

ÿ Patrons d intégration et de modularité au niveau du co demoiselles (Pomacentridae)

Auteur : Quinet, Adrien

Promoteur(s) : Frédéricich, Bruno

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité didactique

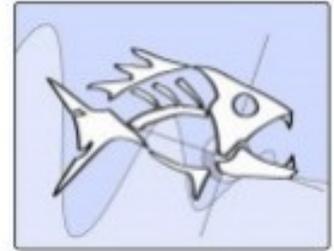
Année académique : 2019-2020

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/9840>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.



UNIVERSITÉ DE LIÈGE
FACULTÉ DES SCIENCES
DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE, ÉCOLOGIE, ÉVOLUTION

Laboratoire de Morphologie Fonctionnelle et Évolutive

**Patrons d'intégration et de modularité au
niveau du corps chez les poissons demoiselles
(Pomacentridae)**



Mémoire de fin d'études réalisé par **Adrien Quinet**
en vue de l'obtention du titre de Master en Biologie des Organismes et
Écologie, à finalité didactique.

Promoteur: Dr. Bruno Frédérich

Août 2020

Remerciements

Je tiens tout d'abord à rendre hommage à mon promoteur, le docteur Bruno Frédéric. Merci de m'avoir proposé ce sujet d'étude et de m'avoir accordé votre confiance dans la réalisation de ce dernier. Merci aussi de m'avoir fourni les photos sur lesquelles se basent mes analyses et de m'avoir expliqué le fonctionnement des logiciels utilisés. Enfin, je tiens à vous remercier pour vos conseils avisés, votre disponibilité, votre patience à toute épreuve ainsi que votre bonne humeur tout au long de la conception de ce mémoire.

J'adresse aussi mes remerciements au professeur Eric Parmentier ainsi qu'à l'ensemble de l'équipe du Laboratoire de Morphologie Fonctionnelle et Évolutive pour m'avoir accueilli avec bienveillance au sein de leurs locaux.

Un tout grand merci au docteur Olivier Larouche pour son aide indispensable lors de la réalisation des tests ainsi que pour les nombreux conseils éclairés qu'il m'a prodigués lors de la rédaction de ce travail.

Merci ensuite à tous mes amis et, plus spécifiquement, merci à Lucas, Robin et Marie pour leur soutien moral, leurs réflexions parfois pertinentes et leurs conseils toujours utiles. Merci aussi à Antoine, mon frère d'armes, pour son aide constante durant cette dernière année d'études.

Merci aussi à Pierre d'avoir opéré une relecture consciencieuse de ce travail.

Pour terminer, je ne peux décemment conclure ces remerciements sans rendre grâce à ma mère. Merci d'avoir toujours été là pour moi, de m'avoir permis de réaliser ces études, de m'avoir soutenu quoi qu'il advienne... Bref, de m'avoir supporté tout court.

Résumé

Patrons d'intégration et de modularité au niveau du corps chez les poissons demoiselles (Pomacentridae)

Mémoire réalisé par Adrien Quinet (2020) au sein du
Laboratoire de Morphologie Fonctionnelle et Évolutive
Université de Liège

Promoteur: Dr. Bruno Frédérick

La famille des poissons demoiselles (Pomacentridae) est caractérisée par la présence d'une multitude de formes de corps différentes résultant de phénomènes de diversification subis au cours de l'évolution. Une hypothèse pouvant expliquer cette diversité de formes serait la présence d'une structure modulaire au niveau de leur corps. La modularité est un concept impliquant la quasi-indépendance (ontogénétique, variationnelle, fonctionnelle, évolutive,...) de certaines parties du corps par rapport à d'autres, en formant des compartiments nommés « modules ». Dans cette étude, la modularité fut analysée (a) au niveau variationnel sur un ensemble inter-populationnel de *Dascyllus abudafur*, (b) au niveau ontogénétique sur trois espèces différentes (*Dascyllus aruanus*, *Chromis viridis* et *Chrysiptera brownriggii*) ainsi (c) qu'au niveau évolutif sur un ensemble interspécifique comptant 174 espèces. Pour ce faire, des hypothèses de modularité ont tout d'abord été formulées puis testées par l'intermédiaire de méthodes de morphométrie géométrique basées sur des points repères. 15 points repères (landmarks) et 120 semi-landmarks ont été enregistrés sur des photographies de poissons demoiselles afin de quantifier les formes du corps. Les résultats confirment la présence d'une organisation modulaire au sein des Pomacentridae. Ils suggèrent que les nageoires paires formeraient un module variationnel, évolutif mais aussi ontogénétique dans le cas de *Chrysiptera brownriggii*. Ceci démontre la présence d'un lien entre les modules variationnels et évolutifs. De plus, le pédoncule caudal semble former un module ontogénétique chez *Dascyllus aruanus* et *Chromis viridis* et non pas chez *Chrysiptera brownriggii*. Cette différence entre genres et espèces pourrait s'expliquer par des causes écologiques, phylogénétiques et/ou morphologiques. La mise en évidence de différences de modularité entre niveaux organisationnels chez les poissons demoiselles révèle une partie des facteurs sous-jacents à la diversification phénotypique de ces poissons au cours de leur évolution.

Abstract

Patterns of integration and modularity at the body level in damselfishes (Pomacentridae)

Master thesis made by Adrien Quinet (2020) in the
Laboratory of Functional and Evolutionary Morphology
University of Liege

Promoter : Dr. Bruno Frédérick

The damselfishes (Pomacentridae) show a multitude of different body forms shaped by various processes of diversification during evolution. One hypothesis that could explain this diversity of body shapes would be the presence of a modular structure in their bodies. Modularity is a concept implying the quasi-independence (ontogenetic, variational, functional, evolutionary, ...) of certain parts of the body in relation to others, forming compartments called "modules". In this study, modularity was analysed (a) at the variational level on an inter-population set of *Dascyllus abudafur*, (b) at the ontogenetic level in three different species (*Dascyllus aruanus*, *Chromis viridis* and *Chrysiptera brownriggii*) as well as (c) at the evolutionary level on an interspecific set of 174 species. To do this, hypotheses of modularity were first formulated and then tested using landmark-based geometric morphometrics methods. 15 landmarks and 120 semi-landmarks were recorded on photographs of damselfish to quantify body shapes. The results confirm the presence of a modular organization of the body in Pomacentridae. They suggest that paired fins form a variational, evolutionary but also ontogenetic module in *Chrysiptera brownriggii*. This suggests the presence of a link between the variational and evolutionary modules. In addition, the caudal peduncle appears to form an ontogenetic module in *Dascyllus aruanus* and *Chromis viridis* and not in *Chrysiptera brownriggii*. This difference between genera and species could be explained by ecological, phylogenetic and/or morphological causes. The demonstration of differences in modularity between organisational levels in damselfish reveals some of the factors underlying the phenotypic diversification of these fishes during their evolution.

Table des matières

AVANT PROPOS.....	1
1. Introduction.....	2
1.1 Intégration morphologique et modularité.....	2
1.1.1 Généralités.....	2
1.1.2 Origine de la modularité.....	3
1.1.3 Les différents types de modules.....	4
1.1.4 Intégration morphologique.....	5
1.2 La morphométrie.....	6
1.2.1 De la morphométrie classique à la morphométrie géométrique.....	6
1.2.2 La morphométrie géométrique pour définir l'intégration morphologique.....	7
1.2.3 La GM appliquée aux études sur l'intégration et la modularité.....	8
1.3 Les Pomacentridae.....	9
1.4 But du travail.....	10
2. Matériels et méthodes.....	11
2.1 Échantillonnage.....	11
2.2 Morphométrie géométrique.....	11
2.3 Espace de forme et variation morphologique.....	12
2.4 Tests des hypothèses de modularité et d'intégration morphologique.....	13
2.4.1 Le ratio de covariance.....	15
2.4.2 La méthode de distance-matricielle.....	15
2.5 Logiciels utilisés.....	16
3. Résultats.....	17
3.1 Espace de forme et variation morphologique.....	17
3.2 Tests de modularité.....	20
3.2.1 Modularité variationnelle.....	20
3.2.2 Modularité ontogénétique.....	21
3.2.3 Modularité évolutive.....	24
4. Discussion.....	27
4.1 Modularité.....	27
4.2 Liens entre niveaux de modularité.....	30
4.3 Perspectives.....	32
5. Conclusion.....	33

AVANT PROPOS:

L'intégration représente la tendance qu'ont certains traits à covarier, de manière coordonnée, au sein d'une structure morphologique ou d'un organisme entier. On parle de modularité pour définir des zones compartimentées du corps, c'est-à-dire des modules, en fonction de leur niveau d'intégration. Ces modules sont des unités quasi-indépendantes, caractérisées par une forte intégration interne.

Ce mémoire de fin d'études a pour but d'étudier les patrons d'intégration morphologique et de modularité au niveau du corps chez les poissons demoiselles afin de mieux comprendre la diversification phénotypique de ces derniers. Ce travail s'inscrit dans un contexte scientifique qui a vu l'avènement de la morphométrie géométrique durant les années 90 et au sein duquel les études alliant cette méthode aux notions de modularité et d'intégration sont encore en plein essor aujourd'hui. Parmi elles, beaucoup ont déjà été menées sur des Tétrapodes, notamment au niveau de leur boîte crânienne, alors que les études dédiées aux Actinoptérygiens sont encore peu nombreuses.

La spécificité de ce mémoire, par rapport à d'autres travaux similaires, réside dans le fait que les hypothèses de modularité et d'intégration au niveau du corps du poisson seront testées à trois niveaux biologiques différents: étude inter-spécifique, étude ontogénétique et étude interpopulationnelle. L'étude inter-spécifique sera construite sur l'acquisition de nombreuses photographies provenant de ressources en ligne telles que les photos de John E. Randall (Bishop Museum, Honolulu). Pour les deux autres niveaux d'étude, quatre espèces de poissons demoiselles (*Dascyllus abudafur*, *Dascyllus aruanus*, *Chromis viridis* et *Chrysiptera brownriggii*) ont été récoltées et photographiées à travers le monde (Tuléar, Moorea, Mer Rouge...). Différents modules ont été délimités au moyen de points repères et diverses approches de morphométrie géométrique ont été utilisées pour vérifier si ces modules sont identiques aux trois différents niveaux d'analyse.

Cette étude se veut être comme une contribution à la compréhension des processus de diversification importants déjà déterminés chez les poissons demoiselles (Frédérich & Vandewalle, 2011; Frédéricich *et al.*, 2013) en mettant en lumière des patrons de covariation entre différents traits.

1. Introduction

1.1 Intégration morphologique et modularité

1.1.1 Généralités

Les concepts d'intégration et de modularité vont très souvent de pair. L'intégration se réfère à la cohésion entre traits, qui résulte d'interactions entre les processus biologiques à l'origine des structures phénotypiques (Klingenberg, 2008). En d'autres termes, l'intégration décrit les patrons d'interdépendance entre différents traits (Olson & Miller, 1958). La modularité repose, quant à elle, sur l'hypothèse que les structures biologiques peuvent être divisées en compartiments appelés modules (Wagner, 1996; Winther, 2001 ; Klingenberg, 2008).

Un module est une unité quasi autonome du corps (**Figure 1**), c'est à dire qu'il possède une forte intégration interne et qu'il est presque indépendant des autres modules avec lesquels il a peu d'interactions (Wagner, 1996 ; Schlosser & Wagner, 2004 ; Klingenberg, 2008). Cette quasi-autonomie offre aux modules un rôle de « building blocks » dans les mécanismes d'évolution phénotypique (Wagner & Altenberg, 1996).

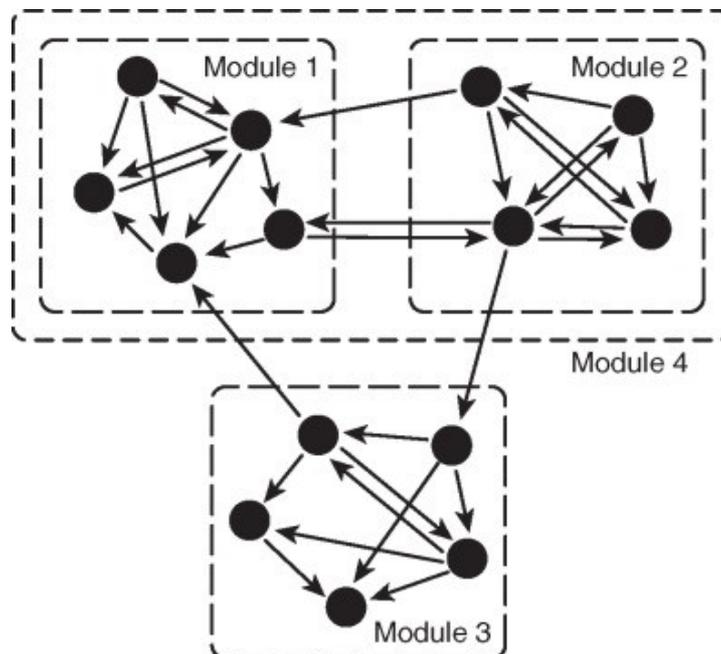


Figure 1 : Modules et interactions. Un module est un ensemble de traits (cercle) qui possède une forte cohésion interne du fait des nombreuses interactions entre ces différents traits le constituant. Ils sont relativement indépendants des autres modules avec lesquels ils possèdent des interactions moins nombreuses et plus faibles. La modularité est hiérarchique. Certains modules peuvent être réunis pour former une autre structure modulaire à un plus haut niveau d'organisation (d'après Klingenberg, 2005)

1.1.2 Origine de la modularité

Même si le concept de modularité est maintenant reconnu et accepté, très peu de choses sont connues à propos de son origine dans le monde du vivant. Une première hypothèse affirmait que la modularité était une propriété déjà présente chez les êtres vivants primitifs. Cependant, étant donné la complexification des êtres vivants au fil du temps avec notamment l'apparition d'unités modulaires comme les organes spécialisés, il semble plus probable que la modularité soit en fait le fruit de changements évolutifs. Ainsi, la modularité et son origine résulteraient de la sélection naturelle. En se basant sur cette hypothèse, deux chemins évolutifs vers la modularité s'avèrent probables : l'intégration ou la parcellisation. (Bonner, 1988; Wagner & Altenberg, 1996 ; Wagner, 1996).

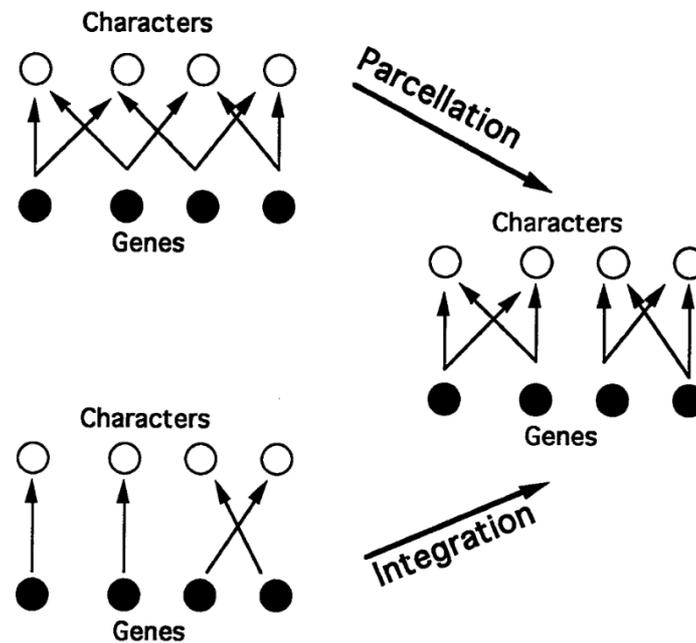


Figure 2 : Hypothèses d'apparition de la modularité au cours de l'évolution (D'après Wagner & Altenberg, 1996).

La parcellisation (**Figure 2**) est un phénomène consistant en la suppression différentielle d'effets pléiotropiques entre certains caractères. Inversement, l'intégration se caractérise par l'acquisition sélective de pléiotropie entre certains caractères d'un même groupe (Wagner & Altenberg, 1996). Différentes études (Vermeij, 1973a, 1973b ; Bonner, 1988) ont montré une tendance à la complexification du vivant à travers la spécialisation d'organes et leur autonomie développementale. Ces dernières permettent de montrer le rôle prépondérant du phénomène de parcellisation dans l'origine de la modularité même si les phénomènes d'intégration jouent tout de même un rôle secondaire important (Wagner & Altenberg, 1996). Actuellement, l'origine précise de la modularité n'est pas encore connue. Divers modèles classés en fonction du rôle de la sélection

naturelle coexistent toujours. Il semblerait néanmoins que l'origine de la modularité soit favorisée par des processus mutationnels et renforcée par des pressions de sélection agissant au niveau de ces mêmes processus (Wagner *et al.*, 2007).

