territoire.

Des évaluations du milieu naturel et des inventaires détaillés de l'environnement ont été menés de 2016 à 2017 sur un périmètre étendu à la circonscription portuaire, de la rivière des Galets à la Grande Chaloupe, et du littoral à la ligne bathymétrique des -50 m. Pour la première fois, la faune, la flore et les habitats naturels du territoire portuaire ont été recensés, identifiés, cartographiés et leurs sensibilités écologiques évaluées. Des stations sentinelles représentatives des habitats rencontrées et hébergeant des communautés marines à forte valeur écologique ont pu être identifiées. Ces stations ont ensuite fait l'objet de nouveaux suivis en 2019-2020 et

2023-2024 permettant de caractériser l'évolution temporelle des habitats et des communautés. De cette manière, le GPMDLR est informé de son patrimoine naturel pour mieux l'intégrer dans ses projets de développement, et pour partager ces informations avec ses partenaires (Etat, collectivités, associations). Dans le contexte de la mise à jour du SPDN du GPMDLR, des diagnostics écologiques des milieux terrestres et marins ont été effectués. Ces diagnostics ont permis d'identifier les enjeux environnementaux de la zone d'étude du SDPN. Ces enjeux ont été confrontés aux 23 aménagements portuaires prévus par le GPMDLR dans le cadre du Projet Stratégique 2024-2028.

Dans ce contexte, en se basant sur (i) l'historique des études réalisées dans la zone portuaire (entre la baie de Saint-Paul et la baie de La Possession), (ii) les résultats des précédents suivis du SDPN (2017 et 2020), et (iii) les résultats obtenus dans le contexte de cette thèse, l'objectif principal de ce chapitre est d'identifier les sites/stations sensibles/remarquables et de fournir des éléments objectifs pour la définition d'un indicateur intégré à mettre en place pour la gestion et la conservation des habitats peu profonds et mésophotiques de la zone portuaire.

6.2. Historique des études réalisées dans la zone portuaire

Dès le début des années 1980, des études préliminaires à des travaux d'aménagements aux alentours de la ville du Port ont été entreprises sur la sédimentologie, les communautés coralliennes et ichthyologiques, et les ressources halieutiques, entre la baie de Saint-Paul et la baie de La Possession (Troader & Montaggioni 1980 ; Bouchon et al. 1981 ; Delacroix 1982 ; Faure et al. 1985).

Au début des années 1990, l'étude de Troader (1991) propose une analyse de la géomorphologie des pentes marines de la surface à 50 m de profondeur. À la Pointe des Galets, ces pentes se révèlent particulièrement abruptes, dépassant les 60 % entre 10 et 20 m. Les fonds marins, majoritairement recouverts d'accumulations sableuses, se caractérisent par une grande instabilité. En direction de l'est, les valeurs moyennes des pentes diminuent rapidement pour atteindre seulement 4 % à proximité de la ville de La Possession. Au niveau du Port-Est, des indentations marquées du talus marin ont été observées, suggérant leur rôle potentiel dans le drainage des apports détritiques. De la Pointe des Galets à la Rivière des Galets, les pentes demeurent également très prononcées : les valeurs moyennes conduisant à une profondeur de 50 m sont souvent supérieures à 20 %. On note également la présence de plateformes sous-marines du côté ouest de la Pointe et au niveau du banc de la Follette (au nord de la digue Nord du Port-Ouest). En outre, au niveau du dépôt d'hydrocarbures, une pente extrêmement forte (67 %) signale l'existence d'une structure fortement ravinée entre 10 et 20 m de profondeur. Cette

configuration préfigure une zone d'arrachement maximal en relation avec un courant de type "rip-current". Enfin, les pentes s'adoucissent progressivement depuis la zone de Cambaie jusqu'à la baie de Saint-Paul.

La courantologie est caractérisée par l'alternance des courants en relation avec les marées. L'ouverture de la baie de La Possession entraîne une influence des houles dépressionnaires et des houles d'alizés, qui peuvent contourner l'île par le nord. Les courants d'alizés, bien que réguliers, demeurent généralement faibles (inférieurs ou égaux à 0,3 m/s). La baie est protégée de l'action directe des houles australes de sud-ouest, qui affectent en revanche le littoral entre la Rivière et la Pointe des Galets. En marée descendante, un courant de tendance nord-est / sud-ouest se forme, accompagné d'un contre-courant dans la baie de La Possession. En marée montante, la courantologie nord-est / sud-ouest persiste dans cette baie (sans contre-courant), tandis qu'en baie de Saint-Paul, le courant s'écoule globalement du nord au sud, avec un contre-courant le long de la côte. Ces contre-courants sont générés par les pointes rocheuses de la Pointe des Galets (baie de La Possession) et du Cap La Houssaye (baie de Saint-Paul). Il convient de noter que ce schéma peut être modifié par l'action des houles australes, qui engendrent un courant général dirigé vers le nord (Trodec 1991 ; Bigot et al. 1998). Les interactions entre les vents et les houles engendrent des courants compensateurs, notamment les courants de décharge de type "rip current" à la Pointe des Galets, ainsi que des remontées d'eaux profondes ("up-welling") en baie de La Possession (entre la Pointe des Galets et le Port-Est).

L'analyse de la dispersion des masses d'eau révèle l'existence de milieux à haute énergie, où des éléments extérieurs provoquent des phénomènes de dispersion, de turbulence et de brassage, contribuant ainsi au mélange et à l'homogénéisation des eaux superficielles. Ces milieux se situent au niveau de la Rivière des Galets et de la Pointe des Galets. En revanche, dans les milieux à basse énergie, des circulations plus calmes se développent, principalement dans la partie Est de la baie de La Possession.

Les masses d'eau littorales de La Réunion ont été historiquement classées selon deux typologies. Le premier découpage ARVAM/IARE (Dutrieux et al. 1995) a entre autres permis l'identification de 52 unités géomorphologiques alors que le second découpage des masses d'eau littorales de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) délimite 12 masses d'eau : 8 côtières et 4 récifales (Ropert et al. 2012). L'étude ARVAM/IARE propose un découpage fin basé sur trois critères (taille, frontière naturelle et limites communales). Dans l'aire d'étude écologique du SDPN, quatre unités géomorphologiques sont identifiées : les zones 49 à 52. Les zones 49 (de la Pointe de la Ravine à Malheur au port de La Possession) et 51 (de la Pointe des Galets au

Port-Ouest) se distinguent par une typologie de milieu originale, favorisant une riche biodiversité. La zone 50 (du port de La Possession à la Pointe des Galets) présente un littoral localement sensible, lié à la présence de substrats artificiels qui offrent des opportunités de concentration et de dissémination pour la faune marine (Pinault 2013). Enfin, la zone 52 (du Port-Ouest à la Rivière des Galets) affiche une sensibilité écologique plus faible, principalement influencée par l'embouchure de la Rivière des Galets.

Les masses d'eau côtières définies par la DCE comprennent la masse d'eau FRLC-107 « Saint-Paul » (versant Ouest) et la masse d'eau FRLC-108 « Le Port » (versant Nord). Cette dernière est concernée par un projet de Nouvelle Route du Littoral (NRL). Ces masses d'eau ont été délimitées en fonction de la nature des fonds, de la bathymétrie, de la hauteur des vagues et de l'exposition aux houles australes et cycloniques. Elles présentent une bathymétrie faible à moyenne, une exposition aux houles cycloniques et des fonds majoritairement sablo-vaseux. Il est important de noter que malgré la relative protection des littoraux contre les houles australes à l'échelle de l'île, leurs effets ne sont pas négligeables. Ils génèrent un transfert sédimentaire du sud vers le nord, notamment à l'ouest de la Pointe des Galets.

L'aire d'étude de la zone portuaire à La Réunion comprend quatre cours d'eau : une rivière pérenne et trois ravines. La Rivière des Galets, l'un des plus longs cours d'eau de l'île, draine l'ensemble du cirque de Mafate et transporte des sédiments vers le littoral lors de crues, généralement liées à des épisodes cycloniques ou des tempêtes tropicales. La baie de La Possession reçoit trois ravines : Ravine à Marquet, Ravine des Lataniers et Ravine Lafleur. Ces ravines ne coulent que lors de fortes pluies, principalement pendant la saison chaude cyclonique. Le BRGM a réalisé une cartographie morpho sédimentologique du domaine côtier de La Réunion (de -20 à -100 m), basée sur l'analyse d'imagerie acoustique, de prélèvements de sédiments et de vidéos sous-marines (Guennoc et al. 2008).

Dans cette zone d'étude, les fonds marins sont dominés par des roches affleurantes à sub-affleurantes, partiellement recouvertes de sables fins à vaseux (CARTOMAR ; Guennoc et al. 2008). Ces sédiments sont principalement constitués d'éléments volcaniques, avec une petite fraction biodétritique. Au nord de la baie de Saint-Paul, on trouve des sables volcaniques vaseux, tandis que la Rivière des Galets présente une couverture quasi continue de galets plus ou moins envasés.

L'aire d'étude est marquée par des zones de transit importantes, où la sédimentation n'est pas pérenne en raison de fortes pentes. La présence d'affleurements dans ces zones révèle l'instabilité des dépôts et les actions de drainage vers les grands fonds. Une cartographie géomorphologique et sédimentaire de la baie de La Possession a également été réalisée (Bigot

et al. 1998), mais compte tenu de son ancienneté et de son étendue limitée par rapport à l'aire d'étude du SDPN, un travail complémentaire de cartographie a été effectué en 2017 (CREOCEAN & BIORECIF 2017). Ce dernier inclut des radiales d'exploration vidéo pour identifier et géoréférencer les transitions de faciès (i.e. nature des fonds et des habitats), permettant ainsi de produire une carte des faciès géomorphologiques observés sur un secteur allant de la Rivière des Galets à la Ravine Lafleur, du littoral à la ligne bathymétrique des -50 m et incluant les enceintes portuaires du Port Ouest (**Figure 6.1**) et du Port Est (**Figure 6.2**).

L'analyse des données disponibles concernant les habitats marins et les peuplements associés dans la zone d'étude révèle leur origine principalement issue d'études anciennes (Bouchon et al. 1981 ; Durville 1995 ; Bigot et al. 1998), qui ne couvrent pas l'intégralité de l'emprise du SDPN. Les informations les plus récentes proviennent du secteur du Port-Est, suivi dans le cadre de ses travaux d'extension (digues et affleurement basaltique profond entre 2015 et 2016), ainsi que de la formation récifale du banc des Lataniers, faisant l'objet d'un suivi spécifique depuis 2012 dans le contexte des travaux de la NRL (Nouvelle Route du Littoral), avec des suivis en cours depuis 2014.

Afin de compléter ces données, des inventaires supplémentaires ont été réalisés en 2017 (CREOCEAN & BIORECIF 2017 ; SDPN 2017). Ces inventaires ont couvert 27 stations, réparties sur l'ensemble des faciès, dans le but d'identifier et de quantifier la biodiversité de la faune benthique et ichtyologique. La répartition des stations a été soigneusement planifiée pour échantillonner tous les types d'habitats au moins une fois, renforcer les efforts de prospection dans les milieux d'intérêt biologique et évaluer certaines zones en prévision des futurs aménagements du GPMDLR.

6.3. Typologie des habitats sous-marins actuels du Port et de la Baie de la Possession

La typologie des faciès utilisée est basée sur les études ARVAM/IARE (1998) et SDPN (2017, 2020), comprenant 9 faciès sur les zones externes des enceintes portuaires et 9 faciès dans l'enceinte portuaire (**Figures 6.1 et 6.2**). Les faciès « pentes sablo-vaseuses » et « plaines d'accumulation sableuse » dominent clairement les habitats de la façade Ouest et Nord respectivement entre 1 et 50 m de profondeur (représentant 20 % et 48 % des surfaces sur chacune des façades, respectivement). Nous nous basons sur les données historiques, les cartes actualisées du SDPN 2017 suivantes (**Figures 6.1 et 6.2**) et les stations sentinelles 2020 (**Figure 6.3**) pour déterminer les stations de notre étude.

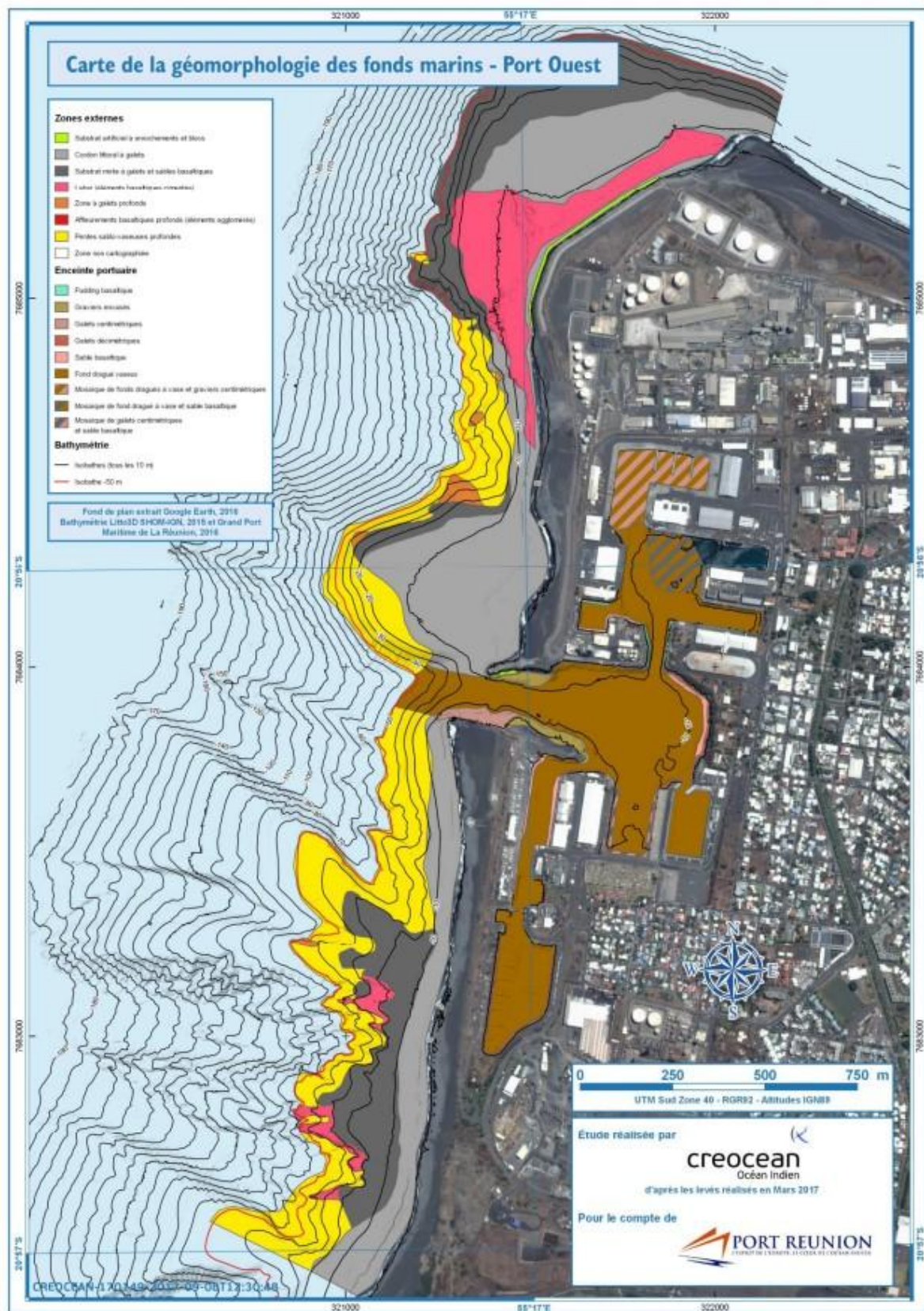


Figure 6.1. Carte de la géomorphologie des fonds marins de la façade « ouest » du GPMDLR jusqu'à 50 m de profondeur, d'après CREOCEAN, 2017 (SDPN 2017).

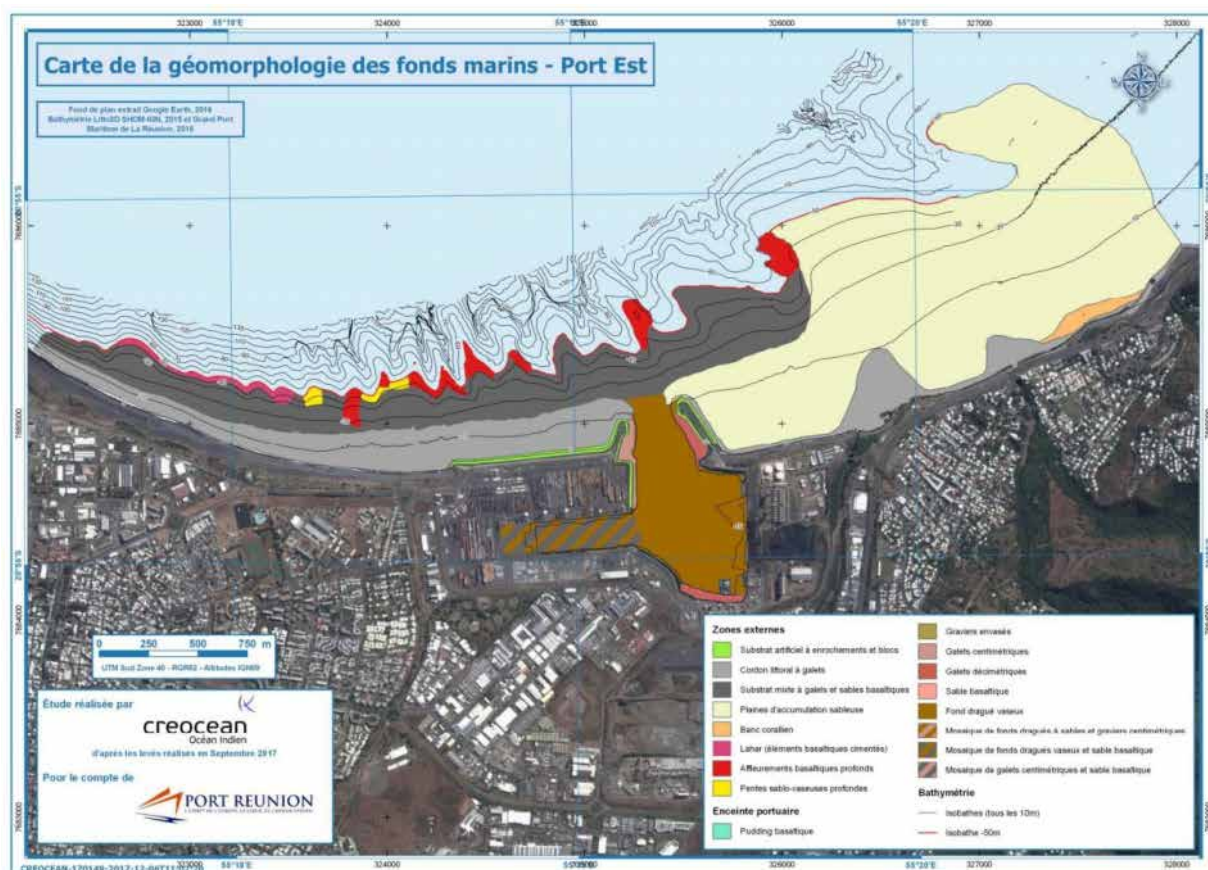


Figure 6.2. Carte de la géomorphologie des fonds marins de la façade « nord » du GPMDLR jusqu'à 50 m de profondeur, d'après CREOCEAN, 2017 (SDPN 2017).

Le SDPN du GPMDLR est destiné à la structuration et à la planification des actions de préservation et de conservation des milieux naturels du territoire portuaire. Dans le milieu marin, ce sont 13 stations sentinelles qui ont été identifiées grâce à un travail de cartographie et d'inventaire en 2017 et 2018. Le suivi réalisé en 2020 a permis notamment d'identifier 49 espèces de coraux durs (scléractiniaires), 36 espèces de macro-invertébrés et 174 espèces de poissons inféodés à divers habitats présentant des communautés faunistiques et floristiques riches et variées. Notons que Bouchon et al. (1981) avaient identifié 54 espèces de coraux en baie de La Possession.

La forte hétérogénéité spatiale relevée dans la structure des communautés benthiques a été suggérée comme liée au type de substrat, à l'hydrodynamisme et à la profondeur (SDPN 2020). Les habitats sont dominés par les substrats meubles représentant plus de 90% de la surface étudiée. Les plaines d'accumulation sableuse ne permettant pas l'installation de la faune benthique sessile et substrat mixte à galets et sables basaltiques représenteraient plus de 64 % de la surface considérée. Ces suivis ont permis d'identifier différents faciès notamment de substrats durs entre 3 et 50 m de profondeur pouvant accueillir des communautés benthiques importantes tels que les affleurements basaltiques, le Lahar, les zones à galets (cordon littoral et

galets profonds) et les substrats artificiels à enrochements composés de méga blocs des digues et un banc corallien (**Figures 6.1 et 6.2**). Ce petit banc corallien superficiel est situé à proximité de l'embouchure de la Ravine des Lataniers entre 5 et 20 m de profondeur et correspond à un stade embryonnaire de la construction corallienne (surface orange sur la **Figure 6.2**). Il se développe sur des matériaux volcaniques solidifiés et présente une colonisation corallienne exceptionnelle pour ce secteur (**Figure 6.2**).

Dans l'aire d'étude du SDPN, trois Zones Naturelles d'Intérêt Écologique, Floristique et Faunistique en milieu marin (ZNIEFF mer) de type 1 ont été identifiées :

- “Houlographe” : cette zone se caractérise par un tombant vertical profond, unique dans cette partie de l'île. Elle abrite un peuplement important de gorgones à partir de 40 m de profondeur.
- “Affleurement basaltique profond Port-Est” : ces affleurements profonds se distinguent par une forte biodiversité et une abondance remarquable des peuplements ichtyologiques.
- “Banc des Lataniers” : ce banc corallien présente un recouvrement élevé en coraux scléractiniaires et une biodiversité benthique et ichtyologique significative pour la région.

Ces secteurs ont été déterminés par la présence d'espèces, d'associations d'espèces macro-benthiques et ichtyologiques ou de milieux rares, qui confèrent à ces zones une valeur patrimoniale supérieure à celle des milieux environnants.

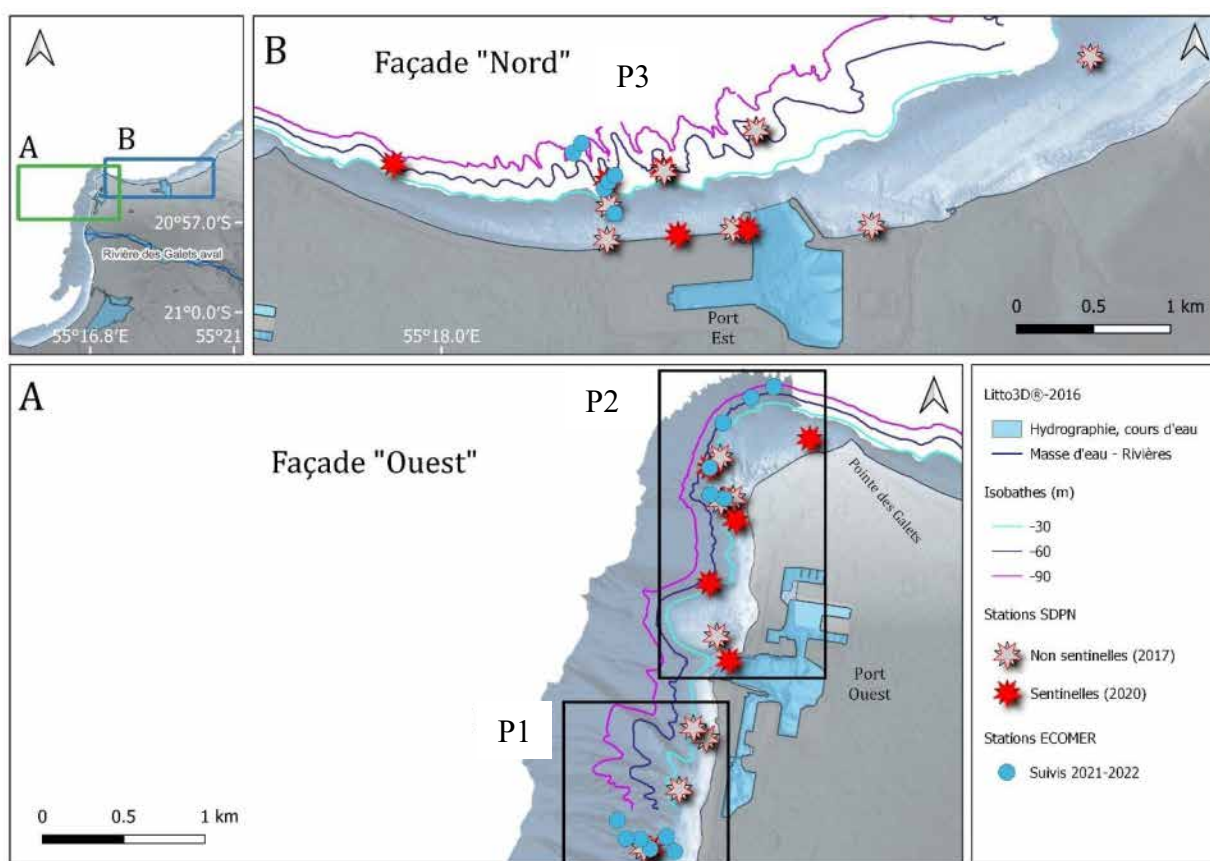
Dans ce contexte et sur la base de ces considérations environnementales et écologiques, l'objectif principal du présent chapitre est de fournir au GPMDLR des éléments actualisés sur l'état de santé actuel du patrimoine naturel marin étendu aux écosystèmes coralliens mésophotiques. Les objectifs spécifiques sont notamment d'identifier : (i) des stations de suivis de la zone portuaire affichant un intérêt écologique prioritaire en se basant sur les communautés macro-benthiques sessiles, et par conséquent à prioriser dans le cadre de futurs suivis ; (ii) des métriques (ou descripteurs) pertinents ; (iii) les fréquences des suivis ; et (iv) un indicateur intégré multicritères de « vulnérabilité » et de « remarquabilité » des habitats de la zone peu profonde à la zone mésophotique jusqu'à ~100 m de profondeur. Cet indicateur des communautés benthiques vulnérables et remarquables, bien que préliminaire et perfectible, vise à une identification et à un classement préliminaire des stations de la zone portuaire présentant un intérêt écologique le long d'un gradient vertical et horizontal.

6.4. Vers la définition d'un indicateur intégré

6.4.1. Éléments d'approche méthodologique

L'approche concerne les 2 deux façades de la zone portuaire du GPMDLR, situées à la pointe nord-ouest de La Réunion et distantes de 3 km (**Figure 6.3**) :

- La façade « Ouest » Le Port Ouest (commune du Port – sites P1 et P2 respectivement) : créé en 1886, le "Port de la Pointe des Galets" accueille les activités de pêche côtière et hauturière, de plaisance, de réparation navale, d'importation de bitume, de gaz et de ciment, ainsi que d'exportation de sucre en vrac. Cette zone abrite par ailleurs le troisième port militaire français.
- La façade « Nord » Le Port Est (communes du Port et de La Possession – site P3) : inauguré en 1986, le Port Est est le terminal des échanges de conteneurs, d'hydrocarbures, de céréales et de charbon, et la principale gare maritime et de croisière.



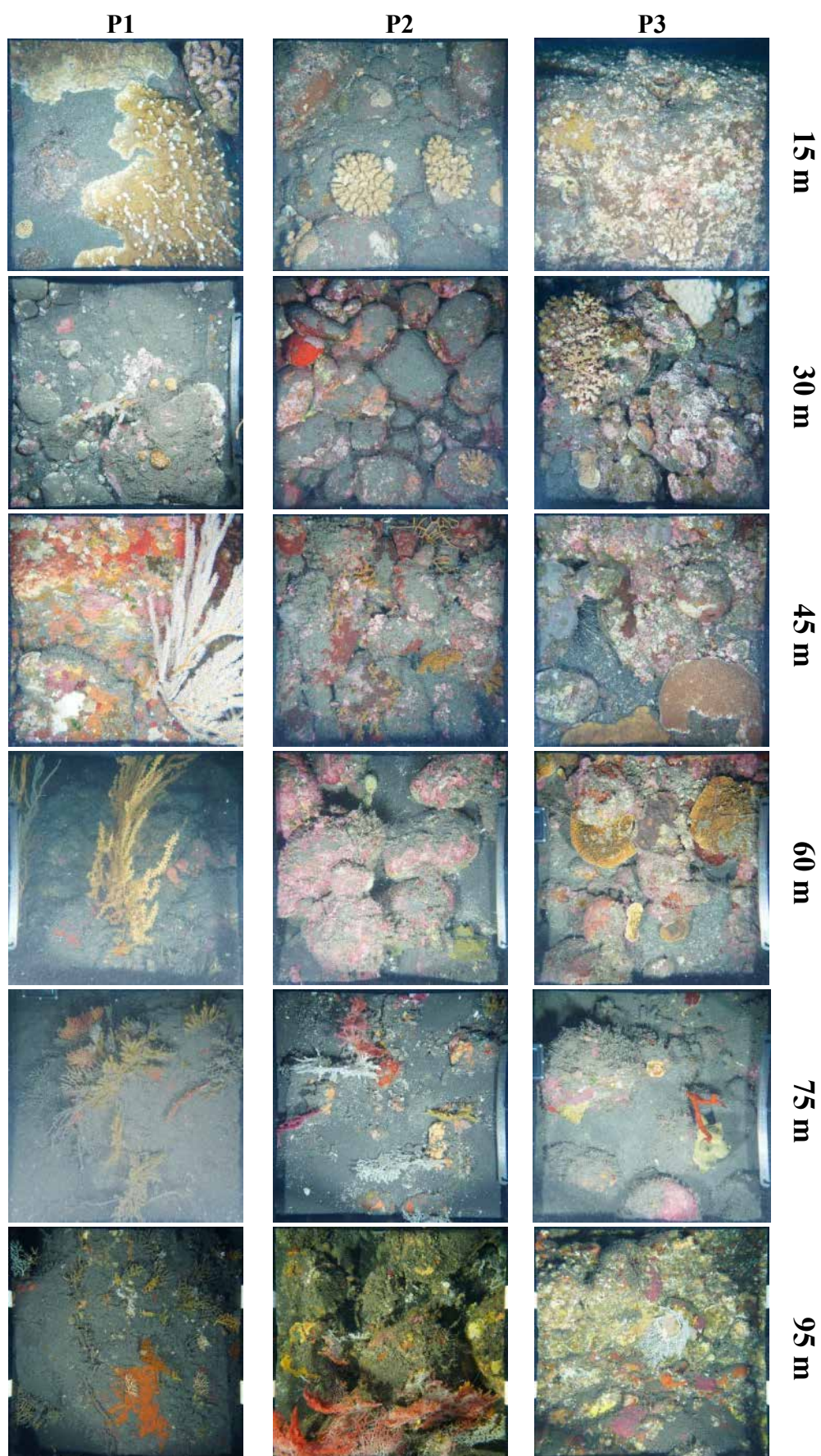


Figure 6.4. Exemples de photo-quadrats représentatifs des communautés benthiques rencontrées aux 18 stations sur les trois sites de la zone portuaire (P1, P2 et P3) entre 15 et 95 m de profondeur.

6.4.2. Proposition d'un indicateur intégré

Dans un premier temps, nous avons utilisé les quantiles pour comprendre la répartition des valeurs de recouvrements et de densité des communautés benthiques à l'échelle de l'île de La Réunion. Les quantiles sont des mesures statistiques utilisées pour diviser une distribution en plusieurs parties égales. Ils nous permettent donc d'identifier les valeurs de recouvrement benthique et de densité atypiques. Nous avons utilisé la méthode des rangs pour calculer les quantiles. Nous avons donc trié les données dans l'ordre croissant, puis attribué à chaque valeur un rang. Le quantile est ensuite calculé en trouvant la valeur au rang spécifié. Cinq classes de quantiles ont été déterminées, correspondant ainsi dans notre cas à des groupes de 12 stations.

Améliorer l'état de santé et la résilience des récifs coralliens font partie des principaux objectifs de gestion et de conservation de ces écosystèmes (Anthony et al. 2015). Cette gestion basée sur le concept de résilience (Resilience Based Management en anglais ou RBM ; Mcleod et al. (2019)) repose sur la compréhension des facteurs environnementaux présents et futurs qui influencent le fonctionnement des écosystèmes. L'identification préalable des zones d'intérêt écologique, dites remarquables est néanmoins nécessaire pour faciliter la hiérarchisation, la mise en œuvre et l'adaptation des actions pour une gestion efficace des habitats marins. L'analyse de la variation spatiale et temporelle des habitats marins remarquables est cruciale pour informer la gestion de zones d'intérêts (Maynard et al. 2019). Les indicateurs évaluant la « remarquabilité » incluant la résilience des récifs reposent sur des descripteurs biologiques (e.g. recouvrement, densité, diversité des organismes benthiques, proportion de coraux résistant au blanchissement), des descripteurs physico-chimiques (e.g. variabilité de la température, de la lumière, turbidité), et des descripteurs anthropiques (e.g. impacts de la pêche, pollution, aménagements côtiers, hypersédimentation, eutrophisation du milieu). Dans le cadre de notre étude sur le GPMDLR, nous cherchons donc à développer un indicateur intégrant le maximum de descripteurs liés à la « remarquabilité » et à la vulnérabilité des habitats.

Résistance, recouvrement et diversité

Dans ce travail, nous avons considéré des descripteurs relatifs : (i) à la résistance au blanchissement (% de genres coralliens considérés comme peu susceptibles au stress thermique ; d'après Marshall & Baird 2000 ; McClanahan et al. 2004 ; Maynard et al. 2015) ; au % de recouvrement des macroalgues, cnidaires, scléactiniaires, octocoralliaires, antipathaires et hydrozoaires ; (iii) à la diversité (Shannon-Weiner Diversity Index ; Jost 2006)

des cnidaires, scléactiniaires, octocoralliaires, antipathaires et hydrozoaires ; (iv) au % de recouvrement de substrat dur favorable à l'établissement des organismes macro-benthiques sessiles (= 100 - % de recouvrement en Sable ou en substrat non consolidé). Ces descripteurs ont été déterminés à partir des photo-quadrats réalisés sur chaque station située le long du gradient bathymétrique à 15, 30, 45, 75 et 95 m de profondeur entre septembre 2021 et décembre 2022.

À chaque station, 40 photo-quadrats (de dimensions 50 × 50 cm, couvrant une superficie totale de 10 m² par station ; **Figure 6.4**) ont été placés de manière aléatoire le long de chaque isobathe, en évitant tout chevauchement des photo-quadrats, et en prenant des photos approximativement à chaque mètre. Ces opérations ont été réalisées par des plongeurs équipés d'un appareil photo Sony $\alpha 7C$ dans un caisson Nauticam, avec une lentille de 28 mm, une résolution haute définition de 24,2 mégapixels et deux éclairages Sea & Sea YS-D2J montés sur un quadripode en PVC d'une hauteur de 0,85 m, permettant d'obtenir un angle et une hauteur orthogonaux constants au-dessus du substrat. Les 40 photo-quadrats de chaque station ont été utilisés comme répliques pour calculer les recouvrements, les diversités et les densités moyennes des communautés macro-benthiques. Tous les photo-quadrats ont été analysés par un seul observateur afin de limiter les biais potentiels. Le recouvrement macro-benthique en pourcentage (%) a été estimé à l'aide du logiciel Coral Point Count with Excel Extension (CPCe) (Kohler & Gill 2006), en se basant sur 50 points répartis aléatoirement par photo-quadrat. Les organismes macro-benthiques situés sous chaque point ont été identifiés selon les dix principales catégories macro-benthiques sessiles suivantes : coraux scléactiniaires (**Figure 6.6**), antipathaires, octocoralliaires et hydrozoaires, algues calcaires, gazons algaux, macroalgues, éponges et autres organismes sessiles benthiques (ascidies, bryozoaires, foraminifères et les actiniaires) (**Figure 6.7**). Les coraux scléactiniaires (**Figure 6.5**), antipathaires et hydrozoaires ont été identifiés au niveau du genre, tandis que les octocoralliaires ont été classés au niveau de la famille (conformément à Fabricius & Alderslade 2001).

Densité des cnidaires

Pour quantifier la densité des cnidaires (nombre de colonies.m⁻²), tous les coraux scléactiniaires (juvéniles < 5 cm et adultes ≥ 5 cm), antipathaires, octocoralliaires et hydrozoaires formant un squelette calcaire (i.e. appartenant au genre *Millepora*, *Stylaster* et *Distichopora*) ont été comptabilisés dans chaque quadrat à l'aide du logiciel ImageJ (Schneider et al. 2012). La densité des cnidaires correspond à la somme des scléactiniaires, octocoralliaires, antipathaires et hydrozoaires. De plus, tous les photo-quadrats ont été traités

par un seul observateur afin de limiter les biais associés. La **Figure 6.5** ci-dessous présente pour chaque station les proportions relatives des densités moyennes (nombre de colonies.m⁻²) de cnidaires et quelques colonies de scléactiniaires typiques des zones peu profondes et mésophotiques.

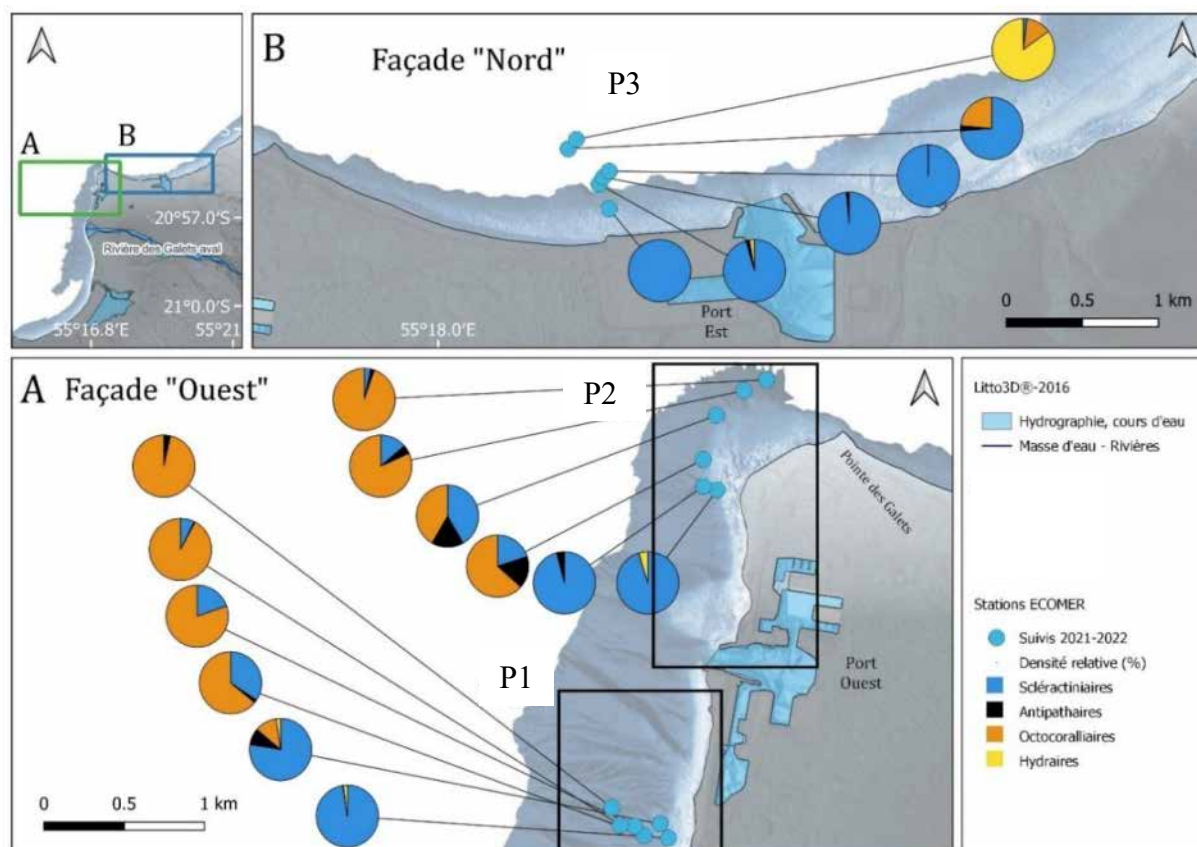


Figure 6.5. Carte des proportions relatives des densités moyennes (nombre de colonies.m⁻²) de cnidaires (scléactiniaires, octocoralliaires, antipathaires et hydrozoaires) aux 18 stations disposées sur les 3 sites à 6 profondeurs (15, 30, 45, 60, 75, et 95 m) sur (A) la façade « Ouest et (B) sur la façade « Nord ».

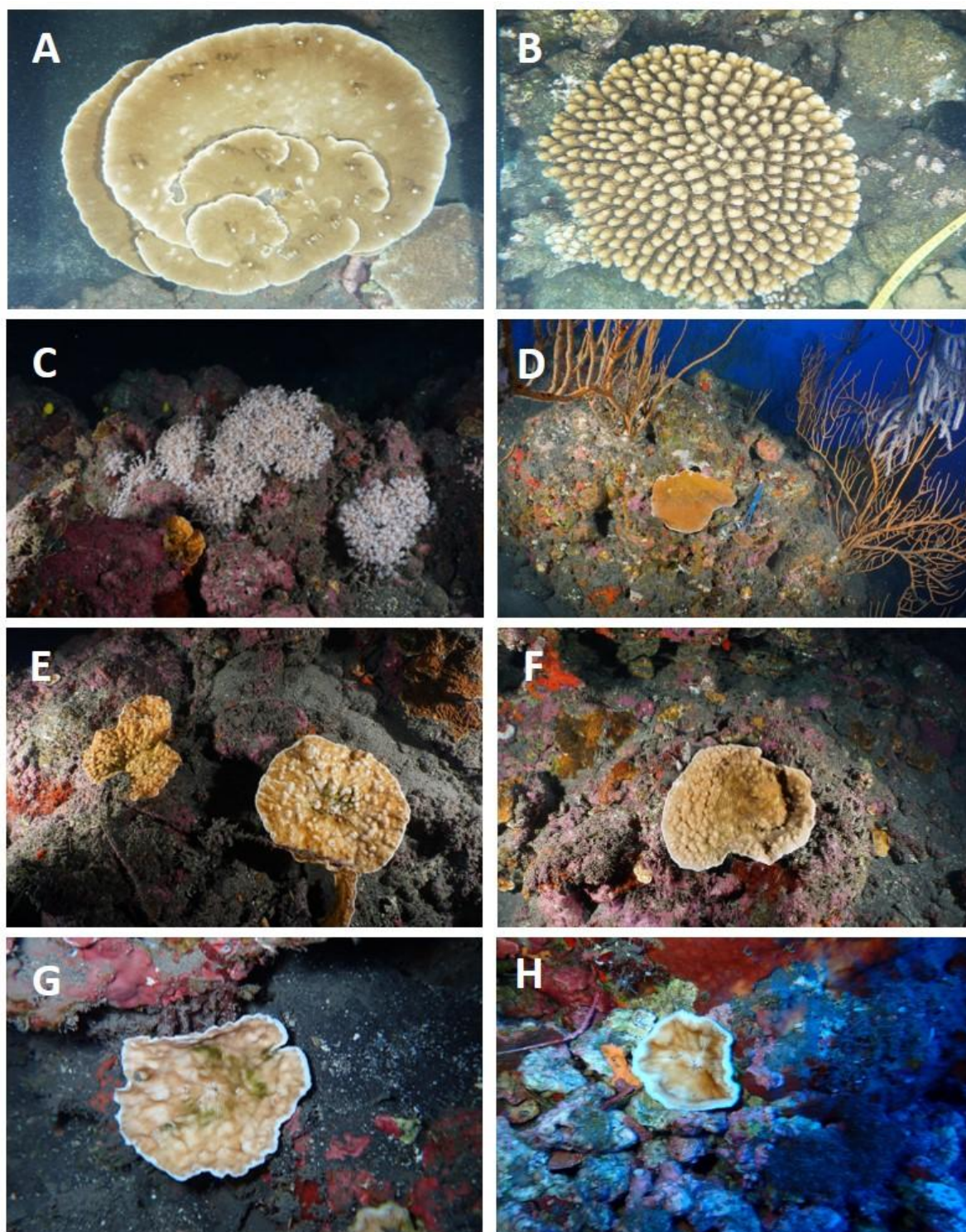


Figure 6.6. Quelques espèces de scléactiniaires caractéristiques des stations étudiées de la zone peu profonde (< 30 m) : (A) *Porites* cf. *monticulosa*, (B) *Acropora* cf. *gemmifera* ; de la zone mésophotique supérieure (45–60 m) : (C) *Goniopora* cf. *columna*, (D) *Pachyseris* cf. *speciosa* ; de la zone mésophotique inférieure (> 60 m) : (E) *Leptoseris* spp. (F) *Leptoseris* cf. *hawaiiensis*, (G) *Leptoseris* cf. *scabra*, (H) *Leptoseris* cf. *fragilis*.

Pente

À chaque station, nous avons estimé la pente à partir de photos grand angle, des photo-quadrats et visuellement *in situ*. Quatre catégories ont été retenues (Englebert et al. 2017 ; Perez-Rosales et al. 2022) : pente douce ($\sim 10\text{--}30^\circ$), pente modérée ($\sim 45^\circ$), pente raide ($\sim 60^\circ$) ou mur/tombant ($\sim 80\text{--}90^\circ$).

Distance à la côte

Sur chacune des stations, la distance à la côte a été mesurée grâce au logiciel libre et Open Source QGIS et l'outil de jonction du plus proche voisin de l'extension « NNJoin » permettant de joindre des couches vectorielles basées sur les relations du plus proche voisin et ainsi permettant d'obtenir les plus petites distances entre la côte et les stations échantillonnées.

Rugosité

La rugosité à l'échelle de l'habitat (c'est-à-dire la complexité structurale de l'habitat ou le relief du fond marin) a été quantifiée visuellement à chaque station sur une échelle de 1 à 5 (voir Gratwick & Speight 2005 ; Polunin & Roberts 1993 ; Wilson et al. 2007). En bref, l'indicateur de rugosité est basé sur une échelle de cinq points allant de 1 (c'est-à-dire aucun relief vertical observé le long des photo-quadrats) à 5 (c'est-à-dire un relief de substrat exceptionnellement complexe avec de nombreuses grottes et/ou surplombs caractérisant la station).

Température

La température a été mesurée pendant six mois (entre septembre 2022 et début avril 2023) avec un intervalle de 15 minutes à l'aide de la sonde HOBO Water Temperature Pro v2. Ces enregistreurs de paramètres environnementaux ont été déployés sur 3 stations de la façade « nord » sur le site du port Est (site P3) à des profondeurs de 15, 45 et 75 mètres (stations : P3-15, P3-45 et P3-75). Les données de température ont été analysées à l'aide d'un modèle linéaire avec la profondeur, la saison et leur interaction considérées comme facteurs. L'indicateur de la variabilité de la température correspond à l'écart-type des températures centré sur les trois mois les plus chauds (i.e. janvier à mars). Nous avons considéré ces indicateurs comme similaires pour les stations d'une même profondeur. Pour les stations à 30, 60 et 95 m de profondeur, l'indicateur a été interpolé ou extrapolé selon une fonction quadratique de la profondeur ($y =$

$0.0002z^2 + 0.0225z$; $R^2 = 0.994$; où y correspond à la variabilité de la température et à la profondeur considérée z).

Des différences significatives de température ont été détectées entre profondeurs, saisons et leur interaction (**Information supplémentaire Figure S6.1 ; Tableau S6.1**). La température journalière moyenne mesurée est de $26,2 \pm 1,7^\circ\text{C}$ à 15 m de profondeur au cours de la saison 2022 – 2023. A 45 m, elle est de $25,3 \pm 1,3^\circ\text{C}$ et de $24,3 \pm 0,6^\circ\text{C}$ à 75 m. En hiver 2022 (septembre – octobre 2022), la température présente très peu de différence entre les profondeurs : elle s'établit à $23,6 \pm 0,3^\circ\text{C}$, $23,5 \pm 0,2^\circ\text{C}$ et $23,2 \pm 0,17^\circ\text{C}$ à 15 m, 45 m, et 75 m respectivement. En été (Novembre 2022 – Mars 2023), les températures présentent de plus fortes variabilités et les différences entre la surface et les profondeurs mésophotiques plus contrastées, avec des températures moyennes de $27,0 \pm 1,2^\circ\text{C}$ à 15 m, $25,8 \pm 1,0^\circ\text{C}$ à 45 m et de $23,9 \pm 0,6^\circ\text{C}$ à 75 m (**Figure 6.7D**).

Lumière

En parallèle, le rayonnement photosynthétiquement actif (Photosynthetically Available Radiation en anglais ou PAR) a également été mesuré pendant six mois (entre septembre 2022 et avril 2023) avec un intervalle de 15 minutes à l'aide de la sonde loggers DEFI2-L JFE Advantech. Comme pour les sondes de température, les sondes de lumière ont été déployées à des profondeurs de 15, 45 et 75 mètres aux mêmes trois stations mentionnées ci-dessus (**Figure 6.7C**). Seules les données enregistrées entre 10h00 et 15h00 (lorsque la luminosité est la plus forte), les 15 premier jours des enregistrements (pour éviter l'effet du biofouling sur les sondes) ont été considérés dans la moyenne estivale, hivernale et annuelle. Nous avons calculé les profils verticaux relatifs de la lumière comparée à 15 m de profondeur. Les données ont été standardisées d'après les 15 m de profondeur au lieu de la surface puisqu'il s'agit du relevé le moins profond. Etant donné les eaux claires océaniques et les longueurs d'ondes étroites aux profondeurs mésophotiques, les données manquantes aux profondeurs étudiées ont été estimées d'après l'équation de la loi de Beer-Lambert : $PAR_z = PAR_0 \times e^{-kz}$, où PAR_z correspond à l'irradiance à la profondeur considérée, PAR_0 l'irradiance de référence (15 m), k le coefficient d'atténuation de la lumière estimé le long du gradient de profondeur et z la profondeur considérée (Gordon 1989 ; Rouzé et al. 2020 ; Pérez-Rosales et al. 2021). L'irradiance n'a pas été considérée comme indicateur de « remarquabilité » et n'a par conséquent pas été pris en considération dans le calcul de la « remarquabilité » relative.

La lumière diminue exponentiellement avec la profondeur. Relatif à la valeur à 15 m de profondeur, le PAR est inférieur à 24% à 45 m et est inférieur à 5% à 75 m (**Figure S6.2**). Ces

valeurs sont concordantes avec l'équation de Beer-Lambert. Relatif à la surface, 10% du PAR est retrouvé à ~ 45 m de profondeur (début de la zone mésophotique comme communément établi), 1% du PAR est retrouvé à ~ 90 m de profondeur (limite entre la zone mésophotique supérieure et la zone mésophotique inférieure) et 0,1% du PAR est retrouvé à 134 m de profondeur (fin de la zone mésophotique).

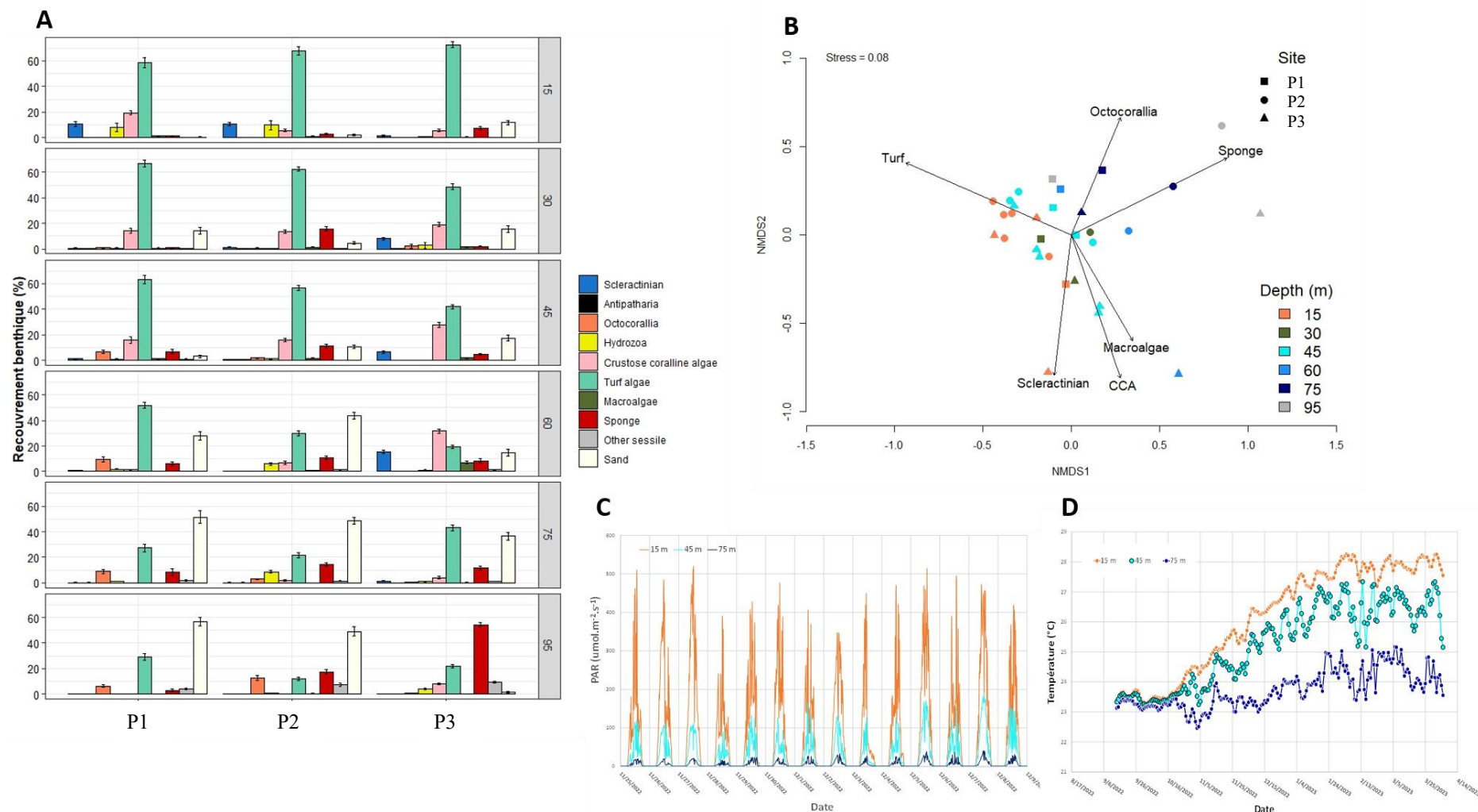


Figure 6.7. Caractérisation des communautés benthiques et des conditions environnementales des stations de la zone portuaires. **(A)** Moyenne du pourcentage de recouvrement de dix catégories macro-benthiques sessiles + sable aux 18 stations, disposées sur les 3 sites et les 6 profondeurs (15, 30, 45, 60, 75, et 95 m). Les barres d'erreur indiquent $\pm$ S.E. **(B)** Échelle multidimensionnelle non métrique (NMDS) du pourcentage de recouvrement des communautés macro-benthiques sessiles des 18 stations + 13 stations sentinelles (voir **Figure 6.3**) basée sur la matrice de distance de dissimilarité de Bray-Curtis non transformée avec des vecteurs significatifs ($p < 0,05$) expliquant les modèles de profondeur globale dans la structure des communautés benthiques. **(C)** Radiation disponible photosynthétiquement (PAR en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) pendant 15 jours en été 2022 (novembre-décembre) à trois profondeurs : 15, 45 et 75 m. **(D)** Variation de la température (en degrés Celsius) entre septembre 2022 et avril 2023 à trois profondeurs : 15, 45 et 75 m.

6.4.3. Indicateur qualitatif ichthyologique d'espèces cryptiques ?

Même si le compartiment ichthyologique n'a pas fait l'objet d'une attention spécifique dans la présente étude, il est important de souligner que neuf espèces prises en photo de manière opportuniste (notamment au sein des photo-quadrats) entre 60 et 95 m (**Figure 6.8**) s'ajoutent à la liste des 174 autres espèces inventoriées au cours de suivis 2020 des stations sentinelles (SDPN 2020). Ce point est d'autant plus remarquable que parmi ces nouvelles espèces, six espèces (*Canthigaster tyleri*, *Halichores trispilus*, *Chromis* sp. *Plectranthias innermis*, *P. winniensis* et *Luzonichthys waitei*) ont fait l'objet récemment du tout premier signalement sur le récif corallien et sur la zone volcanique en zone mésophotique (Tea et al. 2020 ; Mulochau et al. 2021c). Aussi une espèce de demoiselle *Chromis* sp. (Pomacentridae Bonaparte, 1831) photographiée à 95 m sur le site de la façade « Ouest » est probablement nouvelle pour la science (**Figure 6.8E**). Mulochau et al. (2021a, 2021c) rapportent cinq observations en banc de ces spécimens effectués entre août 2020 et février 2021 sur le récif corallien à Saint-Leu et la zone volcanique à Sainte-Rose à 93 m de profondeur. La présente observation étend donc l'aire de distribution de cette nouvelle espèce potentielle sur la zone Nord-Ouest de l'île au Port. L'individu photographié dans le photo-quadrat au sein de colonies de gorgones et d'éponges permet d'ailleurs d'obtenir précisément ses mesures et caractères morphologiques (3,6 cm de longueur standard et 4,8 cm de longueur totale ; 12–13 rayons épineux sur la nageoire dorsale ; la coloration du corps est bleuâtre, avec une large bande gris foncé traversant l'œil ; les lobes de la nageoire caudale sont jaunes). La collection de cette espèce est néanmoins nécessaire pour une identification et une description scientifique définitive de l'espèce. Nous rapportons également une augmentation du rang de distribution verticale pour *Canthigaster tyleri* jusqu'à 95 m (précédemment photographiée à 85 m de profondeur sur le récif corallien à Saint-Leu, Mulochau et al. 2021a). Enfin, parmi ces neuf espèces, deux espèces de Serranidae, *Cephalopholis pollini* qui est inféodée à la zone profonde et *Epinephelus tukula* qui n'est plus observée dans les récifs peu profonds sur les pentes récifales de La Réunion (**Figures 6.8G-H**), ont été photographiées à deux reprises entre 60 et 80 m de profondeur. Ces deux espèces figurent sur la liste rouge de l'IUCN, classées localement comme « Vulnérable » et « En Danger Critique », respectivement (UICN France 2022). La zone mésophotique représenterait donc un refuge spatial pour ces espèces dans le cas où la pression de pêche venait à diminuer. A ce jour, ce sont donc 18 espèces de poissons inventoriées dans la zone portuaire (~10%) qui figurent dans la liste rouge de l'IUCN pour La Réunion (**Information supplémentaire Tableau S6.2**).

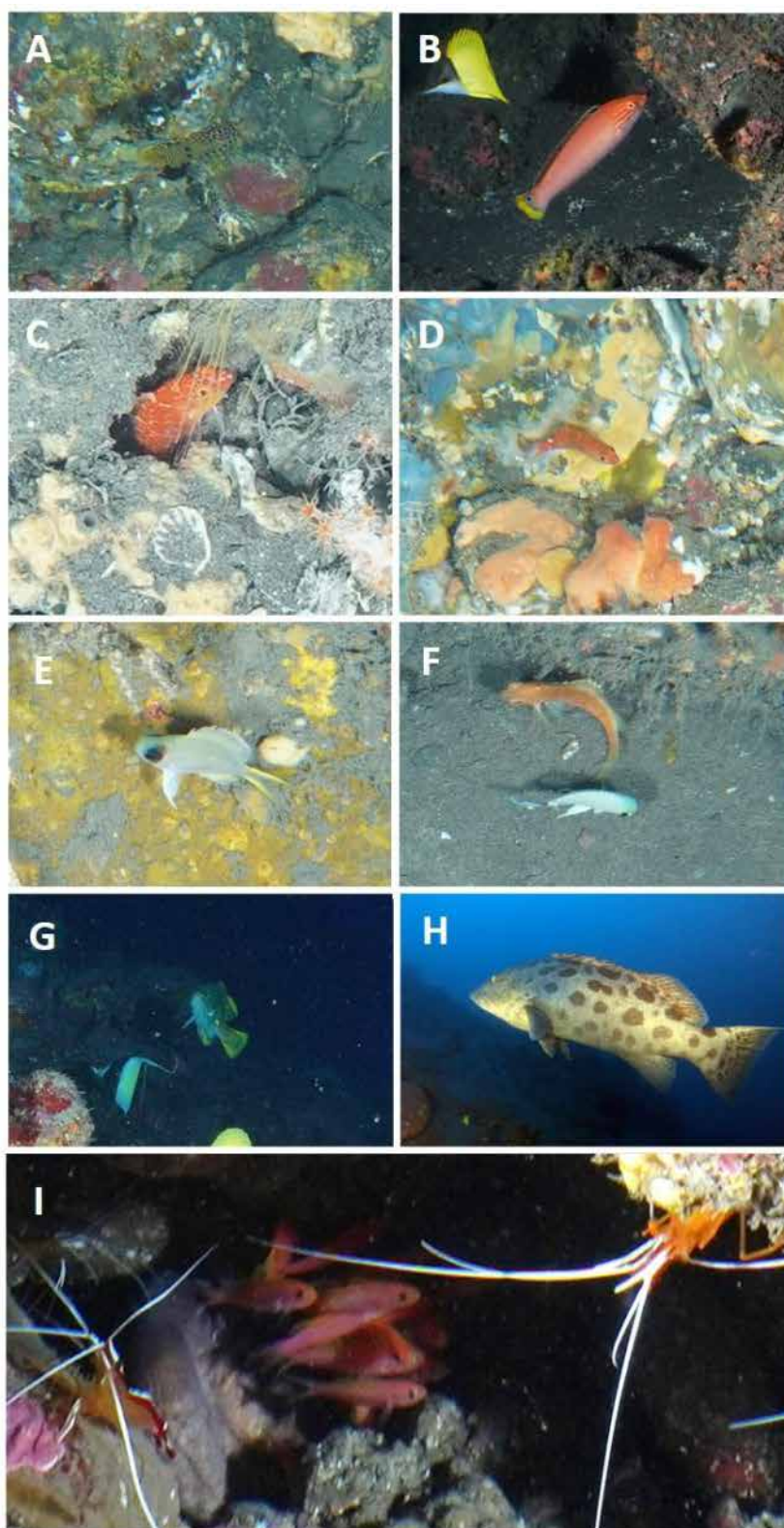


Figure 6.8. Neuf espèces de poissons photographiées sur la zone portuaire entre 60 m et 95 m de profondeur et n'ayant pas été inventoriées dans le SDPN 2017 et 2020 (y compris en parcours aléatoire). (A) *Canthigaster tyleri* à 95 m, (B) *Halichores trispilus* à 60 m, (C) *Plectranthias* cf. *innermis* à 75 m, (D) *P. winniensis* à 95 m, (E) *Chromis* sp. à 92 m, espèce non identifiée et probablement nouvelle pour la science, (F) *C.* cf. *axillaris* à 95 m en dessous de *Cyprinocirrhites polyactis*, (G) *Cephalopholis pollini* à 62 m, (H) *Epinephelus tukula* à 75 m, et (I) *Luzonichthys waitei* à 60 m. Notez que les espèces A et C–F ont été photographiées au sein de photo-quadrats.

