Vulnérabilité des communautés de poissons coralliens aux pressions humaines et importance des sites références pour l'évaluation des outils de conservation

Stéphanie d'Agata

▶ **To cite this version:**

Stéphanie d'Agata. Vulnérabilité des communautés de poissons coralliens aux pressions humaines et importance des sites références pour l'évaluation des outils de conservation. Biodiversité et Ecologie. Université de Montpellier, 2015. Français. NNT : . tel-03190398

HAL Id: tel-03190398
https://hal.science/tel-03190398

Submitted on 6 Apr 2021

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

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

Collège Doctoral du Languedoc-Roussillon

THÈSE

Pour obtenir le grade de

Docteur

Délivré par UNIVERSITE MONTPELLIER 2

Préparée au sein de l'école doctorale

SIBAGHE

Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences

Et de l'unité de recherche

ECOSYM - Ecologie des systèmes marins côtiers

Spécialité :

ESA-Ecosystèmes et sciences agronomiques

Présentée par

Stéphanie D'agata

Vulnérabilité des communautés de poissons coralliens aux pressions humaines et importance des sites références pour l'évaluation des outils de conservation

Soutenue le 26/01/2015 devant le jury composé de

Mme Isabelle Côté, Professeur, Université de Simon Fraser	Rapporteur
M Vincent Devictor, Chargé de Recherche, CNRS	Examinateur
M Gaël Grenouillet, Maître de Conférences, Université Paul Sabatier	Examinateur
M Paolo Guidetti, Professeur, Université Nice-Sophia Antipolis	Rapporteur
M Michel Kulbicki, Chargé de Recherche, IRD	Invité
M David Mouillot, Professeur, Université Montpellier 2	Directeur
Mme Delphine Paugam-Baudouin, Fondation Total	Invité
M Laurent Vigliola, Chargé de Recherche, IRD	Co-directeur

UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2
SCIENCES ET TECHNIQUES

Remerciements

Je souhaite tout d'abord remercier Isabelle Côté et Paolo Guidetti d'avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse, ainsi que Vincent Devictor et Gaël Grenouillet d'en être les examinateurs.

Ce projet n'aurait pas pu voir le jour sans le soutien financier de la Fondation Total, qui a accepté de prendre part dans l'aventure du projet « Pristine ». Votre confiance nous a permis de découvrir ces fameux sites « isolés » des impacts humains. Au-delà de l'aventure, les données recueillies pendant les missions nous ont permis de faire avancer notre compréhension des écosystèmes coralliens et nous vous en sommes très reconnaissants.

Je REMERCIE CHALEUREUSEMENT mes deux encadrants de thèse, David Mouillot et Laurent Vigliola, de m'avoir impliquée dans cette aventure et de m'avoir fait confiance depuis le début. Cette expérience a été extrêmement enrichissante et je vous en remercie.

Je remercie tout particulièrement David sans qui cette thèse n'aurait pu être ce qu'elle a été. Toujours souriant et disponible, tu t'es impliqué à 200% dans ce projet de thèse, jusqu'aux dernières heures du rendu de ce manuscrit. Je ne compte plus les emails reçus à des heures indues, ayant pour objet « ça me tracasse ces modèles… », et ce malgré un emploi du temps très chargé. Tu es un exemple de pédagogie, toujours ouvert à la discussion et aux idées de tes étudiants. Tu m'as accompagnée tout au long de cette thèse et grâce à toi j'ai énormément appris. Je te suis aussi redevable de m'avoir ouvert à de nouvelles rencontres et collaborations.

Laurent, ta contribution m'a également précieusement aidée. Je prends nos désaccords comme une chance d'avoir beaucoup appris sur moi et l'art de la rhétorique. Je te remercie de t'être impliqué pour rendre possible les missions sur le terrain et pour que ma venue à Nouméa se déroule dans les meilleures conditions.

Je tiens à remercier aussi les membres de mon comité de thèse, Michel Kulbicki, Nicolas Mouquet et Alan Friedlander, pour leur soutien et leurs remarques pertinentes afin de mieux orienter le projet.

Je remercie également toutes les personnes avec qui j'ai collaboré pendant ces trois ans de près ou de loin et qui ont m'ont beaucoup appris : Michel Kulbiki, pour ta gentillesse et disponibilité et pour avoir partagé tes données récoltées pendant 30 ans, tes connaissances et ton expérience de terrain, Laurent Wantiez, merci également d'avoir bien voulu partagé tes données mais aussi pour nos discussions sur la Nouvelle-Calédonie qui m'ont aidé à comprendre la pêche sur ce territoire, et pour ton expérience des poissons et comment les compter…, David Bellwood et Joshua Cinner pour m'avoir fait comprendre les rouages de l'écriture d'un papier, et pour vos conseils avisés et bienveillants. Un grand merci aussi à Sébastien Villéger pour nos discussions sur le fonctionnement des écosystèmes, tes conseils et remarques toujours pertinentes, Laure

pour tes conseils et ton aide précieuse dans le monde hostile du SIG, les stateux Camille, François et Julien, Valeriano Parravicini pour ta disponibilité, tes conseils et ton aide mais aussi Peter Cowman, Nick Graham, Alan Friedlander, Philippe Frolla ainsi que Lyndsay Chapman et Phil Bright du Secrétariat Général de la Communauté du Pacifique (CPS) pour avoir mis à disposition les bases de données du projet Procfish/c et pour leur disponibilité.