1.1.3 Les différents types de modules

Les modules peuvent être catégorisés de différentes manières en fonction des processus dans lesquels ils sont impliqués (Wagner & Mezey, 2004; Wagner *et al.*, 2007; Klingenberg 2008; Larouche *et al.*, 2015). Ci-dessous, une liste non-exhaustive de différents types modulaires retrouvés dans la littérature :

- Les modules développementaux (ou ontogénétiques) ont été définis assez récemment (Raff, 1996). Cependant, ces notions de modules développementaux existaient déjà depuis un moment dans la littérature à travers d'autres termes comme ceux de « champs morphogénétiques » (Gilbert *et al.*, 1996) ou encore ceux de « dissociabilité développementale » (Needham, 1933 ; Gould, 1977). Un module développemental correspond à une partie quasi-autonome d'un embryon, capable de former et de différencier l'ensemble ou la majeure partie de sa structure indépendamment du reste du corps, (Raff, 1996 ; Wagner *et al.*, 2007), en dehors de son contexte de développement normal (Wagner & Mezey, 2004) ou qui possède une cascade de signalements autonome (Carroll *et al.*, 2001). Des études ont notamment prouvé que les ailes de *Drosophila* forment un seul module développemental fortement intégré alors que les ailes postérieures et antérieures des bourdons forment deux modules développementaux bien distincts (Klingenberg & Zaklan 2000 ; Klingenberg *et al.* 2001). L'autonomie ontogénétique joue un rôle très important d'un point de vue évolutif en favorisant des mécanismes tels que l'hétérochronie (Gould, 1977) ou encore l'hétérotopie (Sattler, 1984).

- Les modules fonctionnels se réfèrent aux interactions entre certains traits dans le cadre de la réalisation d'une ou de plusieurs fonctions (Klingenberg, 2008). Par exemple, le crâne des *Crocodylia* peut être divisé en deux modules en fonction du rôle que jouent ces derniers: (1) le rostrum qui assure la capture et la manipulation des proies et (2) le postrostrum qui délimite les systèmes nerveux et sensoriels (Piras *et al.*, 2014). D'un point de vue évolutif, ces modules sont importants car ils établissent un lien entre la structure des traits morphologiques et la sélection basée sur la performance des fonctions des individus (Klingenberg, 2008).

- Les modules variationnels représentent des ensembles de traits phénotypiques hautement intégrés, c'est-à-dire, covariant ensemble de manière cohésive. Un module variationnel est ainsi aisément repérable grâce au taux de corrélation supérieur à la moyenne existant entre les traits le composant. Ces modules sont aussi relativement indépendants par rapport à d'autres ensembles de traits à cause de patterns d'expression sous-jacents de gènes pléiotropiques (Wagner & Altenberg, 1996 ; Wagner *et al.*, 2007 ; Larouche *et al.*, 2015). Une étude réalisée chez les spermatozoïdes de souris grises (*Mus musculus domesticus*) a permis d'y établir trois modules variationnels : (1) la région acrosomale, (2) la région post-acrosomale et (3) la région de l'éperon ventral (Medarde *et al.*, 2013).

Il est important de noter que les modules fonctionnels, développementaux et variationnels ne sont pas forcément les mêmes au sein d'un individu (Larouche *et al.*, 2015). Par exemple, un module variationnel peut regrouper un ou plusieurs modules développementaux (Wagner & Mezey, 2004). Dans une étude de Larouche (2015), les poissons cyprinidés possédaient notamment un module développemental reprenant la nageoire dorsale ainsi que l'anale alors que le module variationnel, contenant ces mêmes nageoires, incluait aussi la queue et la partie inférieure du tronc en son sein. Des modules variationnels peuvent aussi devenir des moteurs de changements évolutifs, faisant d'eux des modules évolutifs (Wagner, 1996 ; Schlosser & Wagner, 2004 ; Wagner & Mezey, 2004 ; Klingenberg, 2008). Une étude portant sur 58 espèces d'Actinoptérygiens a par exemple montré que le module comportant la région du tronc avait un taux d'évolution morphologique 5 fois supérieur à celui du module reprenant la queue et 3 fois supérieur à celui délimitant la région de la tête (Larouche *et al.*, 2018).

1.1.4 Intégration morphologique

L'intégration morphologique est la plus souvent déduite grâce à des données de covariations phénotypiques. Ainsi, le degré d'intégration des traits sera lié à la distribution des variations de ces mêmes traits sur les dimensions de l'espace phénotypique. Si toutes les variations se trouvent dans la même dimension, l'intégration sera forte. Inversement, si les variations sont distribuées dans toutes des directions différentes, l'intégration sera nulle (Klingenberg 2008). Suivant cette logique, divers indices d'intégration furent utilisés (Cheverud *et al.*, 1983 ; Wagner, 1984, 1990). Par la suite, de nouveaux furent même créés dans le contexte de la morphométrie géométrique (Willmore *et al.*, 2006 ; Young, 2006).

1.2 La morphométrie

1.2.1 De la morphométrie classique à la morphométrie géométrique

La morphométrie classique repose sur des données morphométriques telles que des mesures de longueur, de profondeur, de largeur, etc. Elle permet de décrire la morphologie d'un individu et partiellement sa forme (**Figure 3a**) (Zelditch *et al.*, 2012). L'utilisation de la boîte grillagée (truss box) développée par Strauss, Bookstein et d'autres (Strauss & Bookstein, 1982 ; Bookstein 1985) a permis la prise en compte de plus de mesures dans plus de directions optimisant la caractérisation de la morphologie (**Figure 3c**). Dans ce nouveau schéma, seuls des points repères anatomiquement homologues sont considérés (**Figure 3b**).

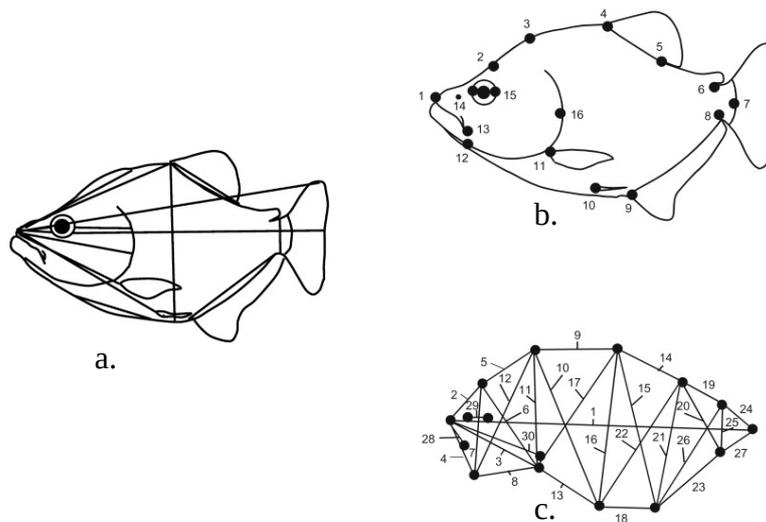


Figure 3 : (a) Mesures traditionnelles opérées sur un téléostéen, représentées sur un schéma de Lagler (1962) et retravaillées par Zelditch *et al.* (2012). (b) Points d'extrémité des mesures bien définies. (c) Une sélection de 30 mesures donnant une allure grillagée au schéma (d'après Zelditch *et al.*, 2012).

C'est d'ailleurs à cette époque que Bookstein (1982) définit la morphométrie comme la fusion empirique entre la géométrie et la biologie. Elle tient compte à la fois de la position géométrique et de l'homologie biologique. C'est de leur interaction que des quantifications morphométriques sont possibles.

Par la suite est développée la morphométrie géométrique (GM) qui, à la place de se baser sur des mesures de distances, d'angles et des ratios indépendants entre eux, va permettre de caractériser l'entièreté de la forme d'un organisme lors des analyses (Cooke & Terhune, 2014). Pour se faire, la GM tient compte de l'information sur la forme d'un organisme grâce aux coordonnées des points repères, aussi appelés landmarks (LMs), placés sur des structures homologues. (Zelditch *et al.*,

2012). De plus, d'autres points sont aussi placés sur d'autres structures dites « mathématiquement homologues », on parle alors de semilandmarks (semi-LMs) (Bookstein, 1991 ; Klingenberg, 2008). C'est aussi à cette époque qu'on observe l'émergence de nouvelles méthodes d'analyse comme la superposition Procrustes (GPA - Adams *et al.*, 2013) se basant sur la théorie statistique de la forme de Kendall (Kendall, 1981, 1984, 1985). L'analyse GPA permet de supprimer toute variation autre que la forme en plaçant tous les individus de l'étude dans un même référentiel, en les mettant à l'échelle et en les orientant de manière à minimiser les variabilités autour de chaque point repère. Ensuite les variations de positions des repères restant entre les individus sont calculées et utilisées comme la variation de forme existante entre les individus de l'étude (**Figure 4**) (Bookstein, 1991).

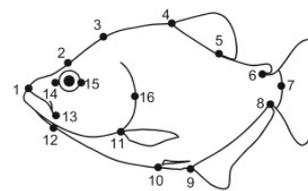
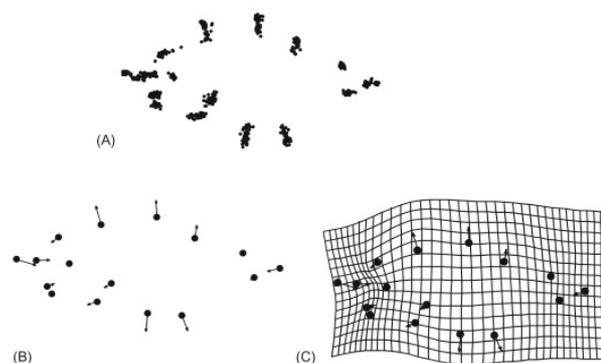


Figure 4 : Morphologie géométrique.

- (A) Ensemble des repères de tous les spécimens.
- (B) Vecteurs des déplacements relatifs des repères.
- (C) Grille du plan cartésien déformée.
- (D'après Zelditch *et al.* 2012)



1.2.2 La morphométrie géométrique pour définir l'intégration morphologique

Au niveau de la définition de l'intégration morphologique, il n'existe actuellement pas de réel consensus (Klingenberg, 2008). Néanmoins, il existe une définition un peu plus répandue que les autres mais, avant de l'aborder, il faut en citer quelques autres aussi présentes dans la littérature. Par exemple, Goswami (2006a, 2006b, 2007) utilise une définition qui considère que les repères sont intégrés seulement s'ils bougent ensemble et dans des directions similaires voire identiques. Ainsi les mouvements corrélés mais dans des directions perpendiculaires ou opposées ne sont pas considérées comme intégrées. Il y a aussi celle de Badyaev et de ses collègues qui définit les repères comme étant intégrés s'ils sont situés dans la zone d'insertion d'un même muscle (Badyaev & Foresman, 2000 ; Badyaev *et al.*, 2005). Une autre définition est celle utilisée en 2005 par Monteiro *et al.* dans une étude portant sur l'intégration évolutive au sein des mandibules d'un groupe de

rongeurs. Ils définissent ainsi l'intégration évolutive comme étant la concordance entre les distances évolutives dérivées des différentes portions de la mâchoire. Enfin, la définition la plus répandue considère que des points repères sont intégrés entre eux quand leur variation est corrélée, peu importe la direction des mouvements qu'ont prise ces points individuellement dans l'espace (Klingenberg 2008).

1.2.3 La GM appliquée aux études sur l'intégration et la modularité

Les études de morphométrie géométrique utilisant les concepts de modularité et d'intégration morphologique se développent depuis maintenant quelques années déjà. Néanmoins, la plupart des études réalisées jusque maintenant se sont concentrées sur des Tétrapodes et notamment au niveau des liens entre modularité et disparité (Goswami & Polly, 2010 ; Drake & Klingenberg, 2010 ; Parr *et al.*, 2016 ; Heck *et al.*, 2018 ; Bardua *et al.*, 2019 ; Marshall *et al.*, 2019). Quelques travaux se sont également focalisés sur les téléostéens. On trouve notamment des études faites uniquement sur un organe en particulier (nageoire, tête) (Lehoux & Cloutier, 2015 ; Du *et al.*, 2018) mais aussi d'autres étudiant la forme du corps (Aguilar-Medrano *et al.*, 2016). Les études réalisées le sont sur des niveaux taxonomiques variables. Les modules considérés sont parfois mis en lien avec la locomotion (Aguilar-Medrano *et al.*, 2016), l'alimentation (Parsons *et al.*, 2011a, 2011b), l'ontogénie (Larouche *et al.*, 2015 ; Lehoux & Cloutier, 2015) ou, plus largement, avec l'évolvabilité des organismes. D'autres encore se sont attardés aussi sur les liens entre modularité et disparité (Du *et al.*, 2018 ; Larouche *et al.*, 2018).

Cependant, la plupart des ces études n'ont lieu qu'à un voire deux niveaux différents de variations biologiques. En effet, les études de modularité et d'intégration à plusieurs niveaux sont très rares (Klingenberg, 2014). Dans le cadre de ce travail, je me propose de tester des hypothèses de modularité sur trois niveaux comparatifs différents: les variations interpopulationnelles (ou statiques), les variations ontogénétiques et les variations inter-spécifiques (ou évolutives) (**Figure 5**).

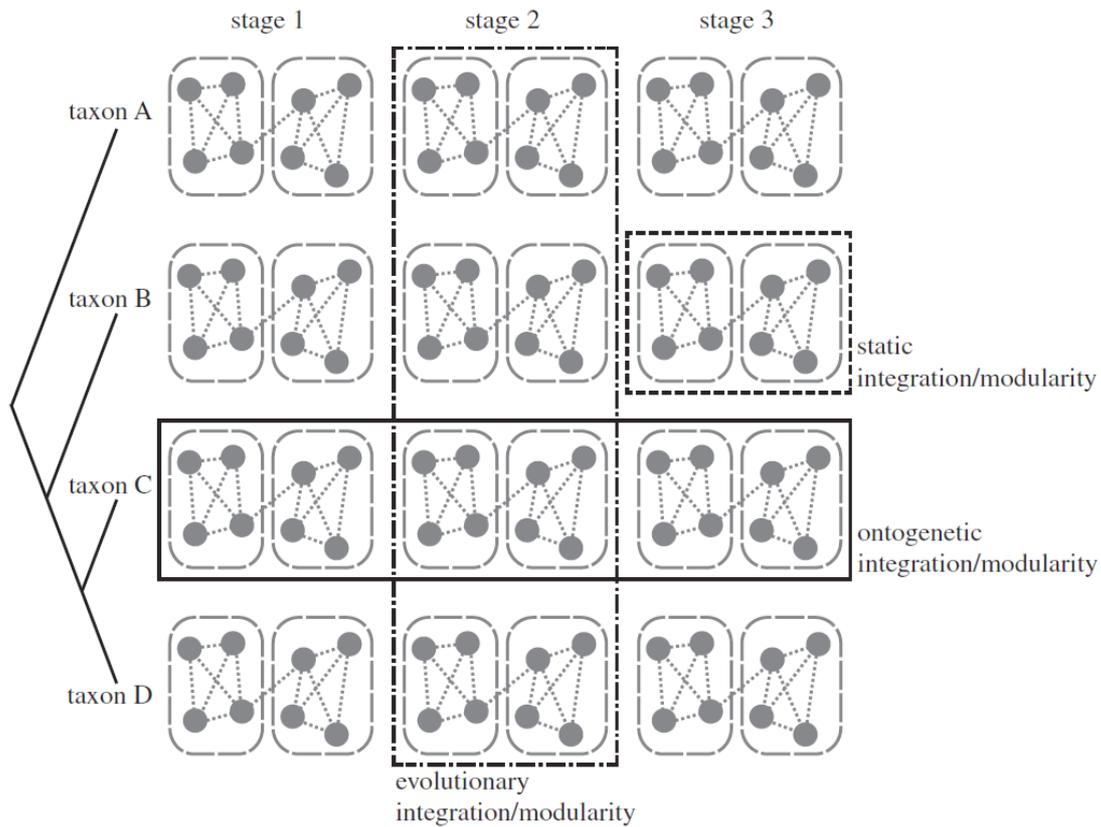


Figure 5 : Différents niveaux de modularité mesurables. Le graphique de la figure représente 4 espèces possédant chacune 3 stades ontogénétiques différents. Le niveau statique fait référence aux variations interpopulationnelles, l'ontogénétique aux variations du même nom et l'évolutif aux variations inter-spécifiques. (d'après Klingenberg, 2014).