6.4.4. Proposition d'un indicateur intégré d'état de santé

Au total, 18 descripteurs de « remarquabilité » ont été évalués :

- 1) Pourcentage de recouvrement des scléactiniaires résistant au blanchissement (*sensu* Marshall & Baird 2000 ; McClanahan et al. 2004 ; Maynard et al. 2015) (RB) ;
- 2) Diversité des organismes Benthiques sessiles (DiB) calculée selon l'indice de diversité de Shannon basé sur l'abondance relative des taxons benthiques ;
- 3) Diversité des Scléactiniaires (DiS) calculée selon l'indice de diversité de Shannon basé sur l'abondance relative des genres des scléactiniaires ;
- 4) Diversité des Octocoralliaires (DiO) calculée selon l'indice de diversité de Shannon basé sur l'abondance relative des genres ou familles des octocoralliaires ;
- 5) Diversité des Antipathaires (DiA) calculée selon l'indice de diversité de Shannon basé sur l'abondance relative des genres des antipathaires ;
- 6) Diversité des Hydrozoaires (DiH) calculée selon l'indice de diversité de Shannon basé sur l'abondance relative des genres des hydrozoaires ;
- 7) Recouvrement en Cnidaire (RC) ;
- 8) Recouvrement en Scléactiniaires (RS) ;
- 9) Recouvrement en Octocoralliaires (RO) ;
- 10) Recouvrement en Antipathaires (RA) ;
- 11) Recouvrement en Hydrozoaires (RH) ;
- 12) Densité des Cnidaire (DeC) ;
- 13) Densité des Scléactiniaires Juvéniles (DSJ) ;
- 14) Densité des Scléactiniaires Adultes (DSA) ;
- 15) Densité des Octocoralliaires (DeO) ;
- 16) Densité des Antipathaires (DeA) ;
- 17) Densité des Hydrozoaires (DeH) ;
- 18) Disponibilité en Substrat dur (DiSub) ;

Quatre descripteurs de vulnérabilité physique de l'habitat incluant :

- 1) Variabilité de la Température (VT) ;
- 2) Pente (P) ;
- 3) Rugosité (Rug) ;
- 4) Distance à la Côte (DistC)

Ces descripteurs de vulnérabilité physique constituent ici des proxys des stress naturels et anthropiques liés au blanchissement corallien, aux apports de nutriments, à la sédimentation et aux pollutions respectivement.

Chaque descripteur a été normalisé, rendu unidirectionnel sur une échelle de 0 – 1 en divisant chaque valeur par la valeur maximale obtenue sur les 18 stations. Les scores ont été inversés pour le recouvrement en macroalgues afin de faire en sorte que les hauts scores correspondent à une forte « remarquabilité » potentielle relative. Les scores normalisés n'ont pas été pondérés car l'importance de chaque variable n'a pas encore fait l'objet d'une évaluation sur les écosystèmes coralliens mésophotiques. Par conséquent, chaque descripteur a le même poids dans le calcul de l'indicateur. Les scores obtenus pour chaque descripteur ont été moyennés afin d'obtenir les scores de « remarquabilité » pour chaque station. Ces derniers sont alors normalisés en divisant chaque score par la valeur maximale obtenue, nous permettant d'obtenir un score de « remarquabilité » relative allant de 0 à 1. A partir de ce score chaque station est classée de la plus remarquable à la moins remarquable. Les classements relatifs pour ces scores de « remarquabilité » sont comme suit : remarquabilité relative forte (scores finaux > 1 SD au-dessus de la moyenne (moy.), moyenne-forte ($< \text{moy.} + 1 \text{ SD}$ et $> \text{moy.}$), moyenne-faible ($< \text{moy.}$ et $> \text{moy.} - 1 \text{ SD}$), et faible ($< \text{moy.} - 1 \text{ SD}$). Ces classements relatifs sont également utilisés pour décrire et comparer les scores pour chaque descripteur de remarquabilité.

6.5. Résultats de l'approche des communautés benthiques remarquables

La présente étude apporte des éléments nouveaux et importants quant à la biodiversité des habitats et communautés benthiques de la zone mésophotique de la zone portuaire et particulièrement au-delà de 60 mètres de profondeur.

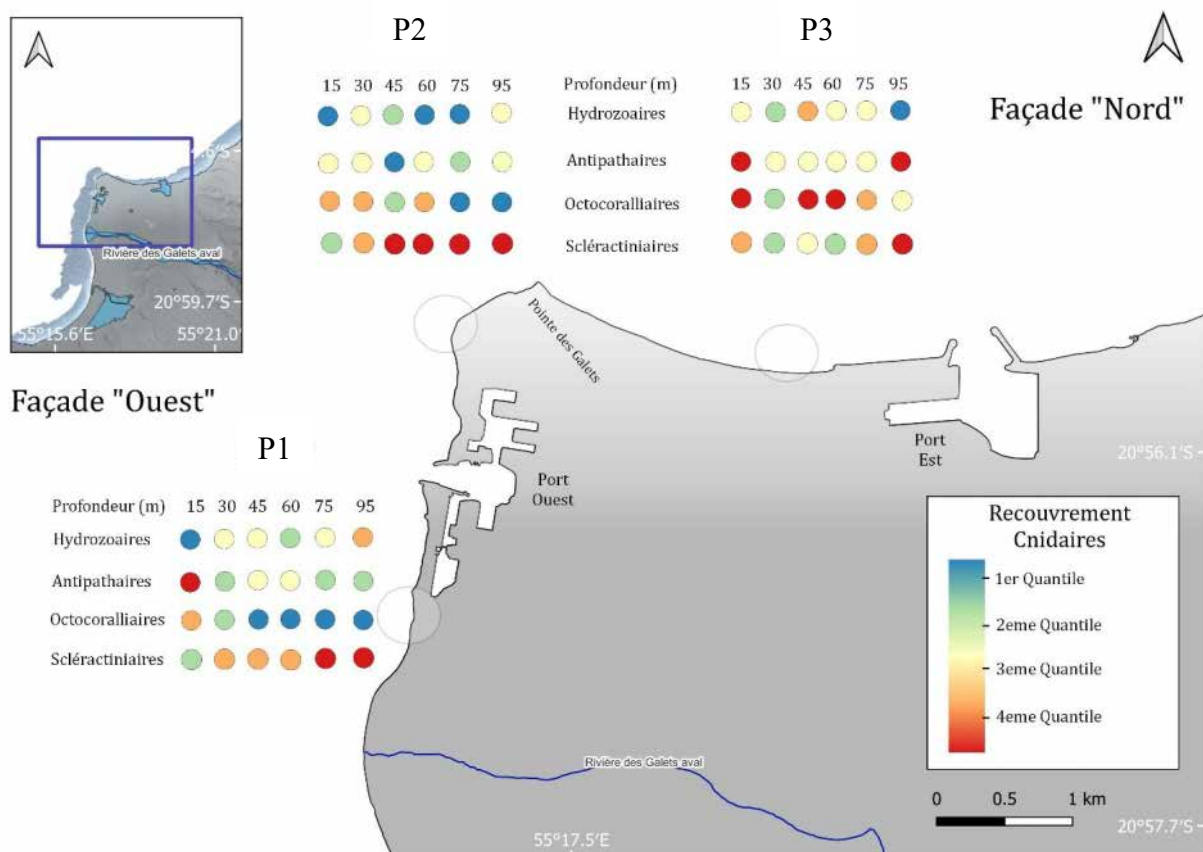


Figure 6.9. Carte récapitulative de l'indicateur de recouvrement relatif des cnidaires : coraux scléractiniaires, octocoralliaires, antipathaires et hydrozoaires sur les trois sites de la zone portuaire (P1, P2 et P3) à six profondeurs 15, 30, 45, 60, 75 et 95 m. Les forts recouvrements relatifs aux 60 stations étudiées autour de La Réunion sont représentées en bleu alors que les faibles recouvrements sont représentés en rouge.

La zone portuaire présente une forte hétérogénéité spatiale dans la structure des communautés macro-benthiques et particulièrement dans la zone mésophotique. La structure des communautés varie significativement le long du gradient de profondeur. Les stations les moins profondes (15 m) des sites P1 et P2 présentent des recouvrements en coraux scléractiniaires et hydrozoaires (*Millepora*) relativement importants à l'échelle de l'île (2^{ème} quantile avec 10,7% et 10,8% de recouvrement en scléractiniaires et avec 8,1% et 9,8% de recouvrement en *Millepora* respectivement, **Figure 6.9**). La densité des scléractiniaires y est également relativement importante (1^{er} quantile à l'échelle de l'île, **Figure 6.10**) avec une dominance des colonies juvéniles reflétant une forte dynamique de recrutement relativement récente et importante et un potentiel de recolonisation pouvant être fort à la suite d'une perturbation (cyclone, houle) sur ces stations. La station P3-15 présente de faibles pourcentages de recouvrement en scléractiniaires. Paradoxalement, il s'agit de la station dont le taux de recrutement est le plus important avec un recrutement moyen de $176,7 \pm 32,08$ recrues.m⁻² (4.42 ± 0.80 recrues.plaque⁻¹) au cours de la saison estivale 2022-2023 (voir chapitre 4) suggérant

que cette station est un hotspot potentiel pour le recrutement mais où les mortalités post-fixation sont probablement importantes (étant donné la faible densité de coraux juvéniles et d'adultes sur cette station), et vraisemblablement dues à un hydrodynamisme marqué (houles et courants) entraînant un remaniement fréquent du substrat à galets instables. Cette station est d'ailleurs caractérisée par un recouvrement en éponges encroutantes particulièrement important pour cette profondeur (> 7% ; **Figure 6.12**).

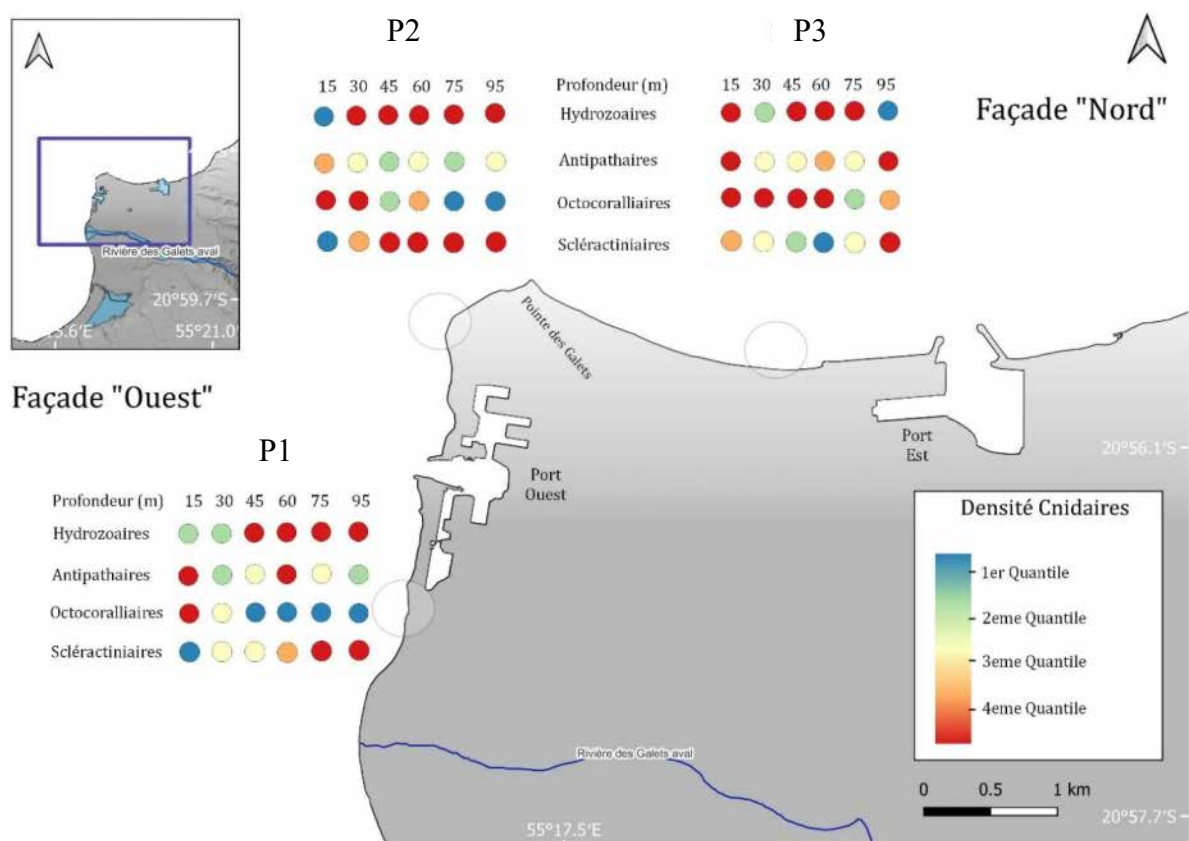


Figure 6.10. Carte récapitulative de l'indicateur de densité relative des cnidaires : coraux scléractiniaires, octocoralliaires, antipathaires et hydrozoaires à squelette calcaire (i.e. *Millepora* et *Styaster*) sur les trois sites de la zone portuaire (P1, P2 et P3) à six profondeurs 15, 30, 45, 60, 75 et 95 m. Les forts recouvrements relatifs aux 60 stations étudiées autour de La Réunion sont représentées en bleu alors que les faibles recouvrements sont représentés en rouge.

La zone des 30 m de profondeur (20–40 m) correspond à une zone de transition entre la zone euphotique peu profonde et le début de la zone mésophotique et semble ne présenter qu'un intérêt moyen à faible quant au recouvrement en cnidaires. La station P3-30 m présente tout de même une diversité générique de scléractiniaires relativement élevée parmi les 18 stations étudiées de la zone portuaire.

Les sites P1 et P2 se distinguent de P3 par une remarquable dominance des octocoralliaires à partir de 45 m de profondeur pour P1 et à partir de 75 m sur le site P2. Ces

stations présentent notamment les plus fortes valeurs de recouvrements et de densités en octocoralliaires de l'île (**Figures 6.9 et 6.10**), mais figurent aussi parmi celles ayant les plus faibles valeurs de recouvrement en algues calcaires (CCA) et macroalgues (**Figure 6.11**). Ces stations constituent des habitats remarquables formant des forêts animales marines (*sensu* Rossi et al. 2017) et hébergeant une biodiversité ichtyologique importante (voir **Annexe 3** ; Hoarau et al. *en révision*). Alors que des gorgones de grandes tailles (> 50 cm de haut et de large) du genre *Subergorgia* dominent les communautés d'octocoralliaires sur le site P1 à 45 m, la diversité en octocoralliaires est la plus importante sur le site P2 à 95 m de profondeur. Etant donné la dominance des gorgones (octocoralliaires) dans les environnements mésophotiques à l'abri des environnements soumis à l'action des vagues, la variation dans leur complexité structurelle et taxonomique reflète vraisemblablement l'action disproportionnée des conditions environnementales telles que le courant, l'influence saisonnière de la Rivière des Galets et de l'exposition saisonnière des alizés, des houles australes en hiver et des cyclones en été. Les stations du site P3 à 45 m et 60 m se démarquent par une abondance relativement élevée en scléactiniaire et en CCA (**Figures 6.9–6.11**).

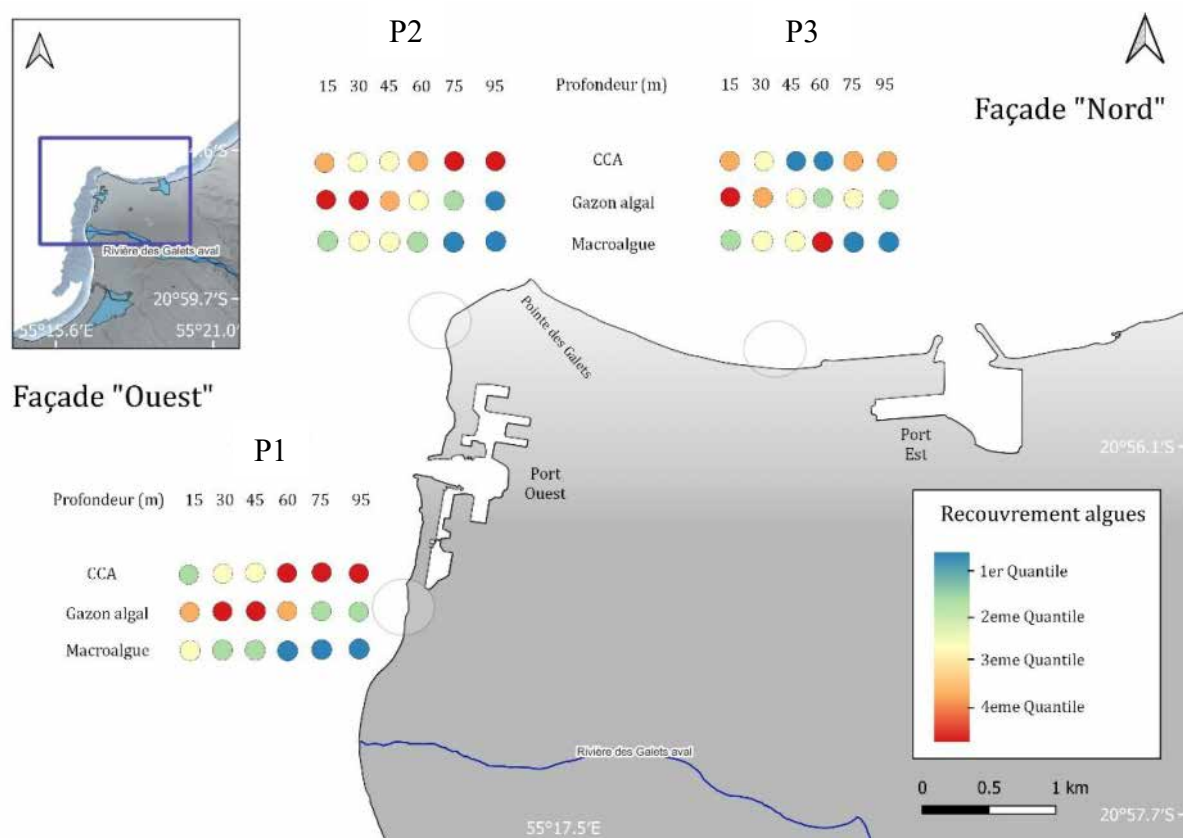


Figure 6.11. Carte récapitulative de l'indicateur de recouvrement relatif en algues calcaires (CCA), gazon algal et macroalgues sur les trois sites de la zone portuaires (P1, P2 et P3) à six profondeurs 15, 30, 45, 60, 75 et 95 m. Pour les CCA, les forts recouvrements relatifs aux 60 stations étudiées autour de La Réunion sont représentées en bleu alors que les faibles recouvrements sont représentés en rouge et inversement pour le gazon algal et les macroalgues.

La station P3-60 présente d'ailleurs la diversité en scléractiniaires la plus importante des 18 stations étudiées. Toutes les stations à 95 m ont un recouvrement en scléractiniaires quasi-nul. Seules quelques colonies de *Tubastrea aurea*, corail non symbiotique, ont été observées. Cependant, considérant les 0,1% de la lumière de surface comme la limite de la zone mésophotique, il n'est pas à exclure que des coraux scléractiniaires pourraient être observés en étendant ces sites jusqu'à la limite de la zone mésophotique (Rouzé et al. 2021), dans le cas présent jusque dans la zone des 135 m de profondeur (0,1% du PAR en surface). La station P3-95 m se démarque par le recouvrement exceptionnel d'éponges et autres organismes benthiques sessiles (essentiellement les bryozoaires et ascidies) et par l'abondance relativement forte (en recouvrement et densité) de larges colonies d'hydrozoaires (> 30 cm de large) de l'espèce *Stylaster flabelliformis* (Figures 6.7–6.8 et 6.12). Cette espèce à haute valeur écologique puisque vraisemblablement endémique des eaux profondes des Mascareignes, voire de La Réunion, n'avait été inventoriée jusqu'alors que sur la côte Est volcanique à Sainte-Rose dans la zone mésophotique inférieure entre 75 et 100 m de profondeur (Hoarau et al. 2021 ; Gravier-

Bonnet et al. 2022). De plus, quelques grandes gorgones (> 1 m de haut) du genre *Anella* (famille Subergorgiidae) ont été observées sur ce tombant créant une complexité structurale tridimensionnelle importante pour une biodiversité peu connue.

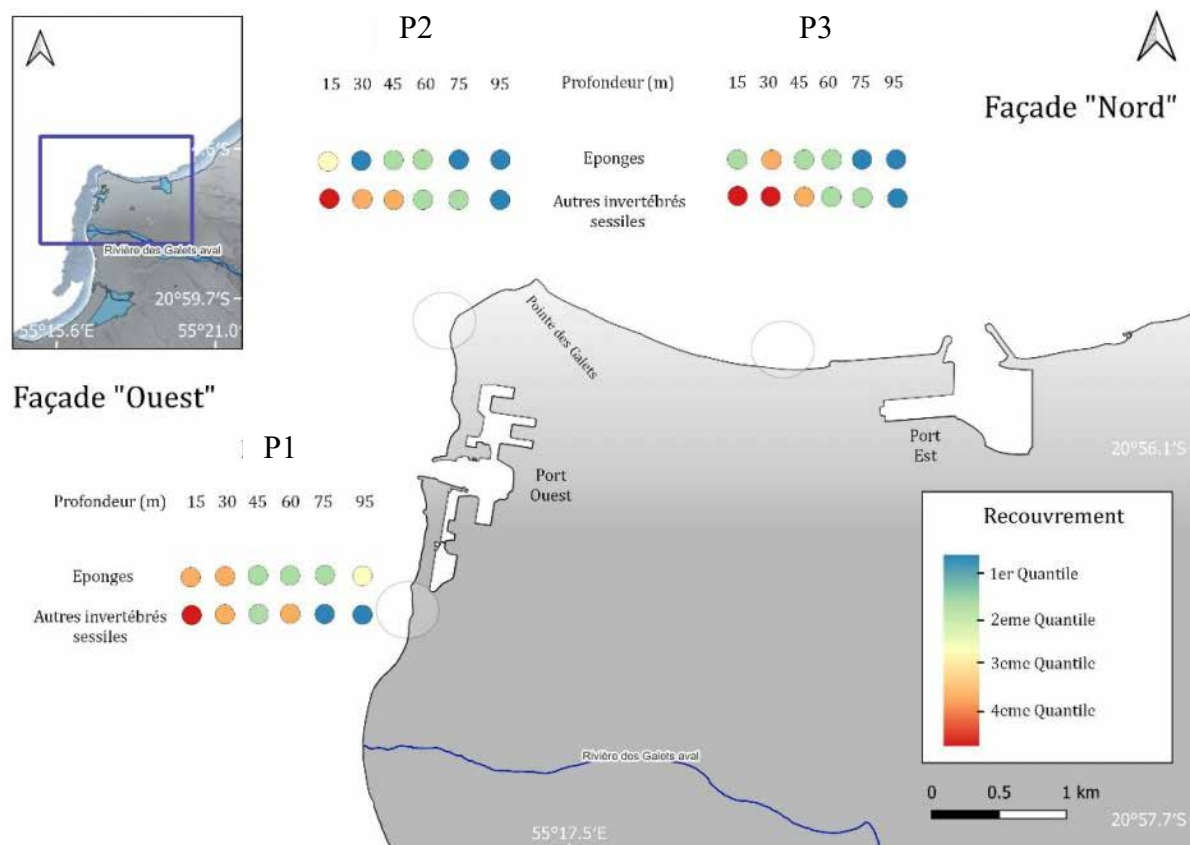


Figure 6.12. Carte récapitulative de l'indicateur de recouvrement relatif en éponges et autres macro-organismes sessiles benthiques sur les trois sites de la zone portuaires (P1, P2 et P3) à six profondeurs 15, 30, 45, 60, 75 et 95 m. Les forts recouvrements relatifs aux 60 stations étudiées autour de La Réunion sont représentés en bleu alors que les faibles recouvrements sont représentés en rouge.

6.6. Variabilité de l'indicateur « remarquabilité »

Le graphique issu de l'analyse en composantes principales (ACP), met en évidence des regroupements, des oppositions et des tendance directionnelles (**Figure 6.13**). L'axe 1 exprime 34,9 % de la variance et oppose les descripteurs d'abondance, de recouvrement et de diversité des cnidaires et des scléactiniaires à celles des antipathaires. Les descripteurs associés aux octocoralliaires sont étroitement liés les uns aux autres et sont positivement corrélés à la pente et à la profondeur mais négativement à la disponibilité du substrat. Les stations présentant donc de fortes valeurs de densité, de recouvrement et de diversité d'octocoralliaires sont donc généralement localisées en grande profondeur, présentent une forte pente ainsi qu'une proportion importante de sable/sédiments. L'ACP permet de caractériser les stations avec un

recouvrement, une densité et/ou une diversité en scléactiniaires importants qui présentent également de fortes valeurs en rugosité. Ces stations sont généralement retrouvées à 15 m de profondeur (à l'exception de la station P3-15m) et localisées sur le site P3 entre 30 et 60 m de profondeur. Les descripteurs de variabilité de la température et de diversité benthique se différencient sur l'axe 2, qui exprime 14,6 % de la variance mais semblent avoir une faible influence dans la définition des axes.

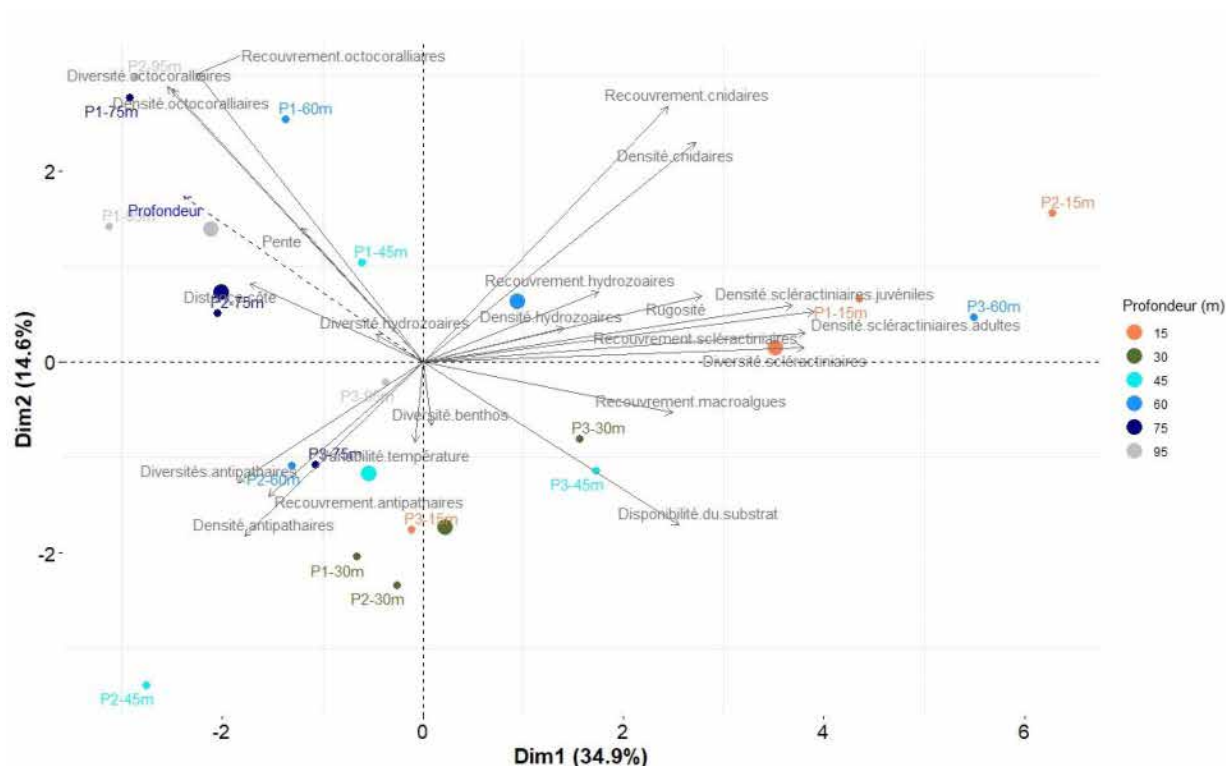


Figure 6.13. Analyse en composantes principales (ACP) des stations, basée sur les descripteurs utilisés pour caractériser la « remarquabilité » des 18 stations de la zone portuaire de La Réunion entre 15 et 95 m de profondeur.

A la lumière de ces résultats, il apparaît que la définition d'un indicateur intégré de l'état de santé et/ou de « remarquabilité » des habitats marins de la zone portuaire le long d'un gradient horizontal de la zone peu profonde euphotique à la zone mésophotique, et plus largement à l'échelle de La Réunion devra prendre en considération à minima les descripteurs suivants : le taux de recouvrement (ou la densité) des scléactiniaires, le taux de recouvrement (ou la densité) des octocoralliaires, la densité des antipathaires, le taux de recouvrement en substrat non consolidé (sédiment, sable, vase, débris).

6.7. Synthèse des zones sensibles et stations remarquables

Dans le but de fournir un outil d'aide à la prise de décision pour la gestion future des aménagements portuaires, nous avons procédé à l'évaluation de la sensibilité écologique des communautés benthiques et des habitats étudiés. Cette évaluation est présentée sous forme cartographique (**Figure 6.14**). La sensibilité écologique peut être définie comme la capacité des communautés benthiques à résister aux facteurs de stress environnementaux et anthropiques. Elle dépend des caractéristiques intrinsèques des communautés et varie en fonction des zones géographiques dans le secteur d'étude. Nos expertises, basées sur la cartographie, les inventaires précédents du SDPN et les suivis étendus à la zone mésophotique au-delà de 45 m de profondeur dans le cadre de cette thèse ont permis de classer les habitats en trois niveaux de sensibilité écologique croissante : "Faible", "Moyenne" et "Forte" (**Figure 6.14**).

Les zones identifiées comme ayant une sensibilité "Forte" sont cohérentes avec celles identifiées au cours des précédents SDPN mais ont été élargies jusqu'à 95 m de profondeur et sont les suivantes :

- Les affleurements profonds du lahar au sud de la façade maritime ouest entre 40 et 75 m de profondeur, où l'on trouve un peuplement d'octocoralliaires composé de grandes gorgones à haute valeur patrimoniale, ainsi que des espèces profondes atypiques, certaines nouvelles pour La Réunion.
- Le lahar affleurant entre le port Ouest et la Pointe des Galets entre 5 et 20 m de profondeur, caractérisé par un important recouvrement corallien en scléactiniaires et des peuplements ichtyologiques abondants, favorisés par sa complexité structurelle et les bonnes conditions hydrologiques.
- Les zones à galets profonds et à substrats mixtes entre le port Ouest et la Pointe des Galets entre 75 et 95 m de profondeur, qui présentent des peuplements benthiques profonds originaux et atypiques (notamment des communautés d'éponges, d'hydrozoaires et octocoralliaires denses).
- Le pied du tombant sud de la Pointe des Galets (Trois-Bacs), qui abrite des peuplements ichtyologiques exceptionnels, notamment des espèces commerciales.
- Le lahar et les affleurements basaltiques profonds de la façade maritime nord entre 30 et 45 m de profondeur, qui abritent des peuplements ichtyologiques particulièrement riches et diversifiés, comprenant des espèces d'intérêt commercial.
- Les affleurements basaltiques et tombants profonds de la façade maritime Nord entre 60 et 95 m de profondeur, qui abritent des coraux scléactiniaires (*Leptoseris* spp.,

Pachyseris sp. et *Goniopora* sp.), de rares espèces d'hydrozoaires à squelette calcaire (*Stylaster* sp.) et hébergeant des peuplements ichthyologiques particulièrement riches et diversifiés, comprenant des espèces d'intérêt commercial et vulnérables.

- Les digues du Port Est, fortement colonisées par une faune de type récifal à moins de 10 m de profondeur, notamment la partie interne de la digue ouest et la partie externe de la digue est.

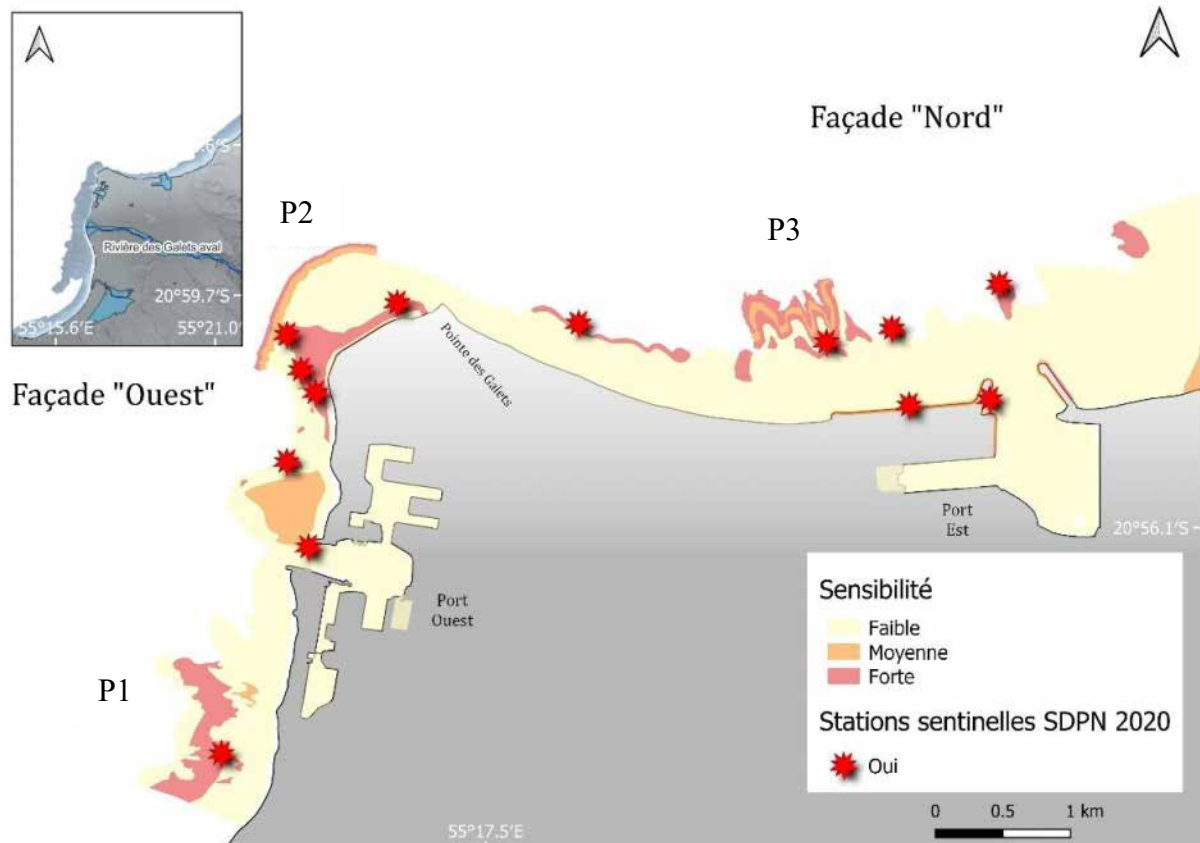


Figure 6.14. Cartographie de la sensibilité des habitats marins basée sur les suivis des stations sentinelles en 2020 et sur les suivis étendus à l'environnement plus profond au-delà de 50 m de profondeur jusqu'à 95 m.

Les conclusions de cette thèse sur les écosystèmes coralliens mésophotiques ont des implications pour la gestion portuaire. Étant donné leur rôle crucial dans la préservation de la biodiversité marine côtière, il est essentiel de prendre en considération et de protéger les habitats mésophotiques lors de la planification et de la mise en œuvre de projets de développement portuaire. Des inventaires détaillés de la faune, de la flore et des habitats naturels permettent de surveiller l'impact des activités portuaires sur l'environnement marin. Cela facilite la détection précoce des problèmes et l'application de mesures correctives (éviter, atténuer ou compenser). Les informations sur les zones sensibles et les habitats mésophotiques guident la planification du développement portuaire. Par exemple, les projets peuvent être conçus pour

minimiser leurs impacts sur ces zones. Les résultats de la présente thèse peuvent être partagés avec les parties prenantes pour favoriser une meilleure compréhension et une gestion plus efficace de l'environnement marin. En somme, ces résultats contribuent à une approche plus durable et respectueuse de l'environnement dans le développement futur des activités du GPMDLR.

L'évaluation environnementale, centrée sur les habitats et les communautés benthiques essentiellement de substrat dur, permettra au GPMDLR d'acquérir une meilleure compréhension de la biodiversité marine dans sa zone de gestion et d'adapter ses actions de préservation et de valorisation de l'environnement naturel du port. Nous résumons ci-dessous l'intérêt écologique et les enjeux associés à chaque station expertisée, selon un gradient des enjeux environnementaux de faible à fort (**Tableau 6.1**). Ces niveaux d'enjeux de conservation sont déterminés d'après la combinaison des descripteurs de « remarquabilité » associés à ceux de la vulnérabilité et de l'impact anthropique potentiel. Par exemple, les stations présentant un faible niveau de vulnérabilité (et d'impacts anthropiques) et un faible niveau de « remarquabilité » présentent un enjeu de conservation faible. Les stations qui présentent un niveau de vulnérabilité et de « remarquabilité » fort relèvent d'un enjeu fort.

La proposition d'un indicateur intégré présenté constitue un guide important pour les gestionnaires, car il documente les descripteurs les plus pertinents pour l'état de l'écosystème, en tenant compte de la composition, de la structure et de la fonction écologique. Dans cette étude, les indicateurs n'ont pas été pondérés en fonction de leur importance perçue ou de leur impact direct sur la « remarquabilité » des habitats, comme cela a été fait dans d'autres études sur la résilience. Cette pondération pourrait être envisagée à l'avenir (Maynard et al. 2017 ; Jouval et al. 2023). L'utilisation de descripteurs supplémentaires/complémentaires pourrait contribuer à affiner le potentiel de « remarquabilité » des écosystèmes mésophotiques pour les sites de la zone portuaire. Un descripteur souvent pris en compte dans l'évaluation du potentiel de « remarquabilité » et de résilience mais non inclus dans cette étude est la connectivité entre les sites pour évaluer le potentiel de récupération des communautés benthiques incluant les coraux scléactiniaires, les octocoralliaires gorgones et les hydraires (Nyström et al. 2008 ; Maynard et al. 2017). Les récifs bien connectés ont plus de chances de se rétablir à la suite d'une perturbation en raison d'une plus grande probabilité de recrutement de coraux par rapport aux habitats isolés. En plus des coraux scléactiniaires, il apparaît désormais fondamental que les compartiments des octocoralliaires et des hydrozoaires soient pris en compte dans le calcul d'un indicateur de « remarquabilité » le long d'un gradient zone peu profonde – zone mésophotique inférieure. Finalement, des descripteurs sur le compartiment ichthyologique,

notamment permettant de caractériser l'herbivorie, fréquemment utilisés comme descripteurs déterminants dans la résilience des récifs coralliens, devront être intégrés en vue d'affiner les évaluations de la « remarquabilité » des écosystèmes mésophotiques.

Tableau 6.1. Intérêt écologique et enjeux sur les stations étudiées de la zone portuaires sur les sites P1, P2 de la façade maritime Ouest et P3 de la façade maritime Nord entre 15 et 95 m de profondeur. Les classements relatifs pour les valeurs de remarquabilité écologique sont comme suit :

- Forte (valeurs finales $> 1 \text{ SD} + \text{moyenne (moy.)}$),
- Modérée à forte ($< \text{moy.} + 1 \text{ SD}$ et $> \text{moy.}$),
- Faible à modérée ($< \text{moy.}$ et $> \text{moy.} - 1 \text{ SD}$),
- Faible ($< \text{moy.} - 1 \text{ SD}$).

SD = Ecart-type (standard deviation).

L'inverse est effectué pour l'indicateur impact anthropique et vulnérabilité physique. Les lignes en gras indiquent les stations présentant les enjeux les plus forts et donc à prioriser pour les prochains suivis.

Site - profondeur (m)	Habitat faciès	Benthos dominants (en %)	Cnidaires dominants (en densité)	Impact anthropique	Vulnérabilité physique	Remarquabilité écologique	Enjeux
Façade maritime Ouest							
P1-15	Galets et sable basaltique	Gazon algal, algues calcaires et scléactiniaires	Scléactiniaires	Modéré	Forte	Modérée à forte	Modéré à fort
P1-30	Lahar	Gazon algal, algues calcaires et octocoralliaires	Scléactiniaires	Faible	Modérée à forte	Faible à modérée	Faible à modéré
P1-45	Lahar	Gazon algal, algues calcaires et octocoralliaires	Octocoralliaires	Fort	Faible à modérée	Faible à modérée	Modéré à fort
P1-60	Affleurement	Gazon algal, octocoralliaires et éponges	Octocoralliaires	Fort	Faible à modérée	Modérée à forte	Modéré à fort
P1-75	Galets et sable basaltique	Gazon algal, octocoralliaires et éponges	Octocoralliaires	Faible	Faible à modérée	Modérée à forte	Modéré à fort
P1-95	Galets et sable basaltique	Gazon algal, octocoralliaires et autres organismes benthiques	Octocoralliaires	Faible	Modérée à forte	Faible à modérée	Faible à modéré
P2-15	Lahar	Gazon algal, scléactiniaires et hydrozoaires	Scléactiniaires	Modéré	Forte	Forte	Fort
P2-30	Lahar	Gazon algal, éponges et algues calcaires	Scléactiniaires	Faible	Forte	Faible	Faible
P2-45	Galets et sable basaltique	Gazon algal, algues calcaires et éponges	Octocoralliaires	Faible	Faible à modérée	Modérée à forte	Modéré à fort
P2-60	Galets et sable basaltique	Gazon algal, éponges et algues calcaires	Octocoralliaires - Antipathaires	Faible	Faible à modérée	Modérée à forte	Faible à modéré
P2-75	Galets et sable basaltique	Gazon algal, éponges et hydrozoaires	Octocoralliaires	Faible	Faible à modérée	Forte	Modérée à fort
P2-95	Galets et sable basaltique	Eponges, Octocoralliaires et gazon algal	Octocoralliaires	Modéré	Modérée à forte	Modérée à forte	Modérée à fort

Façade maritime Nord							
P3-15	Galets et sable basaltique	Gazon algal, éponges et algues calcaires	Scléactiniaires	Modéré	Forte	Faible	Faible
P3-30	Affleurement profond	Gazon algal, algues calcaires et scléactiniaires	Scléactiniaires	Modéré	Modérée à forte	Faible à modérée	Faible à modéré
P3-45	Affleurement	Gazon algal, algues calcaires et scléactiniaires	Scléactiniaires	Fort	Faible à modérée	Faible à modérée	Faible à modéré
P3-60	Tombant Affleurement	Algues calcaires, gazon algal et scléactiniaires	Scléactiniaires	Fort	Faible	Faible à modérée	Forte
P3-75	Galets et sable basaltique	Gazon algal, éponges et algues calcaires	Scléactiniaires	Faible	Faible à modérée	Faible à modérée	Faible
P3-95	Tombant Affleurement	Eponges, gazon algal et algues calcaires	Hydrozoaires	Modéré	Faible	Forte	Modéré à fort

D'après cette analyse, certaines stations se distinguent par leur importance écologique et patrimoniale (soulignées en gras dans le **Tableau 6.1**). Pour certaines d'entre elles, l'enjeu écologique est modéré à fort, en tenant compte des activités existantes des aménagements prévus sur le littoral et des impacts anthropiques potentiels.

Sur la base des résultats obtenus au cours de cette thèse, les prochains suivis du SDPN devraient idéalement inclure 10 stations sur la façade Ouest et 6 stations sur la façade Nord : P1-45m (correspond à la station du SDPN-12Ouest) ; P1-60m ; P2-15m (correspond à la station du SDPN-2Ouest) ; P2-45m (correspond à la station du SDPN-1Ouest) ; P2-75m ; P2-95m ; SDPN-8Ouest (5m) ; SDPN-6Ouest (40m) ; SDPN-5Ouest (20m) ; SDPN-14Ouest (8m) ; P3-45m (correspond à la station du SDPN-2Nord) ; P3-60m ; P3-95m ; SDPN-5Nord (3m) ; SDPN-8aNord (45m) ; SDPN-Digue-Interne-Nord (5m).

Le maintien d'une surveillance régulière de ces stations apparaît primordial pour détecter d'éventuels impacts anthropiques, qu'ils soient liés aux activités portuaires (e.g. rejets en sortie de port) ou aux activités humaines dans la zone (e.g. pêche artisanale, augmentation de la sédimentation, exondements). Un suivi interannuel apparaît comme le plus robuste pour détecter d'éventuels changements dans les communautés benthiques de la zone peu profonde (< 30 m). Néanmoins, étant donné les fortes contraintes inerrantes à la plongée technique profonde, un suivi tous les trois ans élargis à la zone mésophotique au-delà des 30 m de profondeur apparaît comme adéquate.

Les inventaires et suivis devront être réalisés en plongée sur l'ensemble des stations, afin de (i) conserver un protocole similaire à ceux de l'état initial en 2017 et de 2020, et (ii) assurer l'exhaustivité et la précision des inventaires. Les protocoles mis en place devront être identiques à ceux de 2020 et de ce travail de thèse, afin de comparer rigoureusement l'état de santé des

stations sentinelles et celles nouvellement suggérées ci-dessus. Ces protocoles ont été choisis et adaptés en fonction du type d'habitat, des contraintes de milieu (profondeur et règles de sécurité correspondantes) et des objectifs (suivi quantitatif reproductible).

Le protocole L.I.T (Line Intercept Transect) apparaît comme plus adapté en zone peu profonde et en particulier sur la station des blocs artificiels de la digue portuaire de la façade Ouest (Station SDPN-8Ouest). Le protocole photo-quadrat tel qu'il a été utilisé dans ce travail de thèse pourra être utilisé pour déterminer le pourcentage de recouvrement des organismes sessiles macro-benthiques sur les stations sentinelles. La dimension du photo-quadrat devra à minima correspondre à 0,25 m² et la surface totale couverte pour chaque station devra correspondre au moins à 10 m², soit 40 photo-quadrats. L'effet de l'augmentation de l'effort d'échantillonnage varie en fonction de l'abondance de la catégorie benthique mais aussi de la station considérée. Même si pour les catégories benthiques dominantes, diminuer le nombre de photo-quadrats à 30 affecte généralement peu la précision, cette dernière est fortement affectée concernant les catégories benthiques plus rares qui peuvent alors être non comptabilisés sur la station (**Tableau S6.3**). Malgré donc un gain de temps considérable dans l'échantillonnage et l'analyse des photo-quadrats, il est conseillé de garder cet effort d'échantillonnage à 40 photo-quadrats. Le pourcentage de recouvrement des catégories benthiques devra être déterminé grâce à un logiciel adapté (e.g. CPCe, PhotoQuad) et à travers une projection aléatoire (stratifiée ou non stratifiée) de minimum 50 points par photo-quadrat. Ces suivis pourraient être effectués grâce à la mise en place de photo-quadrats permanents sur les stations de suivi du recrutement corallien, là où les sondes de températures et de lumière ont également été posées. Les photo-quadrats permanents pourraient également être mis en place sur les stations dont la remarquabilité a été évaluée comme modérée à forte (e.g. P1-60, P2-15, P2-75 et P3-95)

La méthode des photo-quadrats pourra également servir à caractériser la structure de taille des communautés coralliennes avec le dénombrement des colonies juvéniles (< 5 cm) et des colonies adultes (≥ 5 cm) en discriminant, en fonction du possible, les différents groupes taxonomiques jusqu'au genre, ce qui renseignera sur la dynamique de régulation des populations coralliennes. Aussi, l'état de santé des communautés de cnidaires (scléactiniaires, octocoralliaires, antipathaires et hydrozoaires) devra être renseigné, et notamment le blanchissement corallien en distinguant plusieurs intensités (i.e. pâle, partiellement blanchi, blanchi et récemment mort). La présence de nécroses et/ou maladies des scléactiniaires, octocoralliaires et antipathaires devra également être renseignée.

6.8. Informations supplémentaires

Tableau S6.1. Résultats du modèle linéaire pour la température montrant des différences significatives des températures entre les profondeurs, entre les saisons et entre l'interaction de ces deux facteurs.

	Df	SS	MS	F value	Pr(>F)
Profondeur	2	623,68	311,84	431,824	<0,0001
Saison	1	488,96	488,96	677,091	<0,0001
Profondeur × Saison	2	129,77	64,89	89,851	<0,0001
Résidus	606	437,62	0,72		

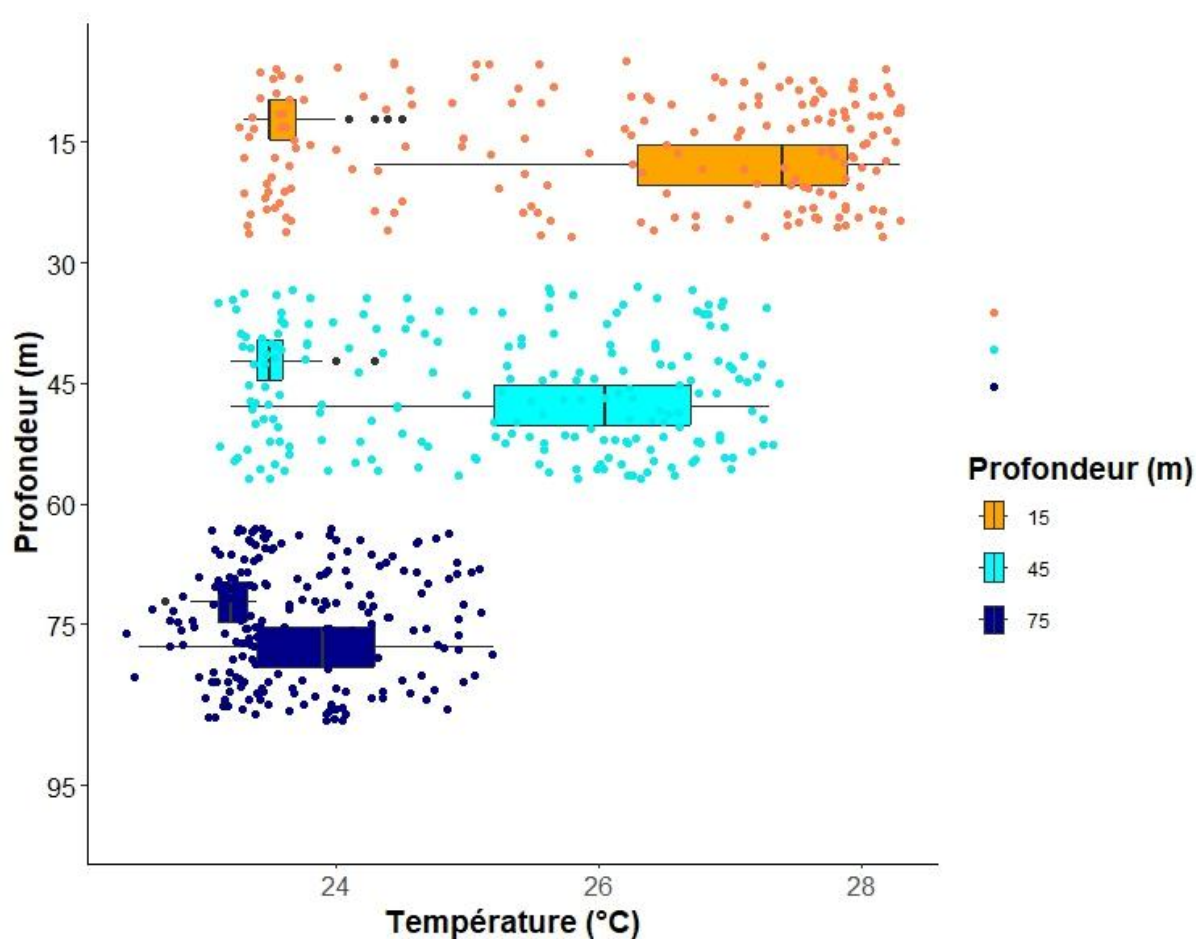


Figure S6.1. Distribution des températures moyennes journalières en hiver (boxplot 1, 3 et 5, du haut vers le bas) et en été (boxplots 2, 4 et 6) à trois profondeurs 15 m, 45 m, et 75 m sur le site P3. Les cercles noirs représentent les outliers.

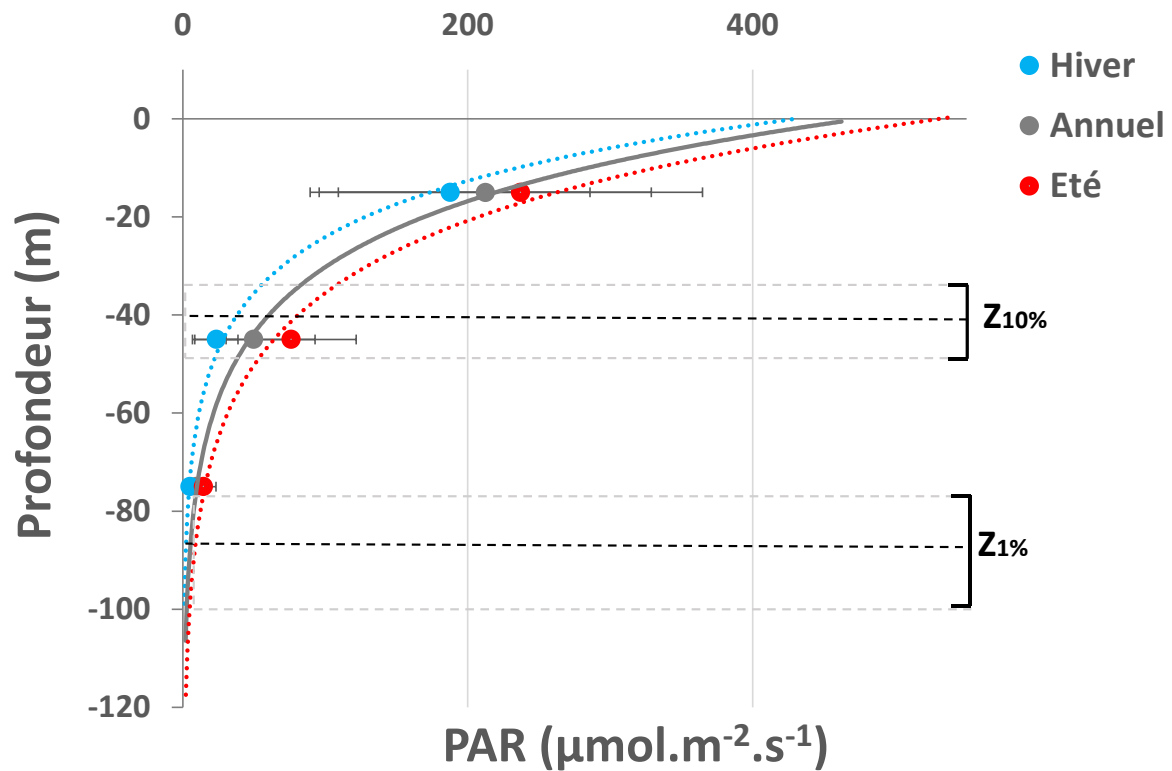


Figure S6.2. Radiation photosynthétiquement disponible (PAR en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) à trois profondeurs : 15, 45 et 75 m et moyennée saisonnièrement en été (Novembre-Avril), en hiver (Septembre-Octobre) et annuellement. Moyenne calculée sur les valeurs enregistrées toutes les 15 min entre 10h00 et 15h00. Les barres d'erreur représentent l'écart-type $\pm$ S.D. $Z_{10\%}$ = limite entre la zone peu profonde et la zone mésophotique supérieure (~ 44 m). $Z_{1\%}$ = limite entre la zone mésophotique supérieure et la zone mésophotique inférieure (~ 89 m).

Tableau S6.2. Liste des espèces inventoriées au cours des suivis 2020 du SDPN et celles inventoriées dans le cadre de cette thèse de manière opportuniste entre 2021 et 2022, et qui sont menacées et quasi-menacées de la liste rouge de l’UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature). NE : Non évaluée ; LC : Préoccupation mineure, espèce pour laquelle le risque de disparition est mineure ; NT : Quasi menacée, espèce proche du seuil des espèces menacées ou qui pourrait être menacée si des mesures de conservation spécifiques n’étaient pas prises ; VU : Vulnérable ; EN : En danger ; CR : En danger critique. * Indique les nouvelles espèces inventoriées dans la cadre de la thèse.

Famille	Nom scientifique	Nom commun	Catégorie Liste rouge La Réunion	Catégorie Liste rouge mondiale
Serranidae	<i>Epinephelus tukula</i> *	Mérou patate	CR	LC
Serranidae	<i>Epinephelus longispinis</i> *	Mérou longues épines	EN	LC
Acanthuridae	<i>Zebrazoma velifer</i>	Chirurgien à voile	VU	LC
Chaetodontidae	<i>Chaetodon meyeri</i>	Papillon de Meyer	VU	NT
Chaetodontidae	<i>Chaetodon trifascialis</i>	Papillon à chevrons	VU	LC
Chaetodontidae	<i>Chaetodon trifasciatus</i>	Papillon côtelé indien	VU	LC
Haemulidae	<i>Plectorhinchus picus</i>	Gaterin noir et blanc	VU	NE
Lutjanidae	<i>Lutjanus argentimaculatus</i>	Vivaneau des mangroves	VU	LC
Serranidae	<i>Cephalopholis polleni</i> *	Vieille arlequin	VU	LC
Serranidae	<i>Cephalopholis sonnerati</i>	Vieille ananas	VU	LC
Serranidae	<i>Epinephelus flavocaeruleus</i>	Vieille plate	VU	LC
Carangidae	<i>Caranx sexfasciatus</i>	Carangue vorace	NT	LC
Chaetodontidae	<i>Chaetodon guttatissimus</i>	Papillon moucheté	NT	LC
Chaetodontidae	<i>Chaetodon interruptus</i>	Papillon à larmes de l’océan indien	NT	LC
Lutjanidae	<i>Aprion virescens</i>	Vivaneau job	NT	LC
Pomacentridae	<i>Plectroglyphidodon dickii</i>	Demoiselle de Dick	NT	NE
Pomacentridae	<i>Plectroglyphidodon johnstonianus</i>	Demoiselle de Johnston	NT	NE
Scombridae	<i>Gymnosarda unicolor</i>	Bonite à gros yeux	NT	LC

Tableau S6.3. Comparaison des moyennes, écart-types (SD) et coefficients de variation (CV) du pourcentage de recouvrement des catégories benthiques en fonction du nombre de photoquadrats analysés par station à suivre en priorité sur le site P1. L'amélioration de la précision (en pourcentage) est calculée comme le pourcentage d'écart de la moyenne obtenu par l'échantillonnage à 40 photoquadrats par station (10 m²).