Je remercie également chaleureusement Gérard Moutham pour m'avoir accompagnée lors de ma période d'apprentissage des poissons, pour avoir partagé tes connaissances précieuses avec moi et pour ton soutien bienveillant lors des missions en mer, et Armelle Renaud pour nos longues plongées dans le lagon de Nouvelle-Calédonie pour apprendre à compter et ta bonne humeur. Je remercie également Samuel Terua et Miguel Clarque pour leur gentillesse et leur disponibilité.

Un grand merci à l'équipage de l'Amborella qui nous a accompagné en Nouvelle-Calédonie, Philippe, Napo, Guy, Nico et Tof et également à l'équipage de l'Alis pour les missions en Polynésie Française et au Tonga, Raymond, Jeff, Loic, Victor, Jean, Jacques, Jeff, Steve, Ronald, Gwen, Nico, Julien, Ludo, Eric, Loic et Simon. Merci pour votre savoir-faire, votre professionnalisme, votre bonne humeur, votre aide et votre soutien lors des moments parfois difficiles en mer. Je remercie particulièrement Loïc, sans qui ma jambe n'aurait pas été aussi bien soignée ! Un grand merci aussi à Jean-Michel Boré pour avoir ramené des images incroyables de nos missions en mer.

Parmi les personnes à remercier, je ne peux oublier l'équipe pédagogique du master IEGB, Olivier Thaler, Anne Charpentier et Olivier Duriez pour leurs conseils prodigués pendant mon master qui m'ont finalement mené à entreprendre une thèse.

Je remercie bien sûr chaleureusement toutes les personnes que j'ai côtoyées pendant ces trois ans, au sein du laboratoire Ecosym à Montpellier ou à l'IRD à Nouméa.
Je remercie particulièrement toute l'équipe DEP de Montpellier anciens et actuels, David Mc Kenzie, Jacques, Jean-Do, Franck, Audrey, Jean-Antoine, Fab, Seb, François, Franck, Jennifer, Arthur, Charlotte, Claire, Eva, Laure, Camille, Julien, Mariana mais aussi Béa, Amandine et Séverine, pour votre bonne humeur générale, votre soutien pendant les coups durs et nos déjeuners du midi toujours hauts en couleurs qui vont me manquer sincèrement.
Les filles, Charlotte, Jennifer et Laure, merci pour votre soutien de tous les instants et nos « marmonnages » autour d'un thé entre deux analyses stat…Seb pour m'avoir supportée dans ton bureau, pour ta bonne humeur et tes conseils avisés en psychologie mais surtout pour avoir « baby-sitté » Bob…Fab, merci pour tes conseils et tes blagues ! Franck et Jean-do, un jour je serai plus forte que vous deux réunis…

A Nouméa, un grand merci à Christelle, Laury, Armelle et Josy avec qui j'ai passé de supers moments à l'autre bout de la Terre. A Seb Trape pour nos discussions engagées sur la science, pour tes conseils, et pour nos virées sur le lagon de Nouvelle-Calédonie avec ta barque et nos ailes…! JB un grand merci aussi pour ta bonne humeur et ton sourire toujours de mise lors des missions en mer, malgré l'odeur de sardines qui te collait à la peau…

Je remercie également Solange Fournier, Céline Martin et Astrid Geneste pour avoir géré le casse-tête administratif de mes missions et également Claude Payri pour m'avoir accueillie dans les locaux de Coreus à l'IRD Nouméa ainsi Juliette Lelong pour son aide administrative.

Bien sûr, cette thèse n'aurait pu se faire sans la compréhension de ma famille qui a soutenu inconditionnellement chacun de mes choix depuis le début. Maman, tu nous as toujours poussé à suivre nos envies et tu as toujours eu confiance en mes choix, alors que d'autres auraient sans doute paniqué ! Alex, tu as été d'un soutien sans faille durant ces trois ans. Tu m'as aidé à surmonter des moments difficiles grâce à tes conseils avisés et je ne t'en remercierais jamais assez. A Michou, parce que tu m'as jetée dans la marmite des sciences toute petite, Philou pour nos discussions engagées et nos petites virées kite.
A ma belle-famille aussi qui a suivie toutes les aventures de ma thèse et qui m'a chaleureusement soutenue.

ET UN GRAND MERCI, qui ne sera sûrement jamais assez grand, à Julien pour m'avoir accompagnée et soutenue durant toutes ces années d'études, pour avoir supporté mes longues absences, mes soirées et week-end boulot, et les hauts et les bas qui accompagnent les années en thèse.

Finalement, je remercie tous ceux qui ont croisé mon chemin et qui m'ont apporté, d'une façon ou d'une autre, les moyens de mener à bien ce projet.

Résumé

Au-delà de la perte de richesse spécifique, les activités humaines entraînent probablement la diminution de la diversité phylogénétique et fonctionnelle portée par les espèces dans les communautés. Comprendre les effets des activités humaines sur l'ensemble des facettes de la biodiversité liées au fonctionnement des écosystèmes et évaluer les outils de conservation de ces facettes restent des enjeux majeurs de l'écologie notamment en milieu marin.
Les objectifs de la thèse sont donc i) d'évaluer les impacts humaines sur la diversité des lignées phylogénétiques et des fonctions au sein des communautés de poissons coralliens indépendamment des facteurs environnementaux naturels, ii) d'évaluer la capacité des aires marines protégées à conserver efficacement ces facettes et à produire des valeurs de références pour la gestion des écosystèmes et iii) de mesurer la