1.3 Les Pomacentridae

Les poissons demoiselles (Pomacentridae) forment une famille de téléostéens regroupant 421 espèces (Eschemeyer, 2020) réparties en 29 genres (Aguilar-Medrano *et al.*, 2016) et divisée en cinq sous-familles : Chrominae, Glyphisodontinae, Lepidozyginae, Microspathodontinae et Pomacentrinae (Cooper & Santini, 2016).

Les Pomacentridae sont principalement des poissons marins et sont largement distribués dans les mers tropicales et sub-tropicales (Allen, 1991). Ils sont présents dans les écosystèmes récifaux depuis plus de 50 millions d'années (Bellwood, 1996). Si la grande majorité des espèces est associée aux récifs madréporiques, d'autres demoiselles vivent aussi au niveau des récifs rocheux de zones plus tempérées (Aguilar Medrano *et al.*, 2011) ainsi que dans les forêts de kelps (Aguilar-Medrano *et al.*, 2016). D'un point de vue trophique, les demoiselles peuvent être réparties en trois grandes guildes : les « pelagic feeders », les « benthic feeders » et un groupe dit « intermédiaire » (Frédérich *et al.*, 2009). Les premiers se nourrissent principalement de petits crustacés

planctoniques alors que les deuxièmes broutent essentiellement des algues filamenteuses. Le groupe intermédiaire possède un régime alimentaire plus varié, composé de petits invertébrés et d'algues. Enfin, les « benthic feeders » sont généralement des espèces solitaires et territoriales alors que les « pelagic feeders » forment des groupes de 5 à plus de 50 individus (Frédérich *et al.*, 2009 ; Aguilar-Medrano *et al.*, 2011). Il semble que la plus grande source de variation morphologique chez ces poissons, comme chez les autres poissons coralliens, soit au niveau de l'axe rostro-caudal (Aguilar-Medrano *et al.*, 2011 ; Aguilar-Medrano *et al.*, 2013 ; Aguilar-Medrano *et al.*, 2016). Cependant, la région céphalique s'avère subir aussi de nombreuses variations non seulement liées au régime alimentaire (Frédérich *et al.*, 2006, 2008 ; Cooper & Westneat, 2009) mais aussi à la manière dont les individus se procurent leur nourriture (Aguilar-Medrano *et al.*, 2011). Ainsi, on observe des variations au niveau de la forme de la région céphalique, de la taille et de la position des yeux et de la bouche (Aguilar-Medrano *et al.*, 2011). Les espèces benthiques sont généralement caractérisées par des yeux placés plus haut par rapport au museau alors que les espèces planctonophages possèdent de plus gros yeux situés au niveau du museau (Cooper & Westneat, 2009 ; Aguilar-Medrano *et al.*, 2011).

La famille des Pomacentridae fait partie de l'ordre des Perciformes, l'une des branches les plus diversifiées du groupe des Vertébrés avec environ 12 000 espèces dominant de nombreux écosystèmes aquatiques (Cooper & Westneat 2009). Au vu de leur radiation adaptative (Bellwood & Sorbini, 1996 ; Bellwood & Hugues, 2001 ; Bellwood & Wainwright , 2002 ; Frédéricich *et al.*, 2013), caractérisée par des changements morphologiques et trophiques (Frédéricich *et al.*, 2009 ; Aguilar-Medrano *et al.*, 2011, 2016) souvent convergents (Frédéricich *et al.*, 2013) et le nombre d'écosystèmes colonisés (Allen, 1991 ; Aguilar-Medrano *et al.*, 2011, 2016), les poissons demoiselles semblent être un modèle idéal pour tester la présence de patrons de modularité ainsi que leurs potentielles variations entre les trois niveaux comparatifs évoqués: modularité statique/variationnelle, ontogénétique et évolutive.

1.4 But du travail

L'objectif général de ce travail est de vérifier la présence de modules au niveau du corps des poissons demoiselles. L'originalité de notre approche réside dans la confrontation des résultats de tests de modularité appliqués sur plusieurs sets de données : variation inter-populationnelle, variation ontogénétique et variation inter-spécifique. Grâce à ces comparaisons, il sera possible de vérifier si la différenciation modulaire est conservée à chaque niveau organisationnel. Ceci apportera des éléments de réponse à la compréhension de leur diversification morphologique.

2. Matériels et méthodes

2.1 Échantillonnage

Dans le but de mettre en évidence de tels modules au niveau du corps des poissons demoiselles, des hypothèses de modularité et d'intégration morphologique ont été testées sur un échantillon de 964 photographies de ces poissons. Les variations inter-populationnelles ont été analysées sur un ensemble de *Dascyllus abudafur* (141 individus) provenant de Madagascar (Grand Récif de Tuléar) et de trois sites de la Mer Rouge (Abu Shosha, Al Fahal et Shi'b Nazar). Ces quatre sites d'échantillonnages sont détaillés dans le récent travail de Chen *et al.* (2019). Les variations ontogénétiques ont été étudiées chez trois espèces de Moorea (Polynésie française) : *Dascyllus aruanus* (98 individus), *Chrysiptera brownriggii* (79 individus) et *Chromis viridis* (100 individus). Ces séries ontogénétiques sont constituées de post-larves capturées lors de la colonisation du récif, de juvéniles et d'adultes de différentes tailles. Enfin, les variations inter-spécifiques ont été quantifiées sur un échantillon de 546 individus regroupant 26 genres et 174 espèces distinctes. La très grande majorité des photographies en parfaite vue latérale et utilisées dans le présent travail ont été prises par le Dr. Bruno Frédéric lors de ses différentes missions de terrain alors qu'une autre partie d'entre elles proviennent de la collection de photos de John E. Randall (Bishop Museum, Honolulu).

2.2 Morphométrie géométrique

La forme du corps des poissons demoiselles a été quantifiée au moyen de 15 points repères homologues (landmarks - LMs) (**Figure 6**) via le programme TpsDig (Version 2.32). Le tableau 1 décrit l'ensemble de ces LMs mais, en bref, neuf LMs ont été placés au niveau des insertions des nageoires et six autres au niveau de la bouche, des yeux et de la cavité operculaire.

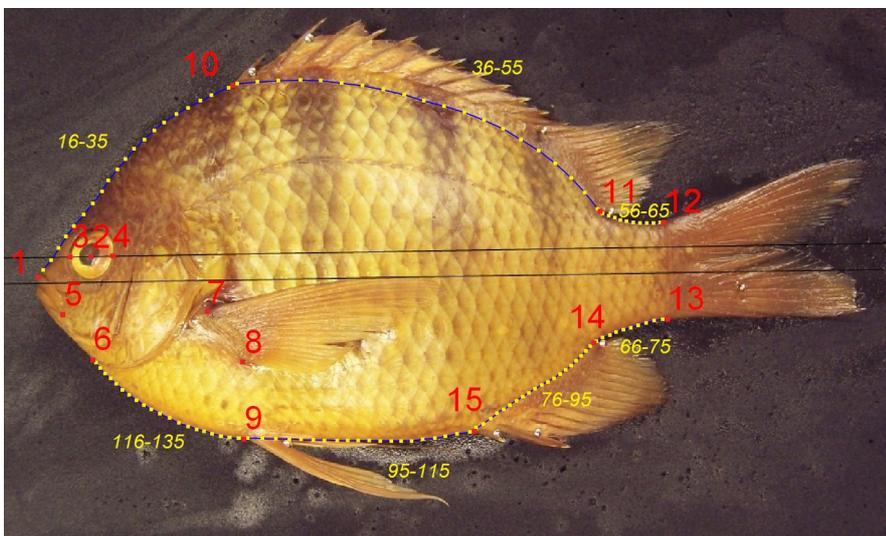


Figure 6 : Vue latérale d'un poisson demoiselle (*Abudedefduf troschelii*) illustrant les landmarks (rouge) et les semi-landmarks (jaune)

Une série de 120 semi-landmarks (semi-LMs) a aussi été utilisée pour caractériser les courbes du corps des poissons. Ces semi-LMs donnent moins d'informations que les LMs mais aident à caractériser la forme d'une structure là où des points homologues ne peuvent être identifiés et utilisés (Larouche *et al.*, 2015). Pour chaque set de données (5), une « Generalized Procrustes Analysis » (GPA) a été appliquée pour éliminer toute variation autre que la forme (Rohlf & Slice, 1990). Des coordonnées issues de la superposition Procrustes, un ensemble de variables de forme est obtenu (Bookstein, 1991 ; Adams & Otárola-Castillo, 2013). Celles-ci ont permis la réalisation des analyses sur les différents sets composant ce travail.

Numéro du landmark	Description du landmark
1	Extrémité antérieure de la mâchoire supérieure
2	Centre du globe oculaire
3	Limite antérieure du globe oculaire
4	Limite postérieure du globe oculaire
5	Extrémité ventro-postérieure du prémaxillaire
6	Limite ventrale de la cavité operculaire
7	Insertion dorsale de la nageoire pectorale
8	Insertion ventrale de la nageoire pectorale
9	Insertion de la nageoire pelvienne
10	Insertion antérieure de la nageoire dorsale
11	Insertion postérieure de la nageoire dorsale
12	Insertion dorsale de la nageoire caudale
13	Insertion ventrale de la nageoire caudale
14	Insertion postérieure de la nageoire anale
15	Insertion antérieure de la nageoire anale (épine anale)

Tableau 1 : Description des 15 points repères homologues utilisés pour les analyses de morphométrie géométrique.

2.3 Espace de forme et variation morphologique

La variation morphologique au sein de chaque set de données (inter-populationnelle, ontogénie - x3 espèces, inter-spécifique) a été explorée au moyen d'une analyse en composantes principales (ACP) appliquée sur les variables de forme. La fonction *Thin-Plate-Spline* a été utilisée afin de générer des grilles de déformation décrivant les variations de forme associées à chaque composante principale.

2.4 Tests des hypothèses de modularité et d'intégration morphologique

Au cours de ce travail, j'ai établi 14 hypothèses de répartitions modulaires sur le corps du poisson (Figure 7, Tableau 2). Celles-ci sont basées sur des modules de nageoires proposés dans la littérature (Mabee *et al.*, 2002 ; Hall, 2010) ainsi que sur des relations fonctionnelles et topologiques entre régions (Larouche *et al.*, 2015). Ces hypothèses seront testées au moyen de deux méthodes statistiques différentes : (1) le ratio de covariance (CR) qui mesure la force relative d'association entre des sous-ensembles de LMs par rapport aux associations au sein de ces sous-ensembles (Adams, 2016), et (2) la méthode de « distance-matricielle » qui calcule les corrélations entre la forme de différentes régions décrites par différents sous-ensembles de LMs, menant ainsi à une matrice de corrélation pouvant être utilisée pour tester les hypothèses de modularité (Monteiro *et al.*, 2005). Les deux méthodes sont détaillées ci-après.

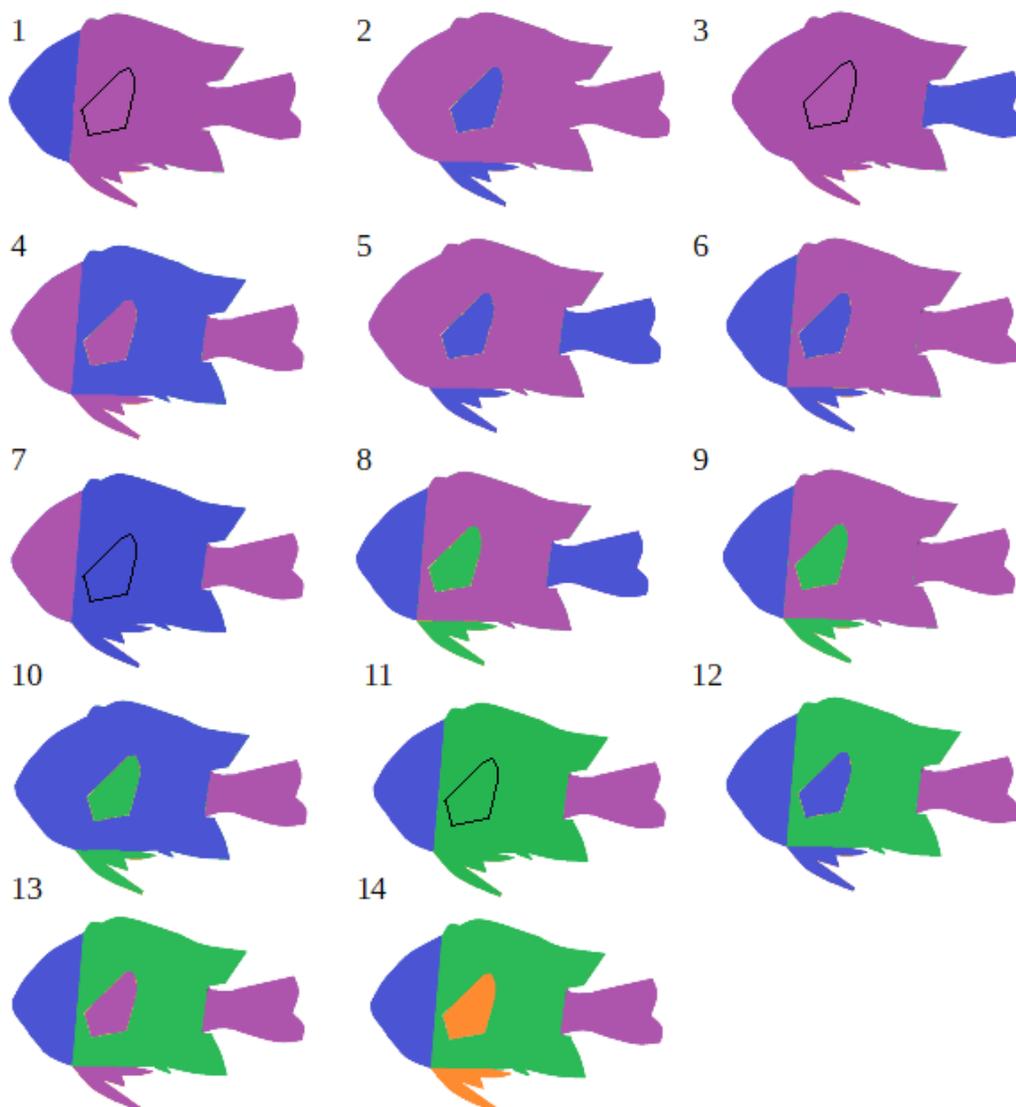


Figure 7 : Représentation graphique de 14 hypothèses de modularité testées dans cette étude. Les régions partageant une même couleur forment des modules présumés au sein du corps des poissons demoiselles.