P1 – 45 m

Catégorie benthique	30 photoquadrats			40 photoquadrats			Amélioration	
	Moyenne	SD	CV	Moyenne	SD	CV	Précision (%)	CV (%)
Scléactiniaires	1,20	2,95	245,30	1,15	2,64	228,74	4,4	-16,6
Octocoralliaires	7,85	9,29	118,33	6,70	8,42	125,79	17,2	7,5
Antipathaires	0,07	0,37	547,72	0,05	0,32	632,46	33,3	84,7
Hydrozoaires	0,87	1,64	188,44	0,91	1,64	181,09	4,0	-7,4
Algues calcaires	16,02	16,12	100,63	15,80	16,20	102,56	1,4	1,9
Gazon algal	59,61	20,73	34,77	63,20	22,21	35,14	5,7	0,4
Macroalgues	1,22	2,26	185,04	1,12	2,07	185,46	9,4	0,4
Eponges	8,05	11,02	136,94	6,84	9,86	144,16	17,6	7,2
Autres org. sessiles	0,87	1,88	215,22	0,75	1,74	230,90	15,7	15,7
Substrat non consolidé	3,84	7,64	199,25	2,98	6,77	227,52	28,9	28,3

P1 – 60 m

Catégorie benthique	30 photoquadrats			40 photoquadrats			Amélioration	
	Moyenne	SD	CV	Moyenne	SD	CV	Précision (%)	CV (%)
Scléactiniaires	0,55	1,06	194,11	0,83	1,39	168,17	33,7	-25,9
Octocoralliaires	10,82	11,66	107,68	9,36	11,34	121,21	15,7	13,5
Antipathaires	0,00	0,00	-	0,05	0,32	632,46	100,0	-
Hydrozoaires	2,43	3,37	138,68	1,93	3,07	159,14	26,1	20,5
Algues calcaires	1,44	3,28	226,79	1,39	3,38	243,53	4,0	16,7
Gazon algal	55,44	11,54	20,81	51,90	14,28	27,51	6,8	6,7
Macroalgues	0,00	0,00	-	0,00	0,00	-	-	-
Eponges	8,19	6,78	82,79	6,35	6,70	105,51	29,0	22,7
Autres org. sessiles	0,20	0,62	305,19	0,15	0,54	355,73	33,3	50,5
Substrat non consolidé	20,85	16,74	80,29	28,00	21,05	75,18	25,5	-5,1

Chapitre 7

Discussion générale



© Hendrik Sauvignat et Ludovic Hoarau

Dans le contexte de dégradation globale, régionale et locale des habitats marins côtiers, en particulier des récifs coralliens, et compte tenu du rôle potentiel de refuge des écosystèmes coralliens mésophotiques (ECMs), l'objectif principal de cette thèse a été de caractériser et d'analyser la structure des communautés macro-benthiques sessiles, et notamment des coraux scléactiniaires, des ECMs à La Réunion. Nous avons examiné la diversité, l'abondance, les processus démographiques (i.e. le recrutement) et la structure génétique des coraux scléactiniaires le long de gradients verticaux (entre les zones bathymétriques comprises entre 15 et 95 m) et horizontaux (entre les différents secteurs et sites autour de l'île). Les informations recueillies concernant l'écologie spatiale des communautés benthiques et coralliennes, ainsi que celles relatives à la structure génétique nous permettent désormais de mieux comprendre l'importance écologique potentielle des ECMs en tant que refuge pour l'ensemble des habitats récifaux de l'île. De plus, ces résultats constituent une base de référence pour élaborer des stratégies de gestion et de conservation des ECMs, notamment au niveau de la zone portuaire et du Schéma Directeur de Patrimoine Naturel (SDPN) du Grand Port Maritime De La Réunion (GPMDLR). Au cours de cette discussion générale, je m'attacherai à confronter les résultats de cette thèse au contexte actuel de « crise des récifs coralliens » et du rôle potentiel de « refuge » des ECMs.

7.1. Hétérogénéité spatiale des communautés benthiques et coralliennes des ECMs

La question initiale de ce travail de thèse portait sur la variabilité verticale (le long du gradient de profondeur de 15 à 95 m) des communautés benthiques et coralliennes. En incluant un large panel de taxons benthiques, nos résultats montrent des patrons de zonation avec la profondeur distincts selon les organismes macro-benthiques sessiles, et révèlent des habitats contrastés au sein des ECMs de l'île de La Réunion. Notre étude dévoile une zonation écologique bien définie caractérisée par un changement dans les assemblages macro-benthiques et de scléactiniaires dans la zone des 30–45 m, d'une part et dans la zone des 60–75 m, d'autre part, indiquant une distinction nette entre les communautés euphotiques et mésophotiques supérieures, et entre les communautés mésophotiques supérieures et inférieures, respectivement (**Chapitre 3**). Cette tendance a été précédemment observée dans de nombreuses régions du monde (revue par Lesser et al. 2019), notamment dans le Pacifique (Bridge et al. 2012 ; Sinniger et al. 2022 ; Pérez-

Rosales et al. 2022a), la Mer des Caraïbes (Kahng et al. 2019), en Mer Rouge (Tamir et al. 2019) et dans l'océan Indien Central (Diaz et al. 2023a) et Occidental (Stefanoudis et al. 2023a).

Les ECMs, définis comme des écosystèmes dépendant de la lumière, sont constitués par de nombreuses communautés benthiques tirant leur ressource énergétique de la photosynthèse (Hinderstein et al. 2010). Les communautés macro-benthiques de la zone euphotique, dominées par des organismes autotrophes tels que les algues (gazons algaux et macroalgues) et les scléactiniaires, s'étendent en partie jusque dans la zone mésophotique supérieure, avec un chevauchement (« community overlap ») des communautés euphotiques et mésophotiques supérieures (Loya et al. 2016 ; Slattery et al. 2024). Un changement significatif des communautés de cnidaires est également observé à partir de 60–75 mètres, avec une diminution de la densité des scléactiniaires et une augmentation de la densité des octocoralliaires et des antipathaires. Les communautés macro-benthiques de la zone mésophotique inférieure sont dominées par des éponges, des octocoralliaires, des antipathaires et d'autres organismes sessiles tels que les bryozoaires, les ascidies et foraminifères.

Les assemblages de scléactiniaires varient fortement avec la profondeur. *Pocillopora*, *Porites*, *Astreopora*, *Dipsastraea*, *Favites* et *Psammocora* sont associés aux assemblages peu profonds. Onze genres de scléactiniaires, parmi lesquels *Pachyseris*, *Oxypora*, et *Leptoseris* sont caractéristiques des profondeurs mésophotiques, avec des observations presque exclusivement au-delà de 45 m de profondeur. Cette zonation verticale des communautés macro-benthiques pourrait être liée à un changement de l'écologie trophique vers une plus grande dépendance à l'hétérotrophie dans la zone mésophotique inférieure, mais ce patron est aujourd'hui débattu et semble spécifique à l'espèce et au gradient vertical considéré (Kahng et al. 2019 ; Lesser et al. 2022, 2024a ; Kahng 2024).

Les sites étudiés ont montré une diminution du recouvrement du gazon algal et des scléactiniaires, ainsi qu'une augmentation concomitante de l'abondance des antipathaires, des octocoralliaires et d'éponges avec la profondeur, indiquant une transition des communautés benthiques dominées par la (photo-)autotrophie vers des communautés dominées par le mixotrophie et/ou l'hétérotrophie (Kahng et al. 2010 ; Turner et al. 2017 ; Lesser et al. 2019). Cette tendance est particulièrement marquée au-delà de 60 m de profondeur (« community break » ; Lesser et al. 2019 ; Diaz et al. 2023a), à partir de laquelle une perte significative des taxons caractéristiques des zones peu profondes est observée. Nous montrons que cette rupture s'opère aussi chez les coraux scléactiniaires.

L'irradiance (Photosynthetically Available Radiation, PAR) joue un rôle prépondérant dans la structure des communautés coralliennes des ECMs. Plutôt que la profondeur, c'est la

quantité de lumière disponible pour la photosynthèse (ou clarté au sein de la colonne d'eau) qui influence la structure des communautés (Kahng et al. 2010). Ainsi, les limites locales des ECMs devraient être davantage définies en fonction de la lumière en combinaison avec des données sur les communautés, plutôt que sur une décision arbitraire d'une profondeur fixée, par exemple à la zone 30–150 m (Kahng et al. 2010 ; Baker et al. 2016 ; Pyle et al. 2016 ; Laverick et al. 2020). Dans la littérature, il est généralement considéré que le milieu de la zone euphotique correspond à la profondeur où l'irradiance atteint 10% de la valeur de PAR de la surface, tandis que la fin de la zone euphotique (où la photosynthèse équivaut à la respiration) correspond à la profondeur où l'irradiance atteint 1% de la valeur de surface (Lesser et al. 2019). La structure des communautés benthiques et coralliennes décrite dans le présent travail reflète cette zonation. Nous avons observé des variations marquées de PAR entre les saisons et entre les trois zones étudiées (récif corallien, port, coulée de lave volcanique), même si elles sont dans la gamme des valeurs mesurées dans d'autres régions tropicales et subtropicales du monde (Kahng et al. 2010 ; Pyle et al. 2016 ; Lesser et al. 2018 ; Laverick et al. 2020 ; Rouzé et al. 2021 ; Diaz et al. 2023a). Une irradiance correspondant à 10 % de PAR de surface a été enregistrée entre 38 et 57 m de profondeur, ce qui correspond à la zone de chevauchement des communautés euphotique et mésophotique supérieure. Nos stations à 45 m de profondeur constitueraient la limite supérieure des ECMs à La Réunion. La valeur de 1% de PAR de surface a été mesurée entre 76 et 114 m de profondeur. D'après nos résultats à La Réunion, les profondeurs de 75 et 95 m présentent des communautés benthiques et coralliennes distinctes par rapport aux zones mésophotiques moins profondes. A La Réunion, une irradiance de 0,1 % de PAR de surface a été enregistrée entre 134 et 160 m. Sur la base d'études rapportant la profondeur maximale des organismes benthiques dépendants de la lumière dans certaines régions, le PAR en surface de 0,1 % peut être considéré comme la limite inférieure de la zone mésophotique (Laverick et al. 2020 ; Rouzé et al. 2021). Dans le cadre de cette thèse, les coraux scléactiniaires photosynthétiques ont été observés jusqu'à 95 m, mais certaines observations ont récemment été effectuées jusqu'à 115 m (pers. comm. P. Plantard). Par conséquent, la valeur de 0,1% de PAR de surface semble appropriée pour définir la limite de la zone mésophotique, si l'on considère la distribution maximale des coraux symbiotiques comme la limite de la zone mésophotique.

A l'échelle globale, il existe de fortes disparités géographiques dans le recouvrement des taxons benthiques sessiles (autotrophes) et la composition des communautés en fonction de la profondeur. Par exemple, à Lee Stocking Island aux Bahamas, le recouvrement dominé par les

algues (57 %) diminue de moins de 20 % le long du gradient de profondeur de 45 à 150 m (Aponte & Ballantine 2001). Nos résultats illustrent la dominance locale du compartiment des gazons algaux dans les faibles profondeurs, en particulier sur les récifs coralliens, ainsi qu'un passage vers la dominance de nouvelles catégories benthiques le long du gradient bathymétrique. La prise en compte d'un spectre large des catégories benthiques, en particulier du gazon algal et incluant diverses sous-catégories telles que le gazon algal sédimenté (Tebbett & Bellwood 2019), apparaît comme nécessaire pour notamment déterminer avec exactitude les dominances benthiques. L'exclusion, par exemple, des catégories d'algues calcaires et du gazon algal est susceptible de conduire à des conclusions erronées sur la dominance des catégories benthiques, ce qui peut résulter à une sous/surestimation de la proportion relative en coraux (Tebbett et al. 2023).

Nous avons également montré que le recouvrement de certaines catégories benthiques (e.g. coraux et algues calcaires) et que la densité des coraux sont fortement influencées par l'effet quadratique de la profondeur (profondeur^2) qui capture la partie non-linéaire de la tendance, de telle sorte que la catégorie benthique considérée est en moyenne plus abondante à mi-profondeur (45–60 m) (tout comme la richesse générique des coraux scléactiniaires). Le pic d'abondance des algues calcaires dans la zone mésophotique supérieure illustre le rôle essentiel de cette zone puisque le recrutement, la croissance, la survie des coraux ainsi que la formation des récifs sont substantiellement améliorées par certaines espèces d'algues calcaires (Tebben et al. 2015 ; Jorissen et al. 2021 ; Cornwall et al. 2023).

En termes de composition spécifique des assemblages coralliens, nos résultats sont concordants avec la liste des espèces de coraux scléactiniaires des Mascareignes (incluant les îles Maurice et Rodrigues ; Faure 1982), actualisée par Faure et al. (2008). Les auteurs rapportent 14 familles, 53 genres et 190 espèces de scléactiniaires dans les Mascareignes. La courbe d'accumulation (**Figure 7.1**) nous permet d'estimer qu'entre 34 et 49 genres de scléactiniaires (41 genres observés dans les photo-quadrats) devraient être trouvés dans les eaux de La Réunion. Il a été estimé que 35 genres seraient associés à la zone peu profonde, 38 à la zone mésophotique supérieure, et 27 la zone mésophotique inférieure (**Figure 7.1A**). Contrairement aux deux premières zones, le plateau asymptotique pour l'estimation du nombre de genres n'a pas été atteint dans la zone mésophotique inférieure. Cela suggère qu'un certain nombre de genres de coraux (et par conséquent un nombre potentiellement important d'espèces) reste à découvrir ou à être rapporté en augmentant l'effort d'échantillonnage jusqu'aux limites inférieures des ECMs (**Figures 7.1B-C**).

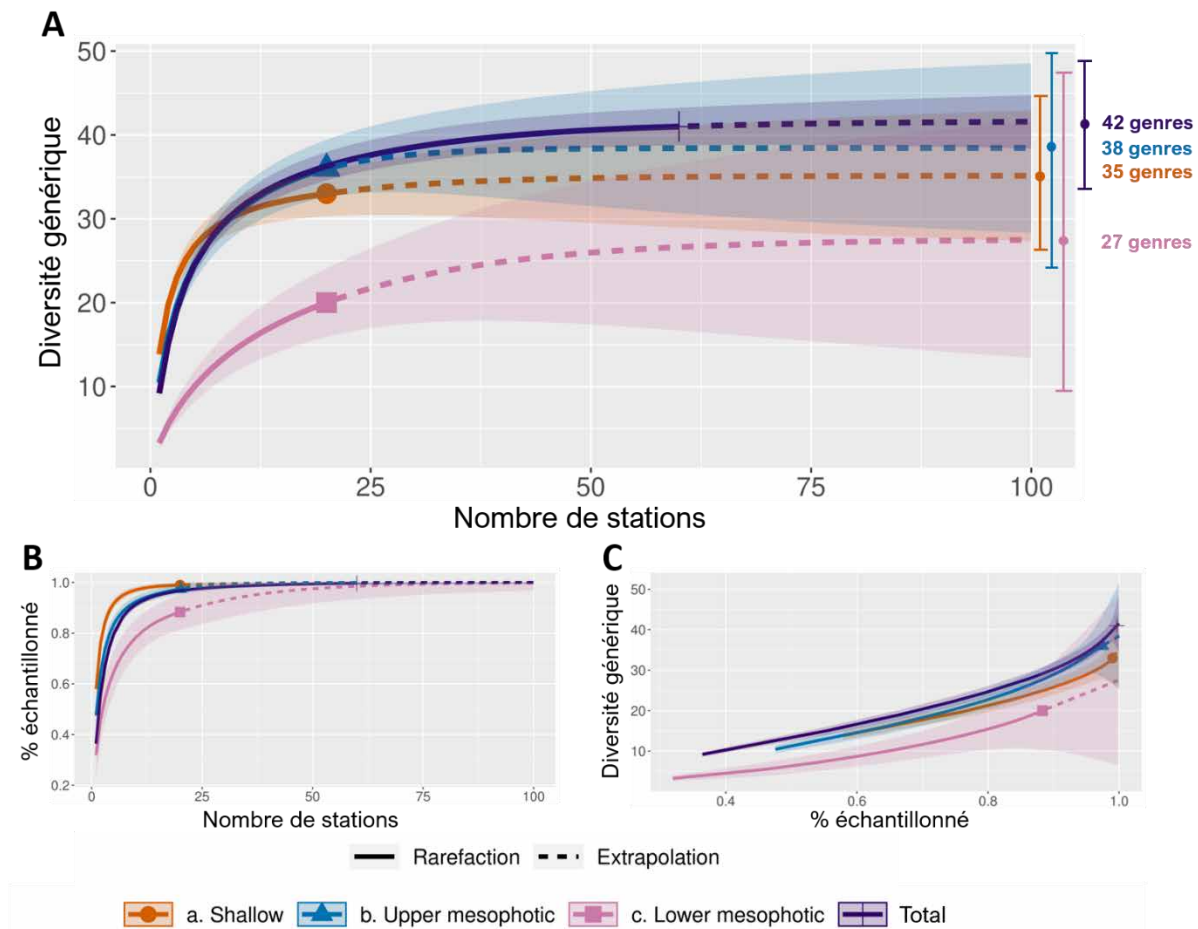


Figure 7.1. Courbes d'accumulation des genres de coraux scléractiniaires en zone peu profonde (15–30 m, « Shallow »), dans la zone mésophotique supérieure (45–60 m, « Upper mesophotic »), dans la zone mésophotique inférieure (75–95 m, « Lower mesophotic ») et sur toutes les stations (15–95m, « Total »). La ligne solide indique la courbe de rarefaction, la ligne en pointillé indique la courbe extrapolée, chaque symbole indique le nombre de genres observé, la surface colorée indique les 95% d'intervalle de confiance, et les nombres indiquent l'estimation moyenne asymptotique de la diversité générique. (A) Diversité générique en fonction du nombre de stations échantillonnées (40 photo-quadrats par station, représentant de 10 m²/station). (B) Pourcentage d'unité d'échantillonnage en fonction du nombre de stations. (C) Diversité générique en fonction du pourcentage de stations échantillonnées. Les courbes ont été produites grâce à la fonction iNEXT du package iNEXT sur R (Colwell et al. 2012 ; Chao et al. 2014 ; Hsieh et al. 2016 ; Montgomery et al. 2021). Les courbes ont été développées sur la base des stations qui correspondent aux « knots » dans la fonction iNEXT.

Bien qu'il existe des disparités entre les zones de l'île de La Réunion, la richesse générique des scléractiniaires à l'échelle de l'île est maximale à 45 m de profondeur. Cette distribution gaussienne de la richesse générique le long d'un gradient de profondeur est prédite par l'effet du domaine intermédiaire (« mid-domain effect », MDE), aussi nommé l'hypothèse des contraintes géométriques (Colwell & Lees 2000). Cette hypothèse a été récemment confortée par Pérez-Rosales et al. (2022a) sur la richesse taxonomique des scléractiniaires en Polynésie

française entre 6 et 120 m de profondeur. Ces auteurs rapportent une distribution de richesse générique en forme de bosse résultant de contraintes géométriques des aires de répartition des espèces dans un domaine borné, en l'absence de forces climatiques ou historiques (Colwell et al. 2004). Le modèle MDE prévoit donc une diversité maximale au milieu du gradient de profondeur (Zapata et al. 2003), grâce à la superposition aléatoire des rangs de profondeur des différentes espèces dans une zone limitée par des frontières au-delà desquelles les conditions deviennent inadaptées pour les coraux scléractiniaires. De tels patrons de diversité en forme de dôme (« hump-backed model » en anglais ou HBM ; Roberts et al. 2019) sont souvent observés le long d'un gradient environnemental et de productivité telle que la biomasse (Grime 1973 ; Graham & Duda 2011 ; Huston 2014), mais peuvent également être expliqués par les effets des processus déterministes locaux comme la compétition inter et intra spécifique et les régimes de perturbations environnementales (Done 1983 ; Connell et al. 1997). En effet, les perturbations environnementales (cyclones, blanchissement corallien massif), peuvent augmenter l'hétérogénéité spatiale, conduisant à plus d'états de successions et à la libération de niches écologiques, ce qui se traduit par un pic de diversité corallienne à un niveau modéré de perturbation environnementale (Connell 1978). L'hypothèse classique de la perturbation intermédiaire de Connell (Intermediate Disturbance Hypothesis, IDH) suggère que lors de faibles perturbations, l'exclusion compétitive maintient la richesse spécifique à un niveau bas car les espèces dominantes monopolisent les ressources. A un niveau de perturbations intenses ou fréquentes, la plupart des espèces sont extirpées, laissant ainsi les sites modérément perturbés avec la plus grande richesse spécifique. L>IDH pourrait donc expliquer en partie le pic de richesse générique à des profondeurs intermédiaires (dans la zone mésophotique supérieure), avec les zones peu profondes soumises par exemple à une (trop) forte intensité et fréquence de perturbations hydrodynamiques (Madin & Connolly 2006) et les zones profondes (dans la zone mésophotique inférieure) peu ou pas confrontées à ces perturbations.

Le recrutement des coraux scléractiniaires montre également une variation significative entre les écosystèmes coralliens mésophotiques et les zones adjacentes peu profondes (euphotiques), tant sur l'abondance des recrues, que sur leur composition et leur orientation sur les plaques (**Chapitre 4**). Les connaissances actuelles sur les dynamiques de recrutement corallien sont restreintes à la zone euphotique peu profonde (< 30 m de profondeur) n'englobant qu'un spectre limité de variables environnementales (Price et al. 2019). Jusqu'à présent, aucune d'étude avait concerné le recrutement corallien dans la zone mésophotique inférieure (> 60 m de profondeur). Nos travaux sont les premiers à évaluer ce processus démographique fondamental dans la dynamique des communautés coralliennes le long d'un gradient de

profondeur aussi important (15–75 m), de surcroît sur trois zones aux conditions environnementales contrastées autour de l'île de La Réunion. En comparaison avec la zone peu profonde adjacente, nous montrons une diminution significative du taux de recrutement dans les ECMs sur l'ensemble des sites étudiés de l'île. Bien que cette diminution du recrutement en zone mésophotique (≤ 45 m) ait été précédemment documentée dans l'Ouest de l'Australie (Turner et al. 2018 ; Doropoulos et al. 2020) et en Mer des Caraïbes dans les îles Vierges (Rogers et al. 1984), elle peut être inversée ailleurs (en Mer Rouge : Kramer et al. 2019 ; Nativ et al. 2021), ce qui suggère la spécificité géographique de ce processus et l'importance de l'échelle spatiale considérée. La proportion de recrues en fonction des différentes surfaces des plaques de recrutement varie également en fonction de la profondeur. Une proportion généralement plus élevée de recrues est enregistrée sur les faces supérieures aux profondeurs mésophotiques inférieures. La composition des recrues varie significativement avec la profondeur : les Pocilloporidae dominent sur les sites peu profonds, codominent avec des recrues d'autres familles de coraux (autres que les Acroporidae, les Pocilloporidae et les Poritidae) à 45 m, tandis que les ECMs à 75 m abritent exclusivement des recrues de coraux d'autres familles que les Acroporidae, les Pocilloporidae et les Poritidae. Bien que ce travail soit limité en termes d'échantillonnage temporel (effectué au cours d'un seul cycle de recrutement, i.e. été 2022–2023), et que la variabilité interannuelle soit probablement marquée (Jouval et al. 2020 ; Botosoamananto et al. 2024), nous pensons que nos résultats montrent néanmoins les patrons généraux le long de ce gradient vertical étendu à la zone mésophotique inférieure (75 m). Par ailleurs, nos résultats constituent un point de référence important pour des études futures sur les processus de recrutement dans les ECMs.

Nos résultats ont mis en évidence une hétérogénéité spatiale marquée des communautés benthiques et coralliennes non seulement le long du gradient bathymétrique, mais également entre les zones d'étude, voire entre les sites d'une même zone, en termes de recouvrement, de densité, de diversité, de processus de recrutement corallien, ou encore de conditions environnementales considérant la température et la lumière. Paradoxalement, la structure génétique de deux espèces de scléactiniaires dominantes présente une certaine homogénéité verticale et horizontale.

La forte hétérogénéité spatiale de la structure des communautés benthiques et coralliennes n'est d'une certaine manière pas surprenante puisque qu'il s'agit d'une des caractéristiques majeures des écosystèmes coralliens tropicaux et subtropicaux (euphotiques peu profonds) à travers le monde (Connell et al. 1997). Cette hétérogénéité a notamment été

décrite sur les côtes Nord-Ouest de l'Australie (Moustaka et al. 2019), en Polynésie Française à Moorea (Moritz et al. 2021), en Nouvelle Calédonie (Adjeroud et al. 2019), mais aussi dans l'océan Indien occidental (Ateweberhan & McClanahan 2016 ; McClanahan, 2023), sur les côtes du Kenya (Karisa et al. 2020), en Tanzanie (Zvuloni et al. 2010), à Madagascar (Randrianarivo et al. 2022 ; Botosoamananto et al. 2021), dans les îles du sud-ouest de l'océan Indien (Europa, Mayotte, Glorieuses) et les Mascareignes (La Réunion, Rodrigues) (Jouval et al. 2019, 2020). Jouval et al. (2020) ont d'ailleurs récemment documenté une forte variabilité spatiale des assemblages coralliens de La Réunion entre les sites au sein de l'habitat coulées de laves volcaniques ainsi qu'au sein des récifs coralliens. Les auteurs ont montré que malgré les similitudes en termes de densité, de recouvrement, de taille moyenne des colonies, de taux de recrutement et de mortalité des scléactiniaires, les coulées de laves volcaniques se distinguaient nettement des récifs coralliens par leur richesse spécifique et leur composition taxonomique (Jouval et al. 2020).

Analogues aux récifs coralliens peu profonds, les catégories benthiques clés des ECMs comprennent les coraux scléactiniaires, les coraux non-scléactiniaires (coraux noirs, gorgones et les hydrozoaires formant un squelette calcaire), les éponges, les macroalgues arborescentes et/ou calcifiées, les algues corallines calcaires (**Figure 7.2**). La structure des communautés des ECMs et l'abondance des espèces qui les composent peuvent varier fortement aux échelles régionale (entre îles/sites d'un archipel, par exemple) et locale (entre sites d'une même île ; Bridge et al. 2011 ; Slattery & Lesser 2021 ; Pérez-Rosales et al. 2022b ; **Figure 7.2**). Les scléactiniaires ou les coraux non-scléactiniaires tels que les gorgones (octocoralliaires) ou coraux noirs (antipathaires) qui sont structurellement importants peuvent être abondants dans les ECMs de Mer Rouge et de l'Indo-Pacifique, mais peuvent aussi être quasi absents dans la mer des Caraïbes, en partie lié à l'impact d'espèces invasives (Lesser & Slattery 2011 ; **Figure 7.2**).

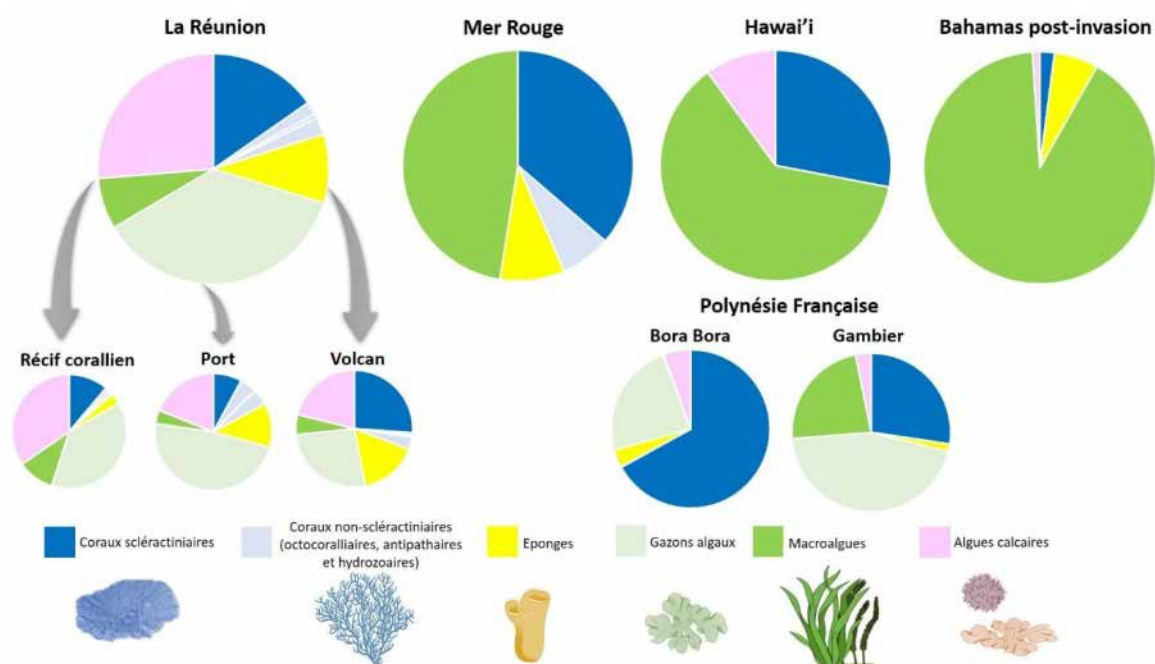


Figure 7.2. Pourcentage relatif moyen du recouvrement des catégories macro-benthiques structurellement importantes et dominantes à ~60 m de profondeur, à La Réunion et ses trois zones de l'île (i.e. récif corallien, zone portuaire et les coulées de laves volcaniques) étudiées dans cette thèse ; en Mer Rouge à Eilat (d'après Eyal et al. 2019), à Hawaïi (d'après Rooney et al. 2010), aux Bahamas après l'invasion du poisson lion (*Pterois* spp., d'après Lesser & Slaterry 2011) et en Polynésie Française sur les îles de Bora Bora et aux Gambiers (d'après Pérez-Rosales et al. 2022a) ; figure adaptée et modifiée d'après Slaterry et al. (2024).

Nos travaux sont les premiers à évaluer la variabilité spatiale horizontale et verticale de la structure des communautés macro-benthiques et coralliennes à l'échelle de l'île de La Réunion et plus largement dans le sud-ouest de l'océan Indien. En concordance avec les travaux de Pérez-Rosales et al. (2022a) sur les ECMs des îles de La Polynésie Française, nous montrons notamment que la diversité-beta spatiale augmente significativement avec la profondeur. En d'autres termes, nos résultats suggèrent que les ECMs présentent des différences marquées entre les différentes zones à l'échelle de l'île, ces dissimilarités se renforcent avec la profondeur. De même, les communautés benthiques des ECMs de l'archipel des Chagos montrent de fortes dissimilarités le long d'un large gradient de profondeur (Diaz et al. 2024).

Nos résultats soulignent également la valeur biologique et écologique élevée des ECMs à La Réunion qui présentent une forte biodiversité associée notamment à des types diversifiés de forêts animales marines (*sensu* Rossi et al. 2017), dominées majoritairement par les cnidaires. Ces forêts sont caractérisées par une forte abondance et densité de larges espèces structurantes (i.e. espèces fondatrices) dont la complexité tridimensionnelle forme un paysage écologique singulier représentant ainsi des stations particulièrement remarquables (**Figures 7.3–7.5**).



Figure 7.3. Fort recouvrement en coraux scléactiniaires sur la zone volcanique à 15 m de profondeur caractérisée par une large dominance de grandes colonies branchues du genre *Pocillopora* (haut), et sur le récif corallien à 45 m composé par un assemblage (quasi)-monospécifique de larges plaques laminaires du genre *Pachyseris* cf. *speciosa* (bas). La complexité structurelle de ces colonies coralliennes constitue un abri important pour de nombreuses espèces de poissons et invertébrés benthiques (Urbina-Barreto et al. 2021b, 2022). Notez que ces 2 stations sont localisées en dehors du périmètre de l'aire marine protégée RNMR. ©ECOMER Hendrik Sauvignet

Ces stations remarquables remplissent les caractéristiques des forêts animales marines (Rossi et al. 2017) caractérisées par une forte densité de grandes colonies adultes de cnidaires et sont retrouvées sur les 4 zones de l'île. Les 6 stations les plus remarquables en termes d'abondance de cnidaires et remplissant les critères des forêts animales marines (i.e. 10 % des 60 stations échantillonnées) sont toutes localisées dans la zone mésophotique :

- Le site R2 sur le récif corallien à 45 m (**Figure 7.3**) présente un fort recouvrement en scléactiniaires ($43,4 \pm 3,1\%$) dominé par le genre *Pachyseris*. Notons que de grandes colonies tabulaires *Acropora* cf. *hyacinthus* (> 2 m de diamètres ; pers. obs.) ont été observées à proximité de cette station entre 38 et 42 m de profondeur ; à proximité également, la station adjacente R2-30 présente un fort recouvrement en *Acropora* branchus (mix d'espèces *A.* cf. *hemprichii*, *A.* cf. *austerea*, *A.* cf. *robusta*).
- Le site S sur le plateau insulaire étendu à 45 m (photo en bas à gauche de la couverture du présent **chapitre 7**) affiche des niveaux d'abondance élevés d'octocoralliaires du genre *Annella* (famille Subergorgiidae) (recouvrement en octocoralliaires $7,6 \pm 2,7\%$; densité en octocoralliaires $27,5 \pm 4,9$ colonies.m⁻²).
- Le site P1 au niveau de la zone portuaire à 60 m (**Figure 7.4**) présente une forte dominance des octocoralliaires représentés majoritairement par le genre *Subergorgia* (famille Subergorgiidae) (recouvrement en octocoralliaires $9,1 \pm 1,8\%$; densité en octocoralliaires $22,6 \pm 2,6$ colonies.m⁻²) (**Annexe 3** – Hoarau et al. *en révision*).
- Le site V2 sur les coulées de laves volcaniques à 75 m (**Figures 7.5 et 7.6 ; Annexe 1** – Hoarau et al. 2021) est caractérisé par un assemblage de cnidaires particuliers avec les scléactiniaires du genre *Leptoseris* et les hydrozoaires à squelette calcaire du genre *Stylaster* (recouvrement des scléactiniaires : $59,4 \pm 1,8\%$; recouvrement et densité des *Stylaster* et *Distichopora* $7,1 \pm 1,4\%$ et $73,6 \pm 16,0$ colonies.m⁻², respectivement).
- Les sites P2 et R2 au port et sur le récif respectivement à 95 m sont caractérisés par une dominance des octocoralliaires appartenant à différentes familles des Plexauridae, Acanthogorgiidae, Subergorgiidae et Astrogorgiidae et dont les recouvrements ($12,7 \pm 1,9\%$ et $10,2 \pm 1,3\%$ respectivement) et les densités en octocoralliaires ($21,1 \pm 2,4$ colonies.m⁻² et $27,2 \pm 2,8$ colonies.m⁻² respectivement) sont importants.

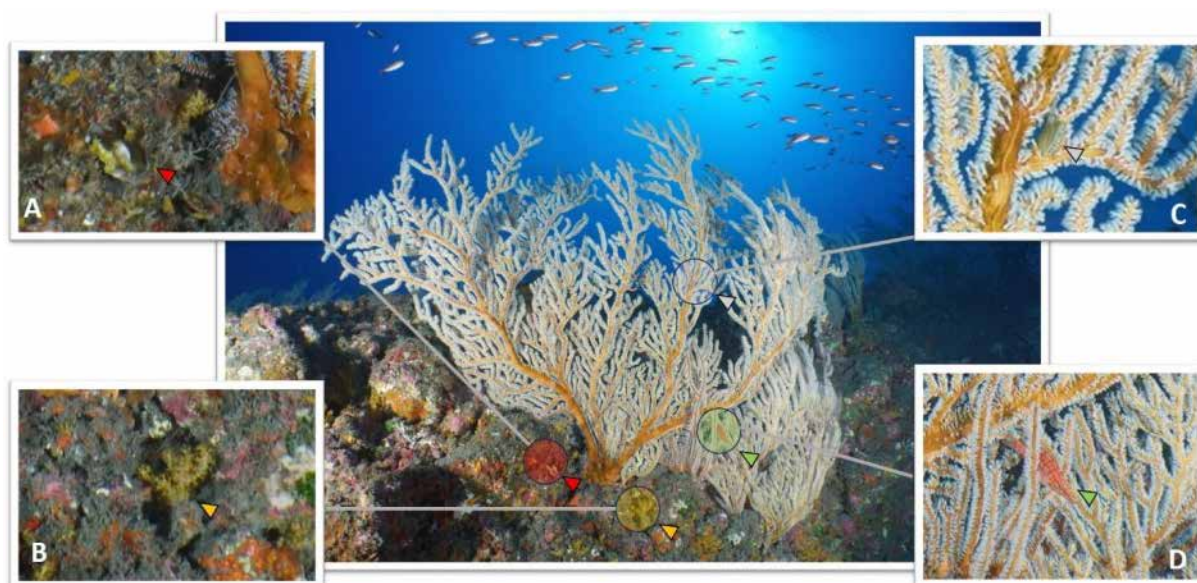


Figure 7.4. Photographie d'une grande colonie de gorgone *Subergorgia suberosa* dans la zone du port à 45 m de profondeur (Hoarau et al. *en révision* – **Annexe 3**). Cette espèce fondatrice des écosystèmes coralliens mésophotiques constitue un support et un abri pour de nombreuses espèces et communautés associées. Lorsqu'elles sont abondantes, ces gorgones peuvent former de véritables forêts animales marines (*sensu* Rossi et al. 2017) et ainsi fournir un habitat et une protection pour de multiples espèces telles que d'autres colonies de cnidaires, de scléactiniaires *Leptoseris* sp. (A, flèche rouge), d'octocoralliaires *Bebryce* cf. *sulfurea* (B, flèche jaune), de mollusques *Pteria* sp. (C, flèche grise), ou de poissons *Oxycirrhites typus* (D, flèche verte). ©ECOMER Hendrik Sauvignet

Les nombreuses prospections réalisées dans le cadre de cette thèse soutenue par le programme ECOMER, faisant suite au programme MESORUN (Mulochau et al. 2021c), ont permis la découverte d'un habitat et d'un assemblage corallien exceptionnels (Hoarau et al. 2021 – **Annexe 1**). Nous avons décrit une abondance exceptionnelle de larges colonies de coraux scléactiniaires *Leptoseris* spp. et des agrégations substantielles d'hydrozoaires *Stylaster flabelliformis* entre 75 à 100 m de profondeur sur les coulées de laves volcaniques de la côte est de l'île (**Figure 7.5**). Cet habitat tridimensionnel et structurellement complexe, est essentiel pour de nombreuses espèces d'invertébrés benthiques et de poissons, jusque-là décrites comme « récifales » ((**Figure 7.6**), et dont les gammes de profondeurs ont été fortement étendues. Par exemple, *Chaetodon guttatissimus*, un poisson récifal commun de l'océan Indien, dont l'aire de distribution verticale était de 0–30 m (Lieske & Myers 1995 ; FishBase 2024) s'étend désormais au-delà de 75 m de profondeur.



Figure 7.5. Assemblage corallien unique découvert entre 75 et 100 m de profondeur sur les coulées de laves volcaniques au sud-est de La Réunion constitué par *Leptoseris* spp et *Stylaster flabelliformis* (photo à gauche) et dont le recouvrement en *Leptoseris* peut atteindre les 100 % (photo à droite). Cette découverte a été publiée dans le journal *Diversity* (Hoarau et al. 2021 – **Annexe 1**). © Ludovic Hoarau

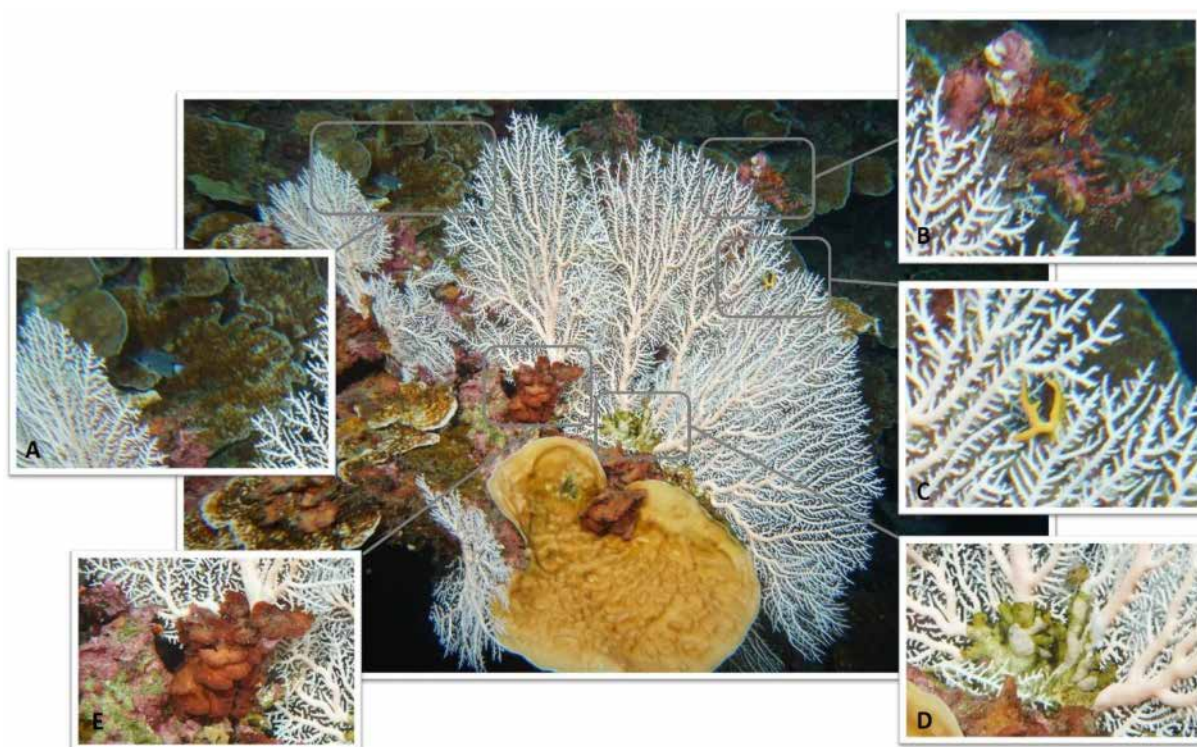


Figure 7.6. *Leptoseris* spp. et *Stylaster flabelliformis*, espèces fondatrices des écosystèmes coralliens mésophotiques constituent un support important pour de nombreuses espèces et communautés associées. Les espèces fondatrices affectent les communautés non pas à travers leurs actions mais à travers leur présence. Elles caractérisent les écosystèmes en constituant une structure physique pour les espèces associées et les effets sur les communautés apparaissent à travers de multiples échelles. Par exemple, à large échelle au niveau du paysage marin, les assemblages constituent un environnement et un habitat unique pour la mégafaune marine incluant tortues, requins, poissons et macro-invertébrés mobiles. A plus petite échelle, chaque colonie de scléactiniaire ou d'hydrozoaire constitue l'habitat pour de nombreux poissons de petites tailles, par exemple pour de petites demoiselles *Chromis leucura* (A), ou les épiphytes et autres organismes macro-benthiques incluant les algues calcaires (B), les hydrozoaires du genre *Distichopora* (C), et même sur les parties spécifiques des *Stylaster*, telles que sur leur base, colonisée par des éponges, ascidies, bryozoaires (D) et macroalgues (E). © Ludovic Hoarau.

La zone du port n'avait jusque-là jamais été intégrée dans l'étude du recrutement corallien sur l'île, ni même la zone mésophotique (Jouval et al. 2020). Cette zone mésophotique du port a pourtant présenté les plus forts taux de recrutement à 15 et 45 m de profondeur en comparaison avec les deux autres zones de l'île (**Chapitre 4**). Notre étude a mis en évidence une hétérogénéité spatiale horizontale marquée dans le taux de recrutement, la composition et les préférences de surface selon le site. Ce résultat est cohérent avec les travaux menés sur le recrutement corallien dans le monde, qui ont démontré un degré élevé d'hétérogénéité spatio-temporelle des schémas de recrutement des coraux (Edmunds et al. 2010 ; Davidson et al. 2019 ; Guerrini et al. 2020 ; Adjeroūd et al. 2022 ; Edmunds 2023 ; Botosoamananto et al. 2024). L'abondance des recrues de Pocilloporidae est positivement corrélée au recouvrement des

coraux adultes de la même famille, suggérant une régulation des populations selon un modèle « stock-recrutement » ou « limitation par le recrutement », en particulier pour les coraux dominants dans la zone peu profonde euphotique mais généralistes de profondeur (**Figure 7.7**). En résumé, nous avons montré une variabilité spatiale marquée à plusieurs échelles du recrutement corallien et suggérons que la zone supérieure des ECMs joue un rôle essentiel en tant que refuge pour les recrues des Pocilloporidae, tandis que la zone inférieure des ECMs semble cruciale pour les autres familles de coraux. D'autres études devraient être menées sur une période plus longue avec des suivis interannuels pour conforter les résultats de notre étude et mieux comprendre les capacités de récupération des récifs coralliens de l'île de La Réunion. La variabilité verticale et horizontale marquée souligne la nécessité d'une surveillance interannuelle à long terme du recrutement des coraux pour déterminer les facteurs environnementaux à l'origine de cette variabilité et pour identifier les pics sporadiques potentiels et les tendances, comme cela a été rapporté ailleurs dans le monde, par exemple en Nouvelle-Calédonie (Adjerooud et al. 2022), sur la Grande Barrière récifale (Davidson et al. 2019) et en Mer des Caraïbes (Harper et al. 2023).

7.2. Les ECMs à La Réunion : un « refuge » pour les récifs coralliens euphotiques ?

Les concepts de refuge et de refugium (refuges et refugia au pluriel respectivement) qui partagent la même racine étymologique, sont devenus populaires en science de la conservation (e.g. Keppel et al. 2015 ; Reside et al. 2019 ; Selwood & Zimmer 2020), et ont souvent été utilisés de manière interchangeable sans définition préalable dans la littérature sur les récifs coralliens (Kavousi & Keppel 2018). Bien que ces concepts soient intuitifs, ils peuvent devenir ambigus et perdre de leur pertinence lorsqu'ils deviennent populaires et largement utilisés (Peters 1988 ; Selwood & Zimmer 2020). Afin d'éviter toute confusion sémantique (Keppel & Wardell-Johnson 2012) et de garantir une évaluation objective de la nature, du rôle fonctionnel et de résilience des ECMs, il apparaît important de clarifier la terminologie et de définir les critères autour de ces concepts (Keppel et al. 2012 ; Kavousi & Keppel 2018 ; Bongaerts & Smith 2019).

Un refuge est généralement défini comme un espace qui constitue « une protection spatiale et/ou temporelle face aux perturbations ou qui fournit des avantages dans les interactions biotiques » à court terme (*sensu* Keppel et al. 2012). Un refugium peut être défini comme « des

habitats dont les composants de biodiversité se contractent, persistent et pouvant potentiellement s'étendre sous les conditions de changements environnementaux » à long terme (*sensu* Keppel et al. 2012).

Dans le cadre de notre travail, qui porte sur l'hétérogénéité spatiale et non sur les trajectoires temporelles des communautés macro-benthiques, le concept de refuge nous paraît plus adéquat.

Nos résultats montrent qu'à l'échelle de l'île de La Réunion, la zone supérieure des ECMs peut potentiellement constituer un refuge pour des espèces de scléractiniaires peu profondes appartenant à un ensemble substantiel de genres de scléractiniaires (58 %). De plus, la zone mésophotique supérieure constitue un refuge approprié pour les recrues de Pocilloporidae. De même, la zone inférieure des ECMs peut offrir un habitat pour certaines espèces de scléractiniaires ayant une large répartition en profondeur mais qui sont cryptiques dans les eaux peu profondes (e.g. *Leptoseris* spp., *Pachyseris* sp.). Pour ces espèces, la zone mésophotique inférieure représenterait un refuge important puisqu'elle constitue un espace adéquat pour leur installation, leur survie et leur croissance.

L'hypothèse de refuge des récifs profonds (Deep Reef Refuges Hypothesis ou DRRH) (Glynn 1996 ; Hughes & Tanner 2000 ; Bongaerts et al. 2010, 2017) postule que les récifs plus profonds pourraient servir de refuge spatial pour les espèces peu profondes et constituer une source de larves pour le maintien et le rétablissement des récifs coralliens peu profonds exposés aux perturbations environnementales. Cette hypothèse repose sur trois suppositions : (i) un chevauchement important dans la composition des espèces sur toute la plage de profondeur, (ii) une connectivité significative et régulière entre récifs euphotiques et mésophotiques, et (iii) les récifs mésophotiques sont moins soumis aux stress anthropiques et naturels que leurs homologues peu profonds (euphotiques). L'hypothèse DRRH des ECMs repose ainsi sur le potentiel de réensemencement des récifs coralliens peu profonds à partir des habitats mésophotiques (Bongaerts & Smith 2019). Comme les ECMs sont souvent considérés comme stables, les populations coralliennes des ECMs pourraient constituer des « réserves de larves » ('seed banks') permettant de recoloniser les récifs peu profonds dégradés grâce à la connectivité larvaire (Slattery et al. 2011 ; Slattery et al. 2024).

Dans ce contexte, nous nous sommes spécifiquement intéressés à la structure génétique de deux espèces de coraux scléractiniaires de l'Indo-Pacifique (*Pocillopora verrucosa* et *Pachyseris speciosa* ; **Figure 7.3**) présentant des distributions verticales relativement contrastées, pour évaluer le potentiel de connectivité entre les zones peu profondes et mésophotiques à l'échelle de l'île de La Réunion (**Chapitre 5**). Ces deux espèces peuvent être

considérées comme généralistes en termes de profondeur ('depth-generalist species') puisque que leur aire de distribution verticale s'étend de la surface à la zone mésophotique (voir la « coral reef trait database » – Madin et al. 2016). Néanmoins, l'abondance de *Pocillopora* (et par conséquent celle de *P. verrucosa*) est plus importante en zone peu profonde qu'en zone mésophotique, contrairement au genre *Pachyseris* (et par conséquent celle de *P. speciosa*) qui présente les recouvrements les plus élevés entre 45 et 60 m de profondeur (**Figure 7.7**). *P. verrucosa* peut en effet être observé entre 1 m jusqu'à 54 m de profondeur (Carpenter et al. 2008). Dans notre étude, cette espèce a été prélevée jusqu'à 45 m de profondeur (**Chapitre 5**), mais quelques colonies isolées (non prélevées) ont été sporadiquement observées jusqu'à 60 m de profondeur (pers. obs.). *P. speciosa* a une aire de distribution verticale plus étendue, jusqu'à 94 m de profondeur (Bongaerts et al. 2011). Cette espèce identifiée à l'origine en zone peu profonde à 15 m (Kühlmann 1983), et à 30 m de profondeur à La Réunion (Bouchon 1981) a été observée jusqu'à 95 m de profondeur dans notre travail. Nous avons montré pour ces deux espèces qu'il n'existe pas ou peu de différenciation génétique entre profondeurs (ou zones de l'île), ce qui suggère une connectivité verticale et horizontale importante. Ces résultats démontrent que le potentiel de réensemencement des récifs euphotiques par les ECMs à La Réunion peut être assuré par ces deux espèces abondantes à La Réunion, et soutiennent deux des trois conditions de la DRRH. D'autres études complémentaires sont néanmoins nécessaires pour conforter cette DRRH à l'échelle de La Réunion.

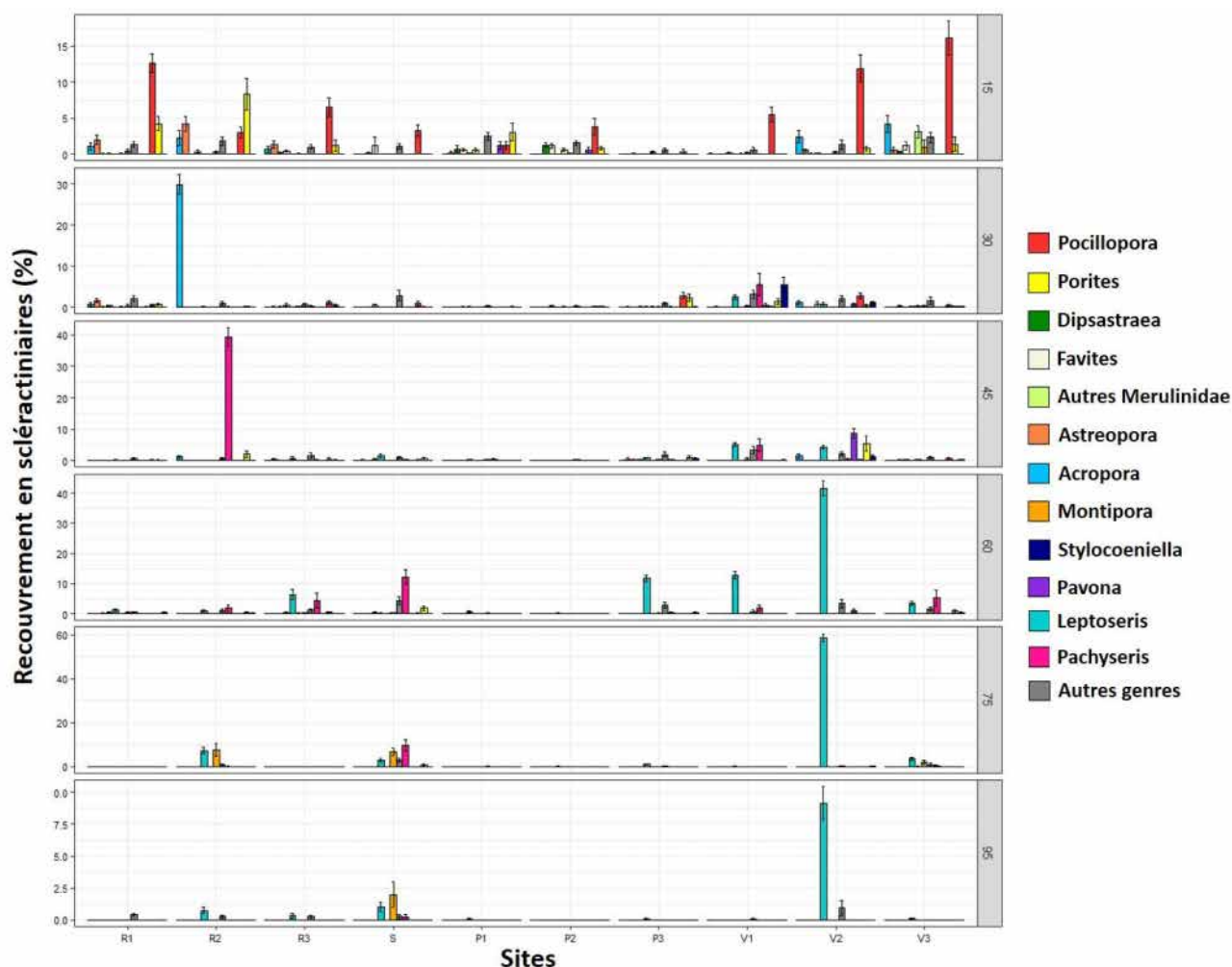


Figure 7.7. Pourcentage en recouvrement des 12 genres de scléractiniaires dominants (+ autres genres) sur les 60 stations des 4 zones d’études à La Réunion entre 15 et 95 m de profondeur. Notez la dominance du genre *Pocillopora* (en rouge) sur la majorité des stations situées à 15 m de profondeur et une faible contribution au recouvrement total en scléractiniaires au-delà de la zone euphotique (> 30 m). Le genre *Pachyseris* (en rose fushia) présente une distribution verticale plus limitée et une distribution horizontale plus étendue avec une forte contribution au recouvrement en scléractiniaires aux stations de la zone mésophotique suivantes : R2–45, R2–60, R3–60, S–60, S–75 et V1–45.

Bien que limités à deux espèces à fécondation externe, nos résultats confortent également l’hypothèse selon laquelle la connectivité verticale serait plus élevée chez les coraux à fécondation externe (‘broadcast spawners’) que chez les coraux à fécondation interne (‘brooders’) (Bongaerts et al. 2011). L’absence de différenciation génétique verticale chez les coraux ‘spawners’ a d’ailleurs aussi été montrée chez plusieurs espèces dans différentes régions (e.g. *Stephanocoenia intersepta* et *Montastrea cavernosa* Bongaerts et al. 2017 ; Serrano et al. 2014 ; Brazeau et al. 2013 ; Sturm et al. 2022 ; *Pocillopora verrucosa* De Palmas et al. 2021), même s’il existe des disparités régionales (e.g. *Montastrea cavernosa* Brazeau et al. 2013 ; Serrano et al. 2014 ; *M. cavernosa* Eckert et al. 2019 ; Sturm et al. 2022). L’existence d’une

connectivité verticale chez nos deux espèces, *P. verrucosa* et *P. speciosa*, peut en effet être expliquée en partie par le comportement des larves. Bongaerts et al. (2010) suggèrent que les espèces à fécondation externe sont moins à même de former des populations distinctes entre les zones peu profonde et mésophotique par rapport aux espèces à reproduction interne, du fait de la synchronisation de la ponte et du mélange en surface des gamètes produits le long du gradient de profondeur. Chez les espèces à fécondation interne, même en l'absence de barrières physiques de dispersion larvaire, l'absence d'une connectivité verticale entre profondeurs est fréquemment rapportée (*Agaricia fragilis* Bongaerts et al. 2017 ; *Seriatopora hystrix* Bongaerts et al. 2010 ; Van Oppen et al. 2011 ; *Porites astreoides* Serrano et al. 2016). En conclusion, à La Réunion, étant donné le chevauchement important dans la diversité des scléractiniaires entre la zone mésophotique (supérieure) et la zone peu profonde, il apparaît qu'un nombre substantiel de coraux à fécondation externe et à large distribution verticale peut contribuer au concept de refuge des ECMs. Néanmoins, des études complémentaires sur la connectivité d'autres espèces et sur l'impact des stress anthropiques et naturels dans les ECMs sont nécessaire pour conforter cette hypothèse de DRRH à La Réunion.

7.3. Implication pour la gestion et la conservation des ECMs

Tout comme les récifs peu profonds, les ECMs sont menacés par les effets du changement climatique, les vagues de chaleur marines de plus en plus fréquentes, les espèces invasives, les effets directs et indirects de la pêche, les maladies coralliennes et autres impacts anthropiques (Slattery et al. 2011 ; Frade et al. 2018 ; Rocha et al. 2018 ; Smith et al. 2016 ; Pinheiro et al. 2023). Les ECMs ne sont pourtant peu, voire pas protégés, que ce soit à l'échelle locale, régionale ou globale, au même titre que les écosystèmes plus profonds, alors qu'ils présentent les plus fortes pressions de pêches (benthiques notamment) (Jacquemont et al. 2024). De plus, si des trajectoires divergentes dans les dynamiques des populations coralliennes étaient observées entre communautés de la zone euphotique et celles des ECMs, cela soulignerait d'autant plus la nécessité et l'urgence d'étendre les efforts de surveillance aux profondeurs mésophotiques (Bridge et al. 2013 ; Hernandez-Agreda et al. 2022).

Au moment où ces lignes sont écrites, le quatrième événement global de blanchissement des coraux a été officiellement confirmé par l'Administration nationale océanique et atmosphérique (National Oceanic and Atmospheric Administration, NOAA) et l'Initiative internationale pour les récifs coralliens (International Coral Reef Initiative, ICRI) le 15 avril

2024, avec un appel coordonné à la mobilisation pour faire face aux impacts du changement climatique (<https://icriforum.org/4gbe/>) (voir Reimer et al. 2024). Comme les ECMs sont retrouvés à des profondeurs où les stress environnementaux tels que les anomalies thermiques sont (souvent) atténués, ils pourraient contribuer significativement à la récupération des récifs peu profonds impactés par ces vagues de chaleur. Cependant, la diminution d'une probabilité de blanchissement des coraux en zone mésophotique associée à ces anomalies de températures (Bongaerts et al. 2010 ; Baird et al. 2018 ; Giraldo-Ospina et al. 2020 ; Pérez-Rosales et al. 2021) doit être nuancée puisqu'il existe de plus en plus d'études documentant un blanchissement corallien substantiel dans les ECMs à la suite de perturbations thermiques (Smith et al. 2016 ; Frade et al. 2018 ; Diaz et al. 2023b). Etant donné la vulnérabilité de ces écosystèmes face au changement climatique et leur singularité, il apparaît désormais urgent d'inclure les ECMs dans les programmes de conservation (Bridge et al. 2013 ; Soares et al. 2020).

« Les océans méritent notre respect et notre attention, mais il faut connaître quelque chose avant de pouvoir s'en soucier ». Cette citation de Sylvia Earle à propos des océans, illustre avec justesse la problématique de gestion et de conservation des ECMs. Peu, voire pas étudiés, ces habitats banalement dénommés 'zone crépusculaire des récifs coralliens' ('twilight zone' ; Bongaerts 2022), ont par conséquent largement été ignorés dans la planification des aires marines protégées. A l'échelle mondiale, ces écosystèmes sont très peu considérés dans la conservation des écosystèmes coralliens (Soares et al. 2020 ; Jacquemont et al. 2024).

A La Réunion, il apparaît désormais impératif d'attribuer une priorité aux initiatives de cartographie permettant de quantifier la composition et la structure des habitats mésophotiques pour qu'ils soient intégrés dans les processus de gestion. Notre connaissance actuelle des interactions écologiques au sein des ECMs est extrêmement limitée, principalement à cause de l'absence de suivi sur le long terme et de l'insuffisance d'études expérimentales. Malgré les défis et les contraintes logistiques liés à l'étude des ECMs, il est primordial de poursuivre ces recherches afin de comprendre les mécanismes écologiques essentiels régissant ces écosystèmes et d'élaborer des stratégies de conservation adaptées à leurs spécificités écologiques. Nos résultats suggèrent que ces ECMs peuvent contribuer à la recolonisation et au maintien des récifs coralliens à travers le recrutement et la connectivité des coraux à l'échelle de l'île (**Chapitre 4 et 5**). Un élargissement relativement limité de la surface de l'AMP RNMR vers le large sur certaines zones des complexes récifaux (zones à substrats durs et roches sub-affleurantes) permettrait d'intégrer une surface considérable de la zone mésophotique (étant

donné les pentes abruptes de l'île) et par conséquent, d'améliorer considérablement la protection et la résilience des récifs coralliens de La Réunion (**Figure 7.8**).

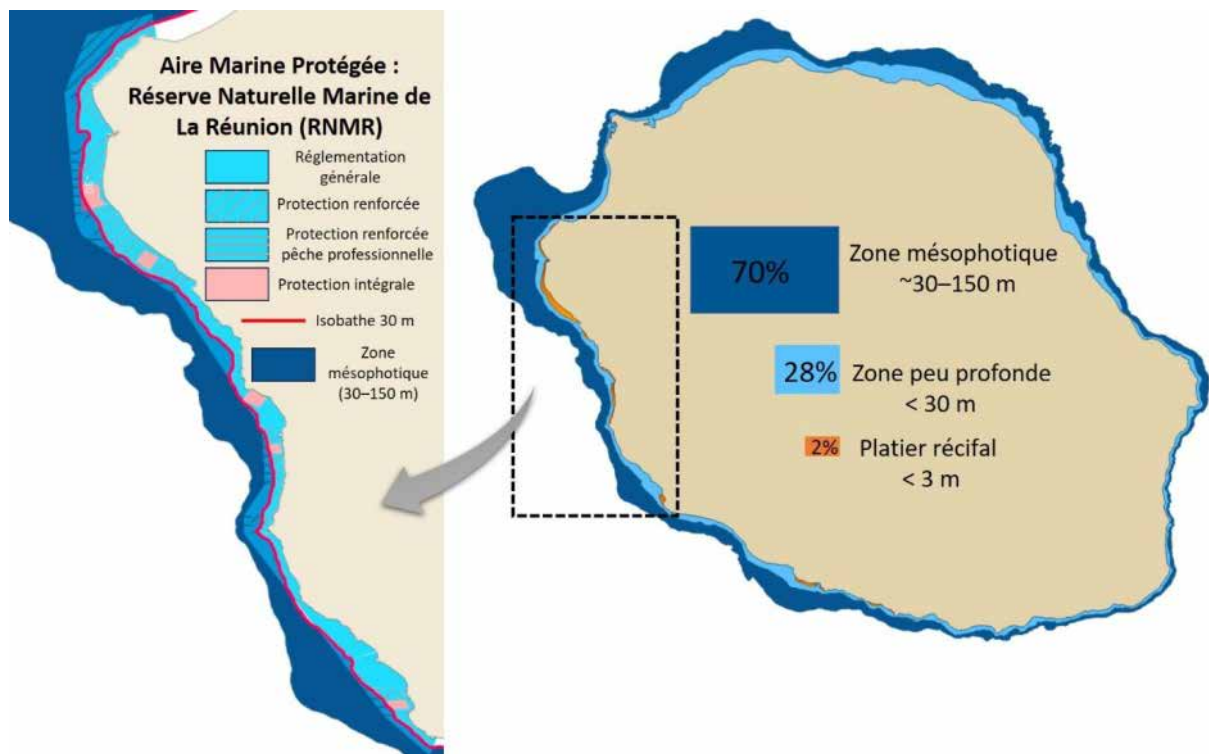


Figure 7.8. Illustration de la faible juxtaposition entre l'aire marine protégée de La Réunion (RNMR) sur la côte ouest et la zone mésophotique représentant environ 70 % de la surface des habitats côtiers (0–150 m) à l'échelle insulaire illustrant l'inadéquation de cette AMP pour une protection efficace des écosystèmes récifs coralliens comprenant les ECMs.

Ce travail de thèse a permis de caractériser, pour la première fois, la structure spatiale des communautés macro-benthiques des ECMs à La Réunion. Cet effort doit être poursuivi pour améliorer la planification et la sélection des sites dans le cadre d'éventuelles mesures de gestion et de conservation de ces écosystèmes (**Chapitre 6**). Par exemple, les "autres mesures de conservation efficaces basées sur les zones" (OECMs) sont une catégorie émergente dans le domaine de la conservation de la biodiversité. Elles se distinguent des aires protégées traditionnelles et sont définies par leur efficacité à conserver la biodiversité, même si elles ne sont pas désignées spécifiquement comme zones de conservation. Les OECMs complètent les aires protégées traditionnelles en étendant le réseau de conservation et en englobant des habitats et des écosystèmes supplémentaires qui ne sont pas nécessairement couverts par les aires protégées tirant ainsi parti d'une meilleure reconnaissance de l'hétérogénéité spatiale (Gurney et al. 2021). Les informations sur l'hétérogénéité spatiale à l'échelle locale sont importantes pour les décisions de sélection des sites et de priorisation des mesures comme cela a été effectué

au niveau de la zone portuaire à travers l'identification des habitats remarquables et sensibles. Les informations recueillies permettent ainsi aux autorités gestionnaires d'être renseignées sur des impacts potentiels des aménagements futurs sur les ECMs remarquables et vulnérables.

Enfin, il n'existe pas à ce jour de mesures de protection et de conservation dédiées aux habitats mésophotiques sur la zone volcanique à l'est de l'île. Une petite réserve ($< 2,7 \text{ km}^2$ de surface) de pêche a été créée par arrêté préfectoral (n°748 du 30 Mars 2010, modifiant l'arrêté n°1743 du 15 juillet 2008 réglementant l'exercice de la pêche maritime de loisir dans les eaux du département de La Réunion) où seule la pêche à la ligne à partir du rivage est autorisée. Tout comme la RNMR dans l'ouest de l'île, cette réserve de pêche n'englobe pas les ECMs remarquables et vulnérables, spécifiquement ceux localisés au large de la coulée 1977 (site V2) et de Roche Caesari (site V3). Ces sites doivent impérativement être protégés, au moins jusqu'à une profondeur de 100 m, en raison de leur fragilité, de leur spécificité et de leur potentiel en tant que refuge (Hoarau et al. 2021 - **Annexe 1 ; Figures 7.5-6**).

7.4. Perspectives et futures directions

Malgré un effort considérable au cours des deux dernières décennies, notre compréhension de la structure spatiale et des trajectoires temporelles des ECMs, et notamment des principaux facteurs qui les déterminent, reste parcellaire et incomplète. Ce travail de thèse constitue ainsi le premier point de référence quantitatif sur la diversité et l'abondance des communautés macro-benthiques des ECMs de La Réunion et plus spécifiquement des coraux scléractiniaires. Cependant, développer les connaissances sur les dynamiques temporelles des communautés macro-benthiques est essentiel pour surveiller l'état de santé des ECMs dans la région et établir des mesures de gestion et de conservation appropriées. Cette surveillance doit intégrer des échelles de temps appropriées (interannuelles) afin de mieux appréhender les principaux facteurs de changements des communautés mésophotiques. Un élément clé pour éliminer le bruit lié à l'échantillonnage (variance spatiale) de ces observations est l'utilisation de transects ou photo-quadrats permanents sur des stations bien délimitées, échantillonnés par des plongeurs en recycleur. Idéalement, de telles approches devraient être poursuivies dans les futurs programmes de surveillance.

Nos résultats ont permis de préciser les limites de distribution spatiale de nombreux organismes macro-benthiques. Pour les coraux scléractiniaires, qui vivent en symbiose avec des algues unicellulaires, la compréhension de la répartition spatiale des espèces nécessite

d'aborder le compartiment des symbiontes. Ces données sur les symbiontes permettraient aussi de déterminer s'il existe, tout comme chez l'hôte, des changements dans la composition et la densité de symbiontes avec la profondeur, et leurs implications dans l'adaptation et l'acclimatation des coraux.

Les suivis temporels des processus démographiques fondamentaux des coraux scléactiniaires le long du gradient bathymétrique doivent être reconduits pour comprendre les dynamiques temporelles de ces processus écologiques. Pour cela, il apparaît important de pérenniser le suivi du recrutement corallien sur toutes les stations à 15, 45 et 75 m, au même titre que le réseau de stations du suivi du recrutement à 12–15 m sur les sites de récif corallien et de la zone volcanique depuis 2015 (Jouval et al. 2019). Bien que l'étude de la croissance et de la mortalité des coraux des ECMs ait été initiée au cours de cette thèse, elle n'a pas pu être pleinement développée en raison des contraintes de temps propres à ce travail de thèse. Elle nécessiterait un suivi à long terme pour être approfondie. Ces suivis pourraient être effectués grâce à la mise en place de photo-quadrats permanents sur les stations de suivi du recrutement corallien. Il est urgent d'acquérir ces paramètres démographiques afin de tester les hypothèses sur les causes du déclin des coraux et ses conséquences, ainsi que pour anticiper l'avenir des récifs coralliens (Edmunds & Riegl 2020). Spécifiquement, les modèles de projection intégrale (Integral projection models, IPM) apparaissent comme des outils prometteurs intégrant les kernels des paramètres démographiques pour évaluer les effets environnementaux sur les trajectoires des populations coralliennes (Kayal et al. 2018 ; Cant et al. 2020 ; Shlesinger & van Woesik 2021). Dans le cadre de ces études sur la démographie des organismes macro-benthiques, nous suggérons également un suivi de la structure de taille des communautés de cnidaires, en particulier celles des scléactiniaires et des octocoralliaires, pour mieux appréhender la structure et la dynamique des populations des espèces fondatrices des ECMs. Spécifiquement un protocole adapté pourrait être mis en place pour évaluer la structure de taille de la population de gorgones *Subergorgia suberosa* dont de nombreuses colonies atteignent des tailles particulièrement importantes (hauteur > 1 m) (Hoarau et al. *en révision* - **Annexe 3**).

Ce travail de thèse a mis en évidence une importante connectivité génétique chez les coraux 'spawners' (à fécondation externe) *Pocillopora verrucosa* et *Pachyseris speciosa*. Afin d'examiner l'hypothèse de refuge des ECMs (Deep Reef Refuges Hypothesis, DRRH), il conviendrait d'étendre l'étude à quelques espèces coralliennes 'brooders' (à fécondation interne), comme *Pocillopora damicornis* (type β ; Gélén et al. 2017a), *Stylophora pistillata* ou *Isopora palifera* (Baird et al. 2009)

Ce travail de thèse a concerné les principales communautés macro-benthiques des habitats récifaux compris entre 15 et 95 m de profondeur, avec un focus particulier pour les coraux scléactiniaires. Cette limite bathymétrique a été décidée en tenant compte des contraintes logistiques et du temps de terrain alloué à ce travail de thèse. Il conviendrait d'étendre les prospections et inventaires de la zone mésophotique inférieure au-delà de 95 m de profondeur, dans des sites de La Réunion encore peu étudiés, comme les coulées de laves volcaniques du sud-est de l'île, les tombants de la façade nord de la zone portuaire, ou les tombants des complexes récifaux d'Etang-Salé et de Saint-Pierre. Il conviendrait également d'examiner ces questions de structuration spatiale, de dynamique temporelle et de connectivité génétique pour les communautés ichthyologiques, afin d'avoir une vision plus exhaustive de la structure et du fonctionnement de ces ECMs, et de leur rôle en tant que refuge pour les récifs euphotiques peu profonds.

Références

- Abesamis RA, Langlois T, Birt M, Thillainath E, Bucol AA, Arceo HO, Russ GR (2018) Benthic habitat and fish assemblage structure from shallow to mesophotic depths in a storm-impacted marine protected area. *Coral Reefs* 37: 81–97. <https://doi.org/10.1007/s00338-017-1635-0>.
- Adjeroud M, Kayal M, Iborra-Cantonnet C, Vercelloni J, Bosserelle P, Liao V, Chancerelle Y, Claudet J, Penin L (2018) Recovery of coral assemblages despite acute and recurrent disturbances on a South Central Pacific reef. *Sci Rep* 8:9680. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27891-3>
- Adjeroud M, Kayal M, Penin L (2017) Importance of recruitment processes in the dynamics and resilience of coral reef assemblages. *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots*. pp 549–569. https://doi.org/10.1007/978-3-319-21012-4_12
- Adjeroud M, Peignon C, Gauliard C, Penin L, Kayal M (2022) Extremely high but localized pulses of coral recruitment in the southwestern lagoon of New Caledonia and implications for conservation. *Mar Ecol Prog Ser* 692:67–79. <https://doi.org/10.3354/meps14073>
- Adjeroud M, Penin L, Carroll A (2007) Spatio-temporal heterogeneity in coral recruitment around Moorea, French Polynesia: Implications for population maintenance. *J Exp Mar Bio Ecol* 341:204–218. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.10.048>
- Adjeroud M, Poisson E, Peignon C, Penin L, Kayal M (2019) Spatial patterns and short-term changes of coral assemblages along a cross-shelf gradient in the southwestern lagoon of New Caledonia. *Diversity* 11:21. <https://doi.org/10.3390/d11020021>
- Ahamada S, Bijoux J, Bigot L, Cauvin B, Koonjul M, Maharavo J, Meunier S, Moine-Picard M, Quod J-P, Pierre-Louis R (2004). Status of the coral reefs of the south west Indian Ocean island states. *Status of Coral Reefs of the World 2004*, pp 189–211.
- Almany GR, Connolly SR, Heath DD, Hogan JD, Jones GP, McCook LJ, Mills M, Pressey RL, Williamson DH (2009) Connectivity, biodiversity conservation and the design of marine reserve networks for coral reefs. *Coral Reefs* 28:339–351. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0484-x>
- Alvarez-Filip L, Carricart-Ganivet JP, Horta-Puga G, Iglesias-Prieto R (2013) Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Sci Rep* 3:3486. <https://doi.org/10.1038/srep03486>
- Anderson MJ, Walsh DCI (2013) PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecol Monogr* 83:557–574. <https://doi.org/10.1890/12-2010.1>
- Andradi-Brown D (2019) Invasive Lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*): Distribution, Impact, and Management. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Coral Reefs of the World, vol 12. Springer, Cham. pp.931–941. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_48
- Andradi-Brown DA, Dinesen Z, Head CE, Tickler DM, Rowlands G, Rogers AD (2019). The Chagos Archipelago. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Coral Reefs of the World, vol 12. Springer, Cham. pp.215–229. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_12
- Andréfouët S, Benzoni F, Payri C (2014) A monospecific *Millepora* reef in Marquesas Island, French Polynesia. *Coral Reefs* 33:463. <https://doi.org/10.1007/s00338-014-1133-6>
- Aponte NE, Ballantine DL (2001) Depth distribution of algal species on the deep insular fore reef at Lee Stocking Island, Bahamas. *Deep Sea Res Part I: Oceanogr Res Pap* 48(10): 2185–2194. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(01\)00011-5](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(01)00011-5)

- Appeldoorn R, Ballantine D, Bejarano I, Carlo M, Nemeth M, Otero E, Pagan F, Ruiz H, Schizas N, Sherman C, Weil E (2016) Mesophotic coral ecosystems under anthropogenic stress: a case study at Ponce, Puerto Rico. *Coral Reefs* 35:63–75. <https://doi.org/10.1007/s00338-015-1360-5>
- Arnaud-Haond S, Belkhir K (2007) Genclone: a computer program to analyse genotypic data, test for clonality and describe spatial clonal organization. *Mol Ecol Notes* 7:15–17. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01522.x>
- Arnold SN, Steneck RS, Mumby PJ (2010) Running the gauntlet: Inhibitory effects of algal turfs on the processes of coral recruitment. *Mar Ecol Prog Ser* 414:91–105. <https://doi.org/10.3354/meps08724>
- Arrigoni R, Berumen ML, Chen CA, Terraneo TI, Baird AH, Payri C, Benzoni F (2016) Species delimitation in the reef coral genera *Echinophyllia* and *Oxypora* (Scleractinia, Lobophylliidae) with a description of two new species. *Mol Phylogenet Evol* 105:146–159. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.08.023>
- ARVAM (2001). Suivi environnemental du milieu marin 1999-2001 de la Pointe des Galets et de la Baie de Possession.
- ARVAM, IARE (1998). Étude de suivi environnemental du milieu marin de la baie de La Possession et de la Pointe des Galets. Synthèse/Diagnostic de l'état initial.
- Asconit, ECCODEN, PARETO (2014) Etude préalable à l'identification et à la cartographie des réseaux écologiques à La Réunion. DEAL Réunion.
- Ateweberhan M, McClanahan TR (2016) Partitioning scleractinian coral diversity across reef sites and regions in the Western Indian Ocean. *Ecosphere* 7:e01243. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1243>
- Auster PJ (1993) ROVs for science. *Mar Technol Soc J* 26:3–4.
- Auster PJ (1997) Rov technologies and utilization by the science community. *Mar Technol Soc J* 31:72.
- Ayre DJ, Hughes TP (2000) Genotypic diversity and gene flow in brooding and spawning corals along the great barrier reef, Australia. *Evolution* 54(5):1590–1605. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00704.x>
- Ayre DJ, Hughes TP, Standish RJ (1997) Genetic differentiation, reproductive mode, and gene flow in the brooding coral *Pocillopora damicornis* along the Great Barrier Reef, Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 159:175–187. <https://doi.org/10.3354/meps159175>
- Babcock RC, Baird AH, Piromvaragorn S, Thomson DP, Willis BL (2003) Identification of scleractinian coral recruits from Indo-Pacific reefs. *Zool Stud* 42:211–226.
- Babcock RC, Bull GD, Harrison PL, Heyward AJ, Oliver JK, Wallace CC, Willis BL (1986) Synchronous spawnings of 105 scleractinian coral species on the Great-Barrier-Reef. *Mar Biol* 90: 379–394. <https://doi.org/10.1007/BF00428562>
- Babcock R, Mundy C (1996) Coral recruitment: Consequences of settlement choice for early growth and survivorship in two scleractinians. *J Exp Mar Bio Ecol* 206:179–201. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(96\)02622-6](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(96)02622-6)
- Bachelery P, Labazuy, P, Lenat JF (1996). Submarine and subaerial debris avalanches deposits in Reunion island. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences, Paris*, 323 (IIA), 475-482.
- Bachelery P, Robineau B, Courteaud M, Savin C (2003) Avalanches de débris sur le flanc occidental du volcan-bouclier Piton des Neiges (Réunion). *Bull la Soc Geol Fr* 174:125–140. <https://doi.org/10.2113/174.2.125>
- Baird AH, Madin JS, Alvarez-Noriega M, Fontoura L, Kerry JT, Kuo CY, Precoda K, Torres-Pulliza D, Woods RM, Zawada KJA, Hughes TP (2018) A decline in bleaching suggests that depth can provide a refuge from global warming in most coral taxa. *Mar Ecol Prog Ser* 603: 257–264.

- Baird AH, Guest JR, Willis, BL (2009) Systematic and biogeographical patterns in the reproductive biology of scleractinian corals. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40(1), 551–571. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120220>
- Bajjouk T, Mouquet P, Ropert M, Quod JP, Hoarau L, Bigot L, Le Dantec N, Delacourt C, Populus J (2019) Detection of changes in shallow coral reefs status: Towards a spatial approach using hyperspectral and multispectral data. *Ecol Indic* 96:174–191. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.08.052>
- Baker EK, Puglise KA, Harris P (2016) *Mesophotic coral ecosystems — A lifeboat for coral reefs?* The United Nations Environment Programme and GRID-Arendal, Nairobi and Arendal, 98 p.
- Ban SS, Graham NA, Connolly SR (2014) Evidence for multiple stressor interactions and effects on coral reefs. *Glob Chang Biol* 20(3): 681–697. <https://doi.org/10.1111/gcb.12453>
- Barathieu G, Konieczny O, Poupin J (2019) The cavernicolous swimming crab *Atopotunus dolichopus* Takeda, 2003 (Crustacea, Decapoda, Portunidae) reported for the first time in the Western Indian Ocean during technical dives in the mesophotic zone. *West Indian Ocean J Mar Sci* 18(1): 107–111.
- Barathieu G, Konieczny O, Poupin J (2023) A new report of the stenopodid shrimp *Stenopus devaneyi* Goy, 1984 from the Western Indian Ocean. *West Indian Ocean J Mar Sci* 22(1): 79–82.
- Baselga A (2017) Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: balanced variation in abundance and abundance gradients. *Methods Ecol Evol* 8:799–808. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12693>
- Baselga A, Orme CDL (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol Evol* 3:808–812. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>
- Bates D, Mächler M, Bolker BM, Walker SC (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw* 67:1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bauman AG, Guest JR, Dunshea G, Low J, Todd PA, Steinberg PD (2015) Coral settlement on a highly disturbed equatorial reef system. *PLoS One* 10:e0127874. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127874>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0645-y>
- Baums IB, Miller MW, Hellberg ME (2006) Geographic variation in clonal structure in a reef-building Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Ecol Monogr* 76:503–519. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0503:GVICSI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0503:GVICSI]2.0.CO;2)
- Bashevkin SM, Dibble CD, Dunn RP, Hollarsmith JA, Gabriel NG, Satterthwaite EV, Morgan SG (2020) Larval dispersal in a changing ocean with an emphasis on upwelling regions. *Ecosphere* 11(1):e03015. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3015>
- Beger M, Metaxas A, Balbar AC, McGowan JA, Daigle R, Kuempel CD, Treml EA, Possingham HP (2022) Demystifying ecological connectivity for actionable spatial conservation planning. *Trends Ecol Evol* 37:1079–1091. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.09.002>
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F (2004) GENETIX4. 05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire génome, populations, interactions, CNRS UMR 5000:1996–2004.
- Bellard C, Leclerc C, Leroy B, Bakkenes M, Veloz S, Thuiller W, Courchamp F (2014) Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. *Glob Ecol Biogeogr* 23(12): 1376–1386. <https://doi.org/10.1111/geb.12228>

- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429(6994): 827–833.
- Benayahu Y, Bridge TCL, Colin PL, Liberman R, McFadden CS, Pizarro O, Schleyer MH, Shoham E, Reijnen BT, Weis M, Tanaka J (2019) Octocorals of the Indo-Pacific. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Coral Reefs of the World, vol 12. Springer, Cham. pp.709–728. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_38
- Benayahu Y, Van Ofwegen LP (2012) Octocorals (Cnidaria, Anthozoa) from reunion, with a description of two new species of the genus *Sinularia* May, 1898 and notes on the occurrence of other species. *Zoosystema* 34:673–699. <https://doi.org/10.5252/z2012n4a2>
- Benjamini Y, Hochberg Y (1995) Controlling The False Discovery Rate - A Practical And Powerful Approach To Multiple Testing. *Journal Of The Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* 57: 289–300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- Benzoni F (2022) Re-discovery of the type material of *Leptoseris fragilis* (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia) from the upper mesophotic in La Réunion, a taxonomic puzzle. *Zootaxa* 5178(6):596–600. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5178.6.8>.
- Benzoni F, Bianchi C, Morri C (2003) Coral communities of the northwestern Gulf of Aden (Yemen): Variation in framework building related to environmental factors and biotic conditions. *Coral Reefs* 22:475–484. <https://doi.org/10.1007/s00338-003-0342-1>
- Betzler C, Lindhorst S, Lüdmann T, Reijmer JJ, Braga JC, Bialik OM et al. (2021). Current and sea level control the demise of shallow carbonate production on a tropical bank (Saya de Malha Bank, Indian Ocean). *Geology* 49(12): 1431–1435. <https://doi.org/10.1130/G49090.1>
- Betzler C, Lindhorst S, Reijmer JJ, Braga JC, Lüdmann T, Bialik OM et al. (2023). Carbonate platform drowning caught in the act: The sedimentology of Saya de Malha Bank (Indian Ocean). *Sedimentology* 70(1) : 78–99. <https://doi.org/10.1111/sed.13032>
- Bigot L (2006) *Les communautés de macrofaune benthique des sédiments côtiers en zone tropicale non récifale : diversité et réponses aux modifications de l'environnement marin à La Réunion, océan Indien (Doctoral dissertation)*
- Bigot L (2008) Évolution spatio-temporelle de la biodiversité et de la structure des communautés benthiques entre 1998 et 2008 sur les stations sentinelles GCRMN de La Réunion. Rapport ECOMAR pour le compte de l'APMR
- Bigot L, Bruggemann JH, Cadet C, Chabanet P, Durville P, Mulochau T, Cauvin B, Guillaume M, Penin L (2014) Point 1 du suivi de « l'effet réserve » sur les communautés ichthyologiques et benthiques récifales – Secteurs de la Saline et de Saint-Leu – état des lieux 6 ans après la création de la Réserve Naturelle Nationale Marine de La Réunion.
- Bigot L, Chabanet P, Cuet P, Cauvin B, Durville P, Mulochau T, Naim O, Nicet JB, Tessier E, Thomassin B, Wickel J (2019) French territories in the Western Indian Ocean. World Seas: An Environmental Evaluation Volume II: The Indian Ocean to the Pacific. Academic Press, pp 279–302. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-100853-9.00011-7>
- Bigot L, Quod JP, Troadec R, Tessier E, Aichelmann C, Dutrieux E (1998) Étude de suivi du milieu marin de la baie de Possession et de la Pointe des Galets – Volets 2 & 3. Typologies et diagnostic environnemental intégré. Définition du suivi 1998-2000. Rapport ARVAM/IARE pour le compte de CCIR-DDE/SPBA
- Bigot L, Wickel (2012) Nouvelle Route du Littoral - NRL (La Réunion) Expertise environnementale des zones marines sensibles et remarquables. Rapport EQUILIBRE / LAGONIA pour le compte de EGIS Eau / Région Réunion.
- BIOTOPE (2017) Nouvelle Route du Littoral. Contrôles extérieurs des travaux et suivis environnementaux. CES 9 - Suivi environnemental des biocénoses marines. Suivi des

- communautés benthiques et ichtyologiques sur substrats durs et des communautés macrobenthiques des substrats.
- Birrell CL, McCook LJ, Willis BL (2005) Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Mar Pollut Bull* 51:408–414. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.10.022>
- Blyth-Skyrme VJ, Rooney JJ, Parrish FA, Boland RC (2013) Mesophotic coral ecosystems – potential candidates as essential fish habitat and habitat areas of particular concern. Pacific Islands Fish. Sci. Cent., Natl. Mar. Fish. Sci. Cent. Admin. Rep. H-13-02, 53p. <https://repository.library.noaa.gov/view/noaa/740>
- Bo M, Montgomery AD, Opresko DM, Wagner D, Bavestrello G (2019) Antipatharians of the Mesophotic Zone: Four Case Studies. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Coral Reefs of the World, vol 12. Springer, Cham. pp. 683–708. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_37
- Boissin E, Bourmaud CAF, Ballesta L, Mulochau T, Gravier-Bonnet N (2021) *Millepora* aff. *exaesa* (Cnidaria, Hydrozoa) Recorded in the Mesophotic Environment of Mount La Pérouse, Southwestern Indian Ocean—Expedition La Pérouse 2019. *Diversity* 13(10). <https://doi.org/10.3390/d13100474>
- Bollard S, Pinault M, Quodi JP, Boissin E, Hemery L, Conand C (2013) Biodiversity of echinoderms on underwater lava flows with different ages, from the Piton de la Fournaise (Reunion Island, Indian Ocean). *Cahiers de Biologie Marine* 54:491–497
- Bongaerts P (2022) Mesophotic Coral Ecosystems. *Curr Biol* 32(8): R345-R346. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.03.036>
- Bongaerts P, Bridge TCL, Kline DI, Muir PR, Wallace CC, Beaman RJ, Hoegh Guldberg O (2011) Mesophotic coral ecosystems on the walls of Coral Sea atolls. *Coral Reefs* 30:335–335. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0725-7>
- Bongaerts P, Cooke IR, Ying H, Wels D, den Haan S, Hernandez-Agreda A, Brunner CA, Dove S, Englebert N, Eyal G, Forêt S, Grinblat M, Hay KB, Harii S, Hayward DC, Lin Y, Mihaljević M, Moya A, Muir P, Sinniger F, Smallhorn-West P, Torda G, Ragan MA, van Oppen MJH, Hoegh-Guldberg O (2021) Morphological stasis masks ecologically divergent coral species on tropical reefs. *Curr Biol* 31:2286-2298.e8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.03.028>
- Bongaerts P, Frade PR, Hay KB, Englebert N, Latijnhouwers KRW, Bak RPM, Vermeij MJA, Hoegh-Guldberg O (2015) Deep down on A Caribbean reef: lower mesophotic depths harbor a specialized coral-endosymbiont community. *Sci Rep* 5: 7652. <https://doi.org/10.1038/srep07652>
- Bongaerts P, Frade PR, Ogier JJ, Hay KB, van Bleijswijk J, Englebert N, Vermeij MJA, Bak RPM, Visser PM, Hoegh-guldberg O (2013b). Sharing the slope: depth partitioning of agariciid corals and associated Symbiodinium across shallow and mesophotic habitats (2–60 m) on a Caribbean reef. *BMC Evol Biol* 13:205. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-205>
- Bongaerts P, Muir P, Englebert N, Bridge TCL, Hoegh-Guldberg O (2013a) Cyclone damage at mesophotic depths on Myrmidon Reef (GBR). *Coral Reefs* 32:935. <https://doi.org/10.1007/s00338-013-1052-y>
- Bongaerts P, Pérez-Rosales G, Radice VZ, Eyal G, Gori A, Gress E, Hammerman NM, Hernandez-Agreda A, Laverick J, Muir P, Pinheiro H, Pyle RL, Rocho L, Turner JA, Booker R (2019) Mesophotic.org: a repository for scientific information on mesophotic ecosystems. *Database*. baz140. <https://doi.org/10.1093/database/baz140>
- Bongaerts P, Ridgway T, Sampayo EM, Hoegh-Guldberg O (2010) Assessing the “deep reef refugia” hypothesis: Focus on Caribbean reefs. *Coral Reefs* 29:309–327. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0581-x>

- Bongaerts P, Riginos C, Brunner R, Englebert N, Smith SR, Hoegh-Guldberg O (2017) Deep reefs are not universal refuges: Reseeding potential varies among coral species. *Sci Adv* 3:e1602373. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1602373>
- Bongaerts P, Smith TB (2019) Beyond the “Deep Reef Refuge” Hypothesis: A Conceptual Framework to Characterize Persistence at Depth. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (Eds.) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Coral Reefs of the World, vol 12. Springer, Cham, pp 881–895. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_45
- Botoosoamananto RL, Todinanahary G, Gasimandova LM, Randrianarivo M, Guilhaumon F, Penin L, Adjeroud M (2024) Coral recruitment in the Toliara region of southwest Madagascar: Spatio-temporal variability and implications for reef conservation. *Mar Ecol* 45:e12974. <https://doi.org/10.1111/maec.12794>
- Botoosoamananto RL, Todinanahary G, Razakandriny A, Randrianarivo M, Penin L, Adjeroud M (2021) Spatial patterns of coral community structure in the Toliara region of Southwest Madagascar and implications for conservation and management. *Diversity* 13(10):486. <https://doi.org/10.3390/d13100486>
- Bouchon C (1978) *Étude quantitative des peuplements à base de Scleractiniaires d'un récif frangeant de l'île de La Réunion (Ocean Indien) (Doctoral dissertation)*
- Bouchon C (1981) Quantitative Study of the Scleractinian Coral Communities of a Fringing Reef of Reunion Island (Indian Ocean). *Mar Ecol Prog Ser* 4:273–288.
- Bouchon C, Bouchon-Navaro Y, Faure G (1981) Etude d'environnement de la baie de La Possession. Rapport Centre Universitaire de la Réunion. 30 p.
- Bozec YM, Mumby PJ (2015) Synergistic impacts of global warming on the resilience of coral reefs. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 370, 20130267, <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0267>
- Brandt ME, Olinger LK, Chaves-Fonnegra A, Olson JB, Gochfeld DJ (2019) Coral recruitment is impacted by the presence of a sponge community. *Mar Biol* 166, 49. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3493-5>
- Brandtneris VW, Brandt ME, Glynn PW, Gyory J, Smith TB (2016) Seasonal variability in calorimetric energy content of two Caribbean mesophotic corals. *PLoS One* 11(4): e0151953. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151953>
- Brazeau DA, Lesser MP, Slattery M (2013) Genetic Structure in the Coral, *Montastraea cavernosa*: Assessing Genetic Differentiation among and within Mesophotic Reefs. *PLoS One* 8(5):e65845 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065845>
- BRGM, ARVAM, IFREMER (2007) CARTOMAR : Cartographie morphosédimentologique des fonds marins côtiers de la Réunion.
- Bridge TCL, Beaman RJ, Bongaerts P, Muir PR, Ekins M, Sih T (2019) The Great Barrier Reef and Coral Sea. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Coral Reefs of the World, vol 12. Springer, Cham. pp. 351–367. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_20
- Bridge TCL, Done TJ, Friedman A, Beaman RJ, Williams SB, Pizarro O, Webster JM (2011) Variability in mesophotic coral reef communities along the great barrier reef, Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 428:63–75. <https://doi.org/10.3354/meps09046>
- Bridge TCL, Fabricius KE, Bongaerts P, Wallace CC, Muir PR, Done TJ, Webster JM (2012) Diversity of Scleractinia and Octocorallia in the mesophotic zone of the Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs* 31:179–189. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0828-1>
- Bridge TCL, Hoey AS, Campbell SJ, Muttaqin E, Rudi E, Fadli N, Baird AH (2014) Depth-dependent mortality of reef corals following a severe bleaching event: Implications for thermal refuges and population recovery. *F1000Research* 2:187. <https://doi.org/10.12688/f1000research.2-187.v3>

- Bridge T, Hughes T, Guinotte J, Bongaerts P (2013) Call to protect all coral reefs. *Nat Clim Chang* 3, 528–530. <https://doi.org/10.1038/nclimate1879>
- Brokovich E, Einbinder S, Shashar N, Kiflawi M, Kark S (2008) Descending to the twilight-zone: Changes in coral reef fish assemblages along a depth gradient down to 65 m. *Mar Ecol Prog Ser* 371:253–262. <https://doi.org/10.3354/meps07591>
- Bruno JF, Selig ER (2007) Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: timing, extent, and subregional comparisons. *PLoS One* 2(8):e711. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000711>
- Burke L, Reyntar K, Spalding M, Perry A (2011) Reefs at risk revisited: technical notes on modeling threats to the world's coral reefs. Washington, DC: World Resources Institute.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York. 488p. <https://doi.org/10.1007/b97636>
- Cai W, Zheng X T, Weller E, Collins M, Cowan T, Lengaigne M, Yu W, Yamagata T (2013). Projected response of the Indian Ocean Dipole to greenhouse warming. *Nat Geosci* 6(12): 999–1007. <https://doi.org/10.1038/ngeo2009>
- Cairns SD (2007) Deep-water corals: an overview with special reference to diversity and distribution of deep-water scleractinian corals. *Bull Mar Sci* 81:311–322.
- Cairns SD (2011) Global diversity of the Stylasteridae (Cnidaria: Hydrozoa: Athecatae). *PLoS One* 6(7): e21670. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021670>
- Caley MJ, Carr MH, Hixon MA, Hughes TP, Jones GP, Menge BA (1996) Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annu Rev Ecol Syst* 27:477–500. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.477>
- Cameron KA, Harrison PL (2016) Patterns of scleractinian coral recruitment at Lord Howe Island, an isolated subtropical reef off eastern Australia. *Coral Reefs* 35: 555–564. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1414-3>
- Cant J, Salguero-Gómez R, Kim SW, Sims CA, Sommer B, Brooks M, Malcolm HA, Pandolfi JM, Beger M (2020) The projected degradation of subtropical coral assemblages by recurrent thermal stress. *Journal of Animal Ecology* 90(1):233–247. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13340>
- Carlson DB (1999) The evolution of mating systems in tropical reef corals. *Trends Ecol Evol* 14(12): 491–495. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01709-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01709-7)
- Carmignani A, Radice VZ, McMahon KM, Holman AI, Miller K, Grice K, Richards Z (2023) Levels of autotrophy and heterotrophy in mesophotic corals near the end photic zone. *Front Mar Sci* 10:1089746. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1089746>
- Carpenter KE, Abrar M, Aeby G, Aronson RB, Banks S, Bruckner A, Chiriboga A, Cortes J, Delbee, JC, De Vantier L, Edgar GJ, Edwards AJ, Fenner D, Guzman 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 C, Weil E, Wood E (2008) One-Third of Reef-Building Corals Face Elevated Extinction Risk from Climate Change and Local Impacts. *Science* 321:560–563. <https://doi.org/10.1126/science.1159196>
- Carpenter GE, Chequer AD, Weber S, Mass T, Goodbody-Gringley G (2022) Light and photoacclimatization drive distinct differences between shallow and mesophotic coral communities. *Ecosphere* 13:4200. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4200>
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Allison AM (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol Monogr* 84:45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>

- Chabanet P, Bigot L, Naim O, Garnier R, Tessier E, Moyne-Picard M (2002) Coral reef monitoring at Reunion Island (Western Indian Ocean) using the GCRMN method. *Proceedings of the 9th International Coral reef Symposium*, Bali 2: 873–878.
- Chasqui L, Mejía-Quintero K, González JD (2020) Biodiversity and Ecological Units of the Mesophotic Coral Ecosystems in San Andrés Island, SeaFlower Biosphere Reserve. *Front Mar Sci* 7:1–10. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.559273>
- Chazottes V, Le Campion Alsumard T, Peyrot-Clausade M, Cuet P (2002) The effects of eutrophication-related alterations to coral reef communities on agents and rates of bioerosion (Reunion Island, Indian Ocean). *Coral Reefs* 21:375–390. <https://doi.org/10.1007/s00338-002-0259-0>
- Cheal AJ, MacNeil MA, Emslie MJ, Sweatman H (2017) The threat to coral reefs from more intense cyclones under climate change. *Glob Chang Biol* 23(4): 1511–1524. <https://doi.org/10.1111/gcb.13593>
- Chong-Seng KM, Graham NAJ, Pratchett MS (2014) Bottlenecks to coral recovery in the Seychelles. *Coral Reefs* 33:449–461. <https://doi.org/10.1007/s00338-014-1137-2>
- Christiansen NA, Ward S, Harii S, Tibbetts IR (2009) Grazing by a small fish affects the early stages of a post-settlement stony coral. *Coral Reefs* 28:47–51. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0429-9>
- Coleman RR, Copus JM, Coffey DM, Whitton RK, Bowen BW (2018) Shifting reef fish assemblages along a depth gradient in Pohnpei, Micronesia. *PeerJ* 6:e4650. <https://doi.org/10.7717/peerj.4650>
- Colin P, Devney DM, Hillis-Colinvaux L, Suchanek TH, Harrison JT (1986) Geology and biological zonation of the reef slope, 50–360 m depth at Enewetak Atoll, Marshall Islands. *Bull Mar Sci* 38:111–128.
- Colwell RK, Lees DC (2000) The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends Ecol Evol* 70–76. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01767-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01767-X)
- Colwell RK, Rahbek C, Gotelli NJ (2004) The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *Am Nat* 163:E1–E23. <https://doi.org/10.1086/382056>
- Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin S-y, Mao CX, Chazdon RL, Longino JT (2012) Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *J Plant Ecol* 5 3–21. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>
- Comité de Bassin de la Réunion (2013) Etat des lieux 2013 du district hydrographique de la Réunion.
- Concepcion GT, Kahng SE, Crepeau MW, Franklin EC, Coles SL, Toonen RJ (2010). Resolving natural ranges and marine invasions in a globally distributed octocoral (genus *Carijoa*). *Mar Ecol Prog Ser* 401, 113–127. <https://doi.org/10.3354/meps08364>
- Connell JH (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* 199:1302–1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Connell JH, Hughes TP, Wallace CC (1997) A 30-year study of coral abundance, recruitment, and disturbance at several scales in space and time. *Ecol Monogr* 67:461–488. <https://doi.org/10.2307/2963466>
- Coppola D, Staudacher T, Cigolini C (2005) The May–July 2003 eruption at Piton de la Fournaise (La Réunion): Volume, effusion rates, and emplacement mechanisms inferred from thermal imaging and global positioning system (GPS) survey. In *Kinematics and dynamics of lava flows*. (Vol. 396, pp. 103–124). The Geological Society of America.
- Copus JM, Pyle RL, Bowen BW, Kosaki RK, Webster JM (2022) The Habitat Persistence Hypothesis: a new perspective on the distribution of coral-reef organisms. *Front Biogeogr* 14(4). <https://doi.org/10.21425/F5FBG57427>

- Cornec M, Claustre H, Mignot A, Guidi L, Lacour L, Poteau A, D'Ortenzio F, Gentili B, Schmechtig C (2021) Deep chlorophyll maxima in the Global Ocean: Occurrences, drivers and characteristics. *Global Biogeochem Cycles* 35(4): e2020GB006759. <https://doi.org/10.1029/2020GB006759>
- Cornwall CE, Carlot J, Branson O, Courtney TA, Harvey BP, Perry CT, Andersson AJ, Diaz-Pulido G, Johnson MD, Kennedy E, Krieger EC, Mallela J, McCoy SJ, Nugues MM, Quinter E, Ross CL, Ryan E, Saderne V, Comeau S (2023) Crustose coralline algae can contribute more than corals to coral reef carbonate production. *Commun Earth Environ* 4:1–12. <https://doi.org/10.1038/s43247-023-00766-w>
- Costantini F, Fauvelot C, Abbiati M (2007) Fine-scale genetic structuring in *Corallium rubrum*: evidence of inbreeding and limited effects of larval dispersal. *Mar Ecol Prog Ser* 340: 109–119. <https://dx.doi.org/10.3354/meps340109>
- Crandall JB, Teece MA, Estes BA, Manfrino C, Ciesla JH (2016) Nutrient acquisition strategies in mesophotic hard corals using compound specific stable isotope analysis of sterols. *J Exp Mar Biol Ecol* 474: 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.10.010>
- CREOCEAN OI (2016). Caractérisation des sédiments du Port Ouest avant dragage.
- CREOCEAN, CREOCEAN OI (2016). Suivi environnemental du milieu marin lié aux travaux d'extension du Port Est. Phase 2 : extension de la darse porte-conteneur.
- CREOCEAN et BIORECIF (2017) SDPN : Inventaires complémentaires pour le diagnostic initial sur le milieu marin. Document final (façades maritimes Ouest et Nord). 150p.
- CREOCEAN (2017) SDPN : Inventaires complémentaires pour le diagnostic initial sur le milieu marin. Benthos de substrat meuble (Port Ouest). 27p.
- Cuet P (1989) *Influence des résurgences d'eau douces sur les caractéristiques physico-chimiques et métaboliques de l'écosystème récifal à La Réunion (Océan Indien) (Doctoral dissertation)*
- Cuet P, Atkinson MJ, Blanchot J, Casareto BE, Cordier E, Falter J, Frouin P, Fujimura H, Pierret C, Susuki Y, Tourrand C (2011a) CNP budgets of a coral-dominated fringing reef at La Réunion, France: Coupling of oceanic phosphate and groundwater nitrate. *Coral Reefs* 30:45–55. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0744-4>
- Cuet P, Pierret C, Cordier E, Atkinson MJ (2011b) Water velocity dependence of phosphate uptake on a coral-dominated fringing reef flat, La Réunion Island, Indian Ocean. *Coral Reefs* 30:37–43. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0712-4>
- Dai CF, Horng S (2009) Coral fauna of Taiwan Taipei: National Taiwan University.
- Davidson J, Thompson A, Logan M, Schaffelke B (2019) High spatio-temporal variability in Acroporidae settlement to inshore reefs of the Great Barrier Reef. *PLoS One* 14:e0209771. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209771>
- Davies SW, Matz MV, Vize PD, Kappel C, Brumbaugh D (2013) Ecological complexity of recruitment processes: effects of invertebrate herbivores on coral recruitment and growth depends upon substratum properties and coral species. *PLoS One* 8:72830. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072830>
- De'ath G, Fabricius KE, Sweatman H, Puotinen M (2012) The 27-year decline of coral cover on the Great Barrier Reef and its causes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109(44):17995–17999. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208909109>
- De Palmas S, Soto D, Denis V, Ho MJ, Chen CA (2018) Molecular assessment of *Pocillopora verrucosa* (Scleractinia; Pocilloporidae) distribution along a depth gradient in Ludao, Taiwan. *PeerJ*. <https://doi.org/10.7717/peerj.5797>
- De Palmas S, Soto D, Ho MJ, Denis V, Chen CA (2021) Strong horizontal and vertical connectivity in the coral *Pocillopora verrucosa* from Ludao, Taiwan, a small oceanic island. *PLoS ONE* 16(10): e0258181. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0258181>

- DeVantier L, Turak E (2017) Species Richness and Relative Abundance of Reef-Building Corals in the Indo-West Pacific. *Diversity* 9(3):25. <https://doi.org/10.3390/d9030025>
- Diaz C, Howell KL, Robinson E, Hosegood P, Bolton A, Ganderton P, Arber P, Attrill MJ, Foster NL (2023a) Light and temperature drive the distribution of mesophotic benthic communities in the Central Indian Ocean. *Divers Distrib* 29:1578–1593. <https://doi.org/10.1111/ddi.13777>
- Diaz C, Foster NL, Attrill MJ, Bolton A, Ganderton P, Howell KL, Robinson E, Hosegood P (2023b) Mesophotic coral bleaching associated with changes in thermocline depth. *Nat Commun* 14:6528. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-42279-2>
- Diaz C, Howell KL, Hosegood P, Bolton A, Foster NL (2024) Diverse and ecologically unique mesophotic coral ecosystems in the central Indian Ocean. *Coral Reefs* 43:1259–1270. <https://doi.org/10.1007/s00338-024-02535-3>
- Done TJ (1983) Coral reef community structure in the Indo-Pacific: The role of ecological processes. Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium, Volume 1, 275–282.
- Donohoo SA, Villalobos SG, Hallas JM, Gosliner TM (2023) Hyperdiversity of the genus *Halgerda* Bergh, 1880 (Nudibranchia: Discodorididae) with descriptions of fourteen new species. *Mar Biodivers* 53(3): 42. <https://doi.org/10.1007/s12526-022-01334-9>
- Doropoulos C, Thomson DP, Trapon M, Cresswell AK, Turner JA, Babcock RC (2020) Depth gradients drive changes in early successional community composition and associated coral larvae settlement interactions. *Mar Biol* 167:59. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-3670-6>
- Dubé CE, Boissin E, Mercière A, Planes S (2020) Parentage analyses identify local dispersal events and sibling aggregations in a natural population of *Millepora* hydrocorals, a free-spawning marine invertebrate. *Mol Ecol* 29: 1508–1522. <https://doi.org/10.1111/mec.15418>
- Dumalagan EE, Cabaitan PC, Bridge TCL, Go KT, Quimpo TJR, Olavides RDD, Munar JC, Villanoy CL, Siringan FP (2019) Spatial variability in benthic assemblage composition in shallow and upper mesophotic coral ecosystems in the Philippines. *Mar Environ Res* 150:104772. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104772>
- Durville P (1995) Etude écologique sous-marine. Projet de réhabilitation de la route du littoral. Ile de La Réunion.
- Durville P, Mulochau T, Alayse JP, Barrère A, Bigot L, Troadec R (2009a) Exploration sous-marine à l'aide d'un engin de type R.O.V. sur les reliefs profonds de l'île de La Réunion expédition Ayssea. *Rev d'Ecologie (La Terre la Vie)* 64:293–304.
- Durville P, Mulochau T, Barrère A, Quod JP, Spitz J, Quéro JC, Ribes S (2009b). Inventaire des poissons récoltés lors de l'éruption volcanique d'avril 2007 du piton de la Fournaise (Ile de la Réunion). Annales de la Société des Sciences Naturelles de la Charente-Maritime, 9(9), 948-956. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/6604/>
- Dutrieux E, Quod JP, Bigot L, Letourneur Y (1995) Sensibilité et vulnérabilité des milieux marins de l'île de La Réunion. Document préparé dans le cadre de la mise en place du SDAGE Réunion. Rapport ARVAM - IARE - DIREN.
- Eckert RJ, Studivan MS, Voss JD (2019) Populations of the coral species *Montastraea cavernosa* on the Belize Barrier Reef lack vertical connectivity. *Sci Rep* 9:7200. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43479-x>
- Eckert, R, Sturm A, Carreiro A, Klein A, Voss J (2024). Cryptic diversity of shallow and mesophotic *Stephanocoenia intersepta* corals across Florida Keys National Marine Sanctuary. *Heredity*. <https://doi.org/10.1038/s41437-024-00698-x>

- Eddy TD, Lam VW, Reygondeau G, Cisneros-Montemayor AM, Greer K, Palomares MLD *et al.* (2021) Global decline in capacity of coral reefs to provide ecosystem services. *One Earth* 4(9): 1278–1285.
- Edmunds PJ (2022) Finding signals in the noise of coral recruitment. *Coral Reefs* 41:81–93. <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02204-9>
- Edmunds PJ (2023) Coral recruitment: patterns and processes determining the dynamics of coral populations. *Biol Rev* 98:1862–1886. <https://doi.org/10.1111/brv.12987>
- Edmunds PJ, Leichter JJ, Adjeroud M (2010) Landscape-scale variation in coral recruitment in Moorea, French Polynesia. *Mar Ecol Prog Ser* 414:75–89. <https://doi.org/10.3354/meps08728>
- Edmunds PJ, Nelson HR, Bramanti L (2018) Density-dependence mediates coral assemblage structure. *Ecology* 99:2605–2613. <https://doi.org/10.1002/ecy.2511>
- Edmunds PJ, Riegl B (2020). Urgent need for coral demography in a world where corals are disappearing. *Mar Ecol Prog Ser* 635: 233–242. <https://doi.org/10.3354/meps13205>
- Einbinder S, Gruber DF, Salomon E, Liran O, Keren N, Tchernov D (2016) Novel adaptive photosynthetic characteristics of mesophotic symbiotic microalgae within the reef-building coral, *Stylophora pistillata*. *Front Mar Sci* 3:216812.
- Einbinder S, Mass T, Brokovich E, Dubinsky Z, Erez J, Tchernov D (2009) Changes in morphology and diet of the coral *Stylophora pistillata* along a depth gradient. *Mar Ecol Prog Ser* 381:167–174.
- El-Naggar HA (2020) Human impacts on coral reef ecosystem. In: Rhodes ER and Naser H (ed) *Natural resources management and biological sciences*. IntechOpen, London, pp 91–108. <https://doi.org/10.5772/intechopen.88841>
- Elmer F, Bell JJ, Gardner JPA (2018) Coral larvae change their settlement preference for crustose coralline algae dependent on availability of bare space. *Coral Reefs* 37:397–407. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-1665-2>
- Emanuel K (2005). Increasing destructiveness of tropical cyclones over the past 30 years. *Nature*, 436(7051), 686–688. <https://doi.org/10.1038/nature03906>
- Englebert N, Bongaerts P, Muir PR, Hay KB, Pichon M, Hoegh-Guldberg O (2017) Lower mesophotic coral communities (60–125 m depth) of the northern great barrier reef and coral sea. *PLoS One* 12:1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170336>
- Etnoyer PJ, Wickes LN, Silva M, Dubick JD, Balthis L, Salgado E, MacDonald IR (2016) Decline in condition of gorgonian octocorals on mesophotic reefs in the northern Gulf of Mexico: before and after the Deepwater Horizon oil spill. *Coral Reefs* 35:77–90.
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Eyal G et al. (2016) *Euphyllia paradivisa*, a successful mesophotic coral in the northern Gulf of Eilat/Aqaba, Red Sea. *Coral Reefs* 35(1): 91–102. <https://doi.org/10.1007/s00338-015-1372-1>.
- Eyal G, Pinheiro HT (2020) Mesophotic ecosystems: The link between shallow and deep-sea habitats. *Diversity* 12:411. <https://doi.org/10.3390/d12110411>
- Eyal G, Laverick JH, Bongaerts P, Levy O, Pandolfi JM (2021) Mesophotic Coral Ecosystems of The Great Barrier Reef Are Understudied and Underexplored. *Front Mar Sci* 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.622856>
- Eyal G, Tamir R, Kramer N, Eyal-Shaham L, Loya Y (2019) The Red Sea: Israel. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Coral Reefs of the World, vol 12. Springer, Cham. pp. pp 199–214. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_11

- Fabricius K, Alderslade P (2001) Soft corals and sea fans: a comprehensive guide to the tropical shallow water genera of the central-west Pacific, the Indian Ocean and the Red Sea. Australian Institute of Marine Science.
- Fairfull SJL, Harriott VJ (1999) Succession, space and coral recruitment in a subtropical fouling community. *Mar Freshw Res* 50:235–242. <https://doi.org/10.1071/MF97267>
- Fassbender N, Stefanoudis PV, Filander ZN, Gendron G, Mah CL, Mattio L, Mortimer JA, Moura CJ, Samaai T, Samimi-Namin K, Wagner D, Walton R, Woodall LC (2021) Reef benthos of Seychelles-A field guide. *Biodivers Data J* 9:e65970. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e65970>
- Faure G (1977a) Annotated check list of corals in the Mascarene Archipelago, Indian Ocean. *Atoll Res Bull* 203:1–25. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.203.1>
- Faure G (1977b) Distribution of coral communities on reef slopes in the Mascarene Archipelago, Indian Ocean. *Mar Res Indones* 17:73–98.
- Faure G (1982) *Recherche sur les peuplements de Scléractiniaires des récifs coralliens de l'archipel des Mascareignes. (Doctoral dissertation)*
- Faure G, Delacroix P, Guillaume M, Montagioni L, Troadec R (1985) Etude d'environnement des baies de Saint-Paul et de La Possession.
- Faure G, Montagioni L (1976) Les récifs coralliens Au-Vent de l'île Maurice (Archipel des Mascareignes, Océan Indien): Géomorphologie et Binomie de la pente externe. *Mar Geol* 21(1):M9–M16. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(76\)90098-0](https://doi.org/10.1016/0025-3227(76)90098-0)
- Faure G, Pichon M, Geynet Y (2008) List of scleractinian coral species cited from the Mascarene Archipelago based on Faure (1982); updated. <http://coraux.univ-reunion.fr>. 7p.
- Feingold JS (2001) Responses of three coral communities to the 1997-98 El Nino-Southern Oscillation: Galapagos Islands, Ecuador. *Bull Mar Sci* 69:61–77. https://nsuworks.nova.edu/occ_facarticles/709
- Feldman B, Afq-Rosli L, Simon-Blecher N, Bollati E, Wainwright BJ, Bongaerts P, Huang DW, Levy O (2022) Distinct lineages and population genomic structure of the coral *Pachyseris speciosa* in the small equatorial reef system of Singapore. *Coral Reefs*, 41, 575–585. <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02160-4>
- Feldman B, Shlesinger T, Loya Y (2018) Mesophotic coral-reef environments depress the reproduction of the coral *Paramontastraea peresi* in the Red Sea. *Coral Reefs* 37:201–214. <https://doi.org/10.1007/s00338-017-1648-8>
- Ferrario F, Beck MW, Storlazzi CD, Micheli F, Shepard CC, Airolidi L (2014) The effectiveness of coral reefs for coastal hazard risk reduction and adaptation. *Nat Commun* 5:3794. <https://doi.org/10.1038/ncomms4794>
- Fisher R, O'Leary R A, Low-Choy S, Mengersen K, Knowlton N, Brainard RE, Caley MJ (2015). Species Richness on Coral Reefs And The Pursuit of Convergent Global Estimates. *Curr Biol* 25(4): 500–505. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.12.022>
- Fisher RV, Schmincke HU (1984) Lahars. In: Pyroclastic Rocks. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-74864-6_11
- Foreman AD, Duprey NN, Yuval M, Dumestre M, Leichter JN, Rohr MC, Dodwell GAS, Clua EEG, Treibitz T, Martínez-García A (2024) Severe cold-water bleaching of a deep-water reef underscores future challenges for Mesophotic Coral Ecosystems. *Sci Total Environ* 951:175210. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.175210>
- Forsman ZH, Knapp ISS, Tisthammer K, Eaton DAR, Belcaid M, Toonen RJ (2017) Coral hybridization or phenotypic variation? Genomic data reveal gene flow between *Porites lobata* and *P. compressa*. *Mol Phylogenet Evol* 111: 132–148. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.03.023>
- Fouillaud M, Venkatachalam M, Llorente M, Magalon H, Cuet P, Dufossé L (2017) Biodiversity of pigmented fungi isolated from marine environment in la Réunion Island,

- Indian ocean: New resources for colored metabolites. *J Fungi* 3:36. <https://doi.org/10.3390/jof3030036>
- Frade PR, Bongaerts P, Baldwin CC, Trembanis AC, Bak RPM, Vermeij MJA (2019) Bonaire and Curaçao. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems. Coral Reefs of the World*, vol 12. Springer, Cham. pp. 149–162. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_9
- Frade PR, Bongaerts P, Englebert N, Rogers A, Gonzalez-Rivero M, Hoegh-Guldberg O (2018) Deep reefs of the Great Barrier Reef offer limited thermal refuge during mass coral bleaching. *Nat Commun*, 9(1):3447. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05741-0>
- Frade PR, Bongaerts P, Winkelhagen AJS, Tonk L, Bak RPM (2008a) In situ photobiology of corals over large depth ranges: a multivariate analysis on the roles of environment, host, and algal symbiont. *Limnol Ocean* 53:2711–2723. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.6.2711>
- Frade PR, Jongh F, Vermeulen F, Bleijswijk J, Bak RPM (2008b) Variation in symbiont distribution between closely related coral species over large depth ranges. *Mol Ecol* 17:691–703. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03612.x>
- Franklin H (1998) Coral culturing and temporal recruitment patterns in Zanzibar, Tanzania. *Ambio* 27:651–655
- Fricke R, Mulochau T, Barathieu G (2023) New record of the Bluntnose scorpionfish, *Neomerinthe erostris* (Alcock 1896) (Teleostei: Scorpaenidae) from Mayotte, southwestern Indian Ocean. *West Indian Ocean J Mar Sci* 22(1):25–29.
- Fricke R, Mulochau T, Durville P, Chabanet P, Tessier E, Letourneur Y (2009) Annotated checklist of the fish species (Pisces) of La Réunion, including a Red List of threatened and declining species. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A, Neue Serie* 2:1–168.
- Fricke HW, Schuhmacher H (1983) The Depth Limits of Red Sea Stony Corals: An Ecophysiological Problem (A Deep Diving Survey by Submersible). *Mar Ecol* 4(2): 163–194. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0485.1983.TB00294.X>.
- Fricke HW, Vareschi E, Schlichter D (1987) Photoecology of the coral *Leptoseris fragilis* in the Red Sea twilight zone (an experimental study by submersible), *Oecologia* 73(3): 371–381. <https://doi.org/10.1007/BF00385253>.
- Gaither MR, Jones SA, Kelley C, Newman SJ, Sorenson L, Bowen BW (2011) High Connectivity in the Deepwater Snapper *Pristipomoides filamentosus* (Lutjanidae) across the Indo-Pacific with Isolation of the Hawaiian Archipelago. *PLoS One* 6(12):e28913. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028913>
- Gattuso JP, Hoegh-Guldberg O, Pörtner HO (2014) Cross-chapter box on coral reefs. In *Climate change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability. Part A: Global and sectoral aspects. Contribution of working Group II to the fifth assessment report of the intergovernmental panel of climate change*. pp. 97-100. Cambridge University Press.
- Gélin P, Fauvelot C, Mehn V, Bureau S, Rouzé H, Magalon H (2017a) Superclone Expansion, Long-Distance Clonal Dispersal and Local Genetic Structuring in the Coral *Pocillopora damicornis* Type β in Reunion Island, South Western Indian Ocean. *PLoS One* 12:e0169692. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169692>
- Gélin P, Postaire B, Fauvelot C, Magalon H (2017b) Reevaluating species number, distribution and endemism of the coral genus *Pocillopora* Lamarck, 1816 using species delimitation methods and microsatellites. *Mol Phylogenet Evol* 109:430–446. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.01.018>
- Gélin P, Fauvelot C, Bigot L, Baly J, Magalon H (2018a) From population connectivity to the art of striping Russian dolls: the lessons from *Pocillopora* corals. *Ecol Evol* 8:1411–1426. <https://doi.org/10.1002/ece3.3747>

- Gélin P, Pirog A, Fauvelot C, Magalon H (2018b) High genetic differentiation and low connectivity in the coral *Pocillopora damicornis* type β at different spatial scales in the Southwestern Indian Ocean and the Tropical Southwestern Pacific. *Mar Biol* 165:167. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3428-6>
- Gijsbers JC, Englebert N, Prata KE, Pichon M, Dinesen Z, Brunner R, Eyal G, González-Zapata FL, Kahng SE, Latijnhouwers KRW, Muir P, Radice VZ, Sánchez JA, Vermeij MJA, Hoegh-Guldberg O, Jacobs SJ, Bongaerts P (2023) Global phylogenomic assessment of *Leptoseris* and *Agaricia* reveals substantial undescribed diversity at mesophotic depths. *BMC Biol* 21:143. <https://doi.org/10.1186/s12915-023-01630-1>
- Giraldo-Ospina A, Kendrick GA, Hovey RK (2020) Depth moderates loss of marine foundation species after an extreme marine heat-wave: could deep temperate reefs act as a refuge? *Proc R Soc B* 287:20200709. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0709>
- Gilmour JP, Smith LD, Heyward AJ, Baird AH, Pratchett MS (2013) Recovery of an isolated coral reef system following severe disturbance. *Science* 340:69–71. <https://doi.org/10.1126/science.1232310>
- Glassom D, Celliers L, Schleyer MH (2006) Coral recruitment patterns at Sodwana Bay, South Africa. *Coral Reefs* 25:485–492. <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0117-6>
- Gleason, DF, Hofmann DK (2011) Coral larvae: from gametes to recruits. *J Exp Mar Biol Ecol* 408(1-2): 42–57. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.07.025>
- Glynn PW (1996) Coral reef bleaching: facts, hypotheses and implications. *Glob Chang Biol* 2: 495–509. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1996.tb00063.x>
- Glynn P, Mate J, Baker A, Calderón M (2001) Coral bleaching and mortality in Panama and Ecuador during the 1997-1998 El Niño-Southern Oscillation event: Spatial/temporal patterns and comparisons with the 1982-1983 event. *Bull Mar Sci* 69:79–109.
- Gómez-Lemos LA, Doropoulos C, Bayraktarov E, Diaz-Pulido G (2018) Coralline algal metabolites induce settlement and mediate the inductive effect of epiphytic microbes on coral larvae. *Sci Rep* 8:17557. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35206-9>
- Goodbody-Gringley G, Scucchia F, Ju R, Chequer A, Einbinder S, Martinez S, Nativ H, Mass T (2021) Plasticity of *Porites astreoides* Early Life History Stages Suggests Mesophotic Coral Ecosystems Act as Refugia in Bermuda. *Front Mar Sci* 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.702672>
- Goodbody-Gringley G, Waletich J (2018) Morphological plasticity of the depth generalist coral, *Montastraea cavernosa*, on mesophotic reefs in Bermuda. *Ecology* 99:1688–1690. <https://doi.org/10.1002/ecy.2232>
- Goudet J (2005) Hierfstat, a package for r to compute and test hierarchical F-statistics. *Mol Ecol Notes* 5:184–186. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00828.x>
- Gouezo M, Olsudong D, Fabricius K, Harrison P, Golbuu Y, Doropoulos C (2020) Relative roles of biological and physical processes influencing coral recruitment during the lag phase of reef community recovery. *Sci Rep* 10:2471. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59111-2>
- Graham JH, Duda JJ (2011) The humpbacked species richness-curve: a contingent rule for community ecology. *International Journal of Ecology*. 868426. <https://doi.org/10.1155/2011/868426>
- Grasshoff M (2007) Gorgonian of New Caledonia. *Compendium of marine species of New Caledonia*.
- Gratwicke B, Speight MR (2005) The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *J Fish Biol* 66:650–667. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00629.x>
- Gravier-Bonnet N, Boissin É, Hoarau L, Plantard P, Loisil C, Ory D, Mulochau T, Chabanet P, Adjerdoud M, Bourmaud C, Rouzé H (2022) Diving into the lower mesophotic coral