Hypothèse	Description des partitions modulaires
1	Tête (1:6, 16:35, 116:135) Nageoires paires + pédoncule caudal + tronc (7:15, 36:115)
2	Tête + tronc + pédoncule caudal (1:6, 10:135) Nageoires paires (7:9)
3	Tête + nageoires paires + tronc (1:10, 15:55, 76:135) Pédoncule caudal (11:14, 56:75)
4	Tête + nageoires paires + pédoncule caudal (1:9, 11:14, 16:35, 56:75, 116:135) Tronc (10, 15, 36:55, 76:115)
5	Tête + tronc (1:6, 10, 15:55, 76:135) Nageoires paires + pédoncule caudal (7:9, 11:14, 56:75)
6	Tête + nageoires paires (1:9, 16:35, 116:135) Tronc + pédoncule caudal (10:15, 36:115)
7	Tête + pédoncule caudal (1:6, 11:14, 16:35, 56:75, 116:135) Nageoires paires + tronc (7:10, 15, 36:55, 76:115)
8	Tête + pédoncule caudal (1:6, 11:14, 16:35, 56:75, 116:135) Nageoires paires (7:9) Tronc (10, 15, 36:55, 76:115)
9	Tête (1:6, 16:35, 116:135) Nageoires paires (7:9) Pédoncule caudal + tronc (10:15, 36:115)
10	Tête + tronc (1:6, 10, 15:55, 76:135) Nageoires paires (7:9) Pédoncule caudal (11:14, 56:75)
11	Tête (1:6, 16:35, 116:135) Pédoncule caudal (11:14, 56:75) Nageoires paires + tronc (7:10, 15, 36:55, 76:115)
12	Tête + nageoires paires (1:9, 16:35, 116:135) Pédoncule caudal (11:14, 56:75) Tronc (10, 15, 36:55, 76:115)
13	Tête (1:6, 16:35, 116:135) Tronc (10, 15, 36:55, 76:115) Nageoires paires + pédoncule caudal (7:9, 11:14, 56:75)
14	Tête (1:6, 16:35, 116:135) Tronc (10, 15, 36:55, 76:115) Pédoncule caudal (11:14, 56:75) Nageoires paires (7:9)

Tableau 2 : description des 14 hypothèses de modularité testées dans cette étude. Les nombres entre parenthèses se réfèrent aux points de landmarks et de semi-landmarks inclus dans chaque module.

2.4.1 Le ratio de covariance

L'analyse du ratio de covariance quantifie le degré de modularité d'un modèle hypothétique par l'intermédiaire d'un coefficient CR. Ce ratio de covariance varie de zéro jusqu'à des valeurs positives, où des valeurs proches de zéro expriment une faible covariation entre modules et des valeurs élevées décrivent, au contraire, une covariation importante entre différents modules. Pour des ensembles aléatoires de variables, le coefficient CR possède une valeur attendue de 1 car, les niveaux de covariation entre modules devraient être, en moyenne, les mêmes que la covariation au sein de ces mêmes modules. Cette valeur décrit ainsi l'absence de modularité au sein d'une structure. Aussi, les valeurs de CR entre 0 et 1 décrivent des ensembles de données où le degré de covariation entre les modules est inférieur à celui trouvé au sein des modules, ce qui caractérise une structure plus modulaire. Les valeurs de CR supérieures à 1 décrivent un degré de covariation plus important entre les modules qu'au sein de ceux-ci (Adams, 2016).

La valeur statistique de ce ratio est évaluée par une procédure de permutations (1000 répétitions), associant aléatoirement les LMs aux différents modules présumés pour générer une distribution nulle à des fins de comparaison avec le modèle évalué (Adams, 2016 ; Marshall *et al.*, 2019).

Dans le cadre des analyses effectuées sur le set inter-spécifique, le ratio de covariance a été quantifié d'abord sans, puis en tenant compte de la phylogénie afin de vérifier l'importance de cette dernière sur le calcul du ratio.

2.4.2 La méthode de distance-matricielle

Cette méthode produit une matrice de corrélation entre les formes des différents sous-ensembles de LMs. Pour obtenir cette matrice, les coordonnées sont tout d'abord réparties en sous-ensembles correspondant aux modules présumés (Larouche *et al.*, 2015). Dans cette étude, les coordonnées sont divisées entre la tête, le tronc, le pédoncule caudal et les nageoires paires. Si ces partitions sont individuellement superposées, l'information relative à propos de la taille et de la position au sein d'un organisme est retirée des données, laissant seulement les informations sur la forme. Par contre, si elles sont superposées avant d'être partitionnées, les informations concernant la taille relative et la position restent dans les données (Larouche *et al.*, 2015). Les distances Procrustes, qui correspondent aux différences de forme entre individus superposés dans un espace tangentiel (Duta, 2015), sont calculées entre toutes les paires d'individus (pour chaque partition). Les corrélations matricielles entre ces matrices de distances par paires sont ensuite calculées produisant une matrice

de corrélation pouvant être analysée par les méthodes conventionnelles des études de modularité (Larouche *et al.*, 2015).

Une des méthodes pour tester ces hypothèses de modularité est d'analyser la corrélation entre cette matrice observée et celles attendues en fonction des différentes hypothèses. Pour prévoir les matrices des corrélations attendues, une valeur de « 1 » est assignée aux cellules si deux partitions sont supposées appartenir à un même module et une valeur de « 0 » quand elles appartiennent à des modules séparés (Cheverud *et al.*, 1989, 1991 ; Ackermann & Cheverud, 2000 ; Zelditch *et al.*, 2008, 2009; Larouche *et al.*, 2015). Les matrices observées et attendues sont comparées à travers un test de Mantel (Mantel, 1967) pour vérifier l'hypothèse nulle de non-similitude structurelle entre deux matrices (Cheverud *et al.* 1989, 1991 ; Larouche *et al.*, 2015).

2.5 Logiciels utilisés

Les LMs et les semi-LMs ont été placés sur les photographies grâce au programme TpsDig232 (Rohlf, 2018). Ensuite, chaque fichier TPS produit (5 fichiers - un par set de données) avec ce programme est lu et analysé au moyen du package geomorph version 3.3.1 (Adams & Otárola-Castillo, 2013; Adams *et al.*, 2020) dans l'environnement R (R Core team, 2020). Les ACPs ont été générées grâce à la fonction `plot.gm.prcomp()` du package geomorph alors que les grilles de déformations ont été créées avec le programme TpsRelw32 (Rohlf, 2019). Le ratio de covariation a été calculé au moyen de la fonction `modularity.test()` et de `phylo.modularity()` du package geomorph avec 1000 permutations. Les matrices de corrélation observées issues de la méthode de distance-matricielle ont été générées en utilisant un script d'Adam Rountrey (disponible comme support supplémentaire pour la publication de Zelditch *et al.* (2012) à l'adresse <http://booksite.elsevier.com/9780123869036/functions.php>), alors que le test de Mantel a été réalisé au moyen de la fonction `mantel()` du package vegan version 2.5-6 (Oksanen *et al.*, 2019).

3. Résultats

3.1 Espace de forme et variation morphologique

Selon le set de données (variation inter-populationnelle, variation ontogénétique ou variation inter-spécifique), la combinaison des axes PC1 et PC2 explique entre 50 et 70 % des variations de forme observables entre les individus.

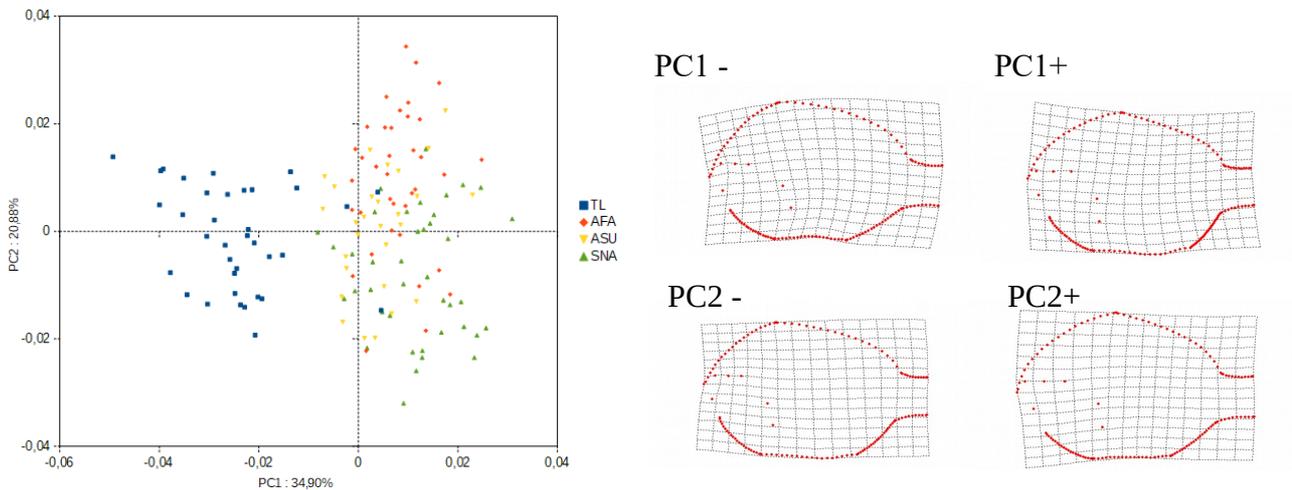


Figure 8 : Analyse en composantes principales des variables de forme illustrant la diversité morphologique des populations de *Dascyllus abudafur* provenant de Tuléar (TL) et dans les trois régions de Mer Rouge (AFA= Al Fahal, ASU= Abu Shosha et SNA= Shi'b Nazar). Les grilles de déformation expriment la variation de forme entre la forme consensus et les individus aux valeurs extrêmes le long des axes PC1 et PC2.

Concernant *Dascyllus abudafur* (**Figure 8**), les populations de Mer Rouge se différencient de la population de Tuléar essentiellement le long de l'axe PC1. Les individus de Mer Rouge (PC1+) présentent une nageoire dorsale plus courte, une région frontale plus prononcée, une région ventrale plus allongée et des nageoires pectorales insérées plus en avant sur le corps. Au sein de chaque population des deux régions géographiques, il y a une variation intra-populationnelle de la longueur de la région céphalique par rapport au reste du corps (PC2).

Dans le cas du set de données inter-spécifiques (**Figure 9**), les variations de forme enregistrées s'avèrent bien plus importantes que dans n'importe quel autre set étudié dans ce travail. Les espèces possédant des valeurs positives le long de l'axe PC1 (PC1+) présentent un corps proportionnellement plus allongé que les autres espèces (PC1-). Parmi ces espèces au corps fusiforme, citons *Azurina hirundo*, *Lepidozygus tapeinosoma*, et *Chromis punctipinnis*.

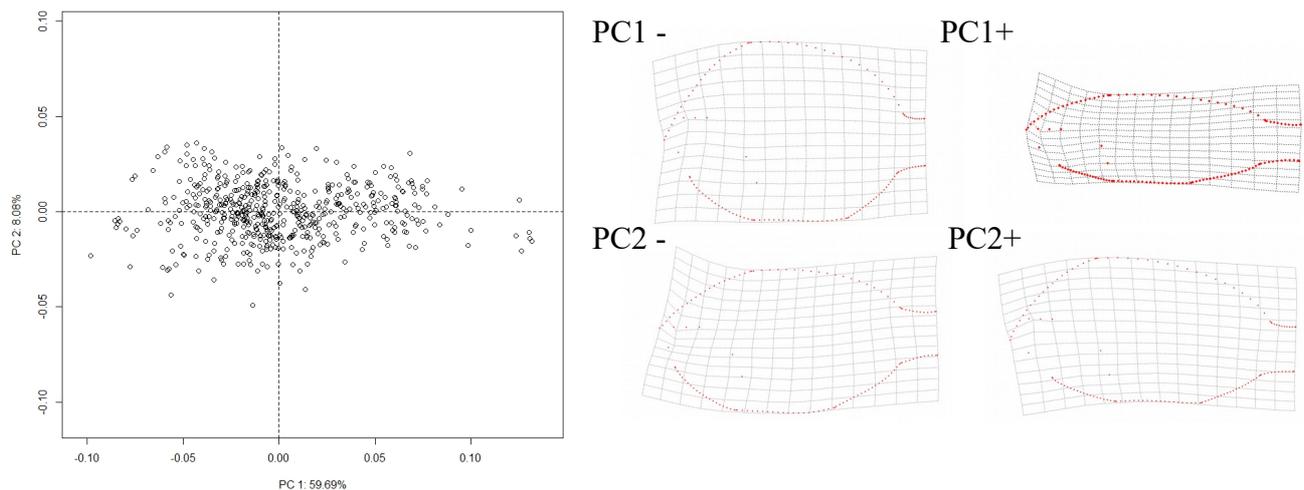


Figure 9 : Analyse en composantes principales des variables de forme illustrant la diversité morphologique au sein de la famille des Pomacentridae. Les grilles de déformation expriment la variation de forme entre la forme consensus et les individus aux valeurs extrêmes le long des axes PC1 et PC2.

Ces mêmes espèces possèdent des yeux à hauteur de la bouche et des nageoires pectorales insérées plus en avant du corps. À l'inverse, les espèces ayant des valeurs négatives sur PC1 (exemple : toutes les espèces du genre *Dascyllus*) possèdent une nageoire dorsale et une anale plus courtes, un corps plus haut et un œil clairement positionné au-dessus d'une droite horizontale passant par la bouche. Les variations morphologiques associées à PC2- concernent les régions frontale, ventrale et caudale, la nageoire dorsale et les nageoires pectorales. Parmi les espèces ayant les valeurs les plus négatives le long PC2, on peut citer *Pomacentrus reidi* ou encore *Neoglyphidodon melas* qui présentent ainsi une région frontale plus allongée, une nageoire dorsale plus courte, une région caudale plus longue, une région ventrale plus grande ainsi que des nageoires pectorales insérées plus en arrière sur le corps que chez d'autres espèces comme *Chromis xanthura* et *Amphiprion melanopus* (PC2+). De plus, ces dernières espèces (PC2+) sont aussi caractérisées par un œil clairement positionné au-dessus d'une droite horizontale passant par la bouche contrairement aux espèces situées dans les valeurs négatives de PC2.

Concernant les trois sets ontogénétiques (**Figure 10**), on peut clairement identifier sur l'ACP la variation de forme des individus juvéniles et adultes au cours de la croissance. Chez les trois espèces, les variations ontogénétiques se caractérisent par un développement de la nageoire dorsale et la présence d'une région ventrale moins prononcée. De plus, la région frontale ainsi que les yeux et la bouche deviennent proportionnellement plus petits chez les formes adultes.

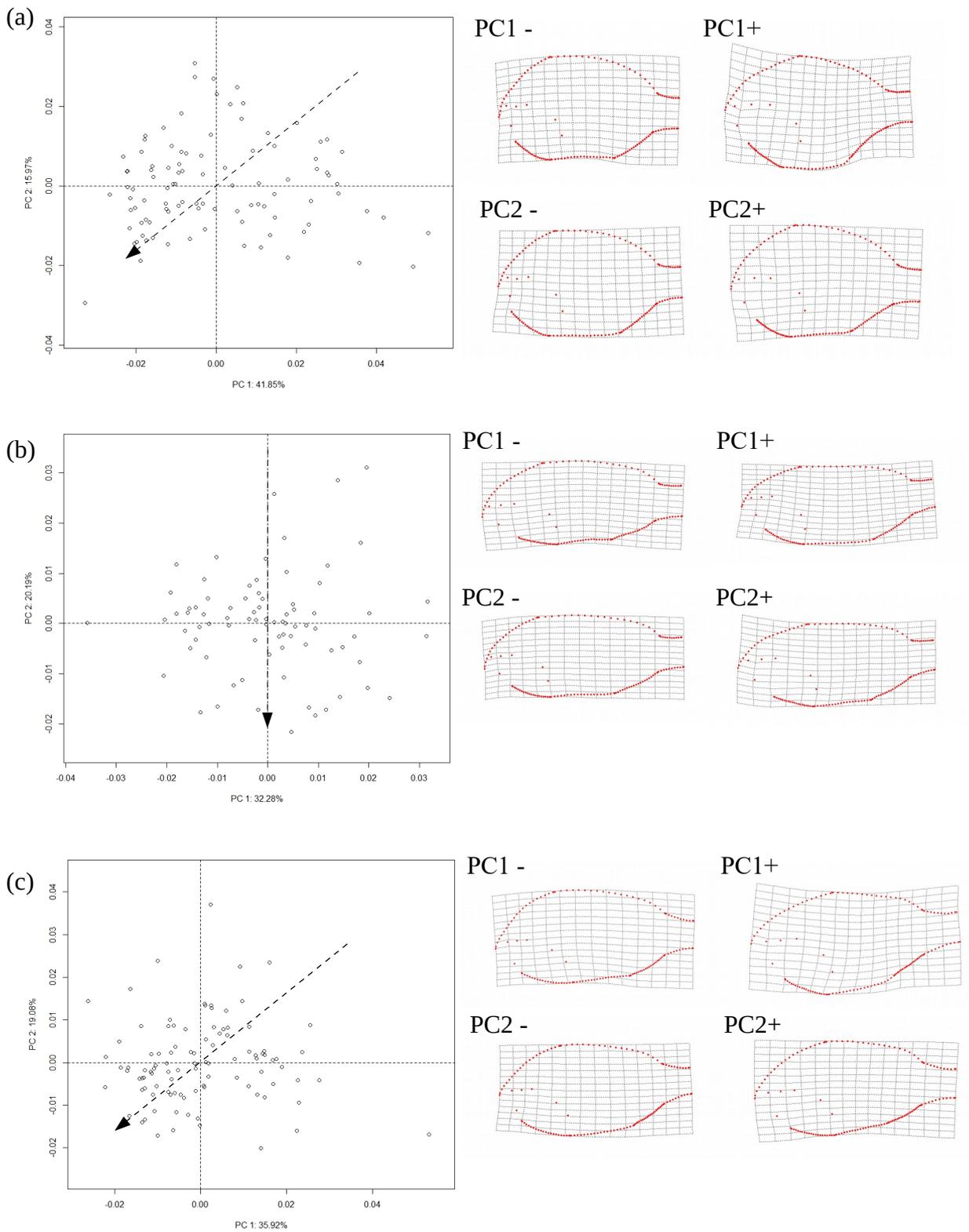


Figure 10 : Analyse en composantes principales des variables de forme illustrant la diversité morphologique au sein des sets de données ontogénétiques récoltés à Moorea : (a) un échantillon d'une population de *Dascyllus aruanus*, (b) un échantillon d'une population de *Chrysiptera brownriggi* et (c) un échantillon d'une population de *Chromis viridis*. Les grilles de déformation expriment la variation de forme entre la forme consensus et les individus aux valeurs extrêmes le long des axes PC1 et PC2. Les flèches en pointillées indiquent le sens de croissance (juvénile → adulte) le long des PCs concernées.

3.2 Tests de modularité

3.2.1 Modularité variationnelle

Les ratios de covariance pour l'ensemble regroupant plusieurs échantillons de différentes populations de *Dascyllus abudafur* (**Tableau 3**) varient entre 0.72 et 0.88. L'ensemble des valeurs sont significatives (p-value < 0.05).

Les valeurs les plus faibles de CR sont observées pour les hypothèses 14, 9, 10 et 2. Pour chacune de ces hypothèses, les nageoires paires forment un module à part du reste du corps alors que les autres parties du corps forment soit tous des modules différents, soit deux autres modules ou encore un seul et unique module.

Concernant les résultats obtenus par la méthode de « distance-matricielle », aucune des matrices de corrélation espérées n'est significativement corrélée aux matrices de corrélations observées et ce, pour l'ensemble des cinq sets de données (**Tableaux 3-8**). Par conséquent, seule l'hypothèse la mieux soutenue sera présentée pour chaque niveau de modularité.

Concernant la modularité variationnelle, les résultats de la méthode de « distance-matricielle » renforcent ceux obtenus avec le coefficient CR. Si les partitions formant les potentiels modules sont superposées individuellement, l'hypothèse la plus soutenue est la numéro 9 alors que si la superposition s'opère sur l'ensemble du corps avant le découpage, celle-ci devient alors la numéro 10 (**Tableau 3**). L'hypothèse numéro 9 suppose que le corps des *Dascyllus abudafur* est composé de trois modules distincts : les nageoires paires, la tête et un module reprenant à la fois le tronc et la région caudale. L'hypothèse numéro 10 est similaire à la précédente, sauf qu'à la place de proposer un module « tronc-pédoncule caudal », cette dernière propose un module « tronc-tête » laissant ainsi le pédoncule caudal indépendant au même titre que les nageoires paires.

Hypothèse	Test de Mantel				Ratio de covariance	
	Sep. Proc. Sup.		Not Sep. Proc. Sup.		CR	p-value
	Mantel statistic	p-value	Mantel statistic	p-value		
1	0.101	0.500	-0.172	0.750	0.79	0.001
2	0.894	0.250	0.852	0.250	0.74	0.014
3	-0.424	0.750	0.064	0.500	0.82	0.001
4	-0.572	1	-0.744	1	0.88	0.001
5	-0.002	0.667	-0.049	0.667	0.86	0.001
6	0.096	0.333	0.118	0.333	0.84	0.001
7	-0.094	1	-0.069	1	0.84	0.001
8	0.156	0.500	0.028	0.500	0.75	0.002
9	0.729	0.167	0.531	0.333	0.72	0.001
10	0.314	0.333	0.584	0.167	0.73	0.001
11	-0.276	0.667	-0.116	0.667	0.77	0.001
12	-0.607	1	-0.381	0.833	0.80	0.001
13	-0.317	0.833	-0.646	1	0.79	0.001
14	NA	NA	NA	NA	0.72	0.001

Tableau 3 : Résultats des analyses statistiques de modularité pour les populations de *Dascyllus abudafur* (ensemble inter-populationnel). Sep. Proc. Sup. = Separate Procrustes Superimposition

3.2.2 Modularité ontogénétique

Les ratios de covariance ont été calculés pour chacun des trois sets de données ontogénétiques.

Pour *Dascyllus aruanus*, les coefficients de CR varient entre 0,65 et 0,86 (**Tableau 4**) et sont tous significatifs.

Les meilleures hypothèses retenues par ce test sont, dans l'ordre, les hypothèses n°10, 14, 3 et 11. Dans chacune de ces hypothèses, la région caudale est indépendante du reste du corps et forme ainsi un module à part entière. Le reste du corps forme dans la troisième hypothèse un module composé de la tête, du tronc et des nageoires paires alors que les trois autres hypothèses considèrent entre deux et trois modules supplémentaires au sein du corps. Les deux hypothèses soutenant l'idée de la présence de trois modules considèrent la présence du pédoncule caudal et de, soit un module « tronc-tête », soit un module « tronc-nageoires paires » accompagnés du module représentant la partie du corps non-prise en compte par ce deuxième module.

Hypothèse	Test de Mantel				Ratio de covariance	
	Sep. Proc. Sup.		Not Sep. Proc. Sup.		CR	p-value
Numéro	Mantel statistic	p-value	Mantel statistic	p-value		
1	-0.215	0.750	0.185	0.500	0.84	0.001
2	0.891	0.250	0.842	0.250	0.74	0.039
3	-0.516	1	-0.402	0.750	0.72	0.001
4	-0.161	0.500	-0.624	1	0.86	0.001
5	0.376	0.333	0.169	0.333	0.82	0.002
6	-0.108	0.667	-0.069	0.667	0.84	0.001
7	-0.268	1	-0.100	1	0.85	0.001
8	0.321	0.500	0.083	0.500	0.76	0.012
9	0.385	0.333	0.645	0.167	0.75	0.010
10	0.490	0.167	0.402	0.333	0.65	0.001
11	-0.660	1	-0.209	0.833	0.73	0.001
12	-0.522	0.833	-0.732	1	0.73	0.001
13	-0.014	0.667	-0.188	0.667	0.80	0.001
14	NA	NA	NA	NA	0.69	0.001

Tableau 4 : Résultats des analyses statistiques de modularité pour la population de *Dascyllus aruanus* de Moorea (ensemble ontogénétique). Sep. Proc. Sup. = Separate Procrustes Superimposition

Chez *Chrysiptera brownriggii*, les CRs ont des valeurs allant de 0,72 à 0,86 (**Tableau 5**) et toutes ces valeurs sont significatives. Les hypothèses de modularité qui ressortent pour ce set de données sont les numéros 14, 9, 2 et 10. Contrairement, aux deux autres, ce sont ici les nageoires paires qui forment un module indépendant du reste du corps dans les quatre hypothèses retenues. En fonction des hypothèses, la présence de deux à quatre modules est supportée. Dans les deux hypothèses présentant trois modules, c'est le tronc qui s'associe soit avec le pédoncule caudal, soit avec la tête.

Chez *Chromis viridis*, les coefficients de CR varient entre 0,70 et 0,92 (**Tableau 6**). Seules les valeurs obtenues pour les hypothèses n°2, 8 et 9 ne sont pas significatives (p-value > 0.05). Les hypothèses recevant le plus de support sont les numéros 3, 10, 12 et 11. Comme chez *Dascyllus aruanus*, le pédoncule caudal semble former un module indépendant du reste du corps. Les hypothèses mettent en avant la présence d'un deuxième module regroupant l'ensemble des autres

caractères ou celle de trois modules où deux des trois caractères restants (tête, tronc et nageoires paires) s’associent formant des combinaisons différentes.

Hypothèse	Test de Mantel				Ratio de covariance	
	Sep. Proc. Sup.		Not Sep. Proc. Sup.		CR	p-value
Numéro	Mantel statistic	p-value	Mantel statistic	p-value		
1	-0.089	0.500	-0.511	1	0.80	0.001
2	0.866	0.250	0.624	0.250	0.73	0.013
3	-0.099	0.750	0.245	0.500	0.83	0.001
4	-0.679	1	-0.358	0.750	0.82	0.001
5	-0.120	0.667	-0.420	1	0.86	0.001
6	-0.159	1	0.592	0.333	0.80	0.001
7	0.279	0.333	-0.172	0.667	0.84	0.001
8	0.302	0.500	0.070	0.667	0.73	0.001
9	0.421	0.333	0.450	0.167	0.72	0.001
10	0.439	0.167	0.318	0.333	0.72	0.002
11	0.051	0.667	-0.287	0.833	0.78	0.001
12	-0.622	1	0.299	0.500	0.78	0.001
13	-0.591	0.833	-0.849	1	0.80	0.001
14	NA	NA	NA	NA	0.72	0.001

Tableau 5 : Résultats des analyses statistiques de modularité pour la population de *Chrysiptera brownriggii* de Moorea (ensemble ontogénétique). Sep. Proc. Sup. = Separate Procrustes Superimposition

La méthode de « distance matricielle » supporte partiellement ces résultats. En effet, au niveau des trois sets ontogénétiques, deux d’entre eux (*Dascyllus aruanus*, *Chrysiptera brownriggii*) possèdent les mêmes hypothèses de modularité les mieux supportées (**Tableaux 4 et 5**), c’est à dire, la numéro 9 si la superposition se fait directement sur l’entièreté de l’organisme et la 10 si elle a lieu après que celui-ci ait été découpé. Dans le cas de *Dascyllus aruanus*, l’hypothèse numéro 9 ne fait pas partie des quatre meilleures hypothèses dégagées par le ratio de covariance. Dans l’échantillon de *Chromis viridis*, l’hypothèse 10 est la mieux soutenue (**Tableau 6**), peu importe la manière dont est opérée la superposition des individus. Les modules décrits par ces deux hypothèses sont les mêmes que ceux présentés dans le cadre de la modularité inter-populationnelle.

Hypothèse	Test de Mantel				Ratio de covariance	
	Sep. Proc. Sup.		Not Sep. Proc. Sup.		CR	p-value
Numéro	Mantel statistic	p-value	Mantel statistic	p-value		
1	-0.491	1	-0.319	0.750	0.87	0.001
2	0.805	0.250	0.272	0.500	0.92	0,226
3	0.119	0.500	0.775	0.250	0.70	0.001
4	-0.433	0.750	-0.729	1	0.89	0.001
5	0.425	0.333	0.027	0.667	0.87	0.001
6	-0.241	1	0.102	0.333	0.86	0.001
7	-0.184	0.667	-0.130	1	0.90	0.001
8	0.133	0.333	-0.388	0.833	0.89	0.079
9	0.059	0.5	0.034	0.667	0.88	0.072
10	0.889	0.167	0.720	0.167	0.72	0.002
11	-0.366	1	0.224	0.333	0.74	0.001
12	-0.363	0.833	0.096	0.500	0.74	0.001
13	-0.351	0.667	-0.685	1	0.84	0.001
14	NA	NA	NA	NA	0.76	0.001

Tableau 6 : Résultats des analyses statistiques de modularité pour la population de *Chromis viridis* de Moorea (ensemble ontogénétique). Sep. Proc. Sup. = Separate Procrustes Superimposition

3.2.3 Modularité évolutive

Dans le set de données inter-spécifiques, les coefficients de CR enregistrés varient entre 0.87 et 0,98 (**Tableau 7**) avec des valeurs systématiquement significatives. Les hypothèses de modularité présentant le coefficient le plus faible sont les numéros 10, 2, 14 et 9. Dans chacune de ces hypothèses, le module des nageoires paires est le seul à toujours être présent. Bien que dans un ordre différent, les hypothèses les mieux soutenues sont les mêmes que dans le cas de la modularité inter-populationnelle.

En réduisant l'échantillon de sorte à avoir un individu par espèce, les hypothèses avec le plus petit CR restent les mêmes que dans l'échantillon précédent (**Tableau 8**). Si on tient compte en plus du signal phylogénétique, les hypothèses avec le plus petit CR changent partiellement : les deux hypothèses avec le plus de soutien restent la numéro 10 puis la numéro 14 mais celles-ci sont

ensuite suivies des hypothèses 6 et 12. Quatre hypothèses (2, 5, 8 et 9) ont des valeurs non-significatives.

En appliquant la méthode de « distance-matricielle », les hypothèses les mieux supportées (**Tableau 7**) sont les mêmes que dans le cas des variations inter-populationnelles : l'hypothèse 9 en cas de superposition de partitions individualisées et l'hypothèse 10 en cas de superposition sur l'organisme entier. Les répartitions modulaires décrites par ces hypothèses ont été formulées à ce même point.

Hypothèse	Test de Mantel				Ratio de covariance	
	Sep. Proc. Sup.		Not Sep. Proc. Sup.		CR	p-value
Numéro	Mantel statistic	p-value	Mantel statistic	p-value		
1	-0.327	0.750	-0.282	0.750	0.94	0.001
2	0.964	0.250	0.767	0.250	0.87	0.026
3	-0.164	0.500	0.173	0.500	0.92	0.001
4	-0.473	1	-0.657	1	0.98	0.001
5	-0.024	0.667	-0.005	0.667	0.94	0.001
6	0.172	0.333	0.341	0.333	0.93	0.001
7	-0.148	1	-0.337	1	0.98	0.001
8	0.236	0.500	-0.139	0.667	0.91	0.018
9	0.536	0.167	0.541	0.333	0.89	0.008
10	0.522	0.333	0.627	0.167	0.87	0.006
11	-0.423	0.833	-0.286	0.833	0.91	0.001
12	-0.318	0.667	-0.109	0.500	0.91	0.001
13	-0.552	1	-0.633	1	0.93	0.001
14	NA	NA	NA	NA	0.88	0.003

Tableau 7 : Résultats des analyses statistiques de modularité pour 174 espèces de la famille Pomacentridae (ensemble inter-spécifique). Sep. Proc. Sup. = Separate Procrustes Superimposition

Hypothèse	Ratio de covariance			
	Avec correction phylogénétique		Sans correction phylogénétique	
	CR	p-value	CR	p-value
1	0.94	0.006	0.93	0.001
2	0.90	0.149	0.88	0.022
3	0.92	0.007	0.91	0.001
4	0.95	0.004	0.98	0.001
5	0.97	0.079	0.94	0.001
6	0.89	0.001	0.93	0.001
7	0.98	0.035	0.99	0.002
8	0.90	0.082	0.92	0.016
9	0.93	0.139	0.89	0.008
10	0.86	0.033	0.87	0.006
11	0.92	0.003	0.90	0.001
12	0.90	0.001	0.90	0.001
13	0.94	0.004	0.92	0.001
14	0.89	0.022	0.88	0.004

Tableau 8 : Résultats des tests de modularité exprimant les ratios de covariance pour 164 espèces de la famille Pomacentridae avec ou sans correction phylogénétique (ensemble inter-spécifique).

4. Discussion

Le but de ce travail était de déterminer si des patrons de modularité étaient discernables au sein du corps des poissons demoiselles et, le cas échéant, voir si ceux-ci restaient les mêmes aux différents niveaux analysés. À la vue de nos résultats, il apparaît que certaines parties du corps des poissons demoiselles varient de manière indépendante par rapport à d'autres régions: un module des nageoires paires semble se démarquer au niveau interpopulationnel ainsi qu'au niveau interspécifique. Un autre module reprenant le pédoncule caudal paraît se dégager dans deux sets ontogénétiques sur trois alors que, dans le troisième set, un module incluant les nageoires paires semble encore une fois être mis en évidence.

Ci-après, les résultats ont tout d'abord été mis en perspective avec d'autres travaux afin de mettre en lumière la potentielle origine des modules mis en évidence dans ce travail. Par la suite, une comparaison entre les différents niveaux de modularité a été mise en place avant de terminer par une réflexion sur les perspectives envisageables dans de futurs travaux.