- ecosystems (65–93 m depth) of Reunion Island (Southwestern Indian Ocean) sheds light on the hidden diversity of hydroids (Cnidaria, Hydrozoa). *Mar Biodivers* 52:38. <https://doi.org/10.1007/s12526-022-01274-4>
- Gress E, Opresko DM, Brugler MR, Wagner D, Eeckhaut I, Terrana L (2020) Widest geographic distribution of a shallow and mesophotic antipatharian coral (Anthozoa: Hexacorallia): *Antipathes grandis* VERRILL, 1928 – confirmed by morphometric and molecular analyses. *Mar Biodivers Rec* 13:12. <https://doi.org/10.1186/s41200-020-00195-0>
- Grime JP (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242 344–347. <https://doi.org/10.1038/242344a0>
- Guennoc P, Villain C, Thinon I, Le Roy M (2008) CARTOMAR : Cartographie morphosédimentologique des fonds marins côtiers de La Réunion. Rapport BRGM/RP56-579-FR - 43 p.
- Guerrini G, Yerushalmy M, Shefy D, Shashar N, Rinkevich B (2020) Apparent recruitment failure for the vast majority of coral species at Eilat, Red Sea. *Coral Reefs* 39:1715–1726. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01998-4>
- Guigue C, Bigot L, Turquet J, Tedetti M, Ferretto N, Goutx M, Cuet P (2015) Hydrocarbons in a coral reef ecosystem subjected to anthropogenic pressures (La Réunion Island, Indian Ocean). *Environ Chem* 12:350. <https://doi.org/10.1071/EN14194>
- Guillaume M, Turquet J, Bruggemann H (2005) Réseau Récif Réunion – Le blanchissement des coraux à La Réunion en 2005. Rapport technique, Université de La Réunion et ARVAM. 35p.
- Gurney GG, Darling ES, Ahmadi GN, Agostini VN, Ban NC, Blythe J, et al. (2021). Biodiversity needs every tool in the box: use OECMs. *Nature* 595:646–649. <https://doi.org/10.1038/d41586-021-02041-4>
- Harborne AR, Rogers A, Bozec YM, Mumby PJ (2017) Multiple stressors and the functioning of coral reefs. *Ann Rev Mar Sci* 9(1): 445–468.
- Harper LM, Huebner LK, O'Cain ED, Ruzicka R, Gleason F, Fogarty ND (2023) Multi-year coral recruitment study across the Florida Reef Tract reveals boom-or-bust pattern among broadcast spawners and consistency among brooders. *Mar Ecol Prog Ser* 721:39–58. <https://doi.org/10.3354/meps14399>
- Harriott VJ, Banks SA (1995) Recruitment of scleractinian corals in the Solitary Islands Marine Reserve, a high latitude coral-dominated community in eastern Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 123:155–162. <https://doi.org/10.3354/meps123155>
- Harris PT, Bridge TCL, Beaman RJ, Webster JM, Nichol SL, Brooke BP (2013) Submerged banks in the Great Barrier Reef, Australia, greatly increase available coral reef habitat. *ICES J Mar Sci* 70:284–293. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss165>
- Harrison PL, Booth DJ (2007) Coral reefs: naturally dynamic and increasingly disturbed ecosystems. In: Connell SD, Gillanders BM, eds. *Marine ecology*. Melbourne: Oxford University Press.
- Hartig F (2022) DHARMA - Residual Diagnostics for HierARchical Models. R Package version 046
- Hernandez-Agreda A, Marina Sahit F, Englebert N, Hoegh-Guldberg O, Bongaerts P (2022) Hidden in the deep: Distinct benthic trajectories call for monitoring of mesophotic reefs. *Conserv Lett* 15:12875. <https://doi.org/10.1111/conl.12875>
- Hinderstein LM, Marr JCA, Martinez FA, Dowgiallo MJ, Puglise KA, Pyle RL, Zawada DG, Appeldoorn R (2010) Theme section on “Mesophotic Coral Ecosystems: Characterization, Ecology, and Management”. *Coral Reefs* 29:247–251. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0614-5>

- Hoarau L, Guilhaumon F, Bureau S, Mangion P, Labarrère P, Bigot L, Chabanet P, Penin L, Adjeroud M (2024) Marked spatial heterogeneity of macro-benthic communities along a shallow-mesophotic depth gradient in Reunion Island. *Sci Rep* 14:32021. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-83744-2>
- Hoarau L, Mouquet P, Ropert M, Cuvillier A, Massé L, Bonhommeau S, Bigot L, Cauvin B, Pothin K, Bajjouk T (2023) Negative sea level anomalies with extreme low tides in the South-West Indian Ocean shape Reunion Island's fringing coral reef flats. *Ecol Indic* 154:110508. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110508>
- Hoarau L, Rouzé H, Boissin E, Gravier-Bonnet N, Plantard P, Loisil C, Bigot L, Chabanet P, Labarrère P, Penin L, Adjeroud M, Mulochau T (2021) Unexplored refugia with high cover of scleractinian *Leptoseris* spp. and hydrocorals *Stylaster flabelliformis* at lower mesophotic depths (75–100 m) on lava flows at Reunion Island (Southwestern Indian Ocean). *Diversity* 13:141. <https://doi.org/10.3390/d13040141>
- Hoareau TB, Boissin E, Paulay G, Bruggemann JH (2013) The Southwestern Indian Ocean as a potential marine evolutionary hotspot: perspectives from comparative phylogeography of reef brittle-stars. *J Biogeogr* 40:2167–2179. <https://doi.org/10.1111/jbi.12155>
- Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar Freshw Res* 50:839–866. <https://doi.org/10.1071/MF99078>
- Hoegh-Guldberg O, Hutchings P, Kingsford M, Hoegh-Guldberg O (2019) Coral reefs in a changing world. *The Great Barrier Reef: Biology, Environment and Management*, p.143.
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, Harvell CD, Sale PF, Edwards AJ, Caldeira K, Knowlton N, Eakin CM, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury RH, Dubi A, Hatzioelos ME (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318:1737–1742. <https://doi.org/10.1126/science.1152509>
- Hoeksema BW, Bongaerts P, Baldwin CC (2017) High coral cover at lower mesophotic depths: A dense *Agaricia* community at the leeward side of Curaçao, Dutch Caribbean. *Mar Biodivers* 47:67–70. <https://doi.org/10.1007/s12526-015-0431-8>
- Hoeksema BW, Cairns S (2019) World list of Scleractinia. *World Register of Marine Species (WoRMS)*. <http://www.marinespecies.org/aphia.php>
- Holstein DM, Paris CB, Vaz AC, Smith TB (2016) Modeling vertical coral connectivity and mesophotic refugia. *Coral Reefs* 35:23–37. <https://doi.org/10.1007/s00338-015-1339-2>
- Holstein DM, Smith TB, Gyory J, Paris CB (2015) Fertile fathoms: Deep reproductive refugia for threatened shallow corals. *Sci Rep* 5:12407. <https://doi.org/10.1038/srep12407>
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7(12):1451–1456 <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Hughes TP, Anderson KD, Connolly SR, Heron SF, Kerry JT, Lough JM, Baird AH, Baum JK, Berumen ML, Bridge TC, Claar DC, Eakin CM, Gilmour JP, Graham NAJ, Harrison H, Hobbs JPA, Hoey AS, Hoogenboom M, Lowe RJ, McCulloch MT, Pandolfi JM, Pratchett M, Schoepf V, Torda G, Wilson SK (2018a) Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. *Science* 359:80–83. <https://doi.org/10.1126/science.aan8048>
- Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Guldberg O, Jackson JBC, Kleypas J, Lough JM, Marshall P, Nyström M, Palumbi SR, Pandolfi JM, Rosen B, Roughgarden J (2003) Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301:929–933. <https://doi.org/10.1126/science.1085046>
- Hughes TP, Baird AH, Dinsdale EA, Moltschanowskyj NA, Pratchett MS, Tanner JE, Willis BL (2000) Supply-side ecology works both ways: The link between benthic adults, fecundity, and larval recruits. *Ecology* 81:2241–2249. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2241:SSEWBW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2241:SSEWBW]2.0.CO;2)

- Hughes TP, Kerry JT, Alvarez-Noriega M, et al. (2017) Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature* 543(7645): 373–377. <https://doi.org/10.1038/nature21707>
- Hughes TP, Kerry JT, Baird AH, Connolly SR, Dietzel A, Eakin CM, Heron SF, Hoey AS, Hoogenboom MO, Liu G, McWilliam MJ, Pears RJ, Pratchett MS, Skirving WJ, Stella JS, Torda G (2018b) Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature* 556:492–496. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0041-2>
- Hughes TP, Kerry JT, Baird AH, Connolly SR, Chase TJ, Dietzel A, Hill T, Hoey AS, Hoogenboom MO, Jacobson M, Kerswell A, Madin JS, Mieog A, Paley AS, Pratchett MS, Torda G, Woods RM (2019) Global warming impairs stock–recruitment dynamics of corals. *Nature* 568:387–390. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1081-y>
- Hughes TP, Tanner JE (2000) Recruitment failure, life histories, and long-term decline of Caribbean corals. *Ecology* 81:2250–2263. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2250:RFLHAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2250:RFLHAL]2.0.CO;2)
- Huston MA (2014) Disturbance, productivity, and species diversity: empiricism vs. logic in ecological theory. *Ecology* 95(9):2382–2396. <https://doi.org/10.1890/13-1397.1>
- IPCC (2022) H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegria, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.), Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press. 3056 p.
- Jacquemont J, Loiseau C, Tornabene L, Claudet J (2024) 3D ocean assessments reveal that fisheries reach deep but marine protection remains shallow. *Nat Commun* 15:4027. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-47975-1>
- James RK, Keyzer LM, van de Velde SJ, Herman PMJ, van Katwijk MM, Bouma TJ (2023) Climate change mitigation by coral reefs and seagrass beds at risk: How global change compromises coastal ecosystem services. *Sci Total Environ* 857:159576. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159576>
- Jombart T (2008) Adegnet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24:1403–1405. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as Ecosystem Engineers. In: Samson FB, Knopf FL (eds) *Ecosystem Management*. Springer, New York, NY, pp. 130–147. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4018-1_14
- Jorissen H, Baumgartner C, Steneck RS, Nugues MM (2020) Contrasting effects of crustose coralline algae from exposed and subcryptic habitats on coral recruits. *Coral Reefs* 39:1767–1778. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-02002-9>
- Jorissen H, Galand PE, Bonnard I, Meiling S, Raviglione D, Meistertzheim AL, Hédouin L, Banaigs B, Payri CE, Nugues MM (2021) Coral larval settlement preferences linked to crustose coralline algae with distinct chemical and microbial signatures. *Sci Rep* 11:14610. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-94096-6>
- Jouval F, Adjeroud M, Latreille AC, Bigot L, Bureau S, Chabanet P, Durville P, Elise S, Obura D, Parravicini V, Guilhaumon F, Brandl S, Carlot J, Penin L (2023) Using a multi-criteria decision-matrix framework to assess the recovery potential of coral reefs in the South Western Indian Ocean. *Ecol Indic* 147:109952. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.109952>
- Jouval F, Bigot L, Bureau S, Quod JP, Penin L, Adjeroud M (2020) Diversity, structure and demography of coral assemblages on underwater lava flows of different ages at Reunion Island and implications for ecological succession hypotheses. *Sci Rep* 10:20821. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77665-z>

- Jouval F, Latreille AC, Bureau S, Adjerdoud M, Penin L (2019) Multiscale variability in coral recruitment in the Mascarene Islands: From centimetric to geographical scale. *PLoS One* 14:e0214163. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214163>
- Kahng SE (2024) Comment on Lesser et al. Using Stable Isotope Analyses to Assess the Trophic Ecology of Scleractinian Corals. *Oceans* 2022, 3, 527–546. *Oceans* 5(3): 466–475. <https://doi.org/10.3390/oceans5030027>
- Kahng SE, Akkaynak D, Shlesinger T, Hochberg EJ, Wiedenmann J, Tamir R, Tchernov D (2019) Light, temperature, photosynthesis, heterotrophy, and the lower depth limits of Mesophotic Coral Ecosystems In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Coral Reefs of the World, vol 12. Springer, Cham. pp. 801–828. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_42
- Kahng SE, Copus JM, Wagner D (2014) Recent advances in the ecology of Mesophotic Coral Ecosystems (MCEs). *Curr Opin Environ Sustain* 7:72–81. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.11.019>
- Kahng SE, Copus JM, Wagner W (2017) Mesophotic Coral Ecosystems. In: Rossi S, Bramanti L, Gori A, Orejas C (eds) *Marine Animal Forests*. Springer, Cham pp. 185–206. https://doi.org/10.1007/978-3-319-21012-4_4
- Kahng SE, Kelley CD (2007) Vertical zonation of megabenthic taxa on a deep photosynthetic reef (50–140 m) in the Au'au Channel, Hawaii. *Coral Reefs* 26:679–687. <https://doi.org/10.1007/s00338-007-0253-7>
- Kahng SE, Maragos JE (2006) The deepest, zooxanthellate scleractinian corals in the world? *Coral Reefs* 25(2):254. <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0098-5>
- Kahng SE, Garcia-Sais JR, Spalding HL, Brokovich E, Wagner D, Weil E, Hinderstein L, Toonen RJ (2010) Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 29:255–275.
- Kane C, Kosaki RK, Wagner D (2014) High levels of mesophotic reef fish endemism in the Northwestern Hawaiian Islands. *Bull Mar Sci* 90:693–703.
- Karisa JF, Obura DO, Chen CA (2020) Spatial heterogeneity of coral reef benthic communities in Kenya. *PLoS ONE* 15:e0237397. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237397>
- Kavousi J, Keppel G (2018) Clarifying the concept of climate change refugia for coral reefs. *ICES J Mar Sci* 75(1):43–49. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx124>
- Kayal M, Lenihan HS, Brooks AJ, Holbrook SJ, Schmitt RJ, Kendall BE (2018) Predicting coral community recovery using multi-species population dynamics models. *Ecology Letters* 21(12):1790–1799. <https://doi.org/10.1111/ele.13153>
- Kenkel CD, Matz M V (2016) Gene expression plasticity as a mechanism of coral adaptation to a variable environment. *Nat Ecol Evol* 1:0014. <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0014>
- Keppel G, Van Niel KP, Wardell-Johnson GW, Yates CJ, Byrne M, Mucina L, Schut AGT, Hopper SD, Franklin SE (2012) Refugia: Identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecol Biogeogr* 21:393–404. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00686.x>
- Keppel G, Mokany K, Wardell-Johnson GW, Phillips BL, Welbergen JA, Reside AE (2015) The capacity of refugia for conservation planning under climate change. *Front Ecol Environ* 13(2):106–112. <https://doi.org/10.1890/140055>
- Keppel G, Van Niel KP, Wardell-Johnson GW, Yates CJ, Byrne M, Mucina L, Schut AGT, Hopper SD, Franklin SE (2012) Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecol Biogeogr* 21(4):393–404. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00686.x>
- Keppel G, Wardell-Johnson GW (2012) Refugia: keys to climate change management. *Global Change Biology* 18(8):2389–2391. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02729.x>

- Kleypas JA, Mcmanus JW, Menez LAB (1999) Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line? *Am Zool* 39: 146–159. <https://doi.org/10.1093/icb/39.1.146>
- Knutson TR, McBride JL, Chan J, Emanuel K, Holland G, Landsea C, Held I, Kossin JP, Srivastava AK, Sugi M (2010) Tropical cyclones and climate change. *Nat Geosci* 3(3), 157–163. <https://doi.org/10.1038/ngeo779>
- Knutson TR, et al. (2020) Tropical cyclones and climate change assessment: Part I. Detection and attribution." *Bull Am Meteorol Soc* 101(6), E1–E36. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-18-0189.1>
- Koester A, Ford AK, Ferse SCA, Migani V, Bunbury N, Sanchez C, Wild C (2021) First insights into coral recruit and juvenile abundances at remote Aldabra Atoll, Seychelles. *PLoS One* 16:e0260516. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0260516>
- Kohler KE, Gill SM (2006) Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Comput Geosci* 32:1259–1269. <https://doi.org/10.1016/j.cageo.2005.11.009>
- Kopelman N, Mayzel J, Jakobsson M, Rosenberg N, Mayrose I (2015) CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. *Mol Ecol Resour* 15. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
- Kosaki RK, Pyle RL, Leonard JC, Hauk BB, Whitton RK, Wagner D (2017) 100% endemism in mesophotic reef fish assemblages at Kure Atoll, Hawaiian Islands. *Mar Biodivers* 47:783–784. <https://doi.org/10.1007/s12526-016-0510-5>
- Kramer N, Eyal G, Tamir R, Loya Y (2019) Upper mesophotic depths in the coral reefs of Eilat, Red Sea, offer suitable refuge grounds for coral settlement. *Sci Rep* 9:2263. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-38795-1>
- Kramer N, Tamir R, Eyal G, Loya Y (2020) Coral morphology portrays the spatial distribution and population size-structure along a 5–100 m depth gradient. *Front Mar Sci* 7:615. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00615>
- Kühlmann DHH (1983) Composition and ecology of deep-water coral associations. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 36:183–204
- Kuffner IB, Walters LJ, Becerro MA, Paul VJ, Ritson-Williams R, Beach KS (2006). Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Mar Ecol Prog Ser* 323:107–117. <https://doi.org/10.3354/meps323107>
- Laverick JH, Andradi-Brown DA, Rogers AD (2017) Using light-dependent Scleractinia to define the upper boundary of mesophotic coral ecosystems on the reefs of Utila, Honduras. *PLoS One* 12:183075. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183075>
- Laverick JH, Piango S, Andradi-Brown DA, Exton DA, Bongaerts P, Bridge TCL, Lesser MP, Pyle RL, Slaterry M, Wagner D, Rogers AD (2018) To what extent do Mesophotic Coral Ecosystems and shallow reefs share species of conservation interest? A systematic review. *Environ Evid* 7:15. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0127-1>
- Laverick JH, Tamir R, Eyal G, Loya Y (2020) A generalized light-driven model of community transitions along coral reef depth gradients. *Glob Ecol Biogeogr* 29:1554–64. <https://doi.org/10.1111/geb.13140>
- Lei X, Jiang L, Zhang Y, Sun Y, Zhou G, Lian J, Huang H (2021) Coral larval settlement and post-settlement survival facilitated by crustose coralline algae with or without living tissue. *Mar Biol* 168:128. <https://doi.org/10.1007/s00227-021-03943-7>
- Leichter JJ, Genovese SJ (2006) Intermittent upwelling and subsidized growth of the scleractinian coral *Madracis mirabilis* on the deep fore-reef slope of Discovery Bay, Jamaica. *Mar Ecol Prog Ser* 316: 95–103. <https://doi.org/10.3354/meps316095>
- Lesser MP, Slaterry M, Leichter JJ (2009) Ecology of mesophotic coral reefs. *J Exp Mar Biol Ecol* 375:1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.05.009>

- Lesser MP, Slattery M, Stat M, Ojimi M, Gates RD, Grottoli A (2010) Photoacclimatization by the coral *Montastraea cavernosa* in the mesophotic zone: light, food, and genetics. *Ecology* 91:990–1003. <https://doi.org/10.1890/09-0313.1>
- Lesser MP, Slattery M (2018) Sponge density increases with depth throughout the Caribbean. *Ecosphere* 9:e02525. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2525>
- Lesser MP, Slattery M (2019) Sponge density increases with depth throughout the Caribbean: Reply. *Ecosphere* 10(4): e02690. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2690>
- Lesser MP, Slattery M, Laverick JH, Macartney KJ, Bridge TC (2019) Global community breaks at 60 m on mesophotic coral reefs. *Glob Ecol Biogeogr* 28:1403–1416. <https://doi.org/10.1111/geb.12940>
- Lesser MP, Slattery M, Macartney KJ (2022) Using stable isotope analyses to assess the trophic ecology of scleractinian corals. *Oceans* 3(4): 527–546. <https://doi.org/10.3390/oceans3040035>
- Lesser MP, Slattery M, Macartney KJ (2024) Reply to Kahng, SE Comment on “Lesser et al. Using Stable Isotope Analyses to Assess the Trophic Ecology of Scleractinian Corals. *Oceans* 2022, 3, 527–546”. *Oceans* 5(3): 476–490. <https://doi.org/10.3390/oceans5030028>
- Lesser MP, Slattery M, Mobley CD (2018) Biodiversity and Functional Ecology of Mesophotic Coral Reefs. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 49:49–71. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062423>
- Lewis JB (2006) Biology and Ecology of the Hydrocoral *Millepora* on Coral Reefs. *Adv Mar Biol* 50:1–55. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(05\)50001-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(05)50001-4)
- Liddell WD, Ohlhorst SL (1988) Hard substrata community patterns, 1–120 m, north Jamaica. *Palaios* 3(4): 413–423. <https://doi.org/10.2307/3514787>
- Lieske E, Myers RF (1995) Guide des poissons des récifs coralliens. Delachaux et Niestle (eds). 400 p.
- Linklater M, Carroll AG, Hamylton SM, Jordan AR, Brooke BP, Nichol SL, Woodroffe CD (2016) High coral cover on a mesophotic, subtropical island platform at the limits of coral reef growth. *Cont Shelf Res* 130:34–46. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2016.10.003>
- Loiseau N, Villéger S, Le Bozec C, Gimenez M, Kawahara SL, Claveria T (2023) Mesophotic reefs are not refugia for neither taxonomic nor functional diversity of reef fishes. *Coral Reefs* 42:63–75. <https://doi.org/10.1007/s00338-022-02311-1>
- Loya Y, Eyal G, Treibitz T, Lesser MP, Appeldoorn R (2016) Theme section on mesophotic coral ecosystems: advances in knowledge and future perspectives. *Coral Reefs* 35:1–9. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1410-7>
- Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (eds.) (2019) Mesophotic coral ecosystems. Coral Reefs of the World, vol 12. Springer Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0>
- Madin JS, Anderson KD, Andreasen MH *et al.* (2016) The Coral Trait Database, a curated database of trait information for coral species from the global oceans. *Sci. Data* 3:160017 <https://doi.org/10.1038/sdata.2016.17>
- Madin JS, Baird AH, Bridge TC, Connolly SR, Zawada KJ, Dornelas M (2018) Cumulative effects of cyclones and bleaching on coral cover and species richness at Lizard Island. *Mar Ecol Prog Ser* 604: 263–268.
- Madin JS, Connolly SR (2006) Ecological consequences of major hydrodynamic disturbances on coral reefs. *Nature* 444(7118):477–480. <https://doi.org/10.1038/nature05328>
- Madin JS, Madin EM (2015) The full extent of the global coral reef crisis. *Conserv Biol* 29(6): 1724–1726.
- Maggioni D, Montano S, Voigt O, Seveso D, Galli P (2020) A mesophotic hotel: the octocoral *Bebryce* cf. *grandicalyx* as a host. *Ecology* 101(4). <https://doi.org/10.1002/ecy.2950>

- Maida M, Coll JC, Sammarco PW (1994) Shedding new light on scleractinian coral recruitment. *J Exp Mar Bio Ecol* 180:189–202. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(94\)90066-3](https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)90066-3)
- Mangubhai S, Harrison PL, Obura DO (2007) Patterns of coral larval settlement on lagoon reefs in the Mombasa Marine National Park and Reserve, Kenya. *Mar Ecol Prog Ser* 348:149–159. <https://doi.org/10.3354/meps07090>
- Maragos JE, Jokiel PL (1986) Reef corals of Johnston Atoll: one of the world's most isolated reefs. *Coral Reefs* 4(3): 141–150. <https://doi.org/10.1007/BF00427935>
- Marshall PA, Baird AH (2000) Bleaching of corals on the Great Barrier Reef: Differential susceptibilities among taxa. *Coral Reefs* 19:155–163. <https://doi.org/10.1007/s003380000086>
- Martinez Arbizu P (2020) pairwiseAdonis: Pairwise multilevel comparison using adonis.
- Maynard J, Marshall P, McLeod E, Ahmadiya GN, van Hooideonk R, Planes S, Williams GJ, Raymundo L, Beeden R, Tamelander J (2017) A guide to assessing coral reef resilience for decision support.
- McArdle BH, Anderson MJ (2001) Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82:290–297. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0290:FMMTCD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0290:FMMTCD]2.0.CO;2)
- McClanahan TR, Baird AH, Marshall PA, Toscano MA (2004) Comparing bleaching and mortality responses of hard corals between southern Kenya and the Great Barrier Reef, Australia. *Mar Pollut Bull* 48:327–335. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2003.08.024>
- McClanahan TR (2023) Local heterogeneity of coral reef diversity and environmental stress provides opportunities for small-scale conservation. *Divers Distrib* 29(11):1321–1507 <https://doi.org/10.1111/ddi.13770>
- McFadden CS, Van Ofwegen LP, Quattrini AM (2022) Revisionary systematics of Octocorallia (Cnidaria: Anthozoa) guided by phylogenomics. *Bull Soc Syst Biol* 1(3). <https://doi.org/10.18061/bssb.v1i3.8735>
- McLeod E, Anthony KRN, Mumby PJ, Maynard J, Beeden R, Graham NAJ, Heron SF, Hoegh-Guldberg O, Jupiter S, MacGowan P, Mangubhai S, Marshall N, Marshall PA, McClanahan TR, McLeod K, Nyström M, Obura D, Parker B, Possingham HP, Salm RV, Tamelander J (2019) The future of resilience-based management in coral reef ecosystems. *J Environ Manag* 223: 291–301. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.034>
- Menza C, Kendall M, Hile S (2008) The deeper we go the less we know. *Rev Biol Trop* 56:11–24. <https://doi.org/10.15517/RBT.V56I0.5575>
- Medeiros APM, Ferreira BP, Alvarado F, Betancur-R R, Soares MO, Santos BA (2021) Deep reefs are not refugium for shallow-water fish communities in the southwestern Atlantic. *Ecol Evol* 11:4413–4427. <https://doi.org/10.1002/ece3.7336>
- Michon L, Di Muro A, Villeneuve N, Saint-Marc C, Fadda P, Manta F (2013) Explosive activity of the summit cone of Piton de la Fournaise volcano (La Réunion island): A historical and geological review. *J Volcanol Geotherm Res* 264:117–133. <https://doi.org/10.1016/j.jvolgeores.2013.06.012>
- Michon L, Saint-Ange F (2008) Morphology of Piton de la Fournaise basaltic shield volcano (La Réunion Island): Characterization and implication in the volcano evolution. *J Geophys Res Solid Earth* 113:3203. <https://doi.org/10.1029/2005JB004118>
- Moberg F, Folke C (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecol Econ* 29(2):215–233. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00009-9](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00009-9)
- Montaggioni LF (1978). *Recherches géologiques sur les complexes récifaux de l'archipel des Mascareignes (Océan Indien Occidental) (Doctoral dissertation)*
- Montaggioni LF, Martin-Garin B (2020). Quaternary development history of coral reefs from West Indian islands: a review. *International Journal of Earth Sciences*, 109(3), 911–930.

- Montefalcone M, Morri C, Bianchi CN (2020) Influence of Local Pressures on Maldivian Coral Reef Resilience Following Repeated Bleaching Events, and Recovery Perspectives. *Front Mar Sci* 7:587. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00587>
- Montgomery AD, Fenner D, Donahue MJ, Toonen RJ (2021). Community similarity and species overlap between habitats provide insight into the deep reef refuge hypothesis. *Sci Rep* 11(1):23787. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-03128-8>
- Montoya-Maya PH, Schleyer MH, Macdonald AHH (2016) Limited Ecologically Relevant Genetic Connectivity In The South-East African Coral Populations Calls For Reef-Level Management. *Mar Biol* 163.
- Mora C, Aburto-Oropeza O, Ayala Bocos A, Ayotte PM, Banks S, Bauman AG, et al. (2011) Global human footprint on the linkage between biodiversity and ecosystem functioning in reef fishes. *PLoS biology*, 9(4), e1000606.
- Morais J, Medeiros APM, Santos BA (2018) Research gaps of coral ecology in a changing world. *Mar Environ Res* 140:243–250 <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.06.021>
- Morais J, Santos BA (2018) Limited potential of deep reefs to serve as refuges for tropical Southwestern Atlantic corals. *Ecosphere* 9. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2281>
- Morais J, Tebbett SB, Morais RA, Bellwood DR (2024) Natural recovery of corals after severe disturbance. *Ecol Lett* 27:e14332. <https://doi.org/10.1111/ele.14332>
- Moritz C, Brandl S, Rouzé H, Vii J, Pérez-Rosales G, Bosserelle P, Chancerelle Y, Galzin R, Liao V, Siu G, Taiarui M, Nugues M, Hédouin L (2021) Long-term monitoring of benthic communities reveals spatial determinants of disturbance and recovery dynamics on coral reefs. *Mar Ecol Progr Ser* 672: 141–152. <https://doi.org/10.3354/meps13807>
- Moustaka M, Mohring M, Holmes T, Evans R, Thomson D, Nutt C, Stoddart J, Wilson S (2019) Cross-shelf Heterogeneity of Coral Assemblages in Northwest Australia. *Diversity* 11:15. <https://doi.org/10.3390/d11020015>
- Mudge L, Bruno JF (2023) Disturbance intensification is altering the trait composition of Caribbean reefs, locking them into a low functioning state. *Sci Rep* 13:14022. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-40672-x>
- Muff M, Jaquier M, Marques V, Ballesta L, Deter J, Bockel T et al. (2023) Environmental DNA highlights fish biodiversity in mesophotic ecosystems. *Environ DNA* 5(1):56–72. <https://doi.org/10.1002/edn3.358>
- Muir P, Wallace C, Bridge TCL, Bongaerts P (2015) Diverse Staghorn Coral Fauna On The Mesophotic Reefs Of North-East Australia. *Plos One* 10 (2)e0117933. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117933>
- Muir PR, Marshall PA, Abdulla A, Aguirre JD (2017) Species identity and depth predict bleaching severity in reef-building corals: shall the deep inherit the reef? *Proc R Soc B* 284: 20171551. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1551>
- Muir PR, Wallace CC, Pichon M, Bongaerts P (2018) High species richness and lineage diversity of reef corals in the mesophotic zone. *Proc R Soc B* 285: 20181987. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1987>
- Muir PR, Pichon M (2019) Biodiversity of reef-building, scleractinian corals. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Coral Reefs of the World, vol 12. Springer, Cham. pp. 589–620. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_33
- Mulochau T, Durville P, Fricke R, Plantard P, Loisil C, Broudic L, Martigné JC (2021a) First records of nine fish species from Réunion Island observed during an inventory of the fauna of mesophotic zone. *Cybium* 45:265–274. <https://doi.org/10.26028/cybium/2021-454-002>
- Mulochau T, Durville P, Maurel L, Barathieu G, Budet D, Delamare C, et al. (2021b). Inventaire faunistique non exhaustif des écosystèmes coralliens mésophotiques à Mayotte. Rapport de recherche (BIORECIF). <https://hal.science/hal-03202050>

- Mulochau T, Durville P, Gravier-Bonnet N, Poupin J, Trentin F, Corse E, Nikolic N, Troadec R, Tunin-Ley A, Loisl C, Plantard P, Boissin E, Broudic L, Crochelet E, Hoarau L, Anker A, Bidgrain P, Bigot L, Bo M, De Voogd N, Ducarme F, Faure G, Fricke R, Huet R, Lagourgue L, Lopez-Gonzales PJ, Mah C, Messing C, Monniot F, Paulay G, Philippot V, Quod JP, Martigné JC (2021c) Inventaire faunistique et floristique de quelques sites en zone mésophotique à La Réunion. Programme MesoRun. 165p.
- Mumby PJ, Flower J, Chollett I, Box SJ, Bozec YM, Fitzsimmons C, Forster J, Gill D, Griffith-Mumby R, Oxenford HA (2014) Towards Reef Resilience and Sustainable Livelihoods: A handbook for Caribbean coral reef managers. University of Exeter, U.K.
- Mumby PJ, Steneck RS, Adjerdoud M, Arnold SN (2016) High resilience masks underlying sensitivity to algal phase shifts of Pacific coral reefs. *Oikos* 125:644–655. <https://doi.org/10.1111/oik.02673>
- Mundy CN (2000) An appraisal of methods used in coral recruitment studies. *Coral Reefs* 19:124–131. <https://doi.org/10.1007/s003380000081>
- Mundy CN, Babcock RC (1998) Role of light intensity and spectral quality in coral settlement: Implications for depth-dependent settlement? *J Exp Mar Bio Ecol* 223:235–255. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00167-6](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00167-6)
- Mundy C, Babcock RC (2000) Are vertical distribution patterns of scleractinian corals maintained by pre- or post-settlement processes? A case study of three contrasting species. *Mar Ecol Prog Ser* 198:109–119. <https://doi.org/10.3354/meps198109>
- Naim O (1993) Seasonal responses of a fringing reef community to eutrophication (Reunion Island, Western Indian Ocean). *Mar Ecol Prog Ser* 99:137–151. <https://doi.org/10.3354/meps099137>
- Naim O, Cuet P, Letourneur Y (1997) Experimental shift in benthic community structure. Proceedings of the 9th International Coral reef Symposium, Bali 2: 1873–1878
- Naim O, Cuet P, Mangard V (2000). The Mascarene Islands. *Coral reefs of the Indian Ocean: their Ecology and Conservation*. 525p.
- Naim O, Tourrand C, Ballesteros E, Semple S, Bigot L, Cauvin B, Cuet P, Montaggioni LF (2013) Fringing reefs of Reunion Island and eutrophication effects. Part 2: Long-term monitoring of primary producers. *Atoll Res Bull* 597:1–36. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.597>
- Nativ H, Scucchia F, Martinez S, Einbinder S, Chequer A, Goodbody-Gringley G, Mass T (2021) In situ estimation of coral recruitment patterns from shallow to mesophotic reefs using an optimized fluorescence imaging system. *Front Mar Sci* 8:709175. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.709175>
- Nicet JB, Pennober G, Buckleen M, Wickel J, Bigot L, Chabanet P, Obura D (2017) Intensité et impact du blanchissement corallien massif de 2016 sur les récifs coralliens français de l'océan Indien. Projet BECOMING 2016. <http://www.ifreco-doc.fr/items/show/1744>
- Nicet JB, Dufay V, Mouquet P, Obura D, Pennober G, Pinault M, Wickel J, Bigot L, Chabanet P (2020). Intensité et impact environnemental du blanchissement corallien massif de 2019 sur les récifs coralliens de La Réunion. Projet BECOMING 2019. 70p.
- Nir O, Gruber DF, Einbinder S, Kark S, Tchernov D (2011) Changes in scleractinian coral *Seriatopora hystrix* morphology and its endocellular *Symbiodinium* characteristics along a bathymetric gradient from shallow to mesophotic reef. *Coral Reefs* 30:1089–1100. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0801-z>
- Norro A (2016) The closed circuit rebreather (CCR): is it the safest device for deep scientific diving? *Underw Technol* 34:31–38. <https://doi.org/10.3723/ut.34.031>
- Nozawa Y, Tanaka K, Reimer JD (2011) Reconsideration of the surface structure of settlement plates used in coral recruitment studies. *Zool Stud* 50:53–60.

- Nyström M, Folke C, Moberg F (2000) Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends Ecol Evol* 15:413–417. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01948-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01948-0)
- Nyström M, Graham NAJ, Lokrantz J, Noström A (2008) Capturing the cornerstones of coral resilience: linking theory to practice. *Coral Reefs* 27: 795–809. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0426-z>
- Nzali LM (1998) Factors affecting scleractinian coral recruitment on a nearshore reef in Tanzania. *Ambio* 27:717–722. <https://www.jstor.org/stable/4314820>
- Obura D (2012) The Diversity and Biogeography of Western Indian Ocean Reef-Building Corals. *Plos One* 7(9): e45013. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045013>
- Obura D, Burgener V, Owen S, Gonzales A (2017) Reviving the Western Indian Ocean economy: Actions for a sustainable future. WWF International.
- Obura D, Grimsditch G (2009) Resilience Assessment of Coral Reefs - Rapid assessment protocol for coral reefs, focusing on coral bleaching and thermal stress. IUCN working group on Climate Change and Coral Reefs. IUCN, Gland, Switzerland. 70p. ISBN: 978-2-8317-1151-5
- Obura D, Gudka M, Samoilys M, Osuka K, Mbugua J, Keith DA, Porter S, Roche R, van Hooideonk R, Ahamada S, Araman A, Karisa J, Komakoma J, Madi M, Ravinia I, Razafindrainibe H, Yahya S, Zivane F (2022) Vulnerability to collapse of coral reef ecosystems in the Western Indian Ocean. *Nat Sustain* 5:104–113. <https://doi.org/10.1038/s41893-021-00817-0>
- Obura D, Machuku R, Kumara T, Defrise L (2015) Reef coral genera of the Western Indian Ocean. *Cordio East Africa*.
- Oehler JF (2005). *Les déstabilisations de flanc des volcans de l'île de La Réunion (Océan Indien) : Mise en évidence, implications et origines*. Thèse de Doctorat, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 422 p.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre, Pierre, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2018) Community Ecology Package. *Ecol Packag* 23:263.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2016) vegan: Community Ecology R Package, version 2.3-5. <https://cran.r-project.org/package=vegan>. *vegan Community Ecol Packag R Packag* version 24-1 <https://CRANR-project.org/package=vegan> 8:
- Olsen KC, Ryan WH, Winn AA, Kosman ET, Moscoso JA, Krueger-Hadfield SA, Burgess SC, Carlon DB, Grosberg RK, Kalisz S, Levitan DR (2020) Inbreeding shapes the evolution of marine invertebrates. *Evolution* 74:871–882. <https://doi.org/10.1111/evo.13951>
- Osuka KE, McClean C, Stewart BD, Bett BJ, Le Bas T, Howe J, Abernethy C, Yahya S, Obura D, Samoilys M (2021) Characteristics of shallow and mesophotic environments of the Pemba Channel, Tanzania: Implications for management and conservation. *Ocean Coast Manag* 200:105463. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2020.105463>
- Osuka KE, Stewart BD, Samoilys M, McClean CJ, Musembi P, Yahya S, Hamad AR, Mbugua J (2022) Depth and habitat are important drivers of abundance for predatory reef fish off Pemba Island, Tanzania. *Mar Environ Res* 175:105587. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105587>
- Oury N (2022) *De la délimitation des espèces à la diversité intra-coloniale : apport de la génomique du genre Pocillopora dans l'Indo-Pacifique (Doctoral dissertation)*
- Oury N, Gélén P, Magalon, H (2020) Cryptic species and genetic connectivity among populations of the coral *Pocillopora damicornis* (Scleractinia) in the tropical southwestern Pacific. *Mar Biol* 167:142. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03757-z>

- Oury N, G  lin P, Magalon H (2021) High connectivity within restricted distribution range in *Pocillopora* corals. *J Biogeogr* 48:1679–1692. <https://doi.org/10.1111/jbi.14104>
- Oury N, G  lin P, Mass   L, Magalon H (2019) First study of asexual planulae in the coral *Pocillopora damicornis* type β SSH05c from the southwestern Indian Ocean. *Coral Reefs* 38:499–503. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01800-0>
- Oury N, G  lin P, Rajaonarivelo M, Magalon H (2022) Exploring the *Pocillopora* cryptic diversity: a new genetic lineage in the Western Indian Ocean or remnants from an ancient one? *Mar Biodivers* 52: 5. <https://doi.org/10.1007/s12526-021-01246-0>
- Oury N, Mona S, Magalon H (2023a) Same places, same stories? Genomics reveals similar structuring and demographic patterns for four *Pocillopora* coral species in the southwestern Indian Ocean. *J Biogeogr*:1–15. <https://doi.org/10.1111/jbi.14788>
- Oury N, No  l C, Mona S, Aurelle D, Magalon H (2023b) From genomics to integrative species delimitation? The case study of the Indo-Pacific *Pocillopora* corals. *Mol Phylogenet Evol* 184: 107803. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107803>
- Paine RT, Tegner MJ, Johnson EA (1998) Compounded Perturbations Yield Ecological Surprises. *Ecosystems* 1:535–545. <https://doi.org/10.1007/s100219900049>
- Pandolfi, JM, Bradbury RH, Sala E, Hughes TP, Bj  rnsdal KA, Cooke RG et al. (2003). Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* 301(5635): 955–958. <https://doi.org/10.1126/science.1085706>
- Panero M, Galbraith GF, Srinivasan M, Jones GP (2023) Roles of depth, current speed, and benthic cover in shaping gorgonian assemblages at the Palm Islands (Great Barrier Reef). *Coral Reefs* 42:1045–1057. <https://doi.org/10.1007/s00338-023-02411-6>
- PARETO (2016) Travaux d’extension du Port Est - Phase 2 : Approfondissement de la darse existante. Suivi environnemental du milieu marin. Rapport final.
- PARETO, ARVAM (2010) Port R  union - Extension du Port-Est. Phase 2. Incidence environnementale des travaux sur le milieu marin.
- Pawlik JR, Scott AR (2019) Sponge density increases with depth throughout the Caribbean: Comment. *Ecosphere* 10:2689. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2689>
- Paz-Garc  a D, Ch  vez-Romo H, Correa-Sandoval F, Reyes-Bonilla H, L  pez-P  rez A, Medina-Rosas P, Hern  ndez-Cort  s M (2012) Genetic Connectivity Patterns of Corals *Pocillopora damicornis* and *Porites panamensis* (Anthozoa: Scleractinia) Along the West Coast of Mexico. *Pac Sci* 66:43–61. <https://doi.org/10.2984/66.1.3>
- Peakall R, Smouse PE (2006) Genalex 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6:288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
- Peltier A, Staudacher T, Bach  lery P, Cayol V (2009) Formation of the April 2007 caldera collapse at Piton de La Fournaise volcano: Insights from GPS data. *J Volcanol Geotherm Res* 184:152–163. <https://doi.org/10.1016/j.jvolgeores.2008.09.009>
- Penin L, Adj  rou M, Pratchett MS, Hughes TP (2007) Spatial distribution of juvenile and adult corals around Moorea (French Polynesia): Implications for population regulation. *Bull Mar Sci* 80:379–389.
- Penin L, Michonneau F, Baird AH, Connolly SR, Pratchett MS, Kayal M, Adj  rou M (2010) Early post-settlement mortality and the structure of coral assemblages. *Mar Ecol Prog Ser* 408: 55–64.
- P  rez-Rosales G, Hern  ndez-Agreda A, Bongaerts P, Rouz   H, Pichon M, Carlot J, Torda G, Parravicini V, H  douin L (2022a) Mesophotic depths hide high coral cover communities in French Polynesia. *Sci Total Environ* 844:157049. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157049>
- P  rez-Rosales G, Pichon M, Rouz   H, Vill  ger S, Torda G, Bongaerts P, Carlot J, Under The Pole Consortium, Parravicini V, H  douin L (2022b) Mesophotic coral ecosystems of

- French Polynesia are hotspots of alpha and beta generic diversity for scleractinian assemblages. *Divers Distrib* 28:1391–1403. <https://doi.org/10.1111/ddi.13549>
- Pérez-Rosales G, Rouzé H, Torda G, Bongaerts P, Pichon M, Under The Pole Consortium, Parravicini V, Hédouin L (2021) Mesophotic coral communities escape thermal coral bleaching in French Polynesia. *R Soc Open Sci* 8:210139. <http://doi.org/10.1098/rsos.210139>
- Peters RH (1988) Some general problems for ecology illustrated by food web theory. *Ecology* 69(6):1673–1676. <https://doi.org/10.2307/1941145>
- Pichon M, Rouzé H, Barathieu G, Konieczny O, Adjeroud M, Thomassin B (2020) Extension of the known distribution of the scleractinian coral *Leptoseris troglodyta* to the southwestern Indian Ocean: new record from mesophotic caves in Mayotte. *Bull Mar Sci* 96:783–784. <https://doi.org/10.5343/BMS.2020.0009>
- Pierrat J, Oury N, Frouin P, Magalon H (2023) Sex or Fission? Genetics Highlight Differences in Reproductive Strategies of Two Sympatric Fissiparous Sea Cucumber Species in Reunion Island (Southwestern Indian Ocean). *Diversity* 15(5):670. <https://doi.org/10.3390/d15050670>
- Pinault M (2013) *Évaluation de la fonctionnalité de récifs artificiels à vocation non extractive, dans un contexte d'habitats naturels fragmentés - côte Nord-Ouest de l'île de La Réunion (Doctoral dissertation)*
- Pinault M, Bissery C, Gassiole G, Magalon H, Quod JP, Galzin R (2014) Fish community structure in relation to environmental variation in coastal volcanic habitats. *J Exp Mar Biol Ecol*. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.06.005>
- Pinault M, Chabanet P, Loiseau N, Durville P, Galzin R, Quod J-P (2013a) Influence of environmental factors on the structure of coastal fish communities of Reunion Island (South-western Indian Ocean). *Cybiurn* 37:95–109
- Pinault M, Loiseau N, Chabanet P, Durville P, Magalon H, Quod JP, Galzin R (2013b) Marine fish communities in shallow volcanic habitats. *J Fish Biol* 82:1821–1847. <https://doi.org/10.1111/jfb.12110>
- Pinault M, Quod JP, Galzin R (2015) Mass-settlement of the Indian ocean black-tip grouper *Epinephelus oceanicus* (Lacepède, 1802) in a shallow volcanic habitat following a tropical storm. *Environ Biol Fishes* 98:705–711. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0303-2>
- Pinheiro HT, Eyal G, Shepherd B, A RL (2019) Ecological insights from environmental disturbances in mesophotic coral ecosystems. *Ecosphere* 10:2666. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2666>
- Pinheiro HT, MacDonald C, Santos RG, Ali R, Bobat A, Cresswell BJ, Francini-Filho R, Freitas R, Galbraith GF, Musembi P, Phelps TA, Quimbayo JP, Quiros TEAL, Shepherd B, Stefanoudis P V., Talma S, Teixeira JB, Woodall LC, Rocha LA (2023) Plastic pollution on the world's coral reefs. *Nature* 619:311–316. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06113-5>
- Pochon X, Forsman ZH, Spalding HL, Padilla-Gamiño JL, Smith CM, Gates RD (2015) Depth specialization in mesophotic corals (*Leptoseris* spp.) and associated algal symbionts in Hawai'i. *R Soc Open Sci* 2:140351 <https://doi.org/10.1098/rsos.140351>
- Polunin NVC, Roberts CM (1993) Greater biomass and value of target coral-reef fishes in two small Caribbean marine reserves. *Mar Ecol Prog Ser* 100:167–176. <https://doi.org/10.3354/meps100167>
- Pous S, Lazure P, André G, Dumas F, Halo I, Penven P (2014) Circulation around La Réunion and Mauritius islands in the south-western Indian Ocean: A modeling perspective. *J Geophys Res Ocean* 119:2439–2461. <https://doi.org/10.1002/2013JC009704>

- Prata KE, Riginos C, Gutenkunst RN, Latijnhouwers KRW, Sanchez JA, Englebert N, Hay KB, Bongaerts P (2022) Deep connections: Divergence histories with gene flow in mesophotic *Agaricia* corals. *Mol Ecol* 31: 2511–2527. <https://doi.org/10.1111/mec.16391>
- Price N (2010) Habitat selection, facilitation, and biotic settlement cues affect distribution and performance of coral recruits in French Polynesia. *Oecologia* 163:747–758. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1578-4>
- Price NN, Muko S, Legendre L, Steneck R, Van Oppen MJH, Albright R, Ang P, Carpenter RC, Chui APY, Fan TY, Gates RD, Harii S, Kitano H, Kurihara H, Mitarai S, Padilla-Gamiño JL, Sakai K, Suzuki G, Edmunds PJ (2019) Global biogeography of coral recruitment: Tropical decline and subtropical increase. *Mar Ecol Prog Ser* 621:1–17. <https://doi.org/10.3354/meps12980>
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* 155:945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Puglise KA, Colin PL (2016) Understanding Mesophotic Coral Ecosystems: Knowledge Gaps for Management. *Mesophotic coral ecosystem-A lifeboat for coral reefs*. Nairobi and Arendal 83–85.
- Pyle RL (1996a) The twilight zone. *Nat Hist* 105:59–62.
- Pyle RL (1996b) Exploring deep coral reefs: How much biodiversity are we missing? *Global Biodiversity* 6:3–7.
- Pyle RL (1998) Use of Advanced Mixed-Gas Diving Technology to Explore the Coral Reef “Twilight Zone.” In: Tanacredi JT, Loret J (eds) *Ocean Pulse*. Springer, Boston. pp. 71–88. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0136-1_9
- Pyle RL (2019) Advanced technical diving. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Coral Reefs of the World, vol 12. Springer, Cham. pp. 959–972. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_50
- Pyle RL, Boland R, Bolick H, Bowen BW, Bradley CJ, Kane C, Kosaki RK, Langston R, Longenecker K, Montgomery A, Parrish FA, Popp BN, Rooney J, Smith CM, Wagner D, Spalding HL (2016) A comprehensive investigation of mesophotic coral ecosystems in the Hawaiian Archipelago. *PeerJ* 2016:e2475. <https://doi.org/10.7717/peerj.2475>
- Pyle RL, Copus JM (2019) Mesophotic Coral Ecosystems: Introduction and Overview. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (Eds.) *Mesophotic Coral Ecosystems*, vol 12. Springer, Cham, p 3–27 https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_1
- Quéro, JC, Spitz J, Vayne, JJ (2009a) *Argyripnus hulleyi*: une nouvelle espèce de Sternoptychidae (Stomiiformes) de l’île de la Réunion (France, océan Indien). *Cybium*, 33(1), 39-43.
- Quéro, JC, Spitz J, Vayne, JJ (2009b) *Symphysanodon pitondelafournaisei*: Une nouvelle espèce de Symphysanodontidae (Perciformes) de l’île de La Réunion (France, océan Indien). *Cybium*, 33(1), 73-77.
- Quéro, JC, Spitz J, Vayne, JJ (2011). Une éruption volcanique débusque *Neocentropogon profundus* (Tetrarogidae, Scorpaenoidei) à l’île de la Réunion (océan Indien). *Cybium*, 35(2), 99-103.
- Raimondi PT, Morse ANC (2000) The consequences of complex larval behavior in a coral. *Ecology* 81:3193–3211. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[3193:TCOCLB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[3193:TCOCLB]2.0.CO;2)
- Quimpo TJR, Cabaitan PC, Go KTB, Dumalagan EE, Villanoy CL, Siringan FP (2019) Similarity in benthic habitat and fish assemblages in the upper mesophotic and shallow water reefs in the West Philippine Sea. *J Mar Biol Assoc UK* 99:1507–1517. <https://doi.org/10.1017/S0025315419000456>
- Quod JP, Bollard S, Barrere A, Bourmaud C, Conand C, Coulon S, Denis Y, Faure GF, Fouillaud M, Gassiole G, Glenard Z, Gravier N, Kiszka J, Lebourg B, Massé LM, Nicet

- JB, Pinault M, Poupin J, Quero J-C, Schleyer MH, Sere B, Spitz J, Toadec R, Turquet J, Zubia M (2013) BIOLAVE : Biocénose et hydromorphologie marines du Piton de la Fournaise (île de La Réunion). Rapport ARVAM.
- R Core Team (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Radice VZ, Fry B, Brown KT, Dove S, Hoegh-Guldberg O (2022) Biogeochemical niches and trophic plasticity of shallow and mesophotic corals recovering from mass bleaching. *Limnol Oceanogr* 67(7): 1617–1630. <https://doi.org/10.1002/lno.12157>
- Radice VZ, Fry B, Dove SG, Hoegh-Guldberg O (2021) Biogeochemical variability and trophic status of reef water column following a coral bleaching event. *Coral reefs* 40:1–7. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-02021-6>
- Radice VZ, Hoegh-Guldberg O, Fry B, Fox MD, Dove SG (2019) Upwelling as the major source of nitrogen for shallow and deep reef-building corals across an oceanic atoll system. *Funct Ecol* 33(6): 1120–1134. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13314>
- Randrianarivo M, Guilhaumon F, Tsilavonarivo J, Razakandrainy A, Philippe J, Botosoamananto RL, Penin L, Todinanahary G, Adjeroud M (2022) A contemporary baseline of Madagascar’s coral assemblages: Reefs with high coral diversity, abundance, and function associated with marine protected areas. *PLoS ONE* 17(10):e0275017. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0275017>
- Reaka-Kudla ML (1997) The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests. In: Reada-Kudla ML, Wilson DE (eds) *Biodiversity II: understanding and protecting our biological resources*. Joseph Henry Press, Washington. pp.83–108
- Reimer JD, Peixoto RS, Davies SW, Traylor-Knowles N, Short ML, Cabral-Tena RA et al. (2024). The Fourth Global Coral Bleaching Event: Where do we go from here? *Coral Reefs* 43:1121–1125. <https://doi.org/10.1007/s00338-024-02504-w>
- Reside AE, Briscoe NJ, Dickman CR, Greenville AC, Hradsky BA, Kark S et al. (2019) Persistence through tough times: fixed and shifting refuges in threatened species conservation. *Biodivers Conserv* 8(6), 1303–1330. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01734-7>
- Richmond RH, Hunter CL (1990) Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the Tropical Pacific, and the Red-Sea. *Marine Mar Ecol Prog Ser* 60:185–203.
- Ridgway T, Riginos C, Davis J, Hoegh-Guldberg O (2008) Genetic connectivity patterns of *Pocillopora verrucosa* in southern African Marine Protected Areas. *Mar Ecol Prog Ser* 354:161–168. <https://doi.org/10.3354/meps07245>
- Riegl B, Piller WE (2003). Possible refugia for reefs in times of environmental stress. *International Journal of Earth Sciences* 92(4): 520–531.
- Riginos C, Beger M (2022) Incorporating genetic measures of connectivity and adaptation in marine spatial planning for corals. In: M.I O.M.A.L. (eds) *Coral Reef Conservation and Restoration in the ‘Omics’ Age*. Springer, New York.
- Ritson-Williams R, Arnold S, Fogarty N, Steneck RS, Vermeij M, Paul VJ (2009) New perspectives on ecological mechanisms affecting coral recruitment on reefs. *Smithson Contrib Mar Sci* 437–457. <https://doi.org/10.5479/si.01960768.38.437>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0555-z>
- Ritson-Williams R, Arnold SN, Paul VJ, Steneck RS (2014) Larval settlement preferences of *Acropora palmata* and *Montastraea faveolata* in response to diverse red algae. *Coral Reefs* 33:59–66. <https://doi.org/10.1007/s00338-013-1113-2>

- Roberts TE, Keith SA, Rahbek C, Bridge TCL, Caley MJ, Baird AH (2019) Testing biodiversity theory using species richness of reef-building corals across a depth gradient. *Biol Lett* 15: 20190493. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0493>
- Roberts CM, McClean CJ, Veron JEN, Hawkins JP, Allen GR, McAllister DE, Mittermeier CG, Schueler FW, Spalding M, Wells F, Vynne C, Werner TB (2002) Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* 295: 1280–1284. <http://doi.org/10.1126/science.106772>
- Rocha LA, Pinheiro HT, Shepherd B, Papastamatiou YP, Luiz OJ, Pyle RL, Bongaerts P (2018) Mesophotic coral ecosystems are threatened and ecologically distinct from shallow water reefs. *Science* 361:281–284. <https://doi.org/10.1126/science.aag1614>
- Rogers CS, Fitz HC, Gilnack M, Beets J, Hardin J (1984) Scleractinian coral recruitment patterns at Salt River submarine canyon, St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Coral Reefs* 3:69–76. <https://doi.org/10.1007/BF00263756>
- Ropert M, Duval M, Maurel L, Vermetot C, Mouquet P, Nicet JB, Talec P, Le Goff R (2012) Projet “ Bon Etat II ” Actualisation de l’état des lieux du SDAGE, volet eaux côtières réunionnaises Rapport final.
- Rossi S, Bramanti L, Gori A, Orejas C (2017) An overview of the animal forests of the world. In: Rossi S, Bramanti L, Gori A, Orejas Saco del Valle (eds) *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots*. Springer, Germany. pp. 1–26.
- Rousset F (2017) Genepop Version 4.7.0.
- Rouzé H, Galand PE, Medina M, Bongaerts P, Pichon M, Pérez-Rosales G, Torda G, Moya A, Raina J-B, Hédouin L (2021) Symbiotic associations of the deepest recorded photosynthetic scleractinian coral (172 m depth). *ISME J* 15: 1564–1568. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00857-y>
- Rowley SJ (2018) Environmental gradients structure gorgonian assemblages on coral reefs in SE Sulawesi, Indonesia. *Coral Reefs* 37:609–630. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-1685-y>
- Sánchez JA, González-Zapata FL, Prada C, Dueñas LF (2021) Mesophotic gorgonian corals evolved multiple times and faster than deep and shallow lineages. *Diversity* 13:650. <https://doi.org/10.3390/d13120650>
- Schleyer MH, Benayahu Y, Parker-Nance S, van Soest RWM, Quod JP (2016) Benthos on submerged lava beds of varying age off the coast of Reunion, western Indian Ocean: sponges, octocorals and ascidians. *Biodiversity* 17:93–100. <https://doi.org/10.1080/14888386.2016.1190669>
- Schlick-Steiner BC, Steiner FM, Seifert B, Stauffer C, Christian E, Crozier RH (2009) Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. *Annu Rev Entomol* 55: 421–438. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085432>
- Schmidt GM, Wall M, Taylor M, Jantzen C, Richter C (2016) Large-amplitude internal waves sustain coral health during thermal stress. *Coral Reefs* 35: 869–881. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1450-z>
- Schmidt-Roach S, Miller KJ, Woolsey E, Gerlach G, Baird AH (2012) Broadcast Spawning by *Pocillopora* Species on the Great Barrier Reef. *PLoS One* 7:e50847. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050847>
- Schmidt-Roach S, Miller KJ, Lundgren P, Andreakis N (2014) With eyes wide open: A revision of species within and closely related to the *Pocillopora damicornis* species complex (Scleractinia; Pocilloporidae) using morphology and genetics. *Zool J Linn Soc* 170, 1–33. <https://doi.org/10.1111/zoj.12092>
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat Methods* 9:671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>

- Schramek TA, Colin PL, Merrifield MA, Terrill EJ (2018) Depth-Dependent Thermal Stress Around Corals in the Tropical Pacific Ocean. *Geophys Res Lett* 45:9739–9747. <https://doi.org/10.1029/2018GL078782>
- Schubert N, Brown D, Rossi S (2016) Symbiotic versus non-symbiotic octocorals: physiological and ecological implications. Marine animal forests: The ecology of benthic biodiversity hotspots. Springer, Germany. pp 887–918
- Scopélitis J, Andréfouët S, Phinn S, Chabanet P, Naim O, Tourrand C, Done T (2009) Changes of coral communities over 35 years: Integrating in situ and remote-sensing data on Saint-Leu Reef (la Réunion, Indian Ocean). *Estuar Coast Shelf Sci* 84:342–352. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.04.030>
- Scott AR, Pawlik JR (2019) A review of the sponge increase hypothesis for Caribbean mesophotic reefs. *Mar Biodivers* 49:1073–1083.
- SDPN (2017) Schéma Directeur du Patrimoine Naturel – Inventaires complémentaires pour le diagnostic initial sur le milieu marin – Façades maritimes Ouest et Nord – Rapport pour le Grand Port Maritime de La Réunion
- SDPN (2020) Schéma Directeur du Patrimoine Naturel – Suivi des stations sentinelles du SDPN – Façades maritimes Ouest et Nord – Rapport pour le Grand Port Maritime de La Réunion
- Selwood KE, Zimmer HC (2020) Refuges for biodiversity conservation: A review of the evidence. *Biological Conservation* 245:108502. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108502>
- Semmler RF, Hoot WC, Reaka ML (2017) Are mesophotic coral ecosystems distinct communities and can they serve as refugia for shallow reefs? *Coral Reefs* 36:433–444. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1530-0>
- Serrano X, Baums IB, O'Reilly K, Smith TB, Jones RJ, Shearer TL, Nunes FLD, Baker AC (2014) Geographic differences in vertical connectivity in the Caribbean coral *Montastraea cavernosa* despite high levels of horizontal connectivity at shallow depths. *Mol Ecol* 23:4226–4240. <https://doi.org/10.1111/mec.12861>
- 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. <https://doi.org/10.1038/srep21619>
- Sherman CE et al. (2010) Geomorphology and benthic cover of mesophotic coral ecosystems of the upper insular slope of southwest Puerto Rico. *Coral Reefs* 29(2): 347–360. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0607-4>.
- Sherman CE et al. (2016) Sediment dynamics and their potential influence on insular-slope mesophotic coral ecosystems. *Cont Shelf Res* 129:1–9. <https://doi.org/10.1016/J.CSR.2016.09.012>.
- Sherman CE, Locker SD, Webster JM, Weinstein DK (2019) Geology and Geomorphology. Coral Reefs of the World. pp 849–878. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_44
- Sheppard CRC (1980) Coral cover, zonation and diversity on reef slopes of Chagos atolls, and population structures of the major species. *Mar Ecol Prog Ser* 2:193–205.
- Sheppard CRC (1981) The reef and soft-substrate coral fauna of Chagos, Indian Ocean. *J Nat Hist* 15(4):607–621.
- Shlesinger T, Grinblat M, Rapuano H, Amit T, Loya Y (2018) Can mesophotic reefs replenish shallow reefs? Reduced coral reproductive performance casts a doubt. *Ecology* 99:421–437. <https://doi.org/10.1002/ecy.2098>
- Shlesinger T, Loya Y (2021) Depth-dependent parental effects create invisible barriers to coral dispersal. *Commun Biol* 4:202. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-01727-9>
- Shlesinger T, van Woesik R (2021) Different population trajectories of two reef-building corals with similar life-history traits. *J Anim Ecol* 90:1379–1389. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13463>

- Shoham E, Benayahu Y (2017) Higher species richness of octocorals in the upper mesophotic zone in Eilat (Gulf of Aqaba) compared to shallower reef zones. *Coral Reefs* 36:71–81. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1528-7>
- Sinniger F, Albelda RL, Praselia R, Rouzé H, Sitorus ED, Harii S (2022) Overview of the mesophotic coral ecosystems around Sesoko Island, Okinawa, Japan. *Galaxea, J Coral Reef Stud* 24:69–76. https://doi.org/10.3755/galaxea.G2021_S11N
- Slattery M, Lesser MP (2012) Mesophotic coral reefs: a global model of community structure and function. Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium, Cairns, Australia, 9-13 July 2012. 5p.
- Slattery M, Lesser MP (2019) The Bahamas and Cayman Islands. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Coral Reefs of the World, vol 12. Springer, Cham. pp. 47–76. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_3
- Slattery M, Lesser MP, Brazeau D, Stokes MD, Leichter JJ (2011) Connectivity and stability of mesophotic coral reefs. *J Exp Mar Biol Ecol* 408:32–41. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.07.024>
- Slattery M, Lesser MP, Rocha LA, Spalding HL, Smith TB (2024) Function and stability of mesophotic coral reefs. *Trends Ecol Evol* 39:585–598. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.01.011>
- Slattery M, Moore S, Boye L, Whitney S, Woolsey A, Woolsey M (2018) The Pulley Ridge deep reef is not a stable refugia through time. *Coral Reefs* 37:391–396. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-1664-3>
- Smith TB, Gyory J, Brandt ME, Miller WJ, Jossart J, Nemeth RS (2016) Caribbean mesophotic coral ecosystems are unlikely climate change refugia. *Glob Chang Biol* 22:2756–2765. <https://doi.org/10.1111/gcb.13175>
- Smith TB, Holstein DM, Ennis RS (2019) Disturbance in Mesophotic Coral Ecosystems and Linkages to Conservation and Management. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (Eds) *Mesophotic coral ecosystems*. Coral reefs of the World. Vol. 12. Springer, Cham. pp 911–929. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_47
- Soares M de O, Araújo JT de, Ferreira SMC, Santos BA, Boavida JRH, Costantini F, Rossi S (2020) Why do Mesophotic Coral Ecosystems have to be protected? *Sci Total Environ* 726:138456. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138456>
- Soares M d. O, Davis M, Paiva CC, Carneiro PB d. M (2018) Mesophotic ecosystems: coral and fish assemblages in a tropical marginal reef (northeastern Brazil). *Mar Biodivers* 48:1631–1636. <https://doi.org/10.1007/s12526-016-0615-x>.
- Soares M de O, Tavares TCL, Carneiro PB de M (2019) Mesophotic ecosystems: Distribution, impacts and conservation in the South Atlantic. *Divers Distrib* 25:255–268. <https://doi.org/10.1111/ddi.12846>
- Sola E, Marques da Silva I, Glassom D (2015) Spatio-temporal patterns of coral recruitment at Vamizi Island, Quirimbas Archipelago, Mozambique. *African J Mar Sci* 37:557–565. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2015.1113201>
- Soto D, De Palmas S, Ho MJ, Denis V, Chen CA (2018) Spatial variation in the morphological traits of *Pocillopora verrucosa* along a depth gradient in Taiwan. *PLoS One* 13(8): e0202586. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202586>
- Souter P, Grahn M (2008) Spatial genetic patterns in lagoonal, reef-slope and island populations of the coral *Platygyra daedalea* in Kenya and Tanzania. *Coral Reefs* 27:433–439. <https://doi.org/10.1007/s00338-007-0342-7>
- Souter D, Planes S, Wicquart J, Logan M, Obura D, Staub F (Eds) (2021) Status of coral reefs of the world: 2020 report. Global Coral Reef Monitoring Network (GCRMN) and International Coral Reef Initiative (ICRI). <https://doi.org/10.59387/WOTJ9184>

- Spalding, HL, Copus JM, Bowen BW, Kosaki RK, Longenecker K, Montgomery AD, et al. (2019) The Hawaiian Archipelago. *Mesophotic coral ecosystems* 445–464.
- Spalding MD, Ravilious C, Green EP (2001) World Atlas of Coral Reefs. University of California Press, Berkeley, California. 416 p. [ISBN 978-0520232556]
- Speers AE, Besedin EY, Palardy JE, Moore C (2016) Impacts of climate change and ocean acidification on coral reef fisheries: an integrated ecological–economic model. *Ecological economics* 128: 33–43.
- Staudacher T, Ferrazzini V, Peltier A, Kowalski P, Boissier P, Catherine P, Lauret F, Massin F (2009) The April 2007 eruption and the Dolomieu crater collapse, two major events at Piton de la Fournaise (La Réunion Island, Indian Ocean). *J Volcanol Geotherm Res* 184:126–137. <https://doi.org/10.1016/j.jvolgeores.2008.11.005>
- Stefanoudis PV, Fassbender N, Samimi-Namin K, Adam PA, Ebrahim A, Harlay J, Koester A, Samoilys M, Sims H, Swanborn D, Talma S, Winter S, Woodall LC (2023a) Trait-based approaches reveal that deep reef ecosystems in the Western Indian Ocean are functionally distinct. *Sci Total Environ* 872:162111. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.162111>
- Stefanoudis P V, Rivers M, Smith SR, Schneider CW, Wagner D, Ford H, Rogers AD, Woodall LC (2019) Low connectivity between shallow, mesophotic and rariphotic zone benthos. *R Soc Open Sci* 6:190958. <https://doi.org/10.1098/rsos.190958>
- Stefanoudis PV, Talma S, Fassbender N, Swanborn D, Ochieng CN, Mearns K et al. (2023b) Stakeholder-derived recommendations and actions to support deep-reef conservation in the Western Indian Ocean. *Conserv Lett* 16(1): e12924. <https://doi.org/10.1111/conl.12924>
- Stefanoudis PV, Talma S, Samimi-Namin K, Woodall LC (2020) Deep reef ecosystems of the Western Indian Ocean: addressing the great unknown. *Res Ideas Outcomes* 6:1–11. <https://doi.org/10.3897/rio.6.e53913>
- Studivan MS, Voss JD (2018) Population connectivity among shallow and mesophotic *Montastraea cavernosa* corals in the Gulf of Mexico identifies potential for refugia. *Coral Reefs* 37:1183–1196. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-1733-7>
- Sturm AB, Eckert RJ, Carreiro AM, Klein AM, Studivan MS, Farelli DD, Simoes N, González-Díaz P, Méndez JG, Voss JD (2023) Does depth divide? Variable genetic connectivity patterns among shallow and mesophotic *Montastraea cavernosa* coral populations across the Gulf of Mexico and western Caribbean. *Ecol Evol* 13: e10622. <https://doi.org/10.1002/ece3.10622>
- Sturm AB, Eckert RJ, Carreiro AM, Voss JD (2022) Population genetic structure of the broadcast spawning coral, *Montastraea cavernosa*, demonstrates refugia potential of upper mesophotic populations in the Florida Keys. *Coral Reefs* 41:587–598. <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02112-y>
- Sturm AB, Eckert RJ, Méndez JG, González-Díaz P, Voss JD (2020) Population genetic structure of the great star coral, *Montastraea cavernosa*, across the Cuban archipelago with comparisons between microsatellite and SNP markers. *Sci Rep* 10: 15432. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72112-5>
- Swanborn DJB, Fassbender N, Huvenne VAI, Pittman SJ, Stefanoudis PV, Woodall LC (2022a) Geomorphological drivers of deeper reef habitats around Seychelles. *Coral Reefs* 41:1001–1016. <https://doi.org/10.1007/s00338-022-02281-4>
- SwanbornDJ, Stefanoudis PV, Huvenne VA, Pittman SJ, Woodall LC (2022b). Structure-from-motion photogrammetry demonstrates that fine-scale seascape heterogeneity is essential in shaping mesophotic fish assemblages. *Remote Sens Ecol Conserv* 8(6), 904–920. <https://doi.org/10.1002/rse2.290>

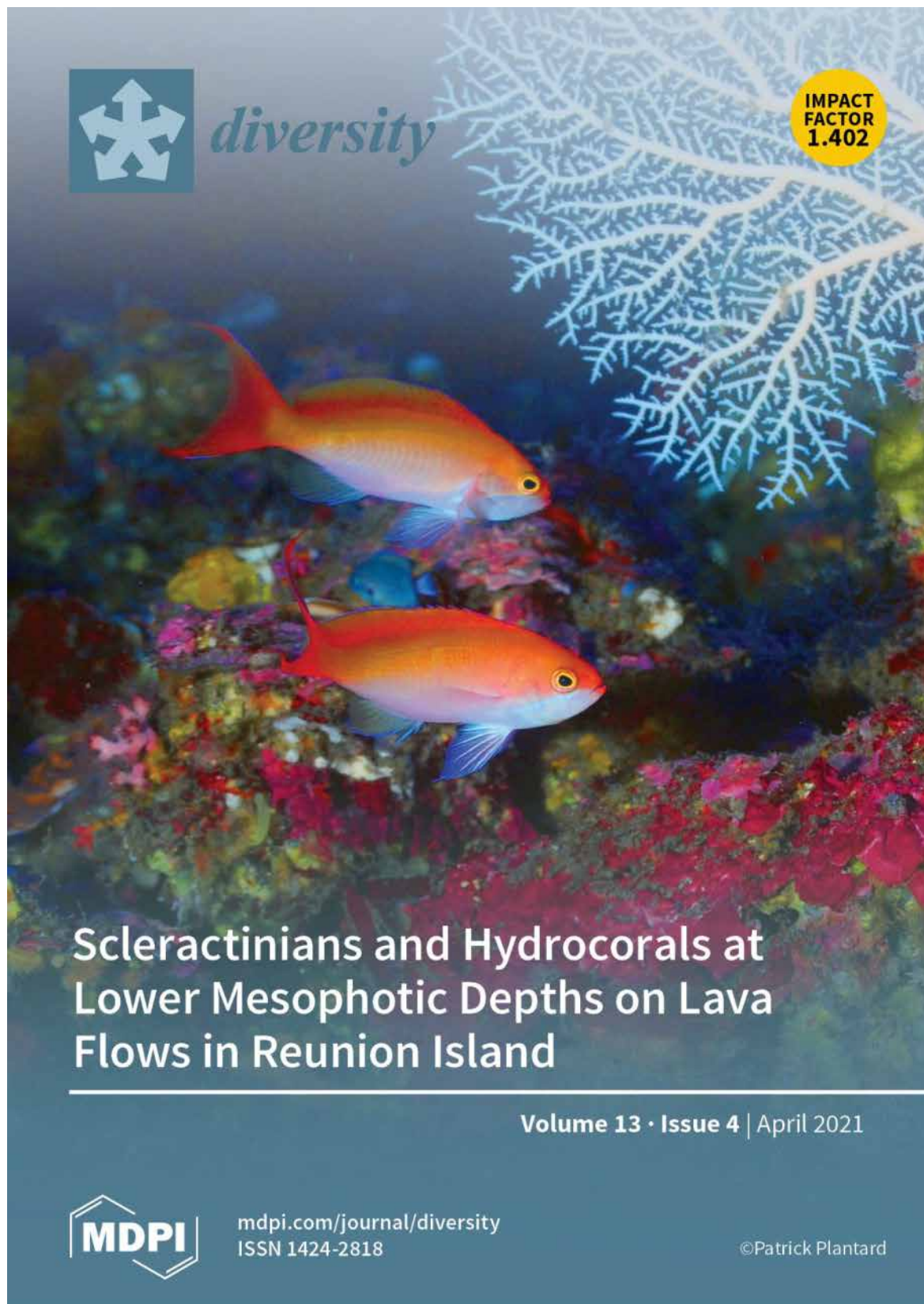
- Tamir R, Eyal G, Kramer N, Laverick JH, Loya Y (2019) Light environment drives the shallow-to-mesophotic coral community transition. *Ecosphere* 10(9):e02839. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2839>
- Tanguy JC, Bachèlery P, LeGoff M (2011) Archeomagnetism of Piton de la Fournaise: Bearing on volcanic activity at La Réunion Island and geomagnetic secular variation in Southern Indian Ocean. *Earth Planet Sci Lett* 303:361–368. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2011.01.019>
- Tazioli S, Bo M, Massimo B, Rotinsulu H, Bavestrello G (2007) Ecological observations of some common antipatharian corals in the Marine Park of Bunaken (North Sulawesi, Indonesia). *Zool Stud* 46:227–241
- Tea YK, Pinheiro HT, Shepherd B, Rocha LA (2019) *Cirrhilabruswakanda*, a new species of fairy wrasse from mesophotic ecosystems of Zanzibar, Tanzania, Africa (Teleostei, Labridae). *ZooKeys* 863:85. <https://doi.org/10.3897/zookeys.863.35580>
- Tea YK, Plantard P, Greene BD (2020). Notes on fishes of the mesophotic reefs of Réunion Island. *J Ocean Sci Found* 35:1–7. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3608296>
- Tebbett SB, Bellwood DR (2019) Algal turf sediments on coral reefs: what's known and what's next. *Marine Pollution Bulletin* 149:110542. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.110542>
- Tebbett SB, Crisp SK, Evans RD, Fulton CJ, Pessarrodona A, Wernberg T, Wilson SK, Bellwood DR (2023) On the Challenges of Identifying Benthic Dominance on Anthropocene Coral Reefs. *Bioscience* 73(3):220–228. <https://doi.org/10.1093/biosci/biad008>
- Tebben J, Motti CA, Siboni N, Tapiolas DM, Negri AP, Schupp PJ, Kitamura M, Hatta M, Steinberg PD, Harder T (2015) Chemical mediation of coral larval settlement by crustose coralline algae. *Sci Rep* 5:10803. <https://doi.org/10.1038/srep10803>
- Tedetti M, Bigot L, Turquet J, Guigue C, Ferretto N, Goutx M, Cuet P (2020) Influence of Freshwater Discharges on Biogeochemistry and Benthic Communities of a Coral Reef Ecosystem (La Réunion Island, Indian Ocean). *Front Mar Sci* 7:596165. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.596165>
- Tedetti M, Cuet P, Guigue C, Goutx M (2011) Characterization of dissolved organic matter in a coral reef ecosystem subjected to anthropogenic pressures (La Réunion Island, Indian Ocean) using multi-dimensional fluorescence spectroscopy. *Sci Total Environ* 409:2198–2210. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.01.058>
- Teichert S, Steinbauer M, Kiessling W (2020) A possible link between coral reef success, crustose coralline algae and the evolution of herbivory. *Sci Rep* 10:17748. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73900-9>
- Tessier E, Bigot L, Cadet C, Cauvin B, Chabanet P, Conand C, Nicet JB, Quod JP (2008) Les récifs coralliens de la Réunion en 2007: État des lieux et réseau de suivi. *Rev d'Ecologie (La Terre la Vie)* 63:85–102. <https://doi.org/10.3406/revec.2008.1400>
- Terrana L, Bo M, Opresko DM, Eeckhaut I (2020). Shallow-water black corals (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia: Antipatharia) from SW Madagascar. *Zootaxa* 4826(1):1–62. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4826.1.1>
- Thomson DP, Babcock RC, Evans RD, Feng M, Moustaka M, Orr M, Slawinski D, Wilson SK, Hoey AS (2021) Coral larval recruitment in North-Western Australia predicted by regional and local conditions. *Mar Environ Res* 168:105318. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105318>
- Titlyanov EA, Titlyanova TV (2002) Reef-building corals—symbiotic autotrophic organisms: 2. Pathways and mechanisms of adaptation to light. *Russ J Mar Biol* 28 (Suppl 1): S16–S31. <https://doi.org/10.1023/A:1021833821493>

- Todd PA (2008) Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biol Rev* 83:315–337. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00045.x>
- Todinanahary GGB, Hasintantely N, Eeckhaut I, Lavitra T (2021) First evaluation of coral recruitment in Madagascar. *West Indian Ocean J Mar Sci* 20:47–62. <https://doi.org/10.4314/wiojms.v20i1.5>
- Tomascik T, Van Woelk R, Mah AJ (1996) Rapid coral colonization of a recent lava flow following a volcanic eruption, Banda Islands, Indonesia. *Coral Reefs* 15:169–175. <https://doi.org/10.1007/BF01145887>
- Tourrand C, Naim O, Bigot L, Cadet C, Cauvin B, Semple S, Montaggioni LF, Chabanet P, Bruggemann H (2013) Fringing Reefs of Reunion Island and Eutrophication Effects: PART 1: Long-Term Monitoring of Two Shallow Coral Reef Communities. *Atoll Res Bull* 596:1–35. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.596>
- Troadec R (1991) Courantologie et sédimentologie des baies de Saint-Paul et de La Possession à l'île de La Réunion. Université d'Aix-Marseille II.
- Troadec R, Montaggioni L (1980) Sédimentologie de la frange littorale de la Baie de La Possession I. Définition de l'état initial, rapport ronéoté du Centre Universitaire de La Réunion, 9 p.
- Turner JA, Babcock RC, Hovey R, Kendrick GA (2017) Deep thinking: A systematic review of mesophotic coral ecosystems. *ICES J Mar Sci* 74:2309–2320. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx085>
- Turner JA, Thomson DP, Cresswell AK, Trapon M, Babcock RC (2018) Depth-related patterns in coral recruitment across a shallow to mesophotic gradient. *Coral Reefs* 37:711–722. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-1696-8>
- Turquet J, Garnier R, Quod J.P, Bigot L, Moyne-Picard M, Naim O, Cauvin B (2003) Réponse au phénomène de blanchissement corallien observé en 2003 à La Réunion. Rapport pour le compte de la DIREN Réunion. 35p
- Turquet J, Mirault E, Conand C, Coannd F, Rard M, Cambert H, Quod JP (2001) Réponse au phénomène de blanchissement corallien observé en mars-avril 2001 à La Réunion. Rapport pour le compte du Parc Marin de La Réunion. 35p.
- Urbina-Barreto I, Chiroleu F, Pinel R, Fréchon L, Mahamadaly V, Elise S, Kulbicki M, Quod JP, Dutrieux E, Garnier R, Bruggemann JH, PeninL, Adjeroud M (2021b) Quantifying the shelter capacity of coral reefs using photogrammetric 3D modeling: From colonies to reefscapes. *Ecol Indic* 121:107151. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107151>
- Urbina-Barreto I, Elise S, Guilhaumon F, Bruggemann JH, Pinel R, Kulbicki M, Mou-Tham G, Mahamadaly V, Facon M, Bureau S, Peignon C, Dutrieux E, Garnier R, Penin L, Adjeroud M (2022) Underwater photogrammetry reveals new links between coral reefscape traits and fishes that ensure key functions. *Ecosphere* 13(2):e3934. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3934>
- Urbina-Barreto I, Garnier R, Elise S, Pinel R, Dumas P, Mahamadaly V, Facon M, Bureau S, Peignon C, Quod JP, Dutrieux E, Penin L, Adjeroud M (2021a) Which Method for Which Purpose? A Comparison of Line Intercept Transect and Underwater Photogrammetry Methods for Coral Reef Surveys. *Front Mar Sci* 8:636902. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.636902>
- van der Ven RM, Flot JF, Buitrago-López C, Kochzius M (2021) Population genetics of the brooding coral *Seriatopora hystrix* reveals patterns of strong genetic differentiation in the Western Indian Ocean. *Heredity*, 126:351–365. <https://doi.org/10.1038/s41437-020-00379-5>
- van der Ven RM, Heynderickx H, Kochzius M (2021) Differences in genetic diversity and divergence between brooding and broadcast spawning corals across two spatial scales in the Coral Triangle region. *Mar Biol* 168:17. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03813-8>

- van der Ven RM, Triest L, De Ryck DJR, Mwaura JM, Mohammed MS, Kochzius M (2016) Population genetic structure of the stony coral *Acropora tenuis* shows high but variable connectivity in East Africa. *J Biogeogr* 43:510–519. <https://doi.org/10.1111/jbi.12643>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- van Oppen MJH, Bongaerts P, Underwood JN, Peplow LM, Cooper TF (2011) The role of deep reefs in shallow reef recovery: An assessment of vertical connectivity in a brooding coral from west and east Australia. *Mol Ecol* 20:1647–1660. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05050.x>
- Veglia AJ, Hammerman NM, Rivera Rosaly CR, Lucas MQ, Galindo Estronza A, Corgosinho PH, Schizas NV (2019) Characterizing population structure of coral-associated fauna from mesophotic and shallow habitats in the Caribbean. *J Mar Biol Assoc UK* 99:619–629. <https://doi.org/10.1017/S0025315418000413>
- Venegas RM, Oliver T, Liu G, Heron SF, Clark SJ, Pomeroy N, Young C, Eakin CM, Brainard E (2019) The Rarity of Depth Refugia from Coral Bleaching Heat Stress in the Western and Central Pacific Islands. *Sci Rep* 9:19710. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56232-1>
- Vermeij MJA, Sandin SA (2008) Density-dependent settlement and mortality structure the earliest life phases of a coral population. *Ecology* 89:1994–2004. <https://doi.org/10.1890/07-1296.1>
- Veron J, Stafford-Smith M, Turak E, DeVantier L (2019) Corals of the World.
- Vize PD (2006) Deepwater broadcast spawning by *Montastraea cavernosa*, *Montastraea franksi*, and *Diploria strigosa* at the Flower Garden Banks, Gulf of Mexico. *Coral Reefs* 25:169–171. <https://doi.org/10.1007/s00338-005-0082-5>
- Vogt-Vincent NS, Burt AJ, van der Ven RM, Johnson HL (2024) Coral reef potential connectivity in the southwest Indian Ocean. *Coral Reefs* 43:1037–1051. <https://doi.org/10.1007/s00338-024-02521-9>
- Waheed Z, Benzoni F, van der Meij SET, Terraneo TI, Hoeksema BW (2015) Scleractinian corals (Fungiidae, Agariciidae and Euphylliidae) of Pulau Layang-Layang, Spratly Islands, with a note on *Pavona maldivensis* (Gardiner, 1905). *Zookeys* 517:1–37. <https://doi.org/10.3897/zookeys.517.9308>
- Wakwella A, Mumby PJ, Roff G (2020) Sedimentation and overfishing drive changes in early succession and coral recruitment: Local impacts drive coral reef recovery. *Proc R Soc B* 287:20202575. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2575>
- Wall M, Puthim L, Schmidt GM, Jantzen C, Khokiattiwong S, Richter C (2015) Large-amplitude internal waves benefit corals during thermal stress. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282(1799): 20140650. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0650>
- Waller RG, Goode S, Tracey D, Johnstone J, Mercier A (2023) A review of current knowledge on reproductive and larval processes of deep-sea corals. *Mar Biol* 170(5), 58. <https://doi.org/10.1007/s00227-023-04182-8>
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analyses of population structure. *Evolution*, 38, 1358-1370.
- White KN, Weinstein DK, Ohara T, Denis V, Montenegro J, Reimer JD (2017) Shifting communities after typhoon damage on an upper mesophotic reef in Okinawa, Japan. *PeerJ*. 1–15. <https://doi.org/10.7717/peerj.3573>
- Wickham H (2016) Programming with ggplot2. ggplot2. Use R!. Springer, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>

- Wilson SK, Graham NAJ, Polunin NVC (2007) Appraisal of visual assessments of habitat complexity and benthic composition on coral reefs. *Mar Biol* 151:1069–1076. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0538-3>
- Wilson SK, Graham NA, Pratchett MS, Jones GP, Polunin NV (2006) Multiple disturbances and the global degradation of coral reefs: are reef fishes at risk or resilient? *Glob Change Biol* 12(11): 2220–2234.
- Wilson JR, Harrison PL (1998) Settlement-competency periods of larvae of three species of scleractinian corals. *Mar Biol* 131:339–345. <https://doi.org/10.1007/s002270050327>
- Wright RM, Beaman RJ, Daniell J, Bridge TCL, Pall J, Webster JM (2023) Benthic communities of the lower mesophotic zone on One Tree shelf edge, southern Great Barrier Reef, Australia. *Mar Freshw Res* 74:1178–1192. <https://doi.org/10.1071/MF23050>
- Wyatt ASJ. et al. (2020) Heat accumulation on coral reefs mitigated by internal waves. *Nature Geoscience* 13(1): 28–34. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0486-4>.
- Zapata FA, Gaston KJ, Chown SL (2003) Mid-domain models of species richness gradients: assumptions, methods and evidence. *Journal of Animal Ecology* 72(4), 677–690. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00741.x>
- Zubia M, De Clerck O, Leliaert F, Payri C, Mattio L, Vieira C, Cambert H, Quod JP, Loiseau N, Golubic S, Lin SM, Liu SL, Pinault M (2018) Diversity and assemblage structure of tropical marine flora on lava flows of different ages. *Aquat Bot* 144:20–30. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.10.005>
- Zvuloni A, van Woesik R, Loya Y (2010) Diversity Partitioning of Stony Corals Across Multiple Spatial Scales Around Zanzibar Island, Tanzania. *PLoS ONE* 5(3): e9941. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009941>
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev A, Smith GM (2009). Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. In *Statistics for Biology and Health*. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>

Annexe 1



Interesting Images

Unexplored Refugia with High Cover of Scleractinian *Leptoseris* spp. and Hydrocorals *Stylaster flabelliformis* at Lower Mesophotic Depths (75–100 m) on Lava Flows at Reunion Island (Southwestern Indian Ocean)

Ludovic Hoarau ^{1,2,3,*}, H  lo  se Rouz   ^{3,4,5},   milie Boissin ^{3,4,5}, Nicole Gravier-Bonnet ^{5,6}, Patrick Plantard ⁵, Camille Loisil ⁵, Lionel Bigot ^{1,3}, Pascale Chabanet ^{1,3}, Priscille Labarr  re ², Lucie Penin ^{1,3}, Mehdi Adj  rou ^{1,3} and Thierry Mulochau ^{6,7}



Citation: Hoarau, L.; Rouz  , H.; Boissin,   .; Gravier-Bonnet, N.; Plantard, P.; Loisil, C.; Bigot, L.; Chabanet, P.; Labarr  re, P.; Penin, L.; et al. Unexplored Refugia with High Cover of Scleractinian *Leptoseris* spp. and Hydrocorals *Stylaster flabelliformis* at Lower Mesophotic Depths (75–100 m) on Lava Flows at Reunion Island (Southwestern Indian Ocean). *Diversity* **2021**, *13*, 141. <https://doi.org/10.3390/d13040141>

Academic Editors: Bert W. Hoeksema, Hudson T  rcio Pinheiro and Gal Eyal

Received: 27 February 2021

Accepted: 22 March 2021

Published: 25 March 2021

Publisher’s Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Copyright:    2021 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

- ¹ UMR ENTROPIE, Universit   de La R  union, IRD, CNRS, IFREMER, UNC, 97744 Saint Denis CEDEX 9, La R  union, France; lionel.bigot@univ-reunion.fr (L.B.); pascale.chabanet@ird.fr (P.C.); lucie.penin@univ-reunion.fr (L.P.); mehdi.ajeroud@ird.fr (M.A.)
- ² GPMDLR, 2 rue Evariste De Parry, 97420 Le Port, La R  union, France; priscille.labarr  re@reunion.port.fr
- ³ Laboratoire d’Excellence “CORAIL”, 52 Avenue Paul Alduy, 66860 Perpignan, France; heloise.rouze@gmail.com (H.R.); eboissin@gmail.com (  .B.)
- ⁴ PSL Universit   Paris, CNRS-EPHE-UPVD, CRILOBE USR3278, 66860 Perpignan, France
- ⁵ Poisson Lune, 4 rue Benjamin Hoarau, 97430 Le Tampon, La R  union, France; nickygravier@yahoo.fr (N.G.-B.); poissonlune974@gmail.com (P.P.); camille.loisil@gmail.com (C.L.)
- ⁶ Vie O  ane, 6, avenue d’Aquitaine, 97427   tang-Sal  , La R  union, France; biorecif@gmail.com
- ⁷ BIORECIF, 3 ter rue de l’Albatros, 97434 Saint-Paul, La R  union, France
- * Correspondence: ludovic-remy.hoarau@univ-reunion.fr or ludovic.remy.hoarau@gmail.com

Keywords: mesophotic coral ecosystem (MCEs); Reunion Island; lower mesophotic zone; scleractinian; hydrocoral; refugia; biodiversity; Southwestern Indian Ocean

Despite increased attention over the last decade on Mesophotic Coral Ecosystems (MCEs) [1–4], the lower mesophotic zone (60–150 m depth) characterized by low light levels, though still sufficient for coral growth and from which distinct benthic communities occur [4], remains poorly studied. MCEs are particularly understudied at Reunion Island and more broadly in the southwestern Indian Ocean where currently a limited number of studies document the benthic communities at these depths. However, a recent study highlighted the overlooked diversity in the southwestern Indian Ocean with the report of a new record of the scleractinian coral *Leptoseris troglodyta* (65–90 m) in caves of Mayotte [5]. In addition, studies on some complex mesophotic habitats occurring on lava flows (e.g., structure, environmental conditions) are still missing for a complete understanding of MCEs’ biodiversity [6]. In Reunion Island where a frequent volcanic activity is recorded at the southeastern part of the island, both species diversity and composition of coral assemblages on lava flows at shallow depths (0–30 m depth) are distinct from typical coral reef sites located on the western and southern coast of Reunion Island [7].

Combined with recent scientific programs and citizen science actions (e.g., Poisson Lune Association) aiming to explore and assess the biodiversity of MCEs in Reunion Island, the lower mesophotic zone was recently investigated across the island coasts (seven sites from the North-West to the South-East) using closed circuit rebreather (CCR) diving. Two dives with two CCR trimix tech divers equipped with cameras were conducted in September 2020 at Sainte-Rose (21  09’33’’ S, 55  50’10’’ E), on the southeastern leeward coast of the island. Two dive stations ~300 m apart from each other were investigated at depths 75–85 m and 90–100 m on a basaltic substrate, located nearby underwater lava flows from the eruptive event of 1977. Benthic assemblages were filmed (Supplementary Video S1), some specimens were collected for species identification, and fishes were filmed and photographed during ~15–20-min dives (total bottom time).

A mesophotic coral community consisting of significant coral cover and abundance of zooxanthellate scleractinian corals and azooxanthellate hydrocorals was discovered (Figure 1). The dominant benthic assemblage includes encrusting, foliaceous, and thin plate corals of the genus *Leptoseris* (Agariciidae) extending horizontally and of calcareous branching hydroids, commonly named lace corals (Stylasteriidae), belonging to *Stylaster flabelliformis* (Lamarck, 1816) erected vertically. Encrusting sponges, crustose coralline, macro and turf algae filled the rest of the available substrate space (Figure 1b–f). *Leptoseris* and *Stylaster* colonies were both abundant and densely aggregated with a visually estimated cover reaching up to ~70–90% and ~10–20%, respectively. *Leptoseris* spp. formed horizontal large dark brown plates and tiers (>40 cm in diameter) while the white-pink fan-shaped *Stylaster* grows vertically in one plane above substrate crests (up to 60 cm tall), between *Leptoseris* plates and mostly perpendicularly to the main current direction (Figure 1c,d). Most corals were alive although some parts of some colonies of *Stylaster* were dead with their skeleton colonized with algae, sponges, and other hydroids (Figure 2a). The extent of this mesophotic benthic formation composed with *Leptoseris* spp. and *Stylaster flabelliformis* is estimated to be over 15,000 m².

Our surveys with collected specimens revealed an extension of vertical range distribution of several coral species at Reunion Island with new maximum depth records (comparison with review in [8]). New depth records for *Leptoseris hawaiiensis* Vaughan, 1907 and *Leptoseris scabra* Vaughan, 1907 are reported for Reunion Island at 75–100 m depths, corals that were previously reported locally at 60 m and 70 m depths, respectively. According to Boschma [9], who studied previous literature and provided a precise description of *S. flabelliformis* while revising the collections of the Muséum National d'Histoire Naturel MNHN, *S. flabelliformis* is recorded from the Mascarene Islands of Mauritius and Reunion Island. Apart from the specimens collected in Mauritius and initially described by Lamarck (1816), the only others identified with certainty are those collected in Reunion Island at 292 m depth. The specimens were described with more details by Milne Edwards and Haime [10]. No more specimens were reported then in the scientific literature though *Stylaster* were documented during ROV surveys conducted between 100 and 400 m depths on the volcanic slopes of Reunion Island in 2009 [11]. Therefore, the colonies of *S. flabelliformis* collected at 95 m depth during the CCR dives are the first new specimens studied since the nineteenth century.

Zooxanthellate scleractinian corals are rarely found at dense aggregations at the lowest mesophotic depths. However, on rare occasions, the coral cover may be high at these depths. For instance, dense fields of up to 100% cover of *Agaricia* colonies were observed at 70–85 m depth at Curaçao [12] or a high cover of *Leptoseris* communities at Hawaiian Islands at 70–90 m depth [13,14], and a mixture of corals, *Leptoseris*, *Pachyseris*, and *Montipora*, on Myrmidon Reef (Great Barrier Reef) at 60 m depth [15]. Deep-water corals on young geological and prehistoric lava flows in Hawaii may also present large numbers and sizes of Coralliidae colonies [6]. This is the first documented record of such original benthic community composition with a high cover and size of both *Leptoseris* and *Stylaster* colonies on mesophotic lava flows. For *S. flabelliformis*, the spatial aggregation may be explained by its reproductive cycle and settlement pattern as it is a gonochoristic brooding species whose planula larvae are able to settle as soon as they leave the mother colony. The settlement of stylasterid larvae occurs on the available space, sheltered between and below the horizontal plates of *Leptoseris* or in small cavities of the bottom, as attested by the presence of small colonies (shown in Figure 1e,f). The presence of short-lived and non-dispersive larvae in their life cycle explains the high regional endemism and limited distribution of stylasterid species worldwide as well as at the regional scale [16,17]. High densities of stylasterids providing structure-forming components as described herein were found in deep waters in the Straits of Florida and North Alaska, USA [18].

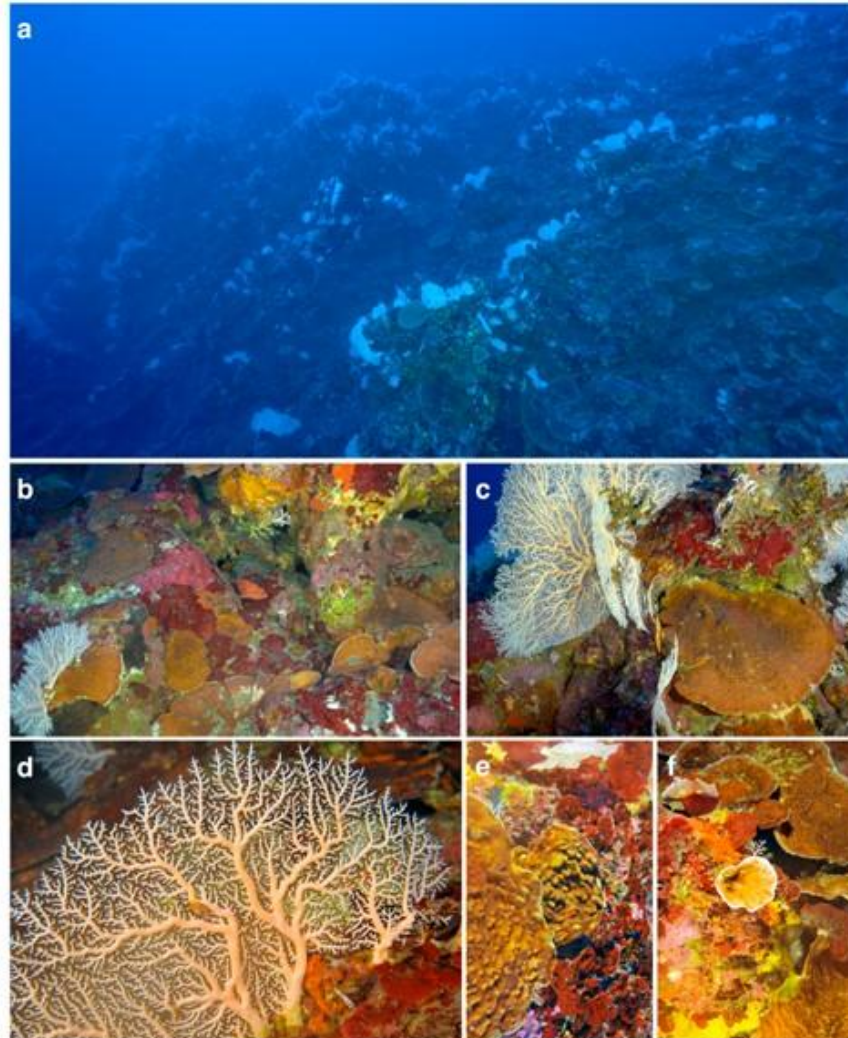


Figure 1. Benthic community on lava flow at 83–95 m depth on the leeward eastern coast of Reunion Island (Sainte-Rose) composed of dense aggregations of tall lace corals *Stylaster flabelliformis* and large zooxanthellate scleractinian corals *Leptoseris* spp. (a) Overall Mesophotic Coral Ecosystem (MCE) overview on the lava flow steep slope extending down to 100 m depth (*Stylaster* colonies in white). Close-up views of large plates of (b) *Leptoseris* spp. and (c) *S. flabelliformis* above a large plate and encrusting colonies of *Leptoseris* sp. along with sponges, crustose coralline, and turf and macro-algae. (d) Colony close-up view of *S. flabelliformis*. (e,f) The diversity of *Leptoseris* spp. composed with thin plates, encrusting, vases, and tiered colonies.

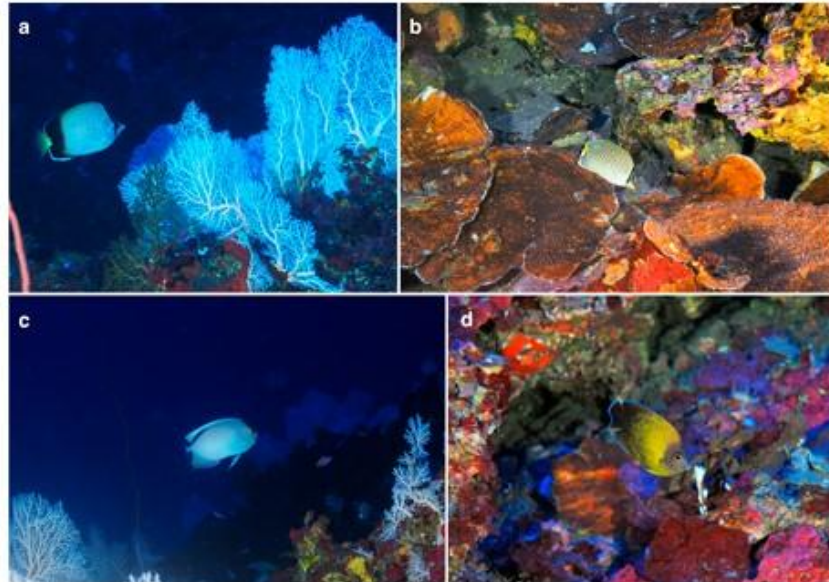


Figure 2. Some of the fishes associated to *Leptoseris* spp. and *S. flabelliformis*. (a) *Chaetodon dolosus*, (b) *C. guttatissimus*, (c) *Genicanthus caudovittatus* ♀ with *Pseudanthias evansi* in the background, and (d) a rare endemic species angelfish species *Apolemichthys guezei*.

Such mesophotic coral assemblages on lava flow of Sainte-Rose constitutes a tridimensional complex structuring habitat providing shelter for benthic invertebrates and fish fauna. The numerous fish species observed in this mesophotic coral assemblage belong to (i) depth-generalist species (0 to >60 m depth) common in the western Indian Ocean (e.g., *Chaetodon dolosus* Ahl, 1923 (Figure 2a)), (ii) Indo-Pacific species previously known with a more limited vertical distribution (e.g., *Chaetodon guttatissimus* Bennett, 1832 described until 0–25 m depth; *Genicanthus caudovittatus* (Günther, 1860) at 15–70 m depth in the western Indian Ocean; *Pseudanthias evansi*, (Smith, 1954) at 4–40 m depth in the Indian Ocean (Figure 2b,c)), and (iii) rare and endemic species from Reunion Island at depths of 60–80 m [19] to 90 m [20] (e.g., *Apolemichthys guezei* (Randall and Maugé, 1978) photographed at 95 m depth (Figure 2d)). These findings support a high potential of deep refugia for fish and invertebrates provided by the coral assemblage and highlight the distinctness of MCEs [1–4] that constitute relevant habitats for an underestimated number of species.

Our observations are preliminary results from scientific programs aimed at studying biodiversity, structure, and functioning of Reunion Island MCEs. More surveys should be conducted in the lower mesophotic zone as increasing sampling efforts would rapidly improve our knowledge on the ecology of species (i.e., their vertical distribution and habitats) and thus better determine their status for conservation. Given the limited number of CCR dives and time spent at lower mesophotic depths, original information regarding diversity and community structure of Reunion Island mesophotic corals and fishes were collected here through videos and photos, improving our understanding on these distinct ecosystems [3,4]. At the moment, no protection measures specifically target the lower depths of MCEs around Reunion Island. Adequate conservation tools should be implemented to protect these unique and fragile habitats as a mean to protect their structural complexity and associated underexplored biodiversity.

Supplementary Materials: The following is available online at <https://www.mdpi.com/1424-2818/13/4/141/s1>, Video S1: Video footage of coral communities on a steep slope lava flow at 85 m depth, Sainte-Rose, Reunion Island.

Author Contributions: Conceptualization and supervision, L.H., É.B., T.M., and M.A.; methodology, L.H.; validation, L.P., P.C., and M.A.; formal analysis, L.H., H.R., and É.B.; investigation, L.H., É.B., H.R., N.G.-B., C.L., P.P., and T.M.; writing—original draft preparation, L.H., H.R., É.B., and N.G.-B.; writing—review and editing, L.H., H.R., É.B., N.G.-B., L.B., L.P., P.C., and M.A.; project administration, T.M., P.L., L.P., and M.A.; funding acquisition, É.B., L.P., T.M., P.C., and M.A. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This research was conducted under the PhD fellowship CIFRE ANRT N° 2020/0283—Funding for mesophotic depth exploration was obtained through a BEST grant (project MesoRun) and Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN) grant (project HydMeR) and was supported by both associations Vie Océane and Poisson Lune.

Institutional Review Board Statement: Not applicable.

Informed Consent Statement: Not applicable.

Acknowledgments: We thank Jean-Claude Martigné, Léo Broudic, Florence Trentin, and Daniel Boyer for providing us technical assistance and facilities on the field. We are very grateful to Lara Ainley for her valuable revision of the English and Michel Pichon for providing insights in coral identification. We also thank the three anonymous reviewers for their constructive comments.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript, or in the decision to publish the results.

References

- Pyle, R.L.; Copus, J.M. Mesophotic coral ecosystems: Introduction and overview. In *Mesophotic Coral Ecosystems*; Loya, Y., Puglise, K.A., Bridge, T.C.L., Eds.; Springer: Cham, Switzerland, 2019; pp. 3–27.
- Hinderstein, L.M.; Marr, J.C.; Martinez, F.A.; Dowgiallo, M.J.; Puglise, K.A.; Pyle, R.L.; Zawada, D.G.; Appeldoorn, R. Theme section on “Mesophotic coral ecosystems: Characterization, ecology, and management”. *Coral Reefs* **2010**, *29*, 247–251. [\[CrossRef\]](#)
- Rocha, L.A.; Pinheiro, H.T.; Shepherd, B.; Papastamatiou, Y.P.; Luiz, O.J.; Pyle, R.L.; Bongaerts, P. Mesophotic coral ecosystems are threatened and ecologically distinct from shallow water reefs. *Science* **2018**, *361*, 281–284. [\[CrossRef\]](#)
- Lesser, M.P.; Slattery, M.; Laverick, J.H.; Macartney, K.J.; Bridge, T.C. Global community breaks at 60 m on mesophotic coral reefs. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **2019**, *28*, 1403–1416. [\[CrossRef\]](#)
- Pichon, M.; Rouzé, H.; Barathieu, G.; Konieczny, O.; Adjeroud, M.; Thomassin, B. Extension of the known distribution of the scleractinian coral *Leptoseris troglodyta* to the southwestern Indian Ocean: New record from mesophotic submarine caves in Mayotte. *Bull. Mar. Sci.* **2020**, *96*, 783–784. [\[CrossRef\]](#)
- Putts, M.R.; Parrish, F.A.; Trusdell, F.A.; Kahng, S.E. Structure and development of Hawaiian deep-water coral communities on Mauna Loa lava flows. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **2019**, *630*, 69–82. [\[CrossRef\]](#)
- Jouval, F.; Bigot, L.; Bureau, S.; Quod, J.-P.; Penin, L.; Adjeroud, M. Diversity, structure and demography of coral assemblages on underwater lava flows of different ages at Reunion Island and implications for ecological succession hypotheses. *Sci. Rep.* **2020**, *10*, 20821. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
- Muir, P.R.; Pichon, M. Biodiversity of Reef Building Scleractinian Corals. In *Mesophotic Coral Ecosystems*; Loya, Y., Puglise, K.A., Bridge, T.C.L., Eds.; Springer: Cham, Switzerland, 2019; pp. 589–620.
- Boschma, H. Stylasterina in the collection of the Paris Museum III. *Stylaster flabelliformis* (Lamarck). *Zool. Med. Leiden* **1957**, *35*, 261–282.
- Milne Edwards, H.; Haime, J. Recherche sur les Polypiers. Mém. 5. Monographie des Oculinides. *Ann. Sci. Nat. Zool.* **1850**, *13*, 63–110.
- Durville, P.; Mulochau, T.; Alayse, J.P.; Barrère, A.; Bigot, L.; Troadec, R. Exploration sous-marine à l’aide d’un engin de type R.O.V. sur les reliefs profonds de l’île de La Réunion expédition Abysses. *Rev. Ecol. (La Terre La Vie)* **2009**, *64*, 293–304.
- Hoeksema, B.W.; Bongaerts, P.; Baldwin, C.C. High coral cover at lower mesophotic depths: A dense *Agaricia* community at the leeward side of Curaçao, Dutch Caribbean. *Mar. Biodivers.* **2017**, *47*, 67–70. [\[CrossRef\]](#)
- Pochon, X.; Forsman, Z.H.; Spalding, H.L.; Padilla-Gamiño, J.L.; Smith, C.M.; Gates, R.D. Depth specialization in mesophotic corals (*Leptoseris* spp.) and associated algal symbionts in Hawai’i. *R. Soc. Open Sci.* **2015**, *2*, 140351. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
- Pyle, R.L.; Boland, R.; Bolick, H.; Bowen, B.W.; Bradley, C.J.; Kane, C.; Kosaki, R.K.; Langston, R.; Longenecker, K.; Montgomery, A.; et al. A comprehensive investigation of mesophotic coral ecosystems in the Hawaiian Archipelago. *PeerJ* **2016**, *4*, e2475. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)

15. Bongaerts, P.; Muir, P.; Englebert, N.; Bridge, T.C.L.; Hoegh-Guldberg, O. Cyclone damage at mesophotic depths on Myrmidon Reef (GBR). *Coral Reefs* **2013**, *32*, 935. [[CrossRef](#)]
16. Ostarello, G.L. Natural history of the hydrocoral *Allopora californica* Verrill (1866). *Biol. Bull.* **1973**, *145*, 548–564. [[CrossRef](#)]
17. Cairns, S.D. Global Diversity of the Stylasteridae (Cnidaria: Hydrozoa: Athecatae). *PLoS ONE* **2011**, *6*, e21670.
18. Hourigan, T.F.; Lumsden, S.E.; Dorr, G.; Bruckner, A.W.; Brooke, S.; Stone, R.P. Deep Coral Ecosystems of the United States: Introduction and National Overview. In *The State of Deep Coral Ecosystems in the United States*; Lumsden, S.E., Hourigan, T.F., Bruckner, A.W., Dorr, G., Eds.; NOAA Technical Memorandum CRCP-3: Silver Spring, MD, USA, 2007; pp. 1–64.
19. Allen, G.R. *Butterfly and Angelfishes of the World*, 3rd ed.; Mergus Publishers: Melle, Germany, 1985; p. 254.
20. Tea, Y.-K.; Plantard, P.; Greene, B.D. Notes on fishes of the mesophotic reefs of Réunion Island. *J. Ocean Sci. Found.* **2020**, *35*, 1–7.

Annexe 2

Marine Biodiversity (2022) 52:38
https://doi.org/10.1007/s12526-022-01274-4

SENCKENBERG

SHORT COMMUNICATION



Diving into the lower mesophotic coral ecosystems (65–93 m depth) of Reunion Island (Southwestern Indian Ocean) sheds light on the hidden diversity of hydroids (Cnidaria, Hydrozoa)

Nicole Gravier-Bonnet^{1,2} · Émilie Boissin^{1,3,4} · Ludovic Hoarau^{5,6} · Patrick Plantard¹ · Camille Loisl¹ · David Ory⁵ · Thierry Mulochau⁷ · Pascale Chabanet^{4,5} · Mehdi Adjeroud^{3,4,5} · Chloé Bourmaud^{4,5} · Héloïse Rouzé^{1,8}

Received: 11 January 2022 / Revised: 23 March 2022 / Accepted: 25 March 2022

© The Author(s), under exclusive licence to Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung 2022

Abstract

This study explored the unknown biodiversity of mesophotic coral ecosystems (MCEs) in Reunion Island, located in the Southwestern Indian Ocean. MCEs are still largely unexplored whereas they are assumed to shelter a rich and unique biodiversity. As they might likely serve as a source for recolonization after disturbances in shallower reefs, their study is urgently needed. This work focused on an understudied large group of structural and functional ecological importance in reef benthic communities, the hydroids. Performing only 8 deep dives with closed-circuit rebreathers, we recorded 74 species between 65 and 93 m among which 11 species and 3 genera are likely new to science. Furthermore, the explorations made in contrasted geographical zones around the island suggest particular eco-physiological traits for some species: specialized vs. widely tolerant. This preliminary report only shows the tip of the iceberg and opens an avenue for exploration and understanding of such extraordinary biodiversity at such depths.

Keywords Hydrozoan · Tropical · Low-light environment · Species discovery · Citizen science · Deep dives

Introduction

In recent years, mesophotic coral ecosystems (MCEs) have been a growing topic of interest. These mostly unexplored habitats, located between 30 and 150 m depth, shelter a rich and unique biodiversity. Characterized as a reservoir of biodiversity, MCEs might also likely serve as a source for recolonization after disturbances in shallower reefs (Hughes and Tanner 2000; Lesser et al. 2009; Loya et al. 2016). The

Deep Reef Refugia Hypothesis (DRRH; Bongaerts et al. 2010) has been validated (e.g., Giraldo-Ospina et al. 2020; Goodbody-Gringley et al. 2021; Sturm et al. 2021) or refuted (e.g., Bongaerts et al. 2017; Frade et al. 2018; Medeiros et al. 2021) depending on the regions, scales, habitats and/or targeted species, with a specific focus on some iconic taxa such as scleractinian corals or fishes. To date, our knowledge on MCE biodiversity and functioning is still poor, and important gaps exist for some functional groups and some

Communicated by D. Maggioni

✉ Nicole Gravier-Bonnet
nickygravier@yahoo.fr

✉ Émilie Boissin
emilie.boissin@univ-perp.fr

✉ Héloïse Rouzé
heloise.rouze@gmail.com

¹ Association Poisson Lune, Le Tampon, La Réunion, France

² Association Vie Océane, Etang-Salé, La Réunion, France

³ PSL Research University, UAR3278 CRILOBE - CNRS-EPHE-UPVD, Perpignan, France

⁴ Laboratoire d'Excellence CORAIL, Papetoai, Moorea, French Polynesia

⁵ UMR ENTROPIE - IRD, Université de La Réunion, CNRS, IFREMER, Université de Nouvelle-Calédonie, Perpignan and Saint-Denis de La Réunion, France

⁶ Grand Port Maritime De La Réunion, Le Port, La Réunion, France

⁷ BIORECIF, La Saline, La Réunion, France

⁸ University of Guam Marine Laboratory, Mangilao, GU 96923, USA

Published online: 19 July 2022

Springer

geographic areas (Pyle and Copus 2019). Noticeably, even for the Great Barrier Reef, where the shallow reefs have been extensively studied, the MCEs are understudied and underexplored (Eyal et al. 2021).

Hydroids, a large group of structural and functional ecological importance in reef benthic communities (Boero 1984; Gili and Hughes 1995) are generally overlooked compared to other taxa. The literature is largely dominated by studies in shallow water habitats of temperate (Bouillon et al. 2004), cold (e.g. Cornelius 1995), tropical (Di Camillo et al. 2008) and sub-tropical areas (Bourmaud et al. 2013; Pica et al. 2017). Mesophotic and deep hydroids have been studied only rarely during oceanographic cruises of the eighteenth century, such as the Challenger and Albatross expeditions, but also more recently (Watson and Vervoort 2001; Henry et al. 2008), providing specimens often damaged and dead, collected using dredges, swabs or nets. Therefore, barely no information is available for tropical mesophotic hydroid fauna, although scattered data on few species can be found in the literature (see Boissin et al. 2021; Hoarau et al. 2021). Overall, studies on bathymetric distributions of hydroids have mainly been focused on Atlantic areas (Altuna 2008; Fernandez and Marques 2018) and data for the Indo-Pacific is scarce (Kahng et al. 2010).

In situ investigations of the marine fauna in MCEs started recently, in the middle of the 20th century, as a result of the development of technologies allowing man to take pictures of organisms alive and collect specimens with care by the way of underwater engines guided either from a boat or man operated during dives. Even more recently, the growing use of diving with closed-circuit rebreathers (CCRs) allowed trained divers to reach deeper locations than they could with usual scuba-diving. This method offered the opportunity of accurate and specific sampling, led to unexpected scientific discoveries, and permitted to perform new hydroid studies (Cerrano et al. 2015; Di Camillo et al. 2017).

Hydroids are characterized by various ecological and biological traits, among which calcareous or chitinous structures providing 2D and 3D habitats and nurseries to other species, acting therefore as ecosystem engineers (Di Camillo et al. 2013, 2017; Hoarau et al. 2021) and demonstrating intimate interactions with other benthic organisms (e.g., Ristedt and Schuhmacher 1985; Puce et al. 2005, 2007, 2008; Montano et al. 2013; Seveso et al. 2016). Noticeably, hydroids belonging to the order Anthoathecata are described with symbiotic partnerships with scleractinian corals and octocorals (Bo et al. 2011; Montano et al. 2015a, b; Maggioni et al. 2020).

In the Southwestern Indian Ocean (SWIO), the hydroid diversity from shallow waters has been scrutinized for the past 50 years, and approximately 250 species have been reported (Gravier 1970; Gravier-Bonnet 1992, 1998; Bourmaud et al. 2005; Gravier-Bonnet and Bourmaud 2006 and unpublished data). Yet, recent genetic studies highlighted the large

underestimation of biodiversity in this taxonomic group by ~30% (Boissin et al. 2018), revealing numerous cryptic species (Postaire et al. 2016). Currently, this extensive effort on hydroids from shallow coral reef ecosystems in the SWIO represents a rare worldwide reference. However, as knowledge on MCEs in the SWIO is dramatically scarce, a comprehensive picture of hydroid biodiversity from the region is still not achievable.

In such a context, investigations on these poorly known communities of mesophotic hydroids are needed. The dataset presented in this study provides a preliminary inventory of biodiversity from the MCEs between 65 and 93 m depth at Reunion Island, in the SWIO. More particularly, this study reports the first dataset dedicated to the hydrozoan group in the mesophotic zone from various habitats, obtained with divers using CCRs allowing, for the first time, sampling of hydroids by hands at mesophotic depths. It provided new information on (i) hydroid diversity living in coral reef ecosystems and (ii) the spatial structure of communities around Reunion Island based on species occurrence. The ultimate goal was to contribute to the knowledge of an overlooked benthic group in a poorly studied zone at such depths.

Material and methods

We performed the study at 8 sites located from the Northwest to the Southeast coasts of Reunion Island, which offered contrasted environments. The three main investigated zones were distant of 20–100 km and are characterized by distinct environmental conditions (Fig. 1). The first zone is located in the Central east part of the island (Sainte-Rose; sites CE1 at 82 m and CE2 and CE3 at 92 m) with an overall volcanic hard bottom covered with fine sediments due to a nearby river. The second zone is located to the Northwestern coast (Le Port; site NW1 at 65 m and Cap La Houssaye; sites NW2 at 68 m, NW3 at 82 m and NW4 at 92 m) at the limit of the fringing reef area, with bio-constructed and volcanic hard substrata and sand. The Northwestern zone hosts the majority of the mouths of the main island perennial rivers and is characterized by more turbid nearshore waters and a high level of soft sediments. Within this second zone, sites NW2, NW3, and NW4 are characterized by less turbid waters compared to site NW1 which shows an intermediary situation, due to an important sedimentation rate (Bigot et al. 2008, 2016). Finally, the third zone is located on the Centralwest coast (Saint-Leu: site CW1), within the coral reef area. The temperatures recorded by the divers' computers at these depths were in the range of 20–22° during the winter season (September) and 20–24° during the summer season (December, February). Hydrodynamism was not measured, but it was visible on videos in a lot of sites that an unidirectional current was present, and it was also evidenced by the ripple marks on sand

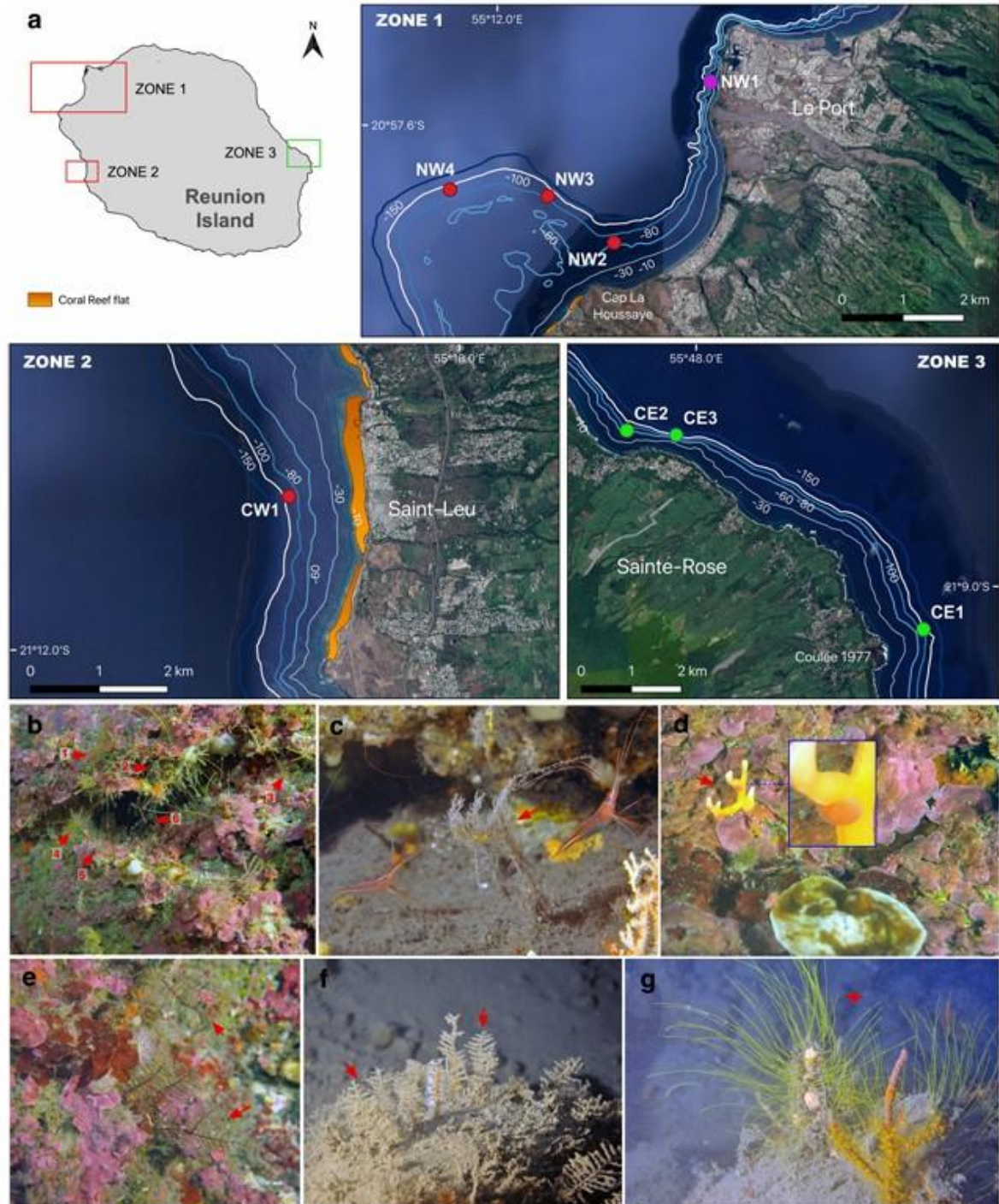


Fig. 1 Map of sampled locations of the mesophotic hydroid diversity around Reunion Island: **a** Map data: © 2022 Google Satellite (using QMS extension); **In situ** pictures of hydroids observed at different mesophotic reefs of Reunion Island (pointed by red arrows): **b–g**: **b** rich diversity at site NW3 on a small surface area (< 1 m) with 1. *Lytocarpia* sp., 2. *Halopteris* sp., 3. *Antennella balei*, 4. *Synthecium* sp., 5.