4.1 Modularité

Nos résultats démontrent la présence d'une structure modulaire au sein du corps des poissons demoiselles. Cette affirmation est en accord avec plusieurs études déjà réalisées chez les téléostéens (Mabee *et al.*, 2002 ; Larouche *et al.*, 2015, 2017, 2018) et notamment avec une première étude réalisée chez les Pomacentridae (Aguilar-Medrano *et al.*, 2016). Cette dernière avait par ailleurs mis en évidence, dans un contexte interspécifique, l'existence de trois modules fonctionnels : la tête, le pédoncule caudal et le tronc.

Dans le cadre de ce travail, le module ayant été le plus souvent mis en évidence est celui des nageoires paires, à la fois comme module variationnel, évolutif et même ontogénétique (chez *Chrysiptera brownriggii*) (**Figures 11a, 11d et 11e**). Au niveau variationnel, ce module des nageoires paires a également été soutenu chez les poissons de la famille Cyprinidae (Larouche *et al.*, 2015). Au niveau évolutif, il avait déjà été défini chez les vertébrés basaux (Larouche *et al.*, 2017) à côté de deux autres : un module contenant l'ensemble des nageoires médianes et un autre module présent au sein de ce dernier comprenant la nageoire dorsale ainsi que l'anale. De plus, une forte relation entre les nageoires pelviennes et pectorales avait été relevée chez les Pomacentridae (Aguilar-Medrano *et al.*, 2016).

Le postulat sur lequel repose la création de ce module est que les membres antérieurs et postérieurs des Tétrapodes ont déjà été définis comme des cas classiques d'homologies sérielles et de modularité (Shubin *et al.*, 1997 ; Hallgrímsson *et al.*, 2002 ; Young & Hallgrímsson 2005 ; Young *et al.*, 2010). Cela pourrait s'expliquer par la duplication des nageoires pectorales menant à la formation des nageoires pelviennes (Coates, 1993, 1994 ; Ruvinsky & Gibson-Brown, 2000 ; Tanaka & Onimaru, 2012) et expliquant ainsi qu'elles partagent encore aujourd'hui un module commun (Larouche *et al.*, 2015). Par ailleurs, des données fossiles indiquent que les nageoires pectorales seraient apparues en première chez les Agnathes alors que les nageoires pelviennes seraient apparues plus tard chez les premiers Gnathostomes (Coates, 1993, 1994 ; Coates & Cohn, 1998). De plus, il a été initialement établi, à cause de similarités structurelles (Bemis & Grande, 1999) et développementales (Freitas *et al.*, 2006 ; Abe *et al.*, 2007 ; Crotwell & Mabee, 2007 ; Freitas *et al.*, 2007, 2014), que les nageoires paires proviendraient de répétitions de modules ontogénétiques tout d'abord associés avec les nageoires impaires. Il a aussi été suggéré que les nageoires paires seraient le résultat de la condensation d'une paire continue de replis de nageoires latérales (Balfour, 1876 ; Thacher, 1877 ; Balfour, 1878 ; Mivart, 1879 ; Balfour, 1881 ; Goodrich, 1906 ; Tanaka *et al.*, 2002) impliquant, tout du moins chez les individus les plus primitifs, des mécanismes développementaux intrinsèquement liés entre eux. Il ne faut aussi pas perdre de vue que ce module de nageoires pectorales et pelviennes n'est pas ou plus présent chez l'ensemble des poissons ostéichthyens. De multiples observations ont montré la modification ou la perte indépendante des unes par rapport aux autres à la fois chez des Actinoptérygiens (Hall, 2010) et chez des Sarcoptérygiens (Coates *et al.*, 2002). Il est vrai que les formes basales d'Actinoptérygiens et de Sarcoptérygiens possèdent des nageoires toutes insérées ventralement. Mais chez les espèces plus dérivées, les nageoires pectorales tendent à migrer latéralement et dorsalement alors que les pelviennes ont tendance à avancer antérieurement sur le corps (Rosen, 1982 ; Yamanoue *et al.*, 2010).

Le second module le mieux supporté est présent au sein de deux sets ontogénétiques sur trois et s'avère absent des autres niveaux organisationnels envisagés dans cette étude (**Figures 11b et 11c**). Il s'agit du module « pédoncule caudal ». Ce résultat est soutenu par les variations morphologiques observables sur les grilles de déformation où le pédoncule caudal varie beaucoup moins que le reste du corps chez *Dascyllus aruanus* et *Chromis viridis* (**Figure 10**). Ce module avait déjà été mis en évidence au niveau développemental chez les Actinoptérygiens (Cloutier, 2010 ; Grünbaum *et al.*, 2012). D'autres modules ontogénétiques non-envisagés dans ce travail isolent la partie antérieure de

la nageoire dorsale du reste de celle-ci ou associent la nageoire dorsale avec la nageoire anale au sein de modules chez les Acanthoptérygiens (Mabee *et al.* 2002).

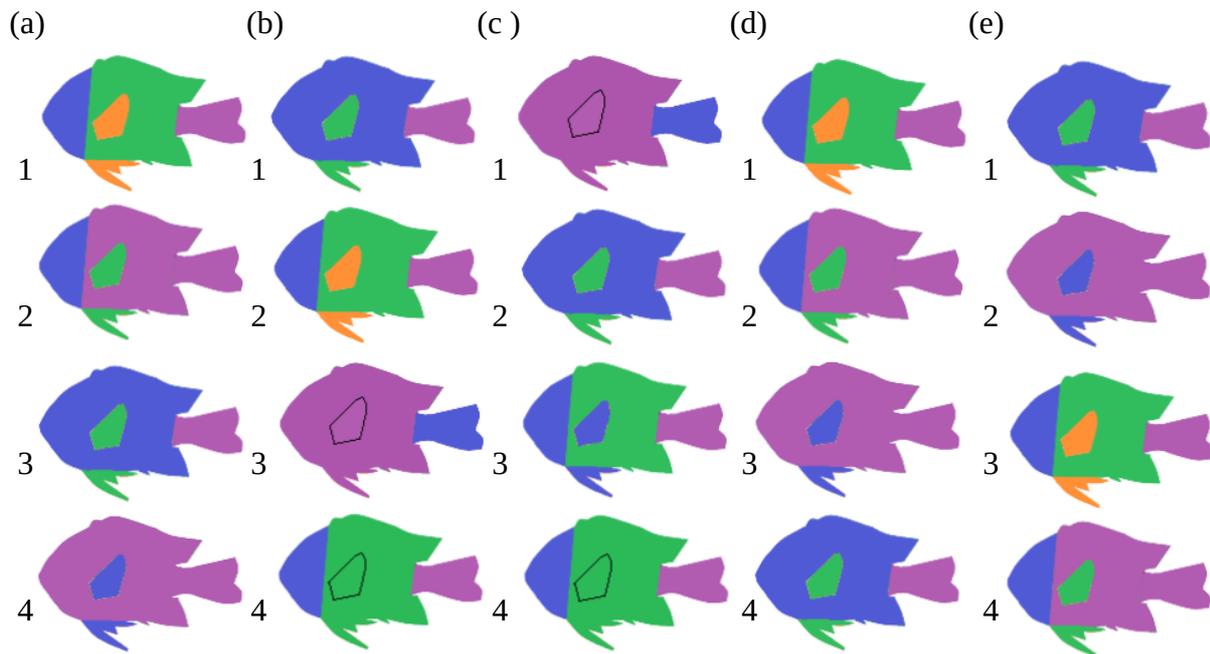


Figure 11 : Représentations graphiques des quatre meilleures hypothèses de modularité classées en fonction de leur coefficient CR (1 → 4, de la meilleure à la moins bonne des quatre) dans le cas de :

- (a) des variations inter-populationnelles (modularité variationnelle)
- (b) des variations ontogénétiques chez *Dascyllus aruanus* (modularité ontogénétique)
- (c) des variations ontogénétiques chez *Chromis viridis* (modularité ontogénétique)
- (d) des variations ontogénétiques chez *Chrysiptera brownriggii* (modularité ontogénétique)
- (e) des variations inter-spécifiques (modularité évolutive)

Au niveau des autres hypothèses les mieux supportées, on ne retrouve pas de constance comme dans les deux autres cas discutés précédemment. Au niveau évolutif et variationnel, le tronc est soit considéré comme un module à part entière ou comme faisant partie d'un module plus grand englobant la tête et/ou le pédoncule caudal. Les résultats du test de Mantel, bien que non-significatifs, ont tendance à soutenir la présence d'un module « tronc-tête » ou d'un module « tronc-pédoncule caudal » en fonction du mode de superposition opéré avant analyse. Larouche *et al.* (2015) ont mis en évidence la présence d'un module reprenant à la fois le pédoncule caudal, la partie postérieure du tronc ainsi que les trois nageoires médianes chez les Cyprinidae. Il est possible qu'un module similaire à ce dernier existe aussi chez les Pomacentridae expliquant pourquoi le tronc est considéré comme intégré avec le pédoncule caudal ou avec la tête selon les cas. De plus, l'existence d'un lien de corrélation entre l'évolution du tronc et celui de la tête a déjà été mis en

évidence chez les poissons lanternes (Denton & Adams, 2015) et plus largement chez les Actinoptérygiens (Larouche *et al.*, 2018) et est d'ailleurs soutenue par nos résultats des analyses en composantes principales pratiquées (**Figures 8-10**). Toujours dans l'étude de Larouche *et al.* (2018), les nageoires paires et impaires ayant été initialement associées au module du tronc, trois hypothèses possibles de modules évolutifs ont été supportées par l'utilisation du modelage graphique : deux modules (le pédoncule caudal et un module « tronc-tête »), trois modules (tête, tronc, et pédoncule caudal), deux modules (la tête et un module « tronc-pédoncule caudal »). Si certaines analyses devaient être poursuivies, il serait opportun de grouper nageoires paires et tronc, afin de vérifier ces hypothèses chez les poissons demoiselles. Aussi, peut-être faudrait-il subdiviser le tronc en deux modules différents pour avoir une vue plus claire à ce sujet. Toujours dans cette idée, on observe aussi que l'une des hypothèses souffrant du coefficient le plus haut, notamment au niveau variationnel et évolutif, est celle formulant la possibilité de l'existence de deux modules : le tronc et un module reprenant à la fois la tête, le pédoncule caudal et les nageoires paires. Cela montre une certaine intégration entre ces deux potentiels modules et donc notamment le lien important de covariance entre ces différentes parties.

4.2 Liens entre niveaux de modularité

Bien que les résultats du test de Mantel restent globalement similaires entre les différents types de modularité et que les hypothèses de modularité variationnelle soient similaires à celles de modularité évolutive, il faut noter que certains résultats diffèrent entre sets de données.

La modularité évolutive (inter-spécifique) calculée est proportionnellement plus faible que celle enregistrée dans le cas de la modularité variationnelle. Tout d'abord, il ne faut pas perdre de vue que le ratio de covariance mesure le degré relatif d'association entre de potentiels modules par rapport aux associations au sein de ces mêmes modules. Ainsi, ce phénomène peut se traduire par une intégration générale plus importante au niveau inter-spécifique qu'au niveau inter-populationnel. Ce fait peut sembler étonnant étant donné que la diversité de formes est bien plus importante au niveau inter-spécifique qu'au niveau inter-populationnel (**Figures 8-9**). Cependant, de nombreuses publications étudiant le lien entre disparité morphologique et modularité ont montré un lien de corrélation positif (Parr *et al.*, 2016), négatif (Goswami & Polly, 2010 ; Heck *et al.*, 2018), voire parfois, l'absence de corrélation entre ces deux critères (Bardua *et al.*, 2019 ; Marshall *et al.*, 2019). Ainsi, une modularité générale plus grande n'est pas forcément associée à des variations morphologiques importantes. Une faible modularité peut aussi s'expliquer, à l'inverse, par une intégration générale très faible. En effet, les poissons demoiselles sont connus pour avoir colonisé

une très grande quantité de niches écologiques différentes (Frédérich *et al.*, 2013). Ceci pourrait s'expliquer par la présence d'une structuration modulaire peu conservée au niveau inter-spécifique. Le phénomène de sélection naturelle s'opérant au niveau de populations, il ne semble pas illogique de retrouver des signaux de modularité plus importants au niveau intra-spécifique qu'à l'inter-spécifique. Ce rôle des modules variationnels comme moteur de changements évolutifs, faisant d'eux des modules évolutifs a déjà été mis en évidence dans de nombreuses études (Wagner, 1996 ; Schlosser & Wagner, 2004 ; Wagner & Mezey, 2004 ; Klingenberg, 2008).

En appliquant une correction phylogénétique aux données, certaines des hypothèses les mieux soutenues (la troisième et la quatrième) changent pour proposer la présence d'un module « tête-nageoires paires » et, par conséquent, trois hypothèses sur quatre proposent alors le module « pédoncule caudal » comme module évolutif. Cela montre l'effet, au moins partiel, de la phylogénie sur l'organisation modulaire, comme décrit dans une publication récente (Terray *et al.*, 2020).

Le module « pédoncule caudal » est présent dans deux sets de données ontogénétiques sur trois alors que celui-ci ne se retrouve pas au niveau inter-populationnel (**Figure 11**). Il avait déjà été démontré qu'une correspondance parfaite entre modules variationnels et ontogénétiques n'était pas toujours possible (Larouche *et al.*, 2015). Cela peut s'expliquer par le fait que parfois les actions combinées d'un ou plusieurs modules ontogénétiques différents peuvent partiellement se superposer pour donner lieu à des modules variationnels distincts.

Au delà de cette différence entre niveaux de modularité, la question de la non-similitude entre les modules ontogénétiques les mieux supportés entre *Chrysiptera brownriggii* et les deux autres espèces subsiste. *Dascyllus aruanus* et *Chromis viridis* font partie de la sous-famille des Chrominae alors que *Chrysiptera brownriggii* fait partie des Pomacentrinae (Cooper & Santini, 2016). La proximité phylogénétique des *Dascyllus* et *Chromis* peut certainement expliquer nos résultats de modularité ontogénétique. Des différences morphologiques liées à la forme générale du corps ainsi que des différences écologiques importantes entre espèces sont observées entre ces deux sous-familles (Cooper & Santini, 2016). D'une manière générale, *Chrysiptera spp.* possèdent une forme plus allongée que *Dascyllus spp.* et *Chromis spp.*. Au niveau de leur écologie, les *Chrysiptera* vivent dans différentes zones du récif (ex: platier, lagon, pente externe) aux abords de coraux morts, vivants, d'éboulis coralliens et elles sont essentiellement omnivores broutant des algues filamenteuses et de petits invertébrés benthiques (Allen 1991). Les *Chromis* et les *Dascyllus* sont

généralement associés à des coraux vivants et se nourrissent d'invertébrés benthiques et planctoniques (Smith & Warburton, 1992 ; Gajdzik *et al.*, 2016). *Chrysiptera brownriggii* possède un comportement solitaire et reste à des profondeurs assez limitées (~1-2m) alors que les deux autres sont des espèces grégaires vivant à des profondeurs de 1 à 12 mètres (Gajdzik *et al.*, 2016). Il est possible que ces différents facteurs écologiques (habitat, comportement, régime alimentaire), associés à des facteurs morphologiques et génétiques (mutations, drifts), aient fini par créer des modules développementaux différents au sein de la famille Pomacentridae par le biais d'un effet de sélection.

4.3 Perspectives

Plusieurs méthodes non-utilisées dans le cadre de ce travail, comme le modelage graphique ou encore la méthode de déviance minimum, pourraient être mises d'application sur ces sets de données afin d'infirmer ou de confirmer les hypothèses de modularité mises en évidence ici. En effet, certaines d'entre elles ont montré des résultats parfois divergents avec ceux exprimés par le ratio de covariance ou encore le test de Mantel dans d'autres publications sur des sujets similaires (Larouche *et al.*, 2015 ; Aguilar-Medrano *et al.*, 2016 ; Larouche *et al.*, 2018 ; Bardua *et al.*, 2019 ; Marshall *et al.*, 2019). D'autres études se sont concentrées sur d'autres modules bien plus petits au niveau des nageoires (Mabee *et al.*, 2002 ; Du *et al.*, 2018) ou d'autres parties du corps (Lehoux & Cloutier, 2015). Ainsi, il pourrait être utile de re-segmenter les quatre modules principaux définis dans ce travail afin de peut-être obtenir des modules plus proches de ceux réellement présents. Enfin, il ne serait pas vain de réaliser ce travail sur d'autres familles importantes de l'ordre des Perciformes telles que les Cichlidae (1713 espèces) (Eschmeyer, 2020) afin de voir si les modules repérés aux trois niveaux analysés sont identiques avec ceux mis en évidence dans le cadre de cette présente étude. De la même manière, un travail similaire sur des groupes plus éloignés phylogénétiquement mais aussi caractérisés par une plus grande disparité morphologique comme les Siluriformes et les Characiformes, serait utile afin de vérifier si les modules diffèrent entre ces groupes.