Macrorhynchia sp., and 6. *Diphasia heurteli* on *Macrorhynchia* sp.; **c** *Clytia arborescens* at site CE2; **d** stylasterid *Distichopora* undet. and its obligate symbionts *Pedicularia* gastropods at site CE1; *Zygophylax rufa* in **e** clear waters at NW3 vs. **f** turbid environments at NW1; **g** common *Antennella balei* at NW1

bottom in the surroundings. Each site was explored using closed-circuit rebreathers (CCRs) (Megalodon, Inner Space Systems) and hypoxic trimix techniques (e.g., 7% Oxygen and 70% Helium) with complete bail-out support for each of the two divers. A total of 8 dives were performed, during which divers photographed the bottom surface and sampled macro-specimens of hydroids picking up single colonies by hands, as well as different types of substrates, biotic or abiotic, on which tiny hydroids (< 1 cm) can be found. Each sample was attributed to a specific station number and to a corresponding in situ picture using annotated individual plastic bags for collection. After ~20–25 min spent at the bottom, sample bags were sent back to the surface by the means of a buoy attached to a larger bag inflated by the divers and picked up by the team on the safety boat and then stored in a container provided with ice pads until further sample treatment in the laboratory.

Hydroid identifications across contrasted geographic zones

All specimens were examined under an optical and/or compound microscope for morphological description and photographed, still alive most of the time. The specimens were kept in formalin for collection purpose, while small subsamples were placed in ethanol for further genetic barcoding studies. To reach family and generic levels of identifications, monographs have been used (Millard 1975; Calder 1988, 1991, 1997; Hirohito 1988, 1995; Bouillon et al. 2006) as well as taxonomic revisions of groups such as Capitata (Petersen 1990; Schuchert 2006) and Filifera (Schuchert 2004, 2007, 2008a, 2008b, 2009), of families such as Halopterididae (Schuchert 1997), Hebellidae (Boero et al. 1997), and of genera such as *Filellum* (Marques et al., 2011), *Halisiphonia* (Marques et al., 2006), *Hybocodon* (Rodriguez et al., 2012), this list being non exhaustive. However, the generic level was reached without confidence for specimens of the family Campanulinidae (5 species reported in this study), a family well known to give such problems, those with no reproductive structures being attributed to the genus *Campanulina*, following the recommendation of Bouillon et al. (2006). Furthermore, the species level was not reached for a number of *Halecium* species in the absence of reproductive structures. For this genus, the morphology of the colony, hydrotheca, and even male gonotheca is often not sufficient to identify specimens down to the species level as they present similar characters, thus requiring the presence of female gonotheca (Schuchert 2005). However, different species have been separated in respect of both the hydrotheca shape and the

cnidome composition (Gravier-Bonnet 1987). Similarly, identification down to the species level was not reached for the genus *Clytia* (Campanulariidae). Taxonomic difficulties remain for this family to separate genera and species because of phenotypic variations and paucity or inaccessibility of reliable descriptive characters, even in the presence of fertile specimens (Cornelius 1982; Cunha et al. 2017). Finally, for some specimens, the material collected was sterile or in too little quantity to be confidently identified and described, they were thus not included in the results. Based on our preliminary diversity database (presence-absence) across different zones, we also studied the preliminary patterns of (i) gradient of diversity around Reunion Island and (ii) predicted biological traits of some species (specialized vs. tolerant), using occurrence and community dissimilarity (Jaccard index) analyses in R software (*Vegan* package).

Results and discussion

This pilot study on the mesophotic benthic hydroid fauna from Reunion Island highlighted a remarkable diversity even on a small reef scale (< 1 m; Fig. 1b) and supports the role of MCEs as reservoirs of biodiversity. With only eight deep dives performed, we were able to gather 202 specimens including 74 species belonging to 26 families and 41 genera (Fig. 2). Among these 74 species, 33 were successfully identified down to the species level, while 11 species and 3 genera were likely new to science. The three new genera belong to the following families: Hydractinidae (Anthoathecata, Filifera), Syntheciidae (Leptothecata), and Campanulariidae (Leptothecata). Among the eleven new species, three belong to the three new genera mentioned above (Fig. 2) and eight belong to known genera: *Hybocodon* (1 Aplanulata, Tubulariidae), *Octotiar*a (1 Anthoathecata, Filifera, Pandidae), *Thecocardium* (1 Anthoathecata, Filifera, Ptilocodiidae), *Cladocarpus* (1 Leptothecata, Aglaopheniidae), *Antennella* (2 Leptothecata, Halopterididae), *Hebella* (1 Leptothecata, Hebellidae), and *Modeeria* (1 Leptothecata, Tiarannidae). These new species and genera are currently being described and genetically barcoded to allow easy comparison with mesophotic hydroid communities from other Indo-Pacific tropical locations. For the remainder of the species, identified only at the genus or the family levels or with affinities, further investigations are required. In particular, some of the species need additional material to be described, as, for example, those collected only once or sterile. Two species are reported for the first time in the Indian Ocean. *Cuspidella gigantea* Stechow, 1923 was discovered and then reported (Hirohito 1995) in Japan only,

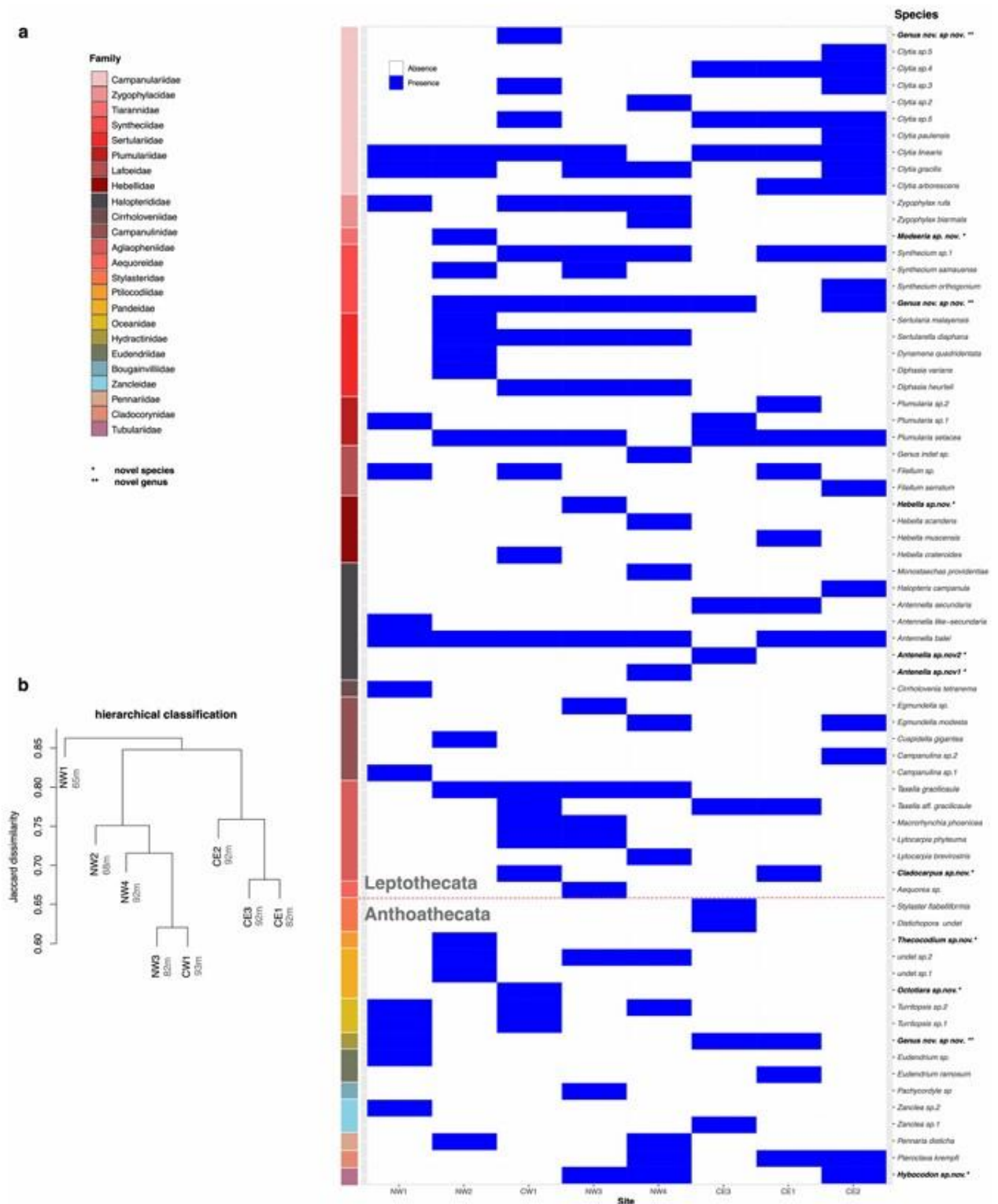


Fig. 2 **a** Graph showing the diversity of hydroid species recorded at each mesophotic site around Reunion Island based on species occurrence and **b** cluster dendrogram of the dissimilarity of communities recovered at

each site. Blue coloured and non-coloured boxes indicate presence and absence, respectively

where it was found in Sagami Bay at 27 m depth. Although being close to *Cuspidella costata* Hincks, 1868, it is recognized as a valid species for the largest size of its hydrotheca (length and width). Our specimen comes from deeper (68 m) and has a hydrotheca with a size even larger. The adult medusa of *C. costata* was identified as being *Laodicea undulata* (Forbes & Goodsir, 1853, prevailing name), but that of *C. gigantea* is still unknown. Distributed in the Western Pacific (Kirkendale and Calder 2003), *Sertularia malayensis* Billard, 1904, is new for the Indian Ocean as well (but previously collected in Reunion and Mayotte Islands, Gravier-Bonnet & Bourmaud, unpublished results).

Among the Leptothecates, the most speciose families were the Campanulariidae (10 species) and the Halopterididae (7 species) and the most speciose genera *Clytia* (9 species), *Antennella* (5 species), *Halecium* (5 species), and *Hebella* (4 species). The Anthothecate families were represented by no more than one or two genera and one or two species only. So far, only a few studies reported hydroids at mesophotic depths in tropical areas. At Kenting (Taiwan), Dai et al. (1992) reported the occurrence of the feather-like hydroids *Macrorhynchia* and *Aglaophenia* at 60 m depth. *Macrorhynchia philippina* was also reported from French Polynesia (Pichon 2019), while stylasterid species have commonly been reported from these depths in French Polynesia and the Eastern Tropical Pacific (Coco Island and Galapagos, Cairns 1991) and globally (Cairns 2011). In the Southwestern Indian Ocean, at Madagascar, Gravier-Bonnet (1979) reported *Synthecium* sp., *Antennella secundaria*, and *Plumularia wasini* at 90–140 m depth on sponges collected by dredging. Some rare extensive studies of hydroids have been performed to evaluate their biodiversity along a large depth gradient. Millard (1978) reported 120 species in both tropical and temperate areas on South African coasts at depths between 50 and 100 m. Similarly, in the Bermudas, Calder (1998) reported 36 species between 26 and 100 m depth. During the present study, we collected 74 species in only eight dives performed in three main areas, distant of 100 km maximum. However, this species richness is likely still largely underestimated as 58% of the species (43 spp) were collected only once. Additionally, a comparison with older data gathered from collections using dredges and trawls at similar depths, performed during the “Marion Dufresne” cruise n°32 (1982), showed an additional 58 species (14 Anthothecata, 44 Leptothecata, Gravier-Bonnet unpublished) from the West (La Saline) and South (St Pierre) coasts of Reunion Island. More recently, in the SWIO, calcareous hydroids (Stylasteridae and Milleporidae) have been recorded at such depths (Boissin et al. 2021; Hoarau et al. 2021). This demonstrates the highest biodiversity of hydroids in the mesophotic zone of Reunion Island compared to that already known in other areas studied in the Atlantic and in South Africa.

Today, the opportunity to have mesophotic sampling made by experimented divers using closed-circuit rebreathers enables us to control the sampling process and consider the environment of

targeted taxonomic groups, allowing predictions of some biological traits. According to the contrasted environmental conditions among zones and sites, while still preliminary, species distributions were unsurprisingly different (Fig. 2b). We observed a pattern of grouping between sites (CE1, CE2, CE3) of the East and volcanic coast and sites (NW2, NW3, NW4, CW1) of the West, reefal coast; while the Port site (NW1), loaded with particulate matters, stands apart. Noticeably, species of the Aglaopheniidae family (e.g., *Lytocarpia*) were mostly recorded within (Saint-Leu; CW1) or near (Cap La Houssaye; NW2–NW4) the coral reef zone on the West coast, characterized with less sediment load, while they were rarely recorded on the East coast of Sainte Rose (CE1–CE3) or even at the Port site (NW1). Small colonies of *Taxella* aff. *gracilicaulis* (Aglaopheniidae) represented one exception as they were also recorded at Sainte-Rose and seemed tolerant to particulate matter in suspension. Conversely, the Campanularids of genus *Clytia* were diversified in the volcanic area on the Eastern coast of the island (Fig. 1c), characterized by more turbid waters and trade wind swells (Jouval et al. 2020), while most of these species were absent from the Northwestern coast of Reunion Island. Similarly, stylasterid corals displayed a distribution on the East coast, forming refugia for a variety of sessile organisms and fishes (e.g., obligate gastropod symbionts *Pedicularia*; Fig. 1d; Cairns and Zibrowius 2013; Hoarau et al. 2021). Additionally, even on the same West coast, the dive explorations on contrasted sites highlighted the high environmental tolerance of some species such as *Zygophylax rufa* recorded in both clear waters (Fig. 1e) and high sedimentary conditions (Fig. 1f). Noticeably, some species were ubiquitous, present on all coasts and almost at all sites (*Antennella balei*, *Clytia linearis*, *Plumularia setacea*), and would be good models for future studies of vertical (i.e., among depth zones) and horizontal connectivity (among mesophotic sites). With similar sampling efforts (3 dives each), 24 species were exclusively collected at Cap La Houssaye (NW2, NW3, NW4; 33% of the total number of species) and 17 species at Sainte-Rose (CE1, CE2, CE3, 25%), while six species were exclusively collected at Saint-Leu and at Le Port, during one dive. The four dives performed within or near the coral reef area (Cap La Houssaye and Saint Leu, CW1, NW2, NW3, NW4) allowed to gather 34 exclusive species, corresponding to nearly half of the total identified hydroid species. These preliminary observations already predict ecological optima for some species such as a specialization to sedimentation or conversely, a tolerance to a large spectrum of environmental conditions.

Acknowledgments We are grateful to Gaëlle Quere (USR3278 CRILOBE) for help during sampling and sample processing. We thank three anonymous reviewers who helped improve this manuscript.

Funding The project HydMeR was funded by the French “Inventaire National du Patrimoine Naturel”. The association Poisson Lune provided diving devices and cameras.

Declarations

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

Ethical approval All applicable international, national, and/or institutional guidelines for animal testing, animal care and use of animals were followed by the authors.

Sampling and field studies All necessary permits for sampling and observational field studies have been obtained by the authors from the competent authorities and are mentioned in the acknowledgements, if applicable. The study is compliant with CBD and Nagoya protocols.

Data availability The dataset “hydroids in the mesophotic coral ecosystems of Reunion Island” can be found through the TAXONOMIC REPOSITORY TAXREF (Natural History National Museum, Paris) in partnership with the “Inventaire National du Patrimoine Naturel” (<https://inpn.mnhn.fr/programme/referentiel-taxonomique-taxref>).

Author contribution HR and EB conceived the study. PP and CL organized the scientific tek dives and collected data and biological samples. NGB, EB, HR, LH, CB, DO and TM processed the collected material. NGB performed the taxonomic identification of hydrozoans. NGB, EB and HR wrote the manuscript. All authors constructively reviewed and accepted the final version of the manuscript.

References

- Altuna A (2008) Literature analysis and present state of knowledge of benthic Medusozoa (Cnidaria) from the Bay of Biscay and nearby areas (northeastern Atlantic), with emphasis on biodiversity. *Zootaxa* 1682:1–26
- Bigot L, Gremare A, Amouroux JM, Frouin P, Maire O, Gaertner JC (2008) Assessment of the ecological quality status of soft-bottoms in Reunion Island (tropical Southwest Indian Ocean) using AZTI Marine Biotic Indices. *Mar Pollut Bull* 56:704–722. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2007.12.020>
- Bigot L, Wickel J, Pinault M, Frouin P, Bureau S (2016) Suivi de la qualité des eaux littorales. Contrôle de surveillance des eaux littorales (RCS). Suivi 2016 du benthos de substrat meuble en milieu marin. Rapport MAREX, Université de La Réunion / Entropie pour le compte de l'Office de l'eau Réunion. 43p
- Bo M, Di Camillo CG, Puce S, Canese S, Giusti M, Angiolillo M, Bavestrello G (2011) A tubulariid hydroid associated with anthozoan corals in the Mediterranean Sea. *Ital J Zool* 78:487–496. <https://doi.org/10.1080/11250003.2011.568015>
- Boero F (1984) The ecology of marine hydroids and effects of environmental factors - a review. *Marine Ecology-Publ Stn Zool Napoli* 5: 93–118. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1984.tb00310.x>
- Boero F, Bouillon J, Kubota S (1997) The medusae of some species of *Hebella* Allman, 1888, and *Anthohebella* gen. nov. (Cnidaria, Hydrozoa, Lafoeidae), with a world synopsis of species. *Zool Verh* 310:1–53
- Boissin E, Bourmaud CAF, Ballesta L, Mulochou T, Gravier-Bonnet N (2021) *Millepora* aff. *exaesa* recorded in the mesophotic environment of Mont La Pérouse, Southwestern Indian Ocean - Expédition La Pérouse 2019. *Diversity* 13:474. <https://doi.org/10.3390/d13100474>
- Boissin E, Hoareau TB, Postaire B, Gravier-Bonnet N, Bourmaud CAF (2018) Cryptic diversity, low connectivity and suspected human-mediated dispersal among 17 widespread Indo-Pacific hydroid species of the south-western Indian Ocean. *J Biogeogr* 45:2104–2117. <https://doi.org/10.1111/jbi.13388>
- Bongaerts P, Ridgway T, Sampayo EM, Hoegh-Guldberg O (2010) Assessing the 'deep reef refugia' hypothesis: focus on Caribbean reefs. *Coral Reefs* 29:309–327. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0581-x>
- Bongaerts P, Riginos C, Brunner R, Englebert N, Smith SR, Hoegh-Guldberg O (2017) Deep reefs are not universal refuges: Reseeding potential varies among coral species. *Sci Adv* 3(2): e1602373. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1602373>
- Bouillon J, Gravili C, Pagès F, Gili JM, Boero F (2006) *An introduction to Hydrozoa*. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle 194:591pp
- Bouillon J, Medel MD, Pages F, Gili JM, Boero F, Gravili C (2004) Fauna of the Mediterranean Hydrozoa. *Sci Mar* 68:5–449. <https://doi.org/10.3989/scimar.2004.68s25>
- Bourmaud CAF, Abouidane A, Boissier P, Leclerc L, Mirault E, Pennober G (2005) Coastal and marine biodiversity of La Réunion. *Indian J Mar Sci* 34:98–103
- Bourmaud CAF, Leung JKL, Bollard S, Gravier-Bonnet N (2013) Mass spawning events, seasonality and reproductive features in Milleporids (Cnidaria, Hydrozoa) from Reunion Island. *Mar Ecol-Evol Persp* 34:14–24. <https://doi.org/10.1111/maec.12024>
- Cairns SD (1991) New records of Stylasteridae (Hydrozoa: Hydroida) from the Galápagos and Cocos Islands. *Proc Biol Soc Wash* 104: 209–228
- Cairns SD (2011) Global Diversity of the Stylasteridae (Cnidaria: Hydrozoa: Athecatae). *PLoS One* 6(7):e21670. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021670>
- Cairns SD, Zibrowius H (2013) Stylasteridae (Cnidaria, Hydrozoa, Filifera) from South Africa. *Zootaxa* 3691:1–57. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3691.1.1>
- Calder DR (1988) Shallow-Water Hydroids of Bermuda. The Athecatae. Life Sciences Contributions Royal Ontario Museum 148:1–107
- Calder DR (1991) Shallow-Water Hydroids of Bermuda. The Thecatae. Exclusive of Plumularioidea. Life Sciences Contributions Royal Ontario Museum 154:1–140
- Calder DR (1997) Shallow-Water Hydroids of Bermuda : (Superfamily Plumularioidea). Life Sciences Contributions Royal Ontario Museum 161:1–85
- Calder DR (1998) Hydroid diversity and species composition along a gradient from shallow waters to deep sea around Bermuda. *Deep-Sea Res* 45:1843–1860
- Cerrano C, Bianchelli S, Di Camillo CG, Torsani F, Pusceddu A (2015) Do colonies of *Lytocarpia myriophyllum*, L. 1758 (Cnidaria, Hydrozoa) affect the biochemical composition and the meiofaunal diversity of surrounding sediments? *Chem Ecol* 31(1):1–21. <https://doi.org/10.1080/02757540.2014.966699>
- Cornelius PFS (1982) Hydroids and medusae of the family Campanulariidae recorded from the eastern North Atlantic, with a world synopsis of genera. *Bull British Mus (Nat Hist) Zool* 42: 37–148.
- Cornelius PFS (1995) North-West European Thecate Hydroids and their Medusae, Parts 1-2. Synopsis of the British Fauna (New Series), R.S.K. Barnes and J.H. Crothers eds, 50: Part 1: 1-347 & Part 2: 1-386.
- Cunha AF, Collins AG, Marques AC (2017) Phylogenetic relationships of Proboscoida Broch, 1910 (Cnidaria, Hydrozoa): Are traditional morphological diagnostic characters relevant for the delimitation of lineages at the species, genus, and family levels? *Mol Phylogenet Evol* 106:118–135. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.09.012>
- Dai CF, Stewart LL, Cooper RA, Sprunk HJ (1992) Distribution of substrates and macrobenthos at depths between 35 and 120 m in southern Taiwan. *Acta Oceanogr Taiwan* 28:1–18
- Di Camillo CG, Bavestrello G, Valisano L, Puce S (2008) Spatial and temporal distribution in a tropical hydroid assemblage. *J Mar Biol*

- Assoc U K 88:1589–1599. <https://doi.org/10.1017/S0025315408002981>
- Di Camillo CG, Bavestrello G, Cerrano C, Gravili C, Piraino S, Puce S, Boero F (2017) Hydroids (Cnidaria, Hydrozoa): A Neglected Component of Animal Forests. In *Marine Animal Forests*, S. Rossi et al. (eds.). https://doi.org/10.1007/978-3-319-21012-4_11
- Di Camillo CG, Boero F, Gravili C, Previali M, Torsani F, Cerrano C (2013) Distribution, ecology and morphology of *Lytocarpia myriophyllum* (Cnidaria: Hydrozoa), a Mediterranean Sea habitat former to protect. *Biodivers Conserv* 22:773–787. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0449-9>
- Eyal G, Laverick JH, Bongaerts P, Levy O, Pandolfi JM (2021) Mesophotic coral ecosystems of the great barrier reef are understudied and underexplored. *Front Mar Sci* 8:622856. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.622856>
- Fernandez MO, Marques AC (2018) Combining bathymetry, latitude, and phylogeny to understand the distribution of deep Atlantic hydroids (Cnidaria). *Deep-Sea Res Part I* 133:39–48. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.01.008>
- Frade PR, Bongaerts P, Englebert N, Rogers A, Gonzalez-Rivero M, Hoegh-Guldberg O (2018) Deep reefs of the Great Barrier Reef offer limited thermal refuge during mass coral bleaching. *Nat Commun* 9:3447. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05741-0>
- Gili JM, Hughes RG (1995) The ecology of marine benthic hydroids. In: Ansell AD, Gibson RN, Barnes M (eds) *Oceanography and Marine Biology - an Annual Review*, Vol. vol 33, pp 351–426
- Giraldo-Ospina A, Kendrick GA, Hovey RK (2020) Depth moderates loss of marine foundation species after an extreme marine heatwave: could deep temperate reefs act as a refuge? *Proc R Soc B* 287:20200709. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0709>
- Goodbody-Gringley G, Scucchia F, Ju R, Chequer A, Einbinder S, Martinez S, Nativ H, Mass T (2021) Plasticity of *Porites astreoides* Early Life History Stages Suggests Mesophotic Coral Ecosystems Act as Refugia in Bermuda. *Front Mar Sci* 8:702672. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.702672>
- Gravier N (1970) Etude des hydres épihytes des phanérogames marines de la région de Tuléar (Sud-Ouest Madagascar). *Recueil des Travaux de la Station marine d'Endoume, hors série suppl* 10:111–161
- Gravier-Bonnet N (1979) Hydres semi-profonds de Madagascar, (Coelenterata Hydrozoa), étude systématique et écologique. *Zool Verh* 169:1–76
- Gravier-Bonnet N (1987) Nematocysts as taxonomic discriminators in thecate hydroids. In: Bouillon J (ed) *Modern Trends in Systematics Ecology and Evolution of Hydroids and Hydromedusae*. Oxford University Press, pp 43–55.
- Gravier-Bonnet N (1992) Cloning and dispersal by buoyant autotomised hydranths of a Thecate hydroid (Cnidaria: Hydrozoa). *Sci Mar* 56:229–236
- Gravier-Bonnet N (1998) *Gattya wimleni* spec. nov. (Cnidaria: Hydrozoa), a new hydroid from Madagascar, and an identification key to the *Gattya* species. *Zool Verh* 323:107–124.
- Gravier-Bonnet N, Bourmaud CAF (2006) Hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) of coral reefs: preliminary results on community structure, species distribution and reproductive biology in Juan de Nova Island (southwest Indian Ocean). *West Indian Ocean J Mar Sci* 5:123–132
- Henry L-A, Nizinski NS, Ross SW (2008) Occurrence and biogeography of hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) from deep-water coral habitats off the southeastern United States. *Deep-Sea Res* 55:788–800. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2008.03.002>
- Hirohito (1988) *The Hydroids of Sagami Bay I Athecata*. Publ. Biol. Lab. Imperial Household, Tokyo, Japan
- Hirohito (1995) *The Hydroids of Sagami Bay II Thecata*. Publ. Biol. Lab. Imperial Household, Tokyo, Japan, pp 1–355, pl. 1–13.
- Hoarau L, Rouze H, Boissin E, Gravier-Bonnet N, Plantard P, Loisel C, Bigot L, Chabanet P, Labarrere P, Penin L, Adjeroud M, Mulochau T (2021) Unexplored Refugia with High Cover of Scleractinian *Leptoseris* spp. and Hydrocorals *Stylaster flabelliformis* at Lower Mesophotic Depths (75–100 m) on Lava Flows at Reunion Island (Southwestern Indian Ocean). *Diversity* 13:141. <https://doi.org/10.3390/d13040141>
- Hughes TP, Tanner JE (2000) Recruitment failure, life histories, and long-term decline of Caribbean corals. *Ecology* 81:2250–2263. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2250:Rflhal\]2.0.Co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2250:Rflhal]2.0.Co;2)
- Jouval F, Bigot L, Bureau S, Quod JP, penin L, Adjeroud M (2020) Diversity, structure and demography of coral assemblages on underwater lava flows of different ages at Reunion Island and implications for ecological succession hypotheses. *Sci Rep* 10:20821. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77665-z>
- Kahng SE, Garcia-Sais JR, Spalding HL, Brokovich E, Wagner D, Weil E, Hinderstein L, Toonen RJ (2010) Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems. *Coral Reefs*. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0593-6>
- Kirkendale L, Calder DR (2003) Hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) from Guam and the Commonwealth of the Northern Marianas Islands (CNMI). *Micronesica* 35–36:159–188
- Lesser MP, Slattery M, Leichter JJ (2009) Ecology of mesophotic coral reefs. *J Exp Mar Biol Ecol* 375:1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.05.009>
- Loya Y, Eyal G, Treibitz T, Lesser MP, Appeldoorn R (2016) Theme section on mesophotic coral ecosystems: advances in knowledge and future perspectives. *Coral Reefs* 35:1–9. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1410-7>
- Maggioni D, Arrigoni R, Seveso D, Galli P, Berumen ML, Denis V, Hoeksema BW, Huang DW, Manca F, Pica D, Puce S, Reimer JD, Montano S (2020) Evolution and biogeography of the *Zanclus-Scleractinia* symbiosis. *Coral Reefs*. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-02010-9>
- Marques AC, Cantero ALP, Migotto AE (2006) Revision of *Halisiphonia* Allman, 1888 (Cnidaria, Hydrozoa, Helioidae), with comments on its taxonomic position. *J Nat Hist* 40:1047–1062. <https://doi.org/10.1080/00222930600845259>
- Marques AC, Cantero ALP, Miranda TP, Migotto AE (2011) Revision of the genus *Fillellum* Hincks, 1868 (Lafocidae, Leptothecata, Hydrozoa). *Zootaxa* 1–28. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3129.1.1>
- Medeiros APM, Ferreira BP, Alvarado F, Betancur-R R, Soares MO, Santos BA (2021) Deep reefs are not refugia for shallow-water fish communities in the southwestern Atlantic. *Ecol Evol* 11:4413–4427. <https://doi.org/10.1002/ece3.7336>
- Millard NAH (1975) Monograph on the Hydroids of Southern Africa. *Ann S Afr Mus* 68:1–513
- Millard NAH (1978) The geographical distribution of southern african hydroids. *Ann S Afr Mus* 74:159–200
- Montano S, Arrigoni R, Pica D, Maggioni D, Puce S (2015a) New insights into the symbiosis between *Zanclus* (Cnidaria, Hydrozoa) and scleractinians. *Zool Scr* 44:92–105. <https://doi.org/10.1111/zsc.12081>
- Montano S, Seveso D, Galli P, Puce S, Hoeksema BW (2015b) Mushroom corals as newly recorded hosts of the hydrozoan symbiont *Zanclus* sp. *Mar Biol Res* 11:773–779. <https://doi.org/10.1080/17451000.2015.1009467>
- Montano S, Maggioni D, Galli P, Seveso D, Puce S (2013) *Zanclus*-coral association: new records from Maldives. *Coral Reefs* 32:701–701. <https://doi.org/10.1007/s00338-013-1023-3>
- Petersen KW (1990) Evolution and taxonomy in Capitate hydroids and medusae (Cnidaria, Hydrozoa). *Zool J Linnean Soc* 100:101–231. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1990.tb01862.x>
- Pica D, Bastari A, Vaga CF, Di Camillo CG, Montano S, Puce S (2017) Hydroid diversity of Eilat Bay with the description of a new *Zanclus*

- species. *Mar Biol Res* 13:469–479. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1236202>
- Pichon M (2019) French Polynesia. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Springer, New York, pp 425–443
- Postaire B, Magalon H, Bourmaud CAF, Bruggemann JH (2016) Molecular species delimitation methods and population genetics data reveal extensive lineage diversity and cryptic species in *Aglaopheniidae* (Hydrozoa). *Mol Phylogenet Evol* 105:36–49. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.08.013>
- Puce S, Bavestrello G, Di Camillo CG, Boero F (2007) Symbiotic relationships between hydroids and bryozoans. *Symbiosis* 44:137–143
- Puce S, Calcinai B, Bavestrello G, Cerrano C, Gravili C, Boero F (2005) Hydrozoa (Cnidaria) symbiotic with Porifera: a review. *Mar Ecol-Evol Persp* 26:73–81. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2005.00050.x>
- Puce S, Di Camillo CG, Bavestrello G (2008) Hydroids symbiotic with octocorals from the Sulawesi Sea. Indonesia *J Mar Biol Assoc UK* 88:1643–1654. <https://doi.org/10.1017/s0025315408001094>
- Pyle RL, Copus JM (2019) *Mesophotic Coral Ecosystems: Introduction and Overview*. In: Puglise KA, Bridge TCL (eds) Loya Y. *Mesophotic Coral Ecosystems*, Springer Nature Switzerland, pp 3–27
- Ristedt H, Schuhmacher H (1985) The bryozoan *Rhynchozoon larreyi* (AUDOUIN, 1826) – a successful competitor in coral reef communities of the Red Sea. *Marine Ecology-Publ Stn Zool Napoli* 6: 167–179
- Rodriguez CS, Miranda TP, Marques AC, Mianzan H, Genzano G (2012) The genus *Hybocodon* (Cnidaria, Hydrozoa) in the southwestern Atlantic Ocean, with a revision of the species recorded from the area. *Zootaxa* 3523:39–48
- Schuchert P (1997) Review of the family Halopterididae (Hydrozoa, Cnidaria). *Zool Verh* 309:1–162
- Schuchert P (2004) Revision of the European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Families Oceanidae and Pachycordylidae. *Rev Suisse Zool* 111:315–369. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80242>
- Schuchert P (2005) Taxonomic revision and systematic notes on some Halecium species (Cnidaria, Hydrozoa). *J Nat Hist* 39:607–639. <https://doi.org/10.1080/00222930400001319>
- Schuchert P (2006) The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Capitata part 1. *Rev Suisse Zool* 113:325–410. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80356>
- Schuchert P (2007) The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Filifera Part 2. *Rev Suisse Zool* 114:195–396. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80395>
- Schuchert P (2008a) The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Filifera Part 4. *Rev Suisse Zool* 115:677–757. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80453>
- Schuchert P (2008b) The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Filifera Part 3. *Rev Suisse Zool* 115:221–302. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80426>
- Schuchert P (2009) The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Filifera Part 5. *Rev Suisse Zool* 116:441–506. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.117779>
- Seveso D, Montano S, Pica D, Maggioni D, Galli P, Allevi V, Bastari A, Puce S (2016) *Pteroclava krempfi*-octocoral symbiosis: new information from the Indian Ocean and the Red Sea. *Mar Biodivers* 46: 483–487. <https://doi.org/10.1007/s12526-015-0368-y>
- Sturm AB, Eckert RJ, Carreiro AM, Voss JD (2021) Population genetic structure of the broadcast spawning coral, *Montastraea cavernosa*, demonstrates refugia potential of upper mesophotic populations in the Florida Keys. *Coral Reefs*. <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02112-y>
- Watson JE, Vervoort W (2001) The hydroid fauna of Tasmanian sea-mounts. *Zool Verh* 334:151–187

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Annexe 3

En révision dans le Journal: *Ecology*
Manuscript type: Scientific Naturalist

Title: Marine animal forest formed by gorgonians *Subergorgia* on near-shore mesophotic ecosystems in Reunion Island

Authors: Ludovic Hoarau^{1,2,*}, Lucie Penin^{1,3}, Emilie Boissin^{3,4}, Héloïse Rouzé⁵, Hendrik Sauvignet⁶, Sophie Bureau^{1,3}, Perrine Mangion¹, Priscille Labarrère², Lionel Bigot^{1,3}, Pascale Chabanet^{1,3}, Francisco Otero-Ferrer⁷, Lorenzo Bramanti⁸, Mehdi Adjeroud⁹

Affiliations: ¹ UMR ENTROPIE (IRD, Université de La Réunion, CNRS, IFREMER, Université de Nouvelle-Calédonie), Saint-Denis, La Réunion, France

² Grand Port Maritime De La Réunion, Le Port, La Réunion, France

³ Laboratoire d'Excellence CORAIL, Paris, France

⁴ PSL Research University, UAR3278 CRIOBE - CNRS-EPHE-UPVD, Perpignan, France

⁵ Marine Laboratory University of Guam, Mangilao, GU 96923, USA

⁶ Ocean-Obs, Grande Ravine, Littoral Sud – 97426 Trois-Bassin, La Réunion, France

⁷ BIOCON, IU-ECOQUA, Parque Científico Tecnológico Marino de Taliarte, Universidad de las Palmas de Gran Canaria, 35214, Gran Canaria, Spain

⁸ Sorbonne Université, CNRS, Laboratoire d'Ecogéochimie des Environnements Benthiques, LECOB, 66500, Banyuls-sur-Mer, France

⁹ UMR ENTROPIE (IRD, Université de La Réunion, CNRS, IFREMER, Université de Nouvelle-Calédonie), Perpignan, France

***Corresponding author.** Email: ludovic.remy.hoarau@gmail.com

ORCID

Ludovic Hoarau: <https://orcid.org/0000-0002-9910-5114>

Lucie Penin: <https://orcid.org/0000-0001-7754-1698>

Emilie Boissin: <https://orcid.org/0000-0002-4110-790X>

Héloïse Rouzé: <https://orcid.org/0000-0003-3380-0883>

Pascale Chabanet: <https://orcid.org/0000-0001-7600-943X>

Francisco Otero-Ferrer: <https://orcid.org/0000-0002-1328-9662>

Lorenzo Bramanti: <https://orcid.org/0000-0003-0440-9156>

Mehdi Adjeroud: <https://orcid.org/0000-0002-6825-8759>

KEYWORDS: Benthic communities, mesophotic coral ecosystems, marine animal forest, octocoral gorgonian, depth zonation, Southwestern Indian Ocean.

Open Research: Data will be made available if the manuscript is accepted. Data will be permanently archived if the paper is accepted for publication in Dryad or Zenodo.

Mesophotic coral ecosystems (MCEs) are characterized by the presence of sessile macro-benthic organisms found at depths between 30 and 150 m in tropical and subtropical regions (Hinderstein et al., 2010; Loya et al., 2019). Although in recent years knowledge of MCEs has increased, diversity and ecological functions of these ecosystems remain poorly explored. Recent deep exploratory dives in the southwestern Indian Ocean region, using closed-circuit rebreathers, have extended previously known depth limits and the geographical range of reef-building corals (Boissin et al., 2021; Hoarau et al., 2021; Pichon et al., 2020) but have also led to the discovery of new unrecorded mesophotic benthic assemblages composed by Cnidarian species (Gravier-Bonnet et al., 2022; Hoarau et al., 2021). These deep communities baseline surveys thereby identified MCEs as potential deep refuge for shallow reef organisms that suffer drastic environmental changes and anthropogenic impacts (Glynn, 1996; Bongaerts et al. 2010). This refuge potential likely warranting long-term persistence of marine populations (Bongaerts & Smith, 2019) has become a research and conservation priority (Keppel et al., 2012).

Arborescent octocorals (often referred to as gorgonians), that belong to the order Malacalcyonacea (McFadden et al., 2022), are important components of macro-benthic communities on many shallow (Fabricius & Alderslade, 2001) and mesophotic (sub)-tropical coral reefs worldwide (Benayahu et al., 2019). In some regions, gorgonians can dominate the seascape, as is well documented for instance in the shallow-mesophotic reefs in the tropical Caribbean basin and the Red Sea (Benayahu et al., 2019; Rossi et al., 2017; Williams et al., 2015). Moreover, the decline in shallow scleractinian corals and the concomitant increasing abundances of octocorals in other tropical regions (Lenz et al., 2015; Ruzicka et al., 2013; Stobart et al., 2005) will likely allow for this community to transition over time and favor the rise of octocoral forests (Lasker et al. 2020). As for scleractinians, gorgonians are structurally and functionally crucial within reef benthic communities (Nelson & Bramanti, 2020; Slattery & Lesser, 2021). Arborescent octocorals can form three-dimensional habitats, commonly referred to as marine animal forests (MAFs *sensu* Rossi et al., 2017), that act as ecosystem engineers and foundation species of MCEs (Slattery & Lesser, 2021). As such, MAFs provide additional habitat complexity and shelter for a variety of species, resulting in high associated biodiversity (Figure 1). Functional significance and structural complexity of the habitat were recently identified as the two criteria required for the description of MAFs (Orejas et al., 2022). Identifying and characterizing gorgonian forests is thus essential to understanding the structure and dynamics of MCEs and for the conservation of their populations.

Here we provide an initial report of an impressive octocoral MAF from benthic community surveys led in 2021–2022 of north western Reunion Island in the southwestern Indian Ocean.

We used a digital still photographic imaging to assess the presence, density, cover and composition of coral communities in areas with complex topography at 15–75 m depth. The mono-specific community of arborescent octocorals revealed by the surveys was identified as *Subergorgia suberosa* (Pallas, 1766) (Figure 1). *Subergorgia* colonies grow in one plane and develop lateral to dichotomous branches on which a narrow furrow can be distinguished (Fabricius & Alderslade, 2001; Figure 1). Some of the colonies were visually estimated to reach over 1.5 m in height and 1 m in width, and nearly half (38/77) of the haphazardly measured *S. cf. suberosa* had a height greater than 0.5 m. This remarkable seascape, characterized by large-sized-octocorals, is an important three-dimensional habitat that might provide a refuge from predators, shelter and feeding substrate for fishes and diverse taxonomic groups of macro-invertebrates (Figure 1. b-d). This MAF was estimated to cover a zone of at least 200,000 m² (area estimated based on mapping; Appendix S1: Figure S1) which should be considered for greater conservation attention. The genus *Subergorgia* was once considered rare among the octocorals of Réunion Island (Benayahu & van Ofwegen, 2012). However, our findings suggest it may be more locally widespread, particularly in the mesophotic zone. The density of *S. cf. suberosa* peaked at 45 m depth with a mean density ($\pm$ SE) of 6.1 ± 1.0 colonies.m⁻² (Appendix S1: Table S2). The shallowest part of our study site (10–20 m) is dominated by sediment-resistant encrusting and massive scleractinian corals, along with *Millepora* hydrozoan plates covering large boulders (Figure 2). Yet, a few colonies of *S. cf. suberosa* were also observed, hinting at a broader distribution than previously assumed.

Fifty-eight percent of photographed *S. cf. suberosa* were colonized with at least one epibiont. Molluscs *Pteria* sp. were also commonly censused as epibionts on the gorgonians (Figure 1c). The echinoderms *Cenometra cf. emendatrix* (Crinoidea) and *Astroboa* sp. (Ophiuroidea) were observed on branches of *S. cf. suberosa*. *Ophiothela* aff. *mirabilis* (Ophiuroidea) was also found in large densities (> 100 individuals) on *S. cf. suberosa* colonies. On the understory assemblage, other recorded octocoral genera and species were all azooxanthellate and comprised whip, bushy colonies and fans from the Ellisellidae, Acanthogorgiidae, Melithaeidae and Paramuriceidae families (Appendix S1: Table S1). Other macro-benthic anthozoan species were observed within the understory canopy of *S. cf. suberosa*, such as the azooxanthellate scleractinian *Tubastraea aurea*, but also zooxanthellate scleractinian such as *Leptoseris* spp., and *Horastrea indica*, a Western Indian Ocean endemic coral (Obura, 2012). *Madracis hellana*, a rare mesophotic Pocilloporidae (Appendix S1: Figure S2), *Coscinaraea monile*, *Porites lutea*, *Favites pentagona*, *Pachyseris speciosa* and Fungiidae species were also observed in the understory of the MAF. Three Antipatharia, *Stichopathes* sp.,

Cirripathes sp. and *Cupressopathes* sp., were also recorded within the MAF but at low densities (Appendix S1: Table S1).

Regarding vertebrates, a total of 53 fish species from 22 families were recorded in association with this gorgonian forest (Appendix S1: Table S1). The fish that were identified included planktivorous fish represented by schools of small species (e.g., *Pseudanthias cooperi*, *Heniochus diphreutes*) (Figure 1a-b), corallivorous fish (i.e., *Chaetodon kleinii*) (Figure 1b), and herbivorous fish such as unicornfish and surgeonfish (e.g., *Naso hexacanthus*, *Acanthurus mata*). Some carnivorous and commercial species targeted by local fisheries were also photographed such as *Lutjanus argentimaculatus*, *Carangoides fulvoguttatus* and *Variola louti*. Other coral reef species such as *Aulostomus chinensis*, *Bryaninops amplus*, *Oxycirrhites typus*, *Arothron hispidus* and *Taeniurops meyeri* were also observed sheltering above or in-between *Subergorgia* branches (Figure 1c-d).

Horizontal photographs of *S. cf. suberosa* colonies (n = 77) show that 24.7% were entangled in fishing lines. In some colonies, polyps of *S. cf. suberosa* were retracted over parts or throughout the entire colony as a direct response to the physical impacts of the fishing lines on the colonies (Appendix S1: Figure S3). The impact of fishing lines was evident, with numerous colonies mechanically dislodged and branches broken. As recently observed on coral reefs worldwide, this threat of macro-plastics, and specifically with fishing activities as the main source peaks at mesophotic depths (Pinheiro et al., 2023). Partial or total loss of polyps concerned almost half (46.8%) of photographed *S. cf. suberosa*, which is likely responsible for the partial or total necrosis of tissues that occurred on 35.1% of colonies and seems to increase with depth (Appendix S1: Table S2). Strings of fine particles, detrital materials or algal turf overgrowth were also evident at the surface of these affected colonies (Appendix S1: Figure S4). Seasonal trade-wind regimes and large-scale synoptic patterns strongly influence rainfall variability across Réunion Island. During the wet season, when rainfall is most intense and variable, sedimentation in the northwestern part of the island could be significant, particularly near perennial rivers, where increased runoff may affect turbidity, light availability, temperature, and nutrient distribution (Réchou et al. 2019). The octocoral canopy may also alter sedimentation resulting in greater levels of turbulence within the canopy which may affect the recruitment success of other benthic organisms, leading to changes in reef structure dynamics (Cerpovicz & Lasker, 2021). As a rule of thumb, because of their slow growth rate and reproductive mode, gorgonians are extremely vulnerable to physical damages of anthropogenic debris, in particular of fishing lines and changes of physico-chemical properties of the water column, which may impair their recovery.

Our findings suggest 45–60 m as optimal depth for *Subergorgia* (Figure 2; Appendix S1: Table S2). *Subergorgia* colonies also occur in crevices and in caves on other shallow sites around Reunion Island (10–20 m depths; *person. obs.*), suggesting that this species is sciaphilic in shallow waters. Increasing abundance along mesophotic depths is a common pattern in the Indo-Pacific octocorals of the genera *Acabaria*, *Subergorgia* and *Junceella* (Paulay et al., 2003). *Subergorgia* is common amongst Indo-Pacific octocorals, and, besides, is noted as a common gorgonian on MCEs of the Chagos Archipelago, north western Indian Ocean (Andradi-Brown et al., 2019). These octocorals can form dense communities in various habitats from shallow crevices to caves, and are generally distributed at depths of 20–30 m, but can be found as deep as 115 m (Loya et al., 2019; Rowley et al., 2019).

We report a remarkable and vast MAF that is predominantly composed of dense and large *Subergorgia* in the mesophotic zone harboring a high diversity of other taxa, which consequently forms a distinct MCE in the Southwestern Indian Ocean. We hypothesize that this distinct MAF with high tri-dimensional complexity might provide a potential refuge for shallow reef biodiversity. Given that Reunion Island supports high heterogeneity of benthic assemblages of MCEs among island sites (Gravier-Bonnet et al., 2022; Hoarau et al., 2021) and our study lacks spatial replicability, the acquisition of further knowledge about spatial variance of MCEs at the scale of the island should be prioritized in order to successfully implement conservation actions. Our results constitute the first assessment of the abundance of a foundation species and associated fauna in this MAF and establish the baseline for understanding possible future changes associated to human activities. Conservation strategies should reduce the risk of mechanical damage, in particular by regulating fishing activities and anchorages where gorgonian forests are present. Moreover, when evident alterations are documented, restoration actions should be implemented to recover the integrity of such gorgonian forests.

We highlight the critical need to expand marine research efforts to include deeper mesophotic environments and emphasize once again the importance of mesophotic reef communities for biodiversity. Further research is also needed to clarify the structure and ecological functions of these distinct MCEs, with a focus on the dynamics and the demography of *S. cf. suberosa* populations. These studies are urgently needed to enhance our understanding of *Subergorgia*'s life history and to better consider this unique MAF of the underexplored mesophotic zone and to address the impacts of fishing lines, which compromise its health and resilience, especially under acceleration of environmental changes. Continuous monitoring of remarkable marine habitats across depths is required to assess the response of foundation

benthic communities to future extreme events and to confirm their role as a refuge mechanism for other depth generalist species living in shallow habitats.

Acknowledgements

This study was conducted through the PhD fellowship CIFRE ANRT N° 2020/0283, with funding support of Prefecture Réunion (ECOMER program: Mesophotic Coral Ecosystems in Reunion Island) and Institut de Recherche pour le Développement IRD Reunion. One survey was supported by the Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN) grant (HexMeR program: Hexacorallia Mesophotic Reunion) allocated to 3R association: Rehabilitation of Reunion Island Reef. We also thank the volunteer divers: Christophe Ediar, Florence Pitchon, Fara Ranaivoson, Camille Loisil and Patrick Plantard.

Conflict of Interest Statement

The authors declare no conflicts of interest

References

- Andradi-Brown, D. A., Z. Dinesen, C. E. I. Head, D. M. Tickler, G. Rowlands, and A. D. Rogers. 2019. The Chagos Archipelago. *Mesophotic Coral Ecosystems*. Springer, Cham. 215–229
- Benayahu, Y., Bridge, T.C., Colin, P.L., Liberman, R., McFadden, C.S., Pizarro, O., Schleyer, M.H., Shoham, E., Reijnen, B.T., Weis, M. and Tanaka, J., 2019. Octocorals of the Indo-Pacific. *Mesophotic Coral Ecosystems*. Springer, Cham. 709-728.
- Benayahu, Y., and L. P. van Ofwegen. 2012. Octocorals (cnidaria, anthozoa) from Reunion, with a description of two new species of the genus *Sinularia* May, 1898 and notes on the occurrence of other species. *Zoosystema* **34**:673–699.
- Boissin, E., C. A. F. Bourmaud, L. Ballesta, T. Mulochau, and N. Gravier-Bonnet. 2021. *Millepora* aff. *exaesa* (Cnidaria, Hydrozoa) recorded in the mesophotic environment of mount La Pérouse, Southwestern Indian Ocean—expedition la Pérouse 2019. *Diversity* **13**:474.
- Bongaerts, P., T. Ridgway, E. M. Sampayo, and O. Hoegh-Guldberg. 2010. Assessing the “deep reef refugia” hypothesis: Focus on Caribbean reefs. *Coral Reefs* **29**:1–19.
- Bongaerts, P., and T. B. Smith. 2019. Beyond the “Deep Reef Refuge” Hypothesis: A Conceptual Framework to Characterize Persistence at Depth. *Coral Reefs of the World*. 881–895.
- Cerpovicz, A. F., and H. R. Lasker. 2021. Canopy effects of octocoral communities on sedimentation: modern baffles on the shallow-water reefs of St. John, USVI. *Coral Reefs* **40**:295–303.
- Glynn, P. W. 1996. Coral reef bleaching: Facts, hypotheses and implications. *Global Change Biology* **2**:495–509.
- Gravier-Bonnet, N., É. Boissin, L. Hoarau, P. Plantard, C. Loisil, D. Ory, T. Mulochau, P. Chabanet, M. Adjéroud, C. Bourmaud, and H. Rouzé. 2022. Diving into the lower mesophotic coral ecosystems (65–93 m depth) of Reunion Island (Southwestern Indian Ocean) sheds light on the hidden diversity of hydroids (Cnidaria, Hydrozoa). *Marine Biodiversity* **52**:38.
- Hinderstein, L. M., J. C. A. Marr, F. A. Martinez, M. J. Dowgiallo, K. A. Puglise, R. L. Pyle, D. G. Zawada, and R. Appeldoorn. 2010. Theme section on “Mesophotic coral ecosystems: characterization, ecology, and management”. *Coral Reefs* **29**: 247–251.
- Hoarau, L., H. Rouzé, E. Boissin, N. Gravier-Bonnet, P. Plantard, C. Loisil, L. Bigot, P. Chabanet, P. Labarrère, L. Penin, M. Adjéroud, and T. Mulochau. 2021. Unexplored Refugia with High Cover of Scleractinian *Leptoseris* spp. and Hydrocorals *Stylaster flabelliformis* at Lower Mesophotic Depths (75–100 m) on Lava Flows at Reunion Island (Southwestern Indian Ocean). *Diversity* **13**:141.
- Keppel, G., K. P. van Niel, G. W. Wardell-Johnson, C. J. Yates, M. Byrne, L. Mucina, A. G. T. Schut, S. D. Hopper, and S. E. Franklin. 2012. Refugia identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography* **21**: 393–404.

- Lasker, H. R., L. Bramanti, G. Tsounis, and P. J. Edmunds. 2020. The rise of octocoral forests on Caribbean reefs. *Advances in Marine Biology*. Academic Press. 361–410.
- Lenz, E. A., L. Bramanti, H. R. Lasker, and P. J. Edmunds. 2015. Long-term variation of octocoral populations in St. John, US Virgin Islands. *Coral Reefs* **34**:1099–1109.
- Loya, Y., K. A. Puglise, and T. C. L. Bridge. 2019. *Mesophotic coral ecosystems*. *Coral of the World*, 12.
- McFadden, C.S., van Ofwegen, L.P., and Quattrini, A.M., 2022. Revisionary systematics of Octocorallia (Cnidaria: Anthozoa) guided by phylogenomics. *Bulletin of the Society of Systematic Biologists* **1**(3):1–79.
- Nelson, H., and L. Bramanti. 2020. From Trees to Octocorals: The Role of Self-Thinning and Shading in Underwater Animal Forests. In: Rossi, S., Bramanti, L. (eds) *Perspectives on the Marine Animal Forests of the World*. Springer, Cham.
- Obura, D. 2012. The Diversity and Biogeography of Western Indian Ocean Reef-Building Corals. *PLoS ONE* **7**:e45013.
- Orejas, C., M. Carreiro-Silva, C. Mohn, J. Reimer, T. Samaai, A. L. Allcock, and S. Rossi. 2022. Marine Animal Forests of the World: Definition and Characteristics. *Research Ideas and Outcomes* **8**:96274.
- Paulay, G., M.P. Puglisi, and J.A. Starmer. 2003. The non-scleractinian Anthozoa (Cnidaria) of the Mariana Islands. *Micronesica* **35–36**:138–155.
- Pichon, M., H. Rouzé, G. Barathieu, O. Konieczny, M. Adjerdoud, and B. Thomassin. 2020. Extension of the known distribution of the scleractinian coral *Leptoseris troglodyta* to the southwestern Indian Ocean: new record from mesophotic caves in Mayotte. *Bulletin of Marine Science* **96**:783–784.
- Pinheiro, H.T., MacDonald, C., Santos, R.G., Ali, R., Bobat, A., Cresswell, B.J., Francini-Filho, R., Freitas, R., Galbraith, G.F., Musembi, P. and Phelps, T.A., 2023. Plastic pollution on the world's coral reefs. *Nature* **619**(7969):311–316.
- Réchou, A., O. Flores, G. Jumaux, V. Duflot, O. Bousquet, C. Pouppeville, and F. Bonnardot. 2019. Spatio-temporal variability of rainfall in a high tropical island: Patterns and large-scale drivers in Réunion Island. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* **145**:893–909.
- Rossi, S., L. Bramanti, A. Gori, and C. Orejas. 2017. An overview of the animal forests of the world. In: Rossi S., Bramanti L., Gori A., Orejas Saco del Valle (Eds.), *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots*. Springer, Germany. 1–26.
- Rowley, S. J., T. E. Roberts, R. R. Coleman, H. L. Spalding, E. Joseph, and M. K. L. Dorricott. 2019. Pohnpei, Federated States of Micronesia. *Mesophotic Coral Ecosystems*. Springer, Cham. 301–320.
- Ruzicka, R. R., M. A. Colella, J. W. Porter, J. M. Morrison, J. A. Kidney, V. Brinkhuis, K. S. Lunz, K. A. Macaulay, L. A. Bartlett, M. K. Meyers, and J. Colee. 2013. Temporal changes in benthic

- assemblages on Florida Keys reefs 11 years after the 1997/1998 El Niño. *Marine Ecology Progress Series* **489**:125–141.
- Slattery, M., and M. P. Lesser. 2021. Gorgonians Are Foundation Species on Sponge-Dominated Mesophotic Coral Reefs in the Caribbean. *Frontiers in Marine Science* **8**:654268.
- Stobart, B., K. Teleki, R. Buckley, N. Downing, and M. Callow. 2005. Coral recovery at Aldabra Atoll, Seychelles: Five years after the 1998 bleaching event. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* **363**:251–255.
- Williams, S. M., P. J. Mumby, I. Chollett, and J. Cortés. 2015. Importance of differentiating *Orbicella* reefs from gorgonian plains for ecological assessments of Caribbean reefs. *Marine Ecology Progress Series* **530**:93–101.

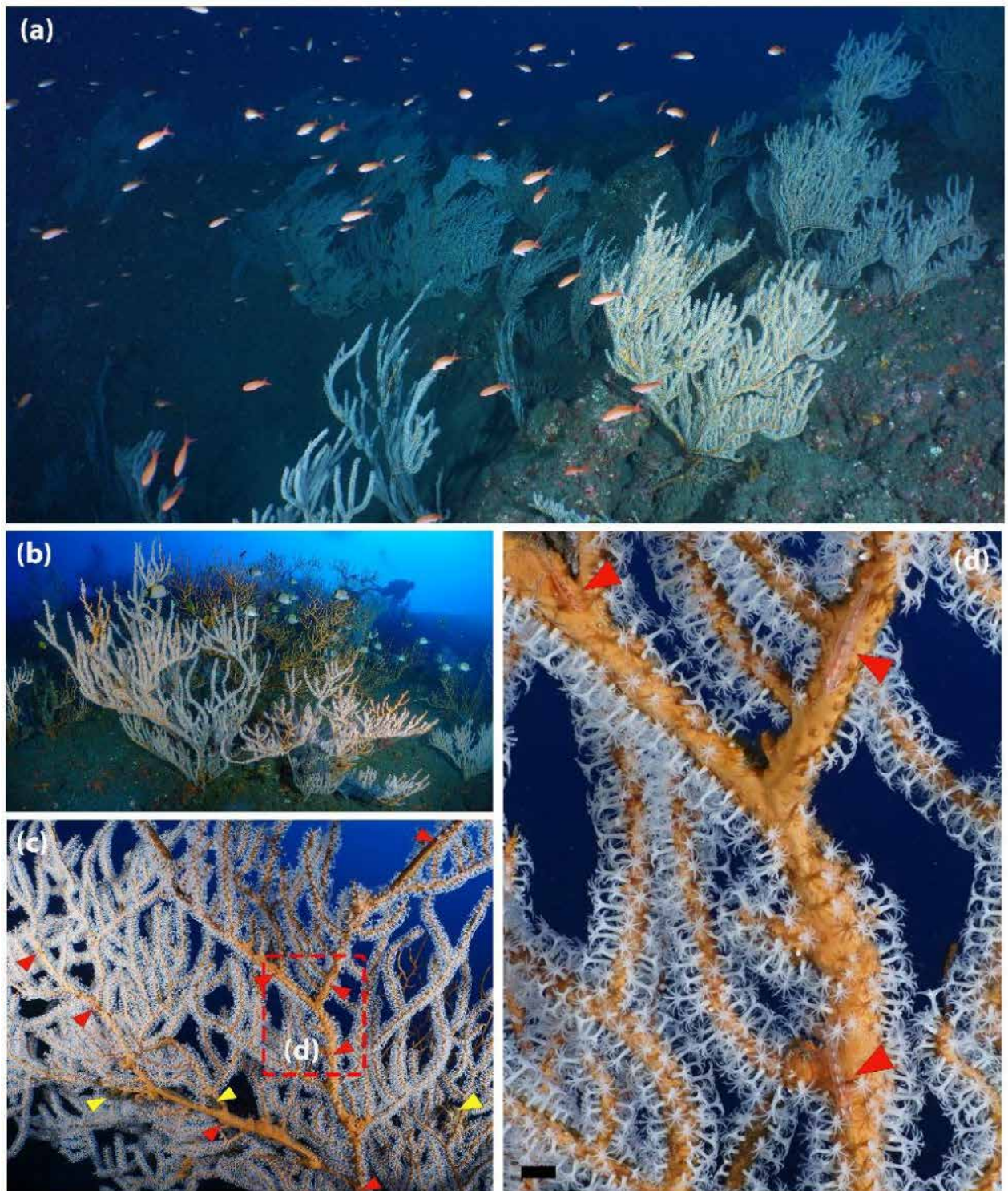


Figure 1. Marine Animal Forest (MAF) formed by dense aggregations of large gorgonians *Subergorgia* cf. *suberosa* in the mesophotic zone in Reunion Island. (a) Above view at 50 m depth with a school of planktivorous fishes *Pseudanthias cooperi*. (b) Large individuals (> 1.5 m height) of *S. cf. suberosa* with a school of reef fishes *Chaetodon dolosus*, *C. kleinii* and *Heniochus diphreutes*. (c-d) Close-up of *S. cf. suberosa* branches with epibionts bryozoans and molluscs *Pteria* sp. (yellow arrows), and sheltering a variety of animals including the large whip goby *Bryaninops* aff. *amplus* (red arrows). Scale bar in (d) corresponds to 0.5 cm. Photo credits: Hendrik Sauvignat (a, c-d) and Christophe Ediar (b).

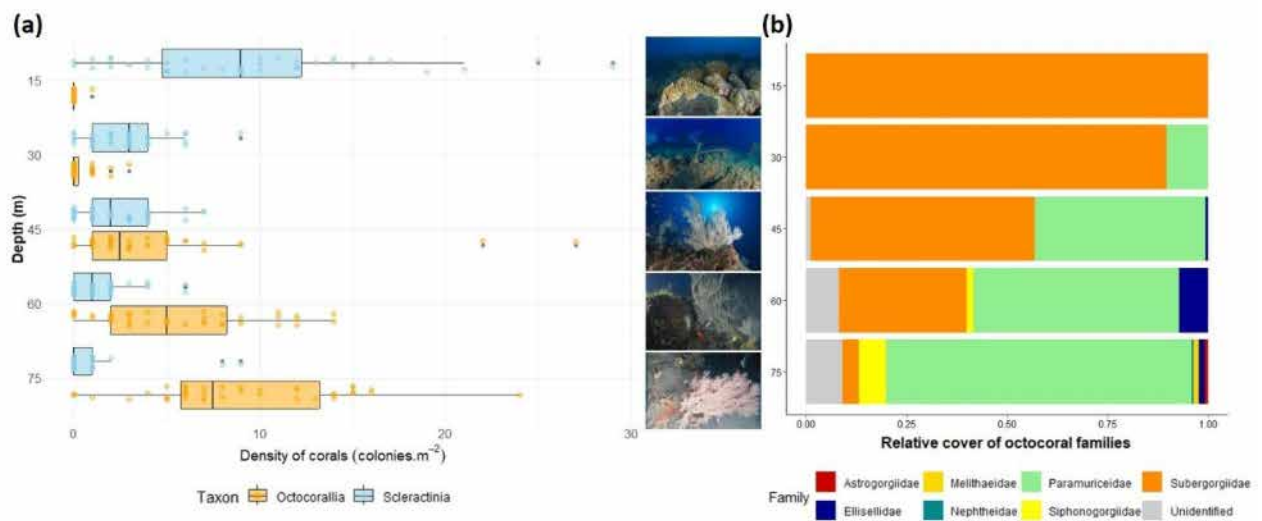


Figure 2. (a) Distribution of density (colonies.m⁻²) of Scleractinia and Octocorallia and (b) relative cover (%) of octocoral families at western port in Reunion Island, at shallow depths at 15 m, in the upper limit of mesophotic zone at 30 m and 45 m depths, and in the lower mesophotic zone at 60 and 75 m depths. The densities and cover were estimated from 40 horizontally-oriented photo-quadrats per depth (total area per depth = 10 m²). Photo credits: Hendrik Sauvignat and Ludovic Hoarau.

Supplementary material for:

Marine animal forest formed by gorgonians *Subergorgia* on near-shore mesophotic ecosystems in Reunion Island

Ludovic Hoarau^{1,2,*}, Lucie Penin^{1,3}, Emilie Boissin^{3,4}, Héloïse Rouzé⁵, Hendrik Sauvignet⁶, Sophie Bureau^{1,3}, Perrine Mangion¹, Priscille Labarrère², Lionel Bigot^{1,3}, Pascale Chabanet^{1,3}, Francisco Otero-Ferrer⁷, Lorenzo Bramanti⁸, Mehdi Adjeroūd⁹

¹ UMR ENTROPIE (IRD, Université de La Réunion, CNRS, IFREMER, Université de Nouvelle-Calédonie), Saint-Denis, La Réunion, France

² Grand Port Maritime De La Réunion, Le Port, La Réunion, France

³ Laboratoire d'Excellence CORAIL, Paris, France

⁴ PSL Research University, UAR3278 CRIOBE - CNRS-EPHE-UPVD, Perpignan, France

⁵ Marine Laboratory University of Guam, Mangilao, GU 96923, USA

⁶ Ocean-Obs, Grande Ravine, Littoral Sud – 97426 Trois-Bassin, La Réunion, France

⁷ BIOCON, IU-ECOQUA, Parque Científico Tecnológico Marino de Taliarte, Universidad de las Palmas de Gran Canaria, 35214, Gran Canaria, Spain

⁸ Sorbonne Université, CNRS, Laboratoire d'Ecogéochimie des Environnements Benthiques, LECOB, 66500, Banyuls-sur-Mer, France

⁹ UMR ENTROPIE (IRD, Université de La Réunion, CNRS, IFREMER, Université de Nouvelle-Calédonie), Perpignan, France

*Corresponding author. Email: ludovic.remy.hoarau@gmail.com

Appendix S1

Material and Methods

Quantitative surveys of macro-benthic organisms were conducted between November 2021 and November 2022 on the hard-bottom slopes of Le Port district off the northwestern coast of Reunion Island at depths between 12 and 77 m (Figure S1). One scuba dive was conducted by two divers with open circuit and CCR at each of the five depth ranges (12-16 m, 29-33 m, 43-47 m, 59-63 m, and 73-77 m; hereafter 15, 30, 45, 60, and 75 m). One diver performed random photo-quadrats of the sea floor along the different isobaths using a Sony $\alpha 7C$ camera in Nauticam Housing, with a 28 mm lens, 24.2-pixel high-definition resolution and two Sea & Sea YS-D2J lights. Photo-quadrats were 0.5×0.5 m in size, with $n = 40$ for each depth range, to characterize the spatial community structure of Anthozoa. At the same time, additional vertically-oriented photo-quadrats were conducted to determine the size structure and health status of the predominant macro-benthic octocoral species *Subergorgia cf. suberosa* ($n = 5$ at 15 m, $n = 34$ at 30 m, $n = 35$ at 45 m, $n = 2$ at 60 m and $n = 1$ at 75 m; total $n = 77$) (Figure S2). While the first diver conducted the photo-quadrats, the second diver photographed the habitat, sessile macro-benthic species and macrofauna (i.e., invertebrates epibionts and fishes) to determine the biodiversity associated with the gorgonian forest (Table S1). For each benthic photo-quadrat, using the software ImageJ, we determined: i) the densities (number of colonies.m⁻²) of Anthozoa with Scleractinia, Antipatharia, and Octocorallia, ii) the size (height of the colony from the base to the upper inside edge of photo-quadrats) of each *S. cf. suberosa* specimen, and iii) the relative cover (%) of octocoral families using Coral Point Count with Excel Extension software and 50 random points projections per photo-quadrat. We also noted entangled fishing lines (Figure S3), partial or total polyp loss and tissue necrosis (along with epibiosis) in each *S. cf. suberosa* specimen as proxies for anthropogenic impacts on gorgonians (Table S2).

Appendix S1

Results

There was a significant difference in Scleractinia densities across depths (Kruskal-Wallis test, $X^2 = 85.506$, $df = 4$, $p < 0.0001$) and in Octocorallia densities (Kruskal-Wallis test, $X^2 = 128.28$, $df = 4$, $p < 0.0001$). Scleractinian corals were the most abundant at 15 m (37.1 ± 4.2 colonies.m⁻²) and nearly absent at 75 m (2.7 ± 1.2 colonies.m⁻²). In contrast, octocoral densities demonstrated significant increases with respect to depth. Dunn's Post Hoc tests (with Bonferroni correction) revealed that the density of Scleractinia at each of the four mesophotic depths (i.e., 30, 45, 60, and 75 m) was significantly lower than for adjacent shallow reefs at 15 m depth (all $p < 0.01$; Figure 2).

Similarly, the densities of Scleractinia in the upper mesophotic zone (i.e., 30 and 45 m) were significantly higher than those in the lower mesophotic zone at 75 m depth, while 60 m depth is transitory between upper and 75 m depth. The octocoral community was primarily mono-specific (*Subergorgia*) and colonies were significantly more abundant in the upper mesophotic (i.e., 45 m; Figure 2), than in shallow waters at depths ≤ 30 m. The octocoral density increased with depth, with the greatest values recorded for the deepest depths surveyed in this study (i.e., 60 to 75 m), and were mostly multi-specific in the lower mesophotic zone. There was no significant difference in octocoral density between 15 and 30 m depths ($p > 0.05$), 45 and 60 m depths ($p > 0.05$), and between 60 and 75 m depths ($p > 0.05$). At 45, 60 and 75 m depths, the density of octocorals reached 16.5 ± 3.4 , 22.6 ± 2.6 and 35.3 ± 3.3 colonies.m⁻² (mean $\pm$ SE), respectively (Figure 2; Appendix S1: Table S2). The density of *Subergorgia* cf. *suberosa* peaked between 45 m (6.1 ± 1.0 colonies.m⁻²) and 60 m (1.8 ± 0.5 colonies.m⁻²) depth (Appendix S1: Table S2).

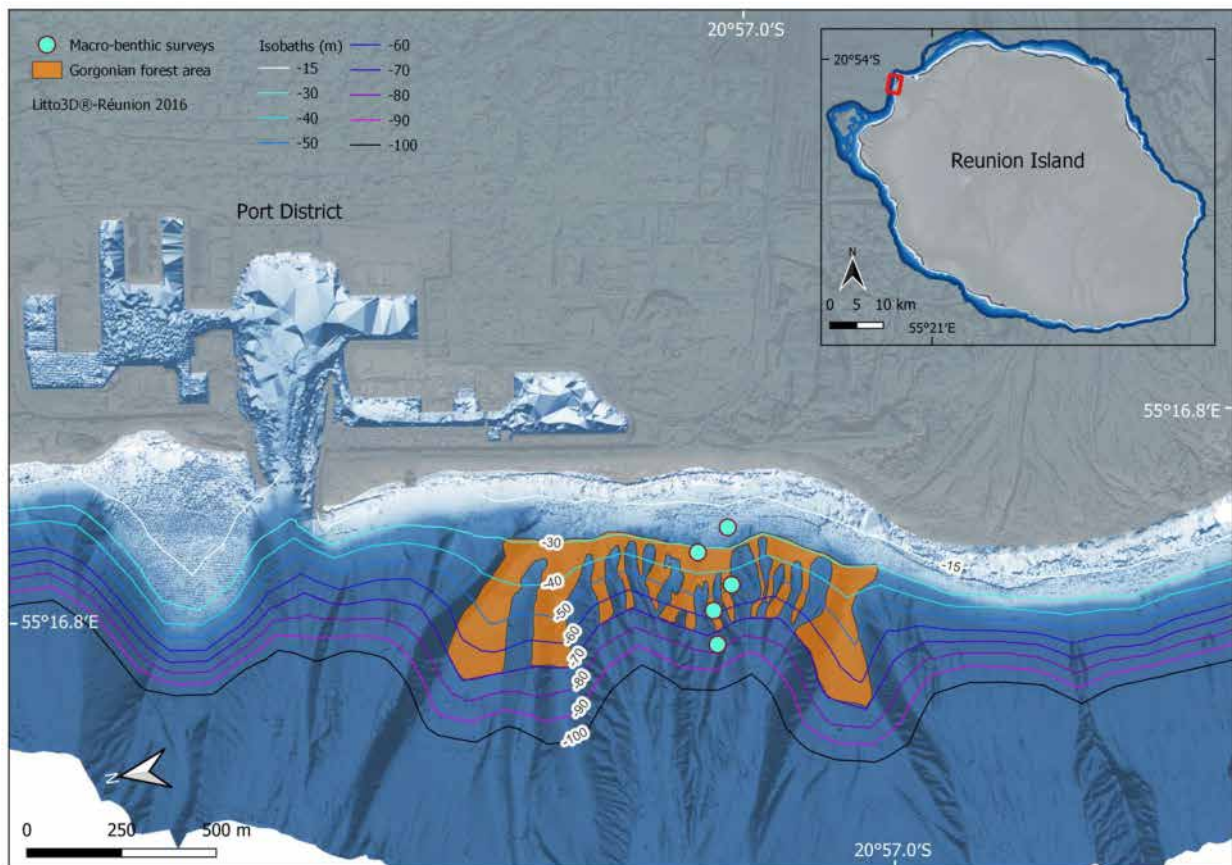


Figure S1: Gorgonian forest area and the locations of macro-benthic surveys on the northwestern coast of Reunion Island in the Southwest Indian Ocean.

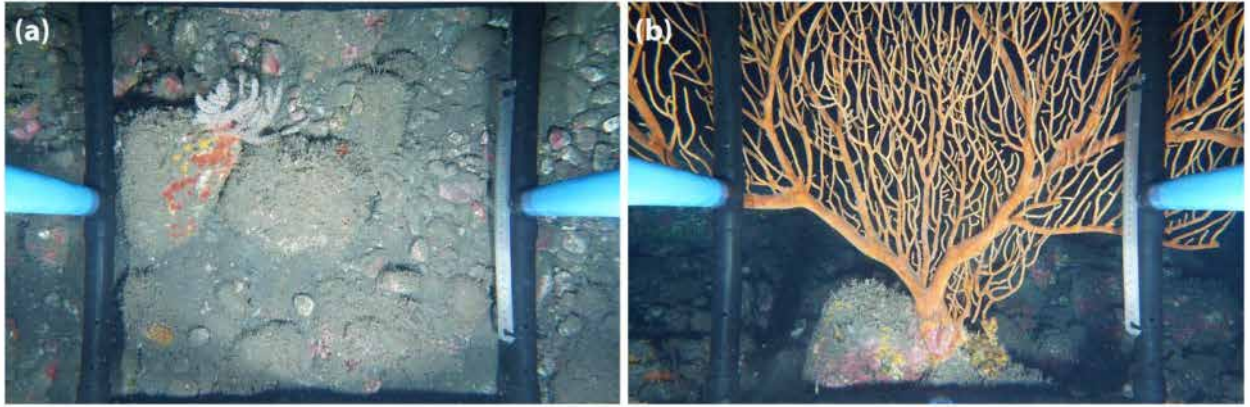


Figure S2: Examples of (a) a horizontally-oriented photo-quadrat and (b) a vertically-oriented photo-quadrat of *Subergorgia cf. suberosa* with a height and width higher than 50 cm providing space settlement for scleractinian coral *Madracis hellana*, a rare mesophotic Pocilloporidae at 32 m depth. A 30 cm ruler at the inside right of quadrats. Photo credits: Ludovic Hoarau.

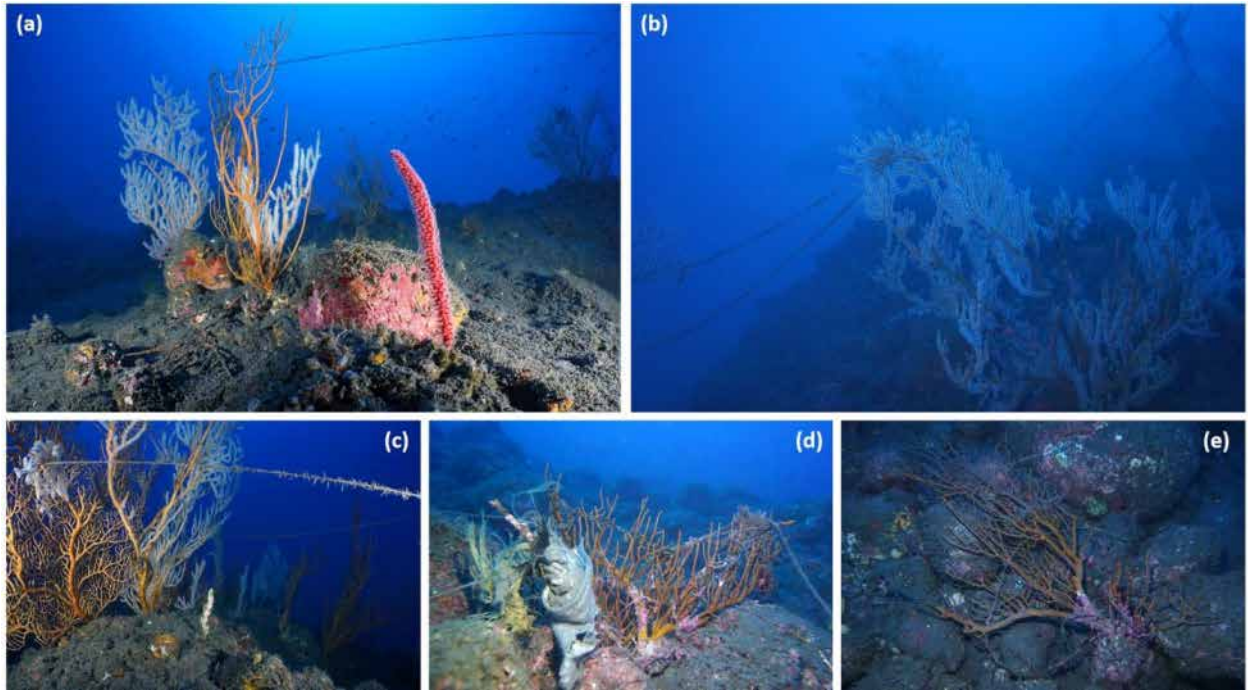


Figure S3: Examples of damages to entanglements on *Subergorgia cf. suberosa*. (a) Some large colonies (> 50 cm height) are entangled by long fishing lines at (b) 30 m, (c) 45 m, and (d) 60 m depth. Colonies entangled in lost lines and tissues, and colonized by turf and coralline algae and (e) mechanically dislodged. Photo credits: Hendrik Sauvignat (a, c) and Ludovic Hoarau (b, d-e).

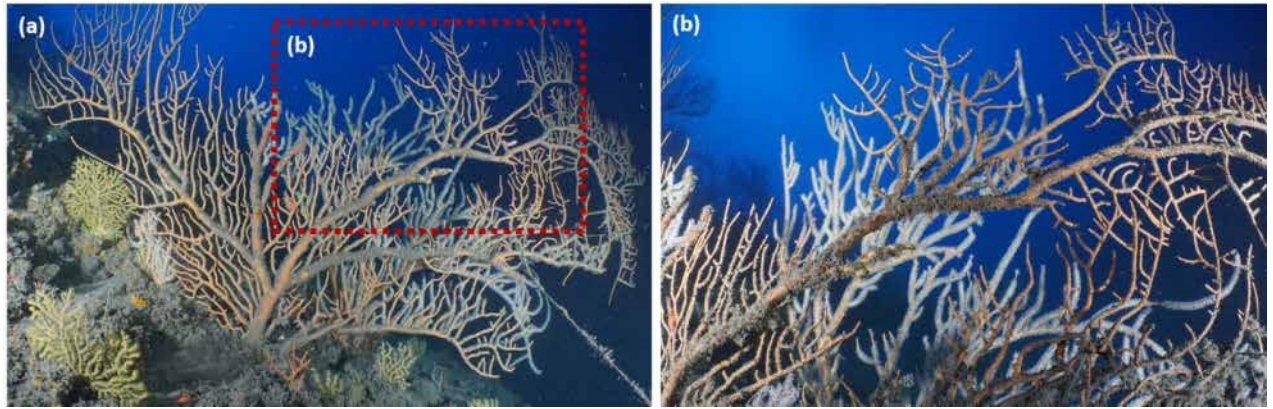


Figure S4: (a) A large colony of *Subergorgia. cf. suberosa* (> 1-meter height) entangled in a fishing line at 60 m depth, those branches are covered by detrital materials and overgrown by sedimentary algal turfs and sponges, and (b) close-up. Photo credits: Hendrick Sauvignnet.

Table S1: List of fish and Anthozoan species photographed within the marine animal forest of *Subergorgia cf. suberosa* between 30 and 60 m depths.

Class (Sub-Class - Order)	Family	Species
Anthozoa (Hexacorallia – Scleractinia)	Agariciidae	<i>Leptoseris cf. hawaiiensis</i>
		<i>L. cf. incrustans</i>
		<i>L. mycetoseroides</i>
		<i>L. cf. scabra</i>
	Astrocoeniidae	<i>Stylocoeniella armata</i>
		<i>S. guentheri</i>
	Coscinaeidae	<i>Coscinaeae monile</i>
		<i>Horastrea indica</i>
	Dendrophylliidae	<i>Tubastraea aurea</i>
	Fungiidae	<i>Cycloseris</i> sp.
		<i>Fungia</i> sp.
	Merulinidae	<i>Caulastrea cf. furcata</i>
		<i>Cyphastrea cf. microphthalma</i>
		<i>Dipsastrea aff. favus</i>
		<i>Favites cf. pentagona</i>
		<i>F.</i> sp.
		<i>Trachyphyllia cf. geoffroyi</i>
	Mussidae	<i>Acanthastrea echinata</i>
		<i>A. hillae</i>
	Pocilloporidae	<i>Madracis hellana</i>
		<i>Pocillopora aff. grandis</i>
		<i>P. aff. verrucosa</i>
	Poritidae	<i>Porites lutea</i>
	Scleractinia <i>incertae sedis</i>	<i>Pachyseris cf. speciosa</i>
Anthozoa (Hexacorallia- Antipatharia)	Antipathidae	<i>Cirrhipathes</i> sp.
		<i>Stichopathes</i> sp.
	Myriopathidae	<i>Cupressopathes</i> sp.
Anthozoa (Octocorallia – Scleralcyonacea)	Ellisellidae	<i>Ellisella</i> sp.
		<i>Junceella cf. juncea</i>
		<i>Viminella</i> sp.
	Melithaeidae	<i>Melithaea</i> sp.
	Paramuriceidae	<i>Acanthogorgia</i> sp.
		<i>Bebryce cf. sulfura</i>
	Subergorgiidae	<i>Subergorgia cf. suberosa</i>
	Siphonogorgiidae	<i>Siphonogorgia</i> sp.
Fish		
Actinopterygii	Acanthuridae	<i>Acanthurus dussumieri</i>

	<i>A. mata</i>
	<i>A. tennentii</i>
	<i>Naso hexacanthus</i>
Apogonidae	<i>Apogon fraenatus</i>
	<i>A. kallopterus</i>
Aulostomidae	<i>Aulostomus chinensis</i>
Balistidae	<i>Balistapus undulatus</i>
	<i>Balistoides conspicillum</i>
	<i>Odonus niger</i>
	<i>Pseudobalistes fuscus</i>
	<i>Sufflamen bursa</i>
Blennidae	<i>Plagiotremus tapeinosoma</i>
Carangidae	<i>Carangoides fulvoguttatus</i>
Chaetodontidae	<i>Chaetodon dolosus</i>
	<i>C. kleinii</i>
	<i>C. madagaskariensis</i>
	<i>C. mitratus</i>
	<i>Forcipiger longirostris</i>
	<i>Heniochus diphreutes</i>
Cirrhitidae	<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>
	<i>Oxycirrhites typus</i>
Gobiidae	<i>Bryaninops amplus</i>
	<i>B. yongei</i>
Labridae	<i>Bodianus bilunulatus</i>
	<i>B. opercularis</i>
	<i>Labroides dimidiatus</i>
	<i>Pseudocheilinus evanidus</i>
Lutjanidae	<i>Lutjanus argentimaculatus</i>
Microdesmidae	<i>Nemateleotris magnifica</i>
Mullidae	<i>Parupeneus macronemus</i>
Pomacanthidae	<i>Apolemichthys trimaculatus</i>
	<i>Pomacanthus imperator</i>
Pomacentridae	<i>Chromis leucura</i>
	<i>Paraglagusia fieldi</i>
Serranidae	<i>Cephalopholis nigripinnis</i>
	<i>Epinephelus fasciatus</i>
	<i>E. longispinis</i>
	<i>Grammistes sexlineatus</i>
	<i>Pseudanthias cooperi</i>
	<i>P. evansi</i>
	<i>Variola louti</i>
Scombridae	<i>Gymnosarda unicolor</i>
Scorpaenidae	<i>Parascorpaena mossambica</i>

		<i>Pterois antennata</i>
		<i>P. miles</i>
		<i>Synanceia verrucosa</i>
	Tetraodontidae	<i>Arothron hispidus</i>
		<i>Canthigaster smithae</i>
		<i>C. valentini</i>
	Zanclidae	<i>Zanclus cornutus</i>
	Fish Elasmobranchii	
	Dasyatidae	<i>Taeniurops meyeri</i>
	Torpedinidae	<i>Torpedo fuscomaculata</i>

Table S2: Mean densities ($\pm$ SE) of Anthozoan (Scleractinia, Antipatharia and Octocorallia) across depths, with corresponding mean densities (no.colonies.m⁻²) and relative cover (%) of *Subergorgia* cf. *suberosa* among Octocorallia, and percentage of photographed colonies entangled with fishing lines, showing partial or total polyp loss and tissue necrosis.

Depth (m)	Mean density (no.colonies.m ⁻²) $\pm$ SE				Relative cover of <i>S. cf. suberosa</i>	% of <i>S. cf. suberosa</i> with fishing lines	% of <i>S. cf. suberosa</i> with partial or total polyp lost	% of <i>S. cf. suberosa</i> with tissue necrosis
	Scleractinia	Antipatharia	Octocorallia	<i>S. cf. suberosa</i>				
15	37.1 $\pm$ 4.2	0 $\pm$ 0	0.1 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.1	100	20.0	40.0	20.0
30	10.8 $\pm$ 1.3	1.1 $\pm$ 0.6	1.4 $\pm$ 0.4	1.1 $\pm$ 0.3	93.8	32.4	67.6	35.3
45	8.9 $\pm$ 1.3	0.4 $\pm$ 0.2	16.5 $\pm$ 3.4	6.1 $\pm$ 1.0	61.3	20.0	25.7	34.3
60	5.6 $\pm$ 1.0	0 $\pm$ 0	22.6 $\pm$ 2.6	1.8 $\pm$ 0.5	42.0	0	50.0	50.0
75	2.7 $\pm$ 1.2	0.2 $\pm$ 0.1	35.3 $\pm$ 3.3	0.8 $\pm$ 0.6	3.1	0	100	100
Total	13.2 $\pm$ 1.2	0.4 $\pm$ 0.0	15.2 $\pm$ 1.6	2.0 $\pm$ 0.3	29.9	24.7	46.8	35.1

Annexe 4

Liste des publications scientifiques au cours de cette thèse :

Hoarau L, Guilhaumon F, Bureau S, Mangion P, Labarrère P, Bigot L, Chabanet P, Penin L, Adjeroūd M (2024) Marked spatial heterogeneity of macro-benthic communities along a shallow-mesophotic depth gradient in Reunion Island. *Scientific Reports*, 14, 32021. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-83744-2> (**Chapitre 3**)

Hoarau L, Guilhaumon F, Bureau S, Labarrère P, Bigot L, Adjeroūd M, Penin L (*accepté*) Coral recruitment in mesophotic coral ecosystems is lower and taxonomically distinct from shallow environments at Reunion Island, southwestern Indian Ocean. *Coral Reefs*. (**Chapitre 4**)

Boissin É, **Hoarau L**, Bureau S, Bigot L, Ory D, Mouronvalle C, Penin L, Adjeroūd M (*soumis*) Connectivity between euphotic and mesophotic populations of the ringed-plate coral *Pachyseris speciosa* supports the ‘deep reef refuge hypothesis’ in Reunion Island, southwestern Indian Ocean. *BMC Ecology and Evolution*. (**Chapitre 5**)

Guibert J, Fajeau A, **Hoarau L**, Adjeroūd M, Penin L, Oury N, Magalon H (*soumis*) Exploring genetic structure in *Pocillopora* populations along a depth gradient in Reunion Island (southwestern Indian Ocean): an assessment of the ‘deep reef refuge’ hypothesis. *Coral Reefs*. (**Chapitre 5**)

Hoarau L, Penin L, Boissin É, Rouzé H, Sauvignat H, Bureau S, Mangion P, Labarrère P, Bigot L, Chabanet P, Otero-Ferrer F, Bramanti L, Adjeroūd M (*en révision*) Marine animal forest formed by gorgonians *Subergorgia* on near-shore mesophotic ecosystems in Reunion Island. *Ecology*. (**Annexe 3**)

Hoarau L, Mouquet P, Ropert M, Cuvillier A, Massé L, Bonhommeau S, Bigot L, Cauvin B, Pothin K, Bajjouk T (2023) Negative sea level anomalies with extreme low tides in the South-West Indian Ocean shape Reunion Island’s fringing coral reef flats. *Ecological Indicators*, 154, 110508. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110508>

Thibault M, **Hoarau L**, Lebreton L, Le Corre M, Barret M, Cordier E, Ciccione S, Royer S-R, Ter Halle A, Ramanampamojy A, Jean C, Dalleau M (2023) Do loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) gut contents reflect the types, colors and sources of plastic pollution in the Southwest Indian Ocean? *Marine Pollution Bulletin*, 194, 115343. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115343>

Gravier-Bonnet N, Boissin É, **Hoarau L**, Plantard P, Loisil C, Ory D, Mulochau T, Chabanet P, Ajderoud M, Bourmaud C, Rouzé H (2022) Diving into the lower mesophotic coral ecosystems (65–93 m depth) of Reunion Island (Southwestern Indian Ocean) sheds light on the hidden diversity of hydroids (Cnidaria, Hydrozoa). *Marine Biodiversity* 52, 38. <https://doi.org/10.1007/s12526-022-01274-4> (**Annexe 2**)

Hoarau L, Rouzé H, Boissin É, Gravier-Bonnet N, Plantard P, Loisil C, Bigot L, Chabanet P, Labarrère P, Penin L, Ajderoud M, Mulochau T (2021) Unexplored Refugia with High Cover of Scleractinian *Leptoseris* spp. and Hydrocorals *Stylaster flabelliformis* at Lower Mesophotic Depths (75–100 m) on Lava Flows at Reunion Island (Southwestern Indian Ocean). *Diversity*, 13(4), 141. <https://doi.org/10.3390/d13040141> (**Annexe 1**)

Quintana Martín-Montalvo B, **Hoarau L**, Deffes O, Delaspre S, Delfour F, Landes A-E (2021) Dolphin Watching and Compliance to Guidelines Affect Spinner Dolphins' (*Stenella longirostris*) Behaviour in Reunion Island. *Animals*, 11(9), 2674. <https://doi.org/10.3390/ani11092674>

Participation aux colloques nationaux et conférences internationales :

Hoarau L, Penin L, Mangion P, Bureau S, Bigot L, Labarrère P, Chabanet P, Adjeroūd M (2023) Structure des communautés benthiques le long du gradient de profondeur 15–95 m : la zone mésophotique, un refuge pour les récifs coralliens à La Réunion ? *Le Paris des Récifs - Colloque LABex Corail*. Paris, France. Oral

Hoarau L, Penin L, Mangion P, Bureau S, Sauvignnet H, Bigot L, Labarrère P, Chabanet P, Adjeroūd M (2023) Diverse Mesophotic Coral Ecosystems and Benthic Community Shifts

Along a Depth Gradient in Reunion Island, Southwestern Indian Ocean. *Gordon Research Center Mesophotic Coral Ecosystems* - Ventura, USA. Oral

Hoarau L, Penin L, Mangion P, Bureau S, Sauvignet H, Bigot L, Labarrère P, Chabanet P, Adjeroud M (2023) Mesophotic coral ecosystems and sessile benthic community shifts along a depth gradient around Reunion Island, South Western Indian Ocean. *Gordon Research Center Mesophotic Coral Ecosystems* - Ventura, USA. Poster

Hoarau L, Penin L, Magalon H, Bureau S, Sauvignet H, Bigot L, Boissin É, Rouzé H, Labarrère P, Chabanet P, Adjeroud M (2022) Variability of mesophotic coral ecosystems and sessile benthic community shifts along a depth gradient around Reunion Island, Southwestern Indian Ocean. *12th WIOMSA Symposium* – Port Elizabeth, South Africa. Oral

Hoarau L, Penin L, Boissin É, Rouzé H, Plantard P, Loisel C, Labarrère P, Mulochau T, Trentin F, Gravier-Bonnet N, Bigot L, Chabanet P, Adjeroud M (2021) Benthic communities in the mesophotic zone off Reunion Island (South-West Indian Ocean) reveal unique habitats with an unexplored biodiversity. *14th International Coral Reef Symposium*. E-poster

Co-encadrement de stages de Master 2 :

- Villechanoux Juliette (septembre à décembre 2022) A demographic analysis of mesophotic scleractinian corals of Reunion Island, southwestern Indian Ocean. Stage de recherche post-Master 2 Erasmus Mundus EMBC
- Lejeune Amanda (janvier à juillet 2023) Structure and spatial dynamics of benthic communities of mesophotic coral ecosystems in La Réunion. Stage de recherche Master 2 Université de Liège

Enseignements universitaires TP :

- TP Biostatistiques - Licence 3 Sciences de la Vie (année 2022/2023) : 24 heures
- TP Classification organisation et évolution des Métazoaires - Licence 3 Sciences de la Vie (année 2022/2023) : 20 heures
- TP Classification organisation et évolution des Métazoaires - Licence 3 Sciences de la Vie (année 2023/2024) : 24 heures

Sensibilisation, vulgarisation scientifique et présentations à des forums et séminaires :

- Webinar Port Sustainability in East Africa and the Indian Ocean (avril 2021), présentation intitulée : Marine environment and biodiversity monitoring: from the shallow to the deep
- Conseil de Développement du GPMDLR (septembre 2021) : présentation du sujet de thèse et du projet ECOMER : Les Ecosystèmes Coralliens MESophotiques à La Réunion
- Commission Développement Durable du GPMDLR (juin 2022), présentation de l'état d'avancement des travaux de la thèse sur l'étude des écosystèmes coralliens mésophotiques à La Réunion
- Ecole Flottante Bleu Outremer sur le Marion Dufresne (juillet 2022), présentation intitulée : Mesophotic Coral Ecosystems in Reunion Island
- Forum Scientifique de la Réserve Naturelle Marine de La Réunion (septembre 2022), présentation intitulée : ECOMER : Les Ecosystèmes CORalliens MESophotiques à La Réunion
- Conseil de Développement du GPMDLR (septembre et novembre 2022), présentation des avancées de la thèse et du programme ECOMER
- Maritime Week Port Réunion (septembre 2023), présentation intitulée : A natural heritage management plan revealing unexpected deep biodiversity: a spotlight on a port conservation action
- Intervention au CREPS (Centre de Ressources, d'Expertise et de Performance Sportive) de La Réunion pour le Certificat Complémentaire « Plongée Profonde et Tutorat » (octobre 2023), présentation sur le thème : « La vie sous-marine : que rencontre-t-on en plongée profonde – faune, flore, milieu et environnement »

Annexe 5

Curriculum Vitae



©Photo Hendrik Sauvignat

Ludovic Hoarau
 2 chemin d'eau
 97435 Saint-Gilles Les Hauts, La Réunion
 0(0262) 693 42 85 60
 ludovic.remy.hoarau@gmail.com ;
 ludovic.hoarau@univ-reunionf.fr



Né le 22/05/1986
 à Saint-Denis, La Réunion

EXPÉRIENCES PROFESSIONNELLES

Nov. 2020 – Oct. 2024	Doctorant CIFRE — ‘Les écosystèmes coralliens mésophotiques à La Réunion’ Grand Port Maritime De La Réunion / ENTROPIE Université de La Réunion / IRD Réunion
Avril 2017– July 2020	Agent chargé de mission ‘Quiétude des mammifères marins et tortues marines’ CEDTM (Centre d’Étude et de Découverte des tortues Marines)
Nov. 2016 – Fév. 2017	Chargé de mission — Système d’Information Géographique (SIG) des mammifères marins GLOBICE (Groupement Local d’Observation et d’Identification des Cétacés)
Fév. – Mars 2016	Chargé de mission — Projet COCA LOCA CEDTM
Fév. 2014 – Fév. 2016	Volontariat de Service Civique — Ingénieur SIG et Écologie Benthique IFREMER Délégation Océan Indien
Déc. 2013 – Jan. 2014	Chargé de mission — Analyse du benthos marin, Point 1 de la Réserve Naturelle Marine de La Réunion - Muséum National d’Histoire Naturelle de Paris (MNHN)/Université de La Réunion
Oct. 2012 – Fév. 2013	Biologiste marin technicien – Chef d’équipe KELONIA — Centre de soins
Nov. 2010 – Jan. 2012	Technicien aquacole – Plongeur professionnel Aquarium de La Réunion

FORMATIONS ACADÉMIQUES

2008 - 2010	European Master of Science Marine Biodiversity and Conservation (EMBC) Mention ‘Great distinction’ Macquarie University (Australie) : Master Thesis : ‘Shifts in reef coral competitive dominance under physical climate change’ - Université Paris 6 Pierre et Marie Curie (France) ; University of Algarve (Portugal) ; Marine Biology Summer School : University of Gdańsk (Pologne) — Ghent University (Belgique)
2007 - 2008	Master 1 Océanographie, Spécialité Biologie et Ecologie Marines Centre d’Océanologie de Marseille, Observatoire des Sciences de l’Univers (OSU) (France)
2006 - 2007	Licence 3 Sciences de la Mer et de l’Environnement Centre d’Océanologie de Marseille, OSU (France)

EXPÉRIENCES DE RECHERCHE

- Particip Coral ID workshop 2021 – Coral identification & Biigle annotation software
- Contributeur de la base de données The Coral Trait Database — Coral Trait Database (<http://coraltraits.org>)
- Étude et évaluation de la biodiversité marine sur les herbiers de La Réunion — ECOMAR, Laboratoire d'Écologie Marine, Université de La Réunion
- Étude et observations des événements de pontes massives de coraux à La Réunion et étude de la reproduction et du recrutement larvaire des coraux — IRD (Institut de Recherche pour le Développement) /Aquarium de La Réunion

COMPÉTENCES COMPLÉMENTAIRES

Certificats	- Permis de conduire Licence B - Permis bateau plaisance - Prévention et secours civiques de niveau 1 (PSC1) - Plongeur niveau 4 (CMAS 4****) - Plongeur Nitrox confirmé (CMAS) — Plongeur Trimix hypoxique (CMAS) (TDI/SDI) - - Plongeur Recycleur Diluant Trimix Hypoxique PTH120 REVO (IANTD) et MEGALODON Diluant Air - Plongeur professionnel (Certificat d'aptitude à l'Hyperbarie Classe 3 mention B)
Logiciels	- Microsoft Windows et Mac environnements : Excel, Word, PowerPoint - Statistiques et modélisation : Matlab, R— Primer — CPCe — PAMPA - SIG : Arc GIS, Quantum GIS (QGIS) - Adobe Photoshop LightRoom — ImageJ — Biigle
Bancarisation	- Quadriges2 ; BD-RECIF ;
Langues	- Français et Créole Réunionnais : langue maternelle — Anglais : TOEFL IBT : 99/120 (2012) — - Portugais, Espagnol et Allemand : quelques notions
Vie Associative	- Représentant et membre actif de l'association 3R : Réhabilitation du Récif Réunionnais - Membre des associations : Plongée Dionybulles Réunion — CEDTM — 3R

PRODUCTION SCIENTIFIQUE

Publications rang A

Hoarau L, Penin L, Boissin E, Rouzé H, Sauvignat H, Bureau S, Mangion P, Labarrère P, Bigot L, Chabanet P, Otero-Ferrer F, Bramanti L, Adjeroud M (*en révision*). Marine animal forest formed by gorgonians *Subergorgia* on near-shore mesophotic ecosystems in Reunion Island. *Ecology*.

Hoarau L, Guilhaumon F, Bureau S, Mangion P, Labarrère P, Bigot L, Chabanet P, Penin L, Adjeroud M (*en révision*) Marked spatial heterogeneity of macro-benthic communities along a shallow-mesophotic depth gradient in Reunion Island. *Scientific Reports*, 14, 32021. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-83744-2>

- Hoarau L**, Mouquet P, Ropert M, Cuvillier A, Massé L, Bonhommeau S, Bigot L, Cauvin B, Pothin K, Bajjouk T (2023). Negative sea level anomalies with extreme low tides in the South-West Indian Ocean shape Reunion Island's fringing coral reef flats. *Ecological Indicators*, 154, 110508.
- Thibault M, **Hoarau L**, Lebreton L, Le Corre M, Barret M, Cordier E, Ciccione S, Royer S-J, Ter Halle A, Ramanampamonjy A, Jean C, Dalleau M (2023). Do loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) gut contents reflect the types, colors and sources of plastic pollution in the Southwest Indian Ocean? *Marine Pollution Bulletin*, 194, 115343.
- Gravier-Bonnet N, Boissin É, **Hoarau L**, Plantard P, Loisil C, Ory D, Mulochau T, Chabanet P, Ajderoud M, Bourmaud C, Rouzé H (2022). Diving into the lower mesophotic coral ecosystems (65–93 m depth) of Reunion Island (Southwestern Indian Ocean) sheds light on the hidden diversity of hydroids (Cnidaria, Hydrozoa). *Marine Biodiversity* 52, 38.
- Hoarau L**, Rouzé H, Boissin É, Gravier-Bonnet N, Plantard P, Loisil C, Bigot L, Chabanet P, Labarrère P, Penin L, Ajderoud M, Mulochau T (2021). Unexplored Refugia with High Cover of Scleractinian Leptoseris spp. and Hydrocorals *Stylaster flabelliformis* at Lower Mesophotic Depths (75–100 m) on Lava Flows at Reunion Island (Southwestern Indian Ocean). *Diversity*, 13(4), 141.
- Quintana Martín-Montalvo B, **Hoarau L**, Deffes O, Delaspre S, Delfour F, Landes, A-E (2021). Dolphin Watching and Compliance to Guidelines Affect Spinner Dolphins' (*Stenella longirostris*) Behaviour in Reunion Island. *Animals*, 11(9), 2674.
- Barra T, Bejder L, Dalleau M, Delaspre S, Landes A-E, Harvey M, **Hoarau L** (2020). Social Media Reveal High Rates of Agonistic Behaviors of Humpback Whales in Response to Swim-with Activities Off Reunion Island. *Tourism in Marine Environments*, 15(3-4), 191-209.
- Chazot J, **Hoarau L**, Carzon P, Wagner J, Sorby S, Ratel M, Barcelo A (2020). Recommendations for Sustainable Cetacean-Based Tourism in French Territories: A Review on the Industry and Current Management Actions. *Tourism in Marine Environments*, 15(3-4), 211-235.
- Hoarau L**, Dalleau M, Delaspre S, Barra T, Landes A-E (2020). Assessing and mitigating humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) disturbance of whale-watching activities in Reunion Island. *Tourism in Marine Environments*, 15(3-4), 173-189.
- Bajjouk T, Mouquet P, Ropert M, Quod JP, **Hoarau L**, Bigot L, Le Dantec N, Delacourt C, Populus J (2019). Detection of changes in shallow coral reefs status: Towards a spatial approach using hyperspectral and multispectral data. *Ecological Indicators*, 96, 174-191.
- Nikolic N, Morandeau G, **Hoarau L**, West W, Arrizabalaga H, Hoyle S, Nicol SJ, Bourjea J, Puech A, Farley JH, Williams AJ, Fontenau A (2017). Review of albacore tuna, *Thunnus alalunga*, biology, fisheries and management. *Reviews in fish biology and fisheries*, 27(4), 775-810.
- Cuvillier A, **Hoarau L**, Frouin P, Bruggemann H, Letourneur Y (2016). Seagrass beds as feeding territory for farming *Stegastes* spp. (Pomacentridae). *Marine Biodiversity*, 46(3), 539-540.
- Hoarau L**, Ainley L, Jean C, Ciccione S (2014). Ingestion and defecation of marine debris by loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, from by-catches in the South-West Indian Ocean. *Marine Pollution Bulletin*, 84(1-2), 90-96.

Rapports scientifiques

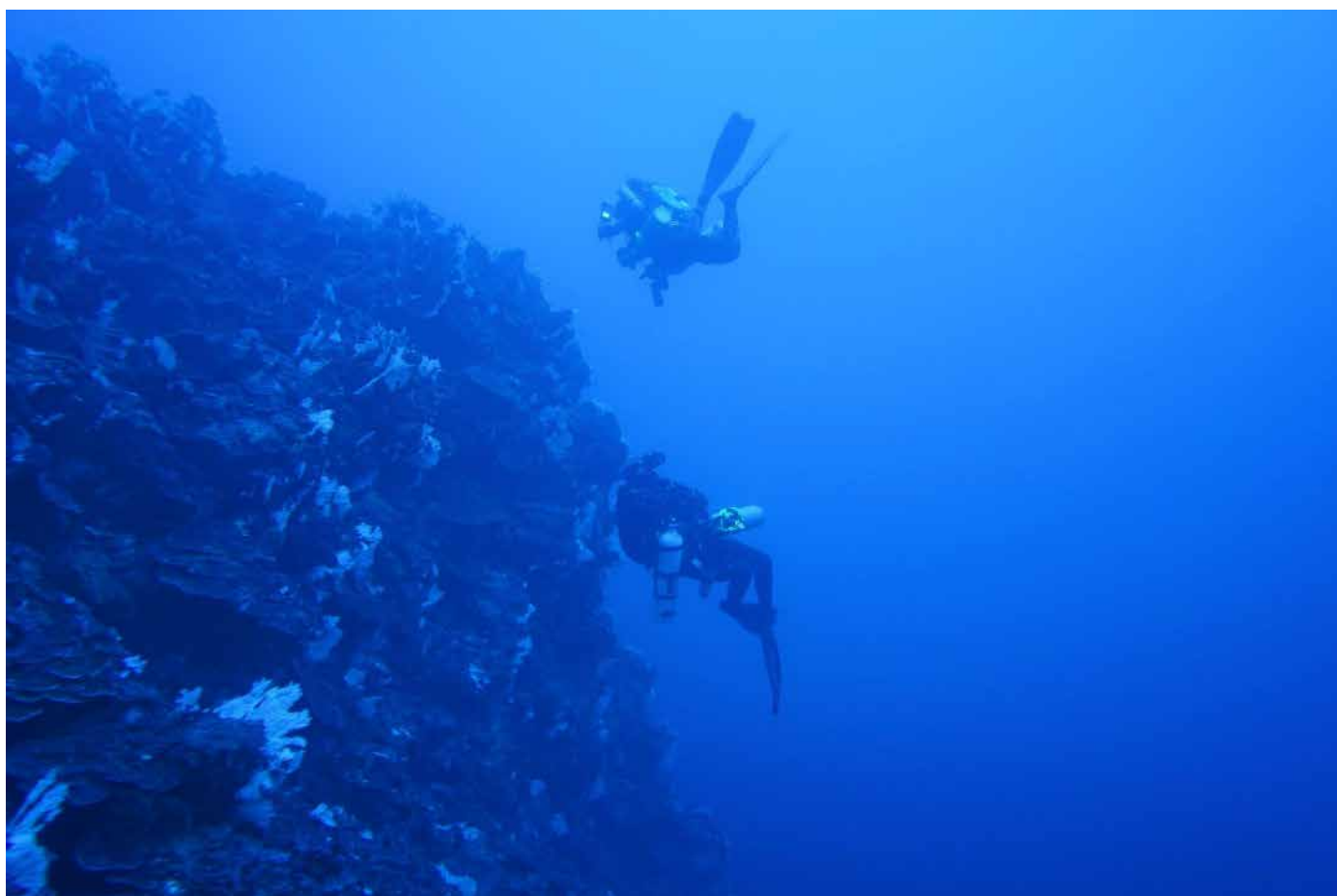
- Mulochau T, Durville P, Gravier-Bonnet N, Poupin J, Trentin F, Corse E, Nikolic N, Troadec R, Tunin-Ley A, Loicil C, Plantard P, Boissin E, Broudic L, Crochelet E, **Hoarau L**, Anker A, Bidgrain P, Bigot L, Bo M, de Voogd NJ, Ducarme F, Gérard F, Fricke R, Huet R, Lagourgue L, Lopez-Gonzalez P, Mah C, Messing CG, Monniot F, Paulay G, Véronique P, Quod JP, JC Martigné (2021). Inventaire faunistique et floristique en zone mésophotique à La Réunion (Bureau d'études BIORECIF).
- Hoarau L**, Delaspre S, Landes AE, Dalleau M (2019). Activité d'observation des cétacés à La Réunion : Bilan de la saison des baleines 2019. 27p Ce bilan a été rédigé dans le cadre de la Mesure Compensatoire Marine MCM05 du projet Nouvelle Route du Littoral financé par la Région Réunion, l'État et l'Union Européenne. Bilan de la saison des baleines 2019–Équipe Quiétude.
- Hoarau L**, Delaspre S, Landes AE, Dalleau M (2018). Activité d'observation des cétacés à La Réunion : Bilan de la saison des baleines 2018. 33p Ce bilan a été rédigé dans le cadre de la Mesure Compensatoire Marine MCM05 du projet Nouvelle Route du Littoral financé par la Région Réunion, l'État et l'Union Européenne. Bilan de la saison des baleines 2018–Équipe Quiétude.
- Hoarau L**, Delaspre S, Landes AE, Dalleau M (2017). Bilan de la saison des baleines 2017 de l'équipe Quiétude. 25p. Ce bilan a été rédigé dans le cadre de la Mesure Compensatoire Marine MCM05 du projet Nouvelle Route du Littoral financé par la Région Réunion, l'État et l'Union Européenne.
- Dalleau M, Bossert J, **Hoarau L**, Gaspar P, Ciccione S, Bourjea J (2016). Rapport Final COCA LOCA Connectivité des populations de tortues CAouannes dans l'ouest de l'océan indien : mise en place de mesures de gestions LOCAles et régionales.
- Bourjea J, Evano H, **Hoarau L**, Satra Le Bris C, Meillon J, Saintilan A, Ropert M. (2015). Atlas électronique Web de la pêche palangrière Réunionnaise.

- Duval M, Badat F, Cambert H, Collin E, Cuet P, Durasnel L, **Hoarau L**, Le Goff R, Maurel L, Moullama A, Ropert M, Sclan P, Talec P, Tunin Ley A, Turquet J, Vermetot C (2015). Fascicule technique pour la mise en œuvre du suivi "Paramètres Physico-Chimiques & Phytoplancton" du réseau de contrôle de surveillance DCE à La Réunion : Réseau Hydrologique du Littoral Réunionnais.
- Nikolic N, Fonteneau A, **Hoarau L**, Morandeau G, Puech A, Bourjea J (2014). Short review on biology, structure, and migration of *Thunnus alalunga* in the Indian Ocean. IOTC.

Participation aux colloques et conférences internationales

- Thibault M, **Hoarau L**, Lebreton L, Le Corre M, Barret M, Cordier E, Ciccione S, Royer S-J, Ter Halle A, Ramanampamonjy A, Jean C, Dalleau M (2024). Do loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) gut contents reflect the types, colors and sources of plastic pollution in the Southwest Indian Ocean? *42th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. Pattaya, Thailand. Oral
- Hoarau L**, Penin L, Mangion P, Bureau S, Bigot L, Labarrère P, Chabanet P, Adjeroud M (2023). Structure des communautés benthiques le long du gradient de profondeur 15 - 95 m : la zone mésophotique, un refuge pour les récifs coralliens à La Réunion ? *Le Paris des Récifs - Colloque LABex Corail*. Paris, France. Oral
- Hoarau L**, Penin L, Mangion P, Bureau S, Sauvignet H, Bigot L, Labarrère P, Chabanet P, Adjeroud M (2023). Diverse Mesophotic Coral Ecosystems and Benthic Community Shifts Along a Depth Gradient in Reunion Island, Southwestern Indian Ocean. *Gordon Research Center Mesophotic Coral Ecosystems* - Ventura, USA. Oral
- Hoarau L**, Penin L, Mangion P, Bureau S, Sauvignet H, Bigot L, Labarrère P, Chabanet P, Adjeroud M (2023). Mesophotic coral ecosystems and sessile benthic community shifts along a depth gradient around Reunion Island, South Western Indian Ocean. *Gordon Research Center Mesophotic Coral Ecosystems* - Ventura, USA. Poster
- Hoarau L**, Penin L, Magalon H, Bureau S, Sauvignet H, Bigot L, Boissin E, Rouzé H, Labarrère P, Chabanet P, Adjeroud M (2022). Variability of mesophotic coral ecosystems and sessile benthic community shifts along a depth gradient around Reunion Island, Southwestern Indian Ocean. *12th WIOMSA Symposium* – Port Elizabeth, South Africa. Oral – Prix
- Fisseau C, **Hoarau L**, Quintana Matin-Montalvo B, Delaspre S, Landes A-E (2022). A team dedicated to the quietude of cetaceans and sea turtles in Reunion Island: an action that adapts to an evolving context and emerging threats. *12th WIOMSA Symposium* – Port Elizabeth, South Africa. Poster
- Hoarau L**, Penin L, Boissin E, Rouzé H, Plantard P, Loisil C, Labarrère P, Mulochau T, Trentin F, Gravier-Bonnet N, Bigot L, Chabanet P, Adjeroud M (2021). Benthic communities in the mesophotic zone off Reunion Island (South-West Indian Ocean) reveal unique habitats with an unexplored biodiversity. *14th International Coral Reef Symposium*. E-poster
- Landes A.E, **Hoarau L**, Dalleau M, Delaspre S (2019). Towards a sustainable whale watching in Reunion Island in the South-west Indian Ocean: assessing and mitigating humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) tourism disturbance. *World Marine Mammal conference 2019 WMMC'19*. Barcelona, Spain. Oral
- Barra T, **Hoarau L**, Dalleau M, Delaspre S, Landes A-E, Bejder L (2019). Unoccupied aerial vehicles and underwater observations reveal agonistic behaviors by humpback whales toward whale-watching in Réunion island *11th Western Indian Ocean Marine Science Association Symposium (WIOMSA)*. Quatre Bornes, Mauritius. Oral
- Dalleau M, **Hoarau L**, Delaspre S, Barra T, Landes A-E (2019). Towards a sustainable whale watching in Reunion Island: assessing and mitigating humpback whale tourism disturbance. *11th WIOMSA Symposium*. Quatre Bornes, Mauritius. Oral
- Hoarau L**, Mouquet P, Bonhommeau S, Cuvillier A, Bigot L, Massé L, Bajjouk T (2019). Sea level drop: extreme tide event affects corals and benthic organisms on the reef flats of Reunion Island. *11th WIOMSA Symposium*. Quatre Bornes, Mauritius. Oral
- Mouquet P, Bajjouk T, Ropert M, Quod J-P, **Hoarau L**, Bigot L, Le Dantec N, Delacourt C, Populus J (2019). Assessment and monitoring of coral reef using hyperspectral and multispectral data: application to ecological indicator implementation for reef conservation and management. *11th WIOMSA Symposium*. Quatre Bornes, Mauritius. Oral
- Hoarau L**, Dalleau M, Delaspre S, Landes A.E (2019). Towards a sustainable whale watching in Reunion Island in the South West Indian Ocean: assessing and mitigating humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) tourism disturbance. *World Whale Conference*. Hervey Bay, Australia. Oral
- Hoarau L**, Delaspre S, Landes A.E, Ciccione S, Dalleau M (2018). Is there hope for sustainable whale watching and swim-with whales in Reunion Island, Indian Ocean? Recreational and commercial regulations during the last humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) breeding season. *32nd Annual Conference of the European Cetacean Society*. La Spezia, Italia. Oral
- Hoarau L**, Margot T, Claire J, Mathieu B, Stéphane C, Mayeul D (2018). Ingestion des débris marins par les tortues marines dans le sud-ouest de l'océan Indien au cours de la dernière décennie : une augmentation de la quantité de plastique ou de l'intérêt ? *3^{ème} colloque Groupe Tortue Marine France*. La Rochelle, France. Oral
- Hoarau L**, Dalleau M, Mortimer J, Pelletier D, Quillard M, Hugues G.R, Jean C, Ciccione S, Roos D (2017). Movement patterns of post-nesting green turtles *Chelonia mydas* in the South-West Indian Ocean and implications for its conservation. *10th WIOMSA Symposium*. Dar es Salaam, Tanzania. Oral

- Bruggemann, J.H, Bigot L, Cauvin B, Chabanet P, Durville P, Guillaume M, **Hoarau L**, Mulochau T, Penin L, Tessier E, Urbina I, Pothin K (2016). Positive MPA effects after 8 years of conservation effort at Reunion Island (Indian Ocean). *13th International Coral Reef Symposium*. Honolulu, Hawaii USA. Oral
- Jean C, **Hoarau L**, Barret M, Dalleau M, Bourjea J, Ciccione S (2016). High levels of plastic debris ingestion reveal major threat for marine turtles in the South-West Indian Ocean. *36th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*. Lima, Perú. Oral



Remontée de la dernière plongée du programme ECOMER par les plongeuses en recycleur (S. Bureau et H. Magalon) sur site de la Coulée 1977 à Sainte-Rose à 75 m de profondeur le long du tombant recouvert par un champ de coraux laminaires *Leptoseris* spp. et d'hydrozoaires *Stylaster flabelliformis* ©Ludovic Hoarau

Résumé

Les récifs coralliens sont les écosystèmes hébergeant la plus forte biodiversité de la planète et sont essentiels pour des millions de personnes à travers le monde. Cependant, sous l'action des effets du changement climatique et de diverses perturbations et stress d'origine anthropique, ces écosystèmes se dégradent inexorablement. Bien que peu étudiés, les écosystèmes coralliens mésophotiques (ECMs), qui s'étendent de 30 à 150 m de profondeur environ, présentent une distribution géographique étendue à travers le globe et sont d'une importance écologique cruciale pour le fonctionnement des écosystèmes coralliens. L'intérêt récent pour ces écosystèmes est notamment dû au potentiel refuge des ECMs qui pourraient constituer une source de propagules pour repeupler les récifs dégradés. Dans ce contexte, il apparaît primordial de caractériser les ECMs encore inexplorés et d'évaluer leur rôle potentiel de refuges. Ce travail de thèse a donc examiné la variation des communautés macro-benthiques et notamment des coraux scléractiniaires sur un large gradient de profondeur (15–95 m) sur dix sites répartis sur quatre zones (i.e. le récif corallien, le plateau insulaire étendu, la zone portuaire et les coulées de lave volcanique) autour de La Réunion. Les résultats révèlent une forte hétérogénéité spatiale des communautés benthiques et coralliennes des ECMs, ainsi qu'une zonation verticale marquée sur les quatre zones de l'île. Une transition des communautés dépendantes de la lumière vers des organismes hétérotrophes se produit entre les zones peu profondes et mésophotiques supérieures (30–45 m), et un changement significatif se manifeste dans la zone mésophotique inférieure (60–75 m), constituant des habitats diversifiés et uniques. Le recrutement corallien, processus démographique essentiel pour le maintien des communautés coralliennes, a également été étudié. Les résultats montrent une diminution marquée du taux de recrutement dans les ECMs, avec une composition des recrues variable selon la profondeur. La zone supérieure des ECMs (45 m) constitue des refuges substantiels pour les coraux de la famille des Pocilloporidae qui dominent en zone peu profonde (15 m), tandis que la zone inférieure des ECMs (75 m) est importante pour d'autres familles de coraux. La connectivité génétique de deux espèces coralliennes a été évaluée à différentes profondeurs et sites. Les coraux *Pocillopora verrucosa*, généralistes de profondeur et dominant sur les sites peu profonds, et *Pachyseris speciosa*, plus inféodé aux ECMs avec des recouvrements parfois importants, présentent une faible différenciation génétique verticale et horizontale et par conséquent une connectivité substantielle à ces échelles. Les résultats suggèrent que les populations peu profondes de *P. verrucosa* et de *P. speciosa* pourraient bénéficier des larves des ECMs, confirmant leur rôle de refuge reproductif et le potentiel de recolonisation des récifs dégradés. Au Port de La Réunion, des communautés macro-benthiques variées associées à une forte biodiversité ont été observées. Les suivis dans la zone mésophotique (45–95 m) mettent en lumière des communautés diversifiées de cnidaires à haute complexité structurelle formant spécifiquement des forêts animales marines et soulignant le potentiel refuge de ces zones pour des espèces menacées. Dans l'ensemble, cette thèse enrichit les connaissances sur les ECMs à La Réunion, démontre le potentiel de cette région pour développer les études sur ces écosystèmes, et constitue une base quantitative robuste pour des études futures. Ce travail de thèse montre également que les ECMs doivent être intégrés dans les plans de gestion et de conservation des écosystèmes coralliens et habitats non récifaux à l'échelle de l'île. Face à l'avenir incertain des récifs coralliens en raison du changement climatique et autres perturbations d'origine anthropique, les ECMs pourraient jouer un rôle écologique crucial dans la résilience de l'écosystème corallien.

Mots clés : Récifs coralliens, écosystèmes coralliens mésophotiques, communautés benthiques, coraux scléractiniaires, zonation bathymétrique, recrutement corallien, connectivité génétique, refuge spatial, conservation, La Réunion