5. Conclusion

L'objectif de ce travail était double : vérifier la présence d'une structure modulaire au sein des poissons demoiselles et de confronter ces résultats de tests de modularité effectués au niveau variationnel, ontogénétique et évolutif. Suite à des analyses de morphométrie géométrique, la présence de modules au niveau du corps a bien été confirmée. Le module des nageoires paires a remporté un large support au niveau variationnel, évolutif ainsi que partiellement au niveau ontogénétique. Ainsi, un lien entre modularités variationnelle et évolutive semble être mis en évidence. La présence d'un module « pédoncule caudal » est aussi bien supportée dans deux des trois sets ontogénétiques analysés. Cette différence entre sets ontogénétiques pourrait s'expliquer par la présence de critères phylogénétiques entre sous-familles. Une autre explication serait que les facteurs écologiques (comportement, régime alimentaire et habitat) et morphologiques pourraient aussi agir sur la structure modulaire par le biais de la sélection naturelle. Au niveau de la comparaison inter-modulaire, celle-ci vient confirmer qu'il n'est pas toujours possible d'établir une correspondance parfaite entre ces différents niveaux organisationnels. Par exemple, il a déjà été prouvé qu'un module variationnel peut éventuellement résulter de la combinaison partielle de plusieurs modules ontogénétiques. Néanmoins, ces différences de modularité permettent de révéler une partie des facteurs sous-jacents à la diversification phénotypique de ces poissons au cours de leur évolution.

Liste bibliographique

- Abe, G., Ide, H., & Tamura, K. (2007). Function of FGF signaling in the developmental process of the median fin fold in zebrafish. *Developmental Biology*, 304(1), 355–366.
- Ackermann, R. R., & Cheverud, J. M. (2000). Phenotypic covariance structure in tamarins (genus *Saguinus*): a comparison of variation patterns using matrix correlation and common principal component analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, 111(4), 489–501.
- Adams, D. C. (2016). Evaluating modularity in morphometric data: Challenges with the RV coefficient and a new test measure. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(5), 565–572.
- Adams, D. C., Collyer, M. I., & Kaliontzopoulou, A. (2020). *geomorph: Geometric Morphometric Analyses of 2D/3D Landmark Data*.
- Adams, D. C., & Otárola-Castillo, E. (2013). Geomorph: An r package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(4), 393–399.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (2013). A field comes of age: Geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24(1), 7–14.
- Aguilar-Medrano, R., Frédérick, B., Balart, E. F., & de Luna, E. (2013). Diversification of the pectoral fin shape in damselfishes (Perciformes, Pomacentridae) of the Eastern Pacific. *Zoomorphology*, 132(2), 197–213.
- Aguilar-Medrano, R., Frédérick, B., & Barber, P. H. (2016). Modular Diversification of the Locomotor System in Damselfishes (Pomacentridae). *Journal of Morphology*.
- Aguilar-Medrano, R., Frédérick, B., Luna, E. D. E., & Balart, E. F. (2011). Patterns of morphological evolution of the cephalic region in damselfishes (Perciformes: Pomacentridae) of the Eastern Pacific. *Biological Journal of the Linnean Society*, 102, 593–613.
- Allen, G. R. (1991). *Damselfishes of the World*. Melle, Germany: Mergus.
- Badyaev, A. V., & Foresman, K. R. (2000). Extreme environmental change and evolution: Stress-induced morphological variation is strongly concordant with patterns of evolutionary divergence in shrew mandibles. *The Royal Society*, 267(1441), 371–377.
- Badyaev, A. V., Foresman, K. R., & Young, R. L. (2005). Evolution of morphological integration: Developmental accommodation of stress-induced variation. *American Naturalist*, 166(3), 382–395.

- Balfour, F. M. (1878a). *A monograph on the development of elasmobranch fishes*. London: MacMillan.
- Balfour, F. M. (1878b). The development of elasmobranch fishes. *The Journal of Anatomy and Physiology*, 11(1), 128–172.
- Balfour, F. M. (1881). *On the development of the skeleton of the paired fins of Elasmobranchii, considered in relation to its bearings on the nature of the limbs of the Vertebrata. Proceedings of the Zoological Society of London 1881*.
- Bardua, C., Wilkinson, M., Gower, D. J., Sherratt, E., & Goswami, A. (2019). Morphological evolution and modularity of the caecilian skull. *BMC Evolutionary Biology*, 19(1).
- Bellwood, D. R. (1996). The Eocene fishes of Monte Bolca: The earliest coral reef fish assemblage. *Coral Reefs*, 15(1), 11–19.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Bellwood, D. R., & Hughes, T. P. (2001). Linked references are available on JSTOR for this article : Regional-Scale Assembly Rules and Biodiversity of Coral Reefs. *American Association for the Advancement of Science*, 292(5521), 1532–1534.
- Bellwood, D. R., & Sorbini, L. (1996). A review of the fossil record of the Pomacentridae (Teleostei: Labroidae) with a description of a new genus and species from the Eocene of Monte Bolca, Italy. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 117(2), 159–174.
- Bellwood, D. R., & Wainwright, P. C. (2002). Chapter 1 - The History and Biogeography of Fishes on Coral Reefs. In P. Sale (Ed.), *Coral Reef Fishes* (pp. 5–32). Academic Press.
- Bemis, W. E., & Grande, L. (1999). Development of the median fins of the North American paddlefish (*Polyodon spathula*), and a reevaluation of the lateral fin-fold hypothesis. In G. Arratia & H. P. Schultze (Eds.), *Mesozoic Fishes 2 - Systematics and Fossil Record* (pp. 41–68). München, Germany: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Bonner, J. T. (1988). *The evolution of complexity*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Bookstein, F. L. (1982). Foundations of Morphometrics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 13, 451–470.
- Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge, Mass.: Cambridge University Press.
- Bookstein, F. L., Chernoff, B. L., Elder, R. L., Humphries, J. M., J., Smith, G. R., & Strauss, R. E. (1985). *Morphometrics in evolutionary biology*. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences Philadelphia.

- Carroll, S. B., Grenier, J. K., & Weatherbee, S. D. (2001). *From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design*. Malden, Mass.: Blackwell Science.
- Chen, C. T., Robitzsch, V., Sturaro, N., Lepoint, G., Berumen, M. L., & Frédérick, B. (2019). “Homemade”: The phenotypic diversity of coral reef damselfish populations is driven by the local environment. *Biological Journal of the Linnean Society*, *127*(2), 361–376.
- Cheverud, J. M., Hartman, S. E., Richtsmeier, J. T., & Atchley, W. R. (1991). A quantitative genetic analysis of localized morphology in mandibles of inbred mice using finite element scaling analysis. *Journal of Craniofacial Genetics and Developmental Biology*, *11*(3), 122–137.
- Cheverud, J. M., Rutledge, J. J., & Atchley, W. R. (1983). Quantitative genetics of development: *Evolution*, *37*(5), 895–905.
- Cheverud, J. M., Wagner, G. P., & Dow, M. M. (1989). Methods for the Comparative Analysis of Variation Patterns. *Oxford Journals*, *38*(3), 201–213.
- Cloutier, R. (2010). The fossil record of fish ontogenies: Insights into developmental patterns and processes. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, *21*(4), 400–413.
- Coates, M. I. (1993). Hox genes, fin folds and symmetry. *Nature*, *364*, 195–196.
- Coates, M. I. (1994). the Origin of Vertebrate Limbs. In M. Akam, P. Holland, P. Ingham, & G. Wray (Eds.), *The evolution of developmental mechanisms* (Vol. 17, pp. 169–180).
- Coates, M. I., & Cohn, M. J. (1998). Fins, limbs, and tails: Outgrowths and axial patterning in vertebrate evolution. *BioEssays*, *20*(5), 371–381.
- Coates, M. I., Jeffery, J. E., & Ruta, M. (2002). Fins to limbs: What the fossils say. *Evolution and Development*, *4*(5), 390–401.
- Cooke, S. B., & Terhune, C. E. (2015). Form, Function, and Geometric Morphometrics. *Anatomical Record*, *298*(1), 5–28.
- Cooper, W. J., & Santini, F. (2016). A revised damselfish taxonomy with a description of the tribe microspathodontini (giant damselfishes). In *Biology of Damselfishes* (pp. 13–30).
- Cooper, W. J., & Westneat, M. W. (2009). Form and function of damselfish skulls: Rapid and repeated evolution into a limited number of trophic niches. *BMC Evolutionary Biology*, *9*(1), 1–17.
- Crotwell, P. L., & Mabee, P. M. (2007). Gene expression patterns underlying proximal-distal skeletal segmentation in late-stage zebrafish, *Danio rerio*. *Developmental Dynamics*, *236*(11), 3111–3128.

- Denton, J. S. S., & Adams, D. C. (2015). A new phylogenetic test for comparing multiple high-dimensional evolutionary rates suggests interplay of evolutionary rates and modularity in lanternfishes (Myctophiformes; Myctophidae). *Evolution*, *69*(9), 2425–2440.
- Drake, A. G., & Klingenberg, C. P. (2010). Large-Scale Diversification of Skull Shape in Domestic Dogs: Disparity and Modularity. *The American Naturalist*, *175*(3), 289–301.
- Du, T. Y., Tissandier, S. C., & Larsson, H. C. E. (2018). Integration and modularity of teleostean pectoral fin shape and its role in the diversification of acanthomorph fishes. *Evolution*, *73*(2), 401–411.
- Duta, N. (2015). Procrustes Shape Distance. In S. Z. Li & A. K. Jain (Eds.), *Encyclopedia of Biometrics* (pp. 1278–1279).
- Eschemeyer. (2020). Retrieved from <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>
- Frédérich, B., Fabri, G., Lepoint, G., Vandewalle, P., & Parmentier, E. (2009). Trophic niches of thirteen damselfishes (Pomacentridae) at the Grand Récif of Toliara, Madagascar. *Ichthyological Research*, *56*(1), 10–17.
- Frédérich, B., Parmentier, E., & Vandewalle, P. (2006). A preliminary study of development of the buccal apparatus in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes). *Animal Biology*, *56*(3), 351–372.
- Frédérich, B., Pilet, A., Parmentier, E., & Vandewalle, P. (2008). Comparative trophic morphology in eight species of damselfishes (Pomacentridae). *Journal of Morphology*, *269*(2), 175–188.
- Frédérich, B., Sorenson, L., Santini, F., Slater, G. J., & Alfaro, M. E. (2013). Iterative Ecological Radiation and Convergence during the Evolutionary History of Damselfishes (Pomacentridae). *The American Naturalist*, *181*(1), 94–113.
- Frédérich, B., & Vandewalle, P. (2011). Bipartite life cycle of coral reef fishes promotes increasing shape disparity of the head skeleton during ontogeny: An example from damselfishes (Pomacentridae). *BMC Evolutionary Biology*, *11*(1), 82.
- Freitas, R., Gómez-Skarmeta, J. L., & Rodrigues, P. N. (2014). New frontiers in the evolution of fin development. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *322*(7), 540–552.
- Freitas, R., Zhang, G. J., & Cohn, M. J. (2006). Evidence that mechanisms of fin development evolved in the midline of early vertebrates. *Nature*, *442*(7106), 1033–1037.

- Freitas, R., Zhang, G. J., & Cohn, M. J. (2007). Biphasic Hoxd gene expression in shark paired fins reveals an ancient origin of the distal limb domain. *PLoS ONE*, 2(8).
- Gajdzik, L., Parmentier, E., Sturaro, N., & Frédérich, B. (2016). Trophic specializations of damselfishes are tightly associated with reef habitats and social behaviours. *Marine Biology*, 163(12), 1–15.
- Gilbert, S. F., Opitz, J. M., & Raff, R. A. (1996). Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology. *Developmental Biology*, 173(32), 357–372.
- Goodrich, E. S. (1906). Memoirs: Notes on the Development, Structure, and Origin of the Median and Paired Fins of Fish. *Journal of Cell Science*, 50–2(198), 333–376.
- Goswami, A. (2006a). Cranial modularity shifts during mammalian evolution. *American Naturalist*, 168(2), 270–280.
- Goswami, A. (2006b). Morphological Integration in the Carnivoran Skull. *Society for the Study of Evolution*, 60(1), 169–183.
- Goswami, A. (2007). Phylogeny, diet, and cranial integration in Australodelphian marsupials. *PLoS ONE*, 2(10), 1–7.
- Goswami, A., & Polly, P. D. (2010). The influence of modularity on cranial morphological disparity in carnivora and primates (mammalia). *PLoS ONE*, 5(3), 1–8.
- Gould, S. J. (1977). *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Grünbaum, T., Cloutier, R., & Vincent, B. (2012). Dynamic skeletogenesis in fishes: Insight of exercise training on developmental plasticity. *Developmental Dynamics*, 241(10), 1507–1524.
- Hall, B. K. (2010). Charles Darwin, embryology, evolution and skeletal plasticity. *Journal of Applied Ichthyology*, 26(2), 148–151.
- Hallgrímsson, B., Willmore, K. E., & Hall, B. K. (2002). Canalization, developmental stability, and morphological integration in primate limbs. *Yearbook of Physical Anthropology*, 45, 131–158.
- Heck, L., Wilson, L. A. B., Evin, A., Stange, M., & Sánchez-Villagra, M. R. (2018). Shape variation and modularity of skull and teeth in domesticated horses and wild equids. *Frontiers in Zoology*, 15(1).
- Kendall, D. G. (1981). The statistics of shape. In B. V. (Ed.), *Interpreting multivariate data* (pp. 75–80). New York: Wiley.

- Kendall, D. G. (1984). Shape manifolds, procrustean metrics, and complex projective spaces. *Bulletin of the London Mathematical Society*, *16*(2), 81–121.
- Kendall, D. G. (1985). Exact Distributions for Shapes of Random Triangles in Convex Sets. *Applied Probability Trust*, *17*(2), 308–329.
- Klingenberg, C. P. (2005). Developmental Constraints, Modules, and Evolvability. In *Variation* (pp. 219–247).
- Klingenberg, C. P. (2008). Morphological Integration and Developmental Modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *39*(1), 115–132.
- Klingenberg, C. P. (2014). Studying morphological integration and modularity at multiple levels: Concepts and analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *369*(1649), 33–35.
- Klingenberg, C. P., Badyaev, A. V., Sowry, S. M., & Beckwith, N. J. (2001). Inferring developmental modularity from morphological integration: Analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. *American Naturalist*, *157*(1), 11–23.
- Klingenberg, C. P., & Zaklan, S. D. (2000). Morphological Integration between Developmental Compartments in the *Drosophila* Wing. *Evolution*, *54*(4), 1273–1285.
- Lagler, K. F., Bardach, J. E., & Miller, R. R. (1962). *Ichthyology*. New York, NY: John Wiley and Sons.
- Larouche, O., Cloutier, R., & Zelditch, M. L. (2015). Head, Body and Fins: Patterns of Morphological Integration and Modularity in Fishes. *Evolutionary Biology*, *42*(3).
- Larouche, O., Zelditch, M. L., & Cloutier, R. (2017). Fin modules: An evolutionary perspective on appendage disparity in basal vertebrates. *BMC Biology*, *15*(1), 1–26.
- Larouche, O., Zelditch, M. L., & Cloutier, R. (2018). Modularity promotes morphological divergence in ray-finned fishes. *Scientific Reports (Nature Publisher Group)*, *8*(1), 1–6.
- Lehoux, C., & Cloutier, R. (2015). Building blocks of a fish head: Developmental and variational modularity in a complex system. *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution*, *324*(7), 614–628.
- Mabee, P. M., Crotwell, P. L., Bird, N. C., & Burke, A. C. (2002). Evolution of median fin modules in the axial skeleton of fishes. *Journal of Experimental Zoology*, *294*(2), 77–90.
- Mantel, N. (1967). The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. *Cancer Research*, *27*(1), 209–220.

- Marshall, A. F., Bardua, C., Gower, D. J., Wilkinson, M., Sherratt, E., & Goswami, A. (2019). High-density three-dimensional morphometric analyses support conserved static (intraspecific) modularity in caecilian (Amphibia: Gymnophiona) crania. *Biological Journal of the Linnean Society*, *126*(4), 721–742.
- Medarde, N., Muñoz-Muñoz, F., López-Fuster, M. J., & Ventura, J. (2013). Variational modularity at the cell level: Insights from the sperm head of the house mouse. *BMC Evolutionary Biology*, *13*(1), 179–186.
- Mivart, S. G. (1879). Notes on the fins of elasmobranchs, with considerations on the nature and homologues of vertebrate limbs. *Transactions of the Zoological Society of London*, *10*, 439–484.
- Monteiro, L. R., Bonato, V., & Dos Reis, S. F. (2005). Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: Mandible shape divergence in spiny rats (Rodentia, Echimyidae). *Evolution and Development*, *7*(5), 429–439.
- Needham, J. (1933). On the dissociability of the fundamental processes in ontogenesis. *Biological Reviews*, *8*, 180–223.
- Oksanen, J. F., Blanchet, G. F., Michael, F., Roeland, K., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. (2019). *Vegan: Community Ecology Package*.
- Olson, E. C., & Miller, R. L. (1958). *Morphological integration*. Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Parr, W. C. H., Wilson, L. A. B., Wroe, S., Colman, N. J., Crowther, M. S., & Letnic, M. (2016). Cranial Shape and the Modularity of Hybridization in Dingoes and Dogs ; Hybridization Does Not Spell the End for Native Morphology. *Evolutionary Biology*, *43*(2), 171–187.
- Parsons, K. J., Albertson, R. C., & Márquez, E. (2011). Constraint and Opportunity: The Genetic Basis and Evolution of Modularity in the Cichlid Mandible. *The American Naturalist*, *179*(1), 64–78.
- Parsons, K. J., Cooper, W. J., & Albertson, R. C. (2011). Modularity of the Oral Jaws Is Linked to Repeated Changes in the Craniofacial Shape of African Cichlids. *International Journal of Evolutionary Biology*, *2011*.
- Piras, P., Buscalioni, A. D., Teresi, L., Raia, P., Sansalone, G., Kotsakis, T., & Cubo, J. (2014). Morphological integration and functional modularity in the crocodylian skull. *Integrative Zoology*, *9*(4), 498–516.

- Raff, R. A. (1996). *The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Rohlf, F. J. (2018). *tpsDig232. Version 2.32*. New York, NY: Stony Brook University.
- Rohlf, F. J. (2019). *TpsRelw32. Version 1.70*. New York, NY: Stony Brook University.
- Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (1990). Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Zoology*, 39(1), 40–59.
- Rosen, D. E. (1982). Teleostean Interrelationships , Morphological Function and Evolutionary Inference. *American Zoologist*, 22(2), 261–273.
- Ruvinsky, I., & Gibson-Brown, J. J. (2000). Genetic and developmental bases of serial homology in vertebrate limb evolution. *Development*, 127(24), 5233–5244.
- Sattler, R. (1984a). Homology : A Continuing Challenge. *Systematic Botany*, 9(4), 382–394.
- Sattler, R. (1984b). Homology: a continuing challenge. *Systematic Botany*, 9(4), 382–394.
- Schlosser, G., & Wagner, G. P. (2004). Introduction: The Modularity Concept in Developmental and Evolutionary Biology. In G. P. Wagner & G. Schlosser (Eds.), *Modularity in Development and Evolution* (pp. 1–11). Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Shubin, N., Tabin, C., & Carroll, S. B. (1997). Fossils, genes and the evolution of animal limbs. *Nature*, 388(6643), 639–648.
- Smith, M. F. L., & Warburton, K. (1992). Predator shoaling moderates the confusion effect in blue-green chromis, *Chromis viridis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30(2), 103–107.
- Strauss, R. E., & Bookstein, F. L. (1982). The Truss: Body Form Reconstructions in Morphometrics. *Systematic Biology*, 31(2), 113–135.
- Tanaka, M., Munsterberg, A., Anderson, W. G., Prescott, A. R., Hazon, N., & Tickle, C. (2002). Fin development in a cartilaginous fish and the origin of vertebrate limbs. *Nature*, 416(6880), 527–531.
- Tanaka, M., & Onimaru, K. (2012). Acquisition of the paired fins: A view from the sequential evolution of the lateral plate mesoderm. *Evolution and Development*, 14(5), 412–420.
- Terray, L., Plateau, O., Abourachid, A., Böhmer, C., Delapré, A., de la Bernardie, X., & Cornette, R. (2020). Modularity of the Neck in Birds (Aves). *Evolutionary Biology*, 47(2), 97–110.
- Thacher, J. K. (1877). Median and paired fins, a contribution to the history of vertebrate limbs. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Science*, 3, 281–308.

- Vermeij, G. J. (1973a). Adaptation, Versatility, and Evolution. *Systematic Zoology*, 22(4), 466–477.
- Vermeij, G. J. (1973b). Biological versatility and earth history. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 70(7), 1936–1938.
- Wagner, G. P. (1984). On the eigenvalue distribution of genetic and phenotypic dispersion matrices: Evidence for a nonrandom organization of quantitative character variation. *Journal of Mathematical Biology*, 21(1), 77–95.
- Wagner, G. P. (1990). A comparative study of morphological integration in *Apis mellifera* (Insecta, Hymenoptera). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 28(1), 48–61.
- Wagner, G. P. (1996). Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. *American Zoologist*, 36(1), 36–43.
- Wagner, G. P., & Altenberg, L. (1996). Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*, 50(3), 967–976.
- Wagner, G. P., & Mezey, J. G. (2004). The role of genetic architecture constraints in the origin of variational modularity. In G. P. Wagner & G. Schlosser (Eds.), *Modularity in Development and Evolution* (pp. 338–358). Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Wagner, G. P., Pavlicev, M., & Cheverud, J. M. (2007). The road to modularity. *Nature Reviews Genetics*, 8(12), 921–931.
- Willmore, K. E., Leamy, L., & Hallgrímsson, B. (2006). Effects of developmental and functional interactions on mouse cranial variability through late ontogeny. *Evolution and Development*, 8(6), 550–567.
- Winther, R. G. (2001). Varieties of modules: Kinds, levels, origins, and behaviors. *Journal of Experimental Zoology*, 291(2), 116–129.
- Yamanoue, Y., Setiamarga, D. H. E., & Matsuura, K. (2010). Pelvic fins in teleosts: Structure, function and evolution. *Journal of Fish Biology*, 77(6), 1173–1208.
- Young, N. M. (2006). Function, ontogeny and canalization of shape variance in the primate scapula. *Journal of Anatomy*, 209(5), 623–636.
- Young, N. M., & Hallgrímsson, B. (2005). Serial Homology and the Evolution of Mammalian Limb Covariation Structure. *Evolution*, 59(12), 2691.
- Young, N. M., Wagner, G. P., Hallgrímsson, B., & Pilbeam, D. (2010). Development and the evolvability of human limbs. *National Academy of Sciences*, 107(8), 3400–3405.

- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., & Sheets, H. D. (2012). Introduction int Geometric Morphometrics for Biologists. In *Geometric Morphometrics for Biologists*.
- Zelditch, M. L., Wood, A. R., Bonett, R. M., & Swiderski, D. L. (2008). Modularity of the rodent mandible: Integrating bones, muscles, and teeth. *Evolution and Development*, *10*(6), 756–768.
- Zelditch, M. L., Wood, A. R., & Swiderski, D. L. (2009). Building developmental integration into functional systems: Function-induced integration of mandibular shape. *Evolutionary Biology*, *36*(1), 71–87.

Annexes

Annexe 1 : Tableau des espèces présentes dans le set inter-spécifique. **En gras** : les espèces non-reprises dans la phylogénie utilisée dans les analyses.

Numéro	Espèce
1	<i>Abudefduf abdominalis</i>
2	<i>Abudefduf bengalensis</i>
3	<i>Abudefduf concolor</i>
4	<i>Abudefduf declivifrons</i>
5	<i>Abudefduf lorenzi</i>
6	<i>Abudefduf margariteus</i>
7	<i>Abudefduf notatus</i>
8	<i>Abudefduf saxatilis</i>
9	<i>Abudefduf septemfasciatus</i>
10	<i>Abudefduf sexfasciatus</i>
11	<i>Abudefduf sordidus</i>
12	<i>Abudefduf sparoides</i>
13	<i>Abudefduf taurus</i>
14	<i>Abudefduf troscheli</i>
15	<i>Abudefduf vaigiensis</i>
16	<i>Abudefduf whitleyi</i>
17	<i>Acanthochomis polyacanthus</i>
18	<i>Amblyglyphidodon aureus</i>
19	<i>Amblyglyphidodon curacao</i>
20	<i>Amblyglyphidodon leucogaster</i>
21	<i>Amblyglyphidodon ternatensis</i>
22	<i>Amblypomacentrus breviceps</i>
23	<i>Amphiprion akindynos</i>
24	<i>Amphiprion allardi</i>
25	<i>Amphiprion bicinctus</i>
26	<i>Amphiprion chrysogaster</i>
27	<i>Amphiprion chrysopterus</i>
28	<i>Amphiprion clarkii</i>
29	<i>Amphiprion frenatus</i>
30	<i>Amphiprion mccullochi</i>
31	<i>Amphiprion melanopus</i>
32	<i>Amphiprion nigripes</i>
33	<i>Amphiprion ocellaris</i>

34	<i>Amphiprion omanensis</i>
35	<i>Amphiprion percula</i>
36	<i>Amphiprion perideraion</i>
37	<i>Amphiprion polymnus</i>
38	<i>Amphiprion rubrocinctus</i>
39	<i>Amphiprion sandaracinos</i>
40	<i>Azurina hirundo</i>
41	<i>Cheiloprion labiatus</i>
42	<i>Chromis abyssus</i>
43	<i>Chromis acares</i>
44	<i>Chromis agilis</i>
45	<i>Chromis alpha</i>
46	<i>Chromis alta</i>
47	<i>Chromis amboinensis</i>
48	<i>Chromis analis</i>
49	<i>Chromis atrilobata</i>
50	<i>Chromis atripectoralis</i>
51	<i>Chromis atripes</i>
52	<i>Chromis bami</i>
53	<i>Chromis brevirostris</i>
54	<i>Chromis caerulea</i>
55	<i>Chromis caudalis</i>
56	<i>Chromis chrysur</i>
57	<i>Chromis degruyi</i>
58	<i>Chromis delta</i>
59	<i>Chromis dimidiata</i>
60	<i>Chromis flavomaculata</i>
61	<i>Chromis fumea</i>
62	<i>Chromis iomelas</i>
63	<i>Chromis lepidolepis</i>
64	<i>Chromis margaritifera</i>
65	<i>Chromis nigrura</i>
66	<i>Chromis nitida</i>
67	<i>Chromis notata</i>
68	<i>Chromis opercularis</i>
69	<i>Chromis ovatiformis</i>
70	<i>Chromis punctipinnis</i>

71	<i>Chromis retrofasciata</i>
72	<i>Chromis ternatensis</i>
73	<i>Chromis vanderbilti</i>
74	<i>Chromis viridis</i>
75	<i>Chromis weberi</i>
76	<i>Chromis xanthochira</i>
77	<i>Chromis xanthopterygia</i>
78	<i>Chromis xanthura</i>
79	<i>Chrysiptera annulata</i>
80	<i>Chrysiptera biocellata</i>
81	<i>Chrysiptera brownriggii</i>
82	<i>Chrysiptera cyanea</i>
83	<i>Chrysiptera galba</i>
84	<i>Chrysiptera glauca</i>
85	<i>Chrysiptera oxycephala</i>
86	<i>Chrysiptera parasema</i>
87	<i>Chrysiptera rex</i>
88	<i>Chrysiptera rollandi</i>
89	<i>Chrysiptera starcki</i>
90	<i>Chrysiptera talboti</i>
91	<i>Chrysiptera tricineta</i>
92	<i>Chrysiptera unimaculata</i>
93	<i>Dascyllus albisella</i>
94	<i>Dascyllus aruanus</i>
95	<i>Dascyllus carneus</i>
96	<i>Dascyllus flavicaudus</i>
97	<i>Dascyllus marginatus</i>
98	<i>Dascyllus melanurus</i>
99	<i>Dascyllus reticulatus</i>
100	<i>Dascyllus trimaculatus</i>
101	<i>Dischistodus chrysopoecilus</i>
102	<i>Dischistodus melanotus</i>
103	<i>Dischistodus perspicillatus</i>
104	<i>Dischistodus prosopotaenia</i>
105	<i>Hemiglyphidodon plagiometopon</i>
106	<i>Hypsypops rubicundus</i>
107	<i>Lepidozygus tapeinosoma</i>

108	<i>Mecaenichthys immaculatus</i>
109	<i>Microspathodon dorsalis</i>
110	<i>Neoglyphidodon carlsoni</i>
111	<i>Neoglyphidodon melas</i>
112	<i>Neoglyphidodon nigroris</i>
113	<i>Neoglyphidodon oxyodon</i>
114	<i>Neoglyphidodon polyacanthus</i>
115	<i>Neoglyphidodon thoracotaeniatus</i>
116	<i>Neopomacentrus azysron</i>
117	<i>Neopomacentrus cyanomos</i>
118	<i>Neopomacentrus filamentosus</i>
119	<i>Neopomacentrus fuliginosus</i>
120	<i>Neopomacentrus metallicus</i>
121	<i>Neopomacentrus miryae</i>
122	<i>Neopomacentrus nemurus</i>
123	<i>Neopomacentrus sindensis</i>
124	<i>Neopomacentrus taeniurus</i>
125	<i>Nexilosus latifrons</i>
126	<i>Parma alboscapularis</i>
127	<i>Parma_kermadecensis</i>
128	<i>Parma microlepis</i>
129	<i>Plectroglyphidodon dickii</i>
130	<i>Plectroglyphidodon johnstonianus</i>
131	<i>Plectroglyphidodon lacrymatus</i>
132	<i>Plectroglyphidodon leucozonus</i>
133	<i>Pomachromis richardsoni</i>
134	<i>Pomacentrus adelus</i>
135	<i>Pomacentrus albicaudatus</i>
136	<i>Pomacentrus alexanderae</i>
137	<i>Pomacentrus amboinensis</i>
138	<i>Pomacentrus australis</i>
139	<i>Pomacentrus bankanensis</i>
140	<i>Pomacentrus brachialis</i>
141	<i>Pomacentrus burroughi</i>
142	<i>Pomacentrus caeruleus</i>
143	<i>Pomacentrus chrysurus</i>
144	<i>Pomacentrus grammorhynchus</i>

145	<i>Pomacentrus imitator</i>
146	<i>Pomacentrus lepidogenys</i>
147	<i>Pomacentrus leptus</i>
148	<i>Pomacentrus milleri</i>
149	<i>Pomacentrus moluccensis</i>
150	<i>Pomacentrus nagasakiensis</i>
151	<i>Pomacentrus nigromanus</i>
152	<i>Pomacentrus nigromarginatus</i>
153	<i>Pomacentrus pavo</i>
154	<i>Pomacentrus philippinus</i>
155	<i>Pomacentrus reidi</i>
156	<i>Pomacentrus smithi</i>
157	<i>Pomacentrus stigma</i>
158	<i>Pomacentrus sulfureus</i>
159	<i>Pomacentrus trilineatus</i>
160	<i>Pomacentrus vaiuli</i>
161	<i>Premnas biaculeatus</i>
162	<i>Pristotis obtusirostris</i>
163	<i>Stegastes albifasciatus</i>
164	<i>Stegastes altus</i>
165	<i>Stegastes apicalis</i>
166	<i>Stegastes dorsopunica</i>
167	<i>Stegastes fasciolatus</i>
168	<i>Stegastes flavilatus</i>
169	<i>Stegastes leucorus</i>
170	<i>Stegastes leucosticus</i>
171	<i>Stegastes nigricans</i>
172	<i>Stegastes obreptus</i>
173	<i>Stegastes rectifraenum</i>
174	<i>Stegastes lividus</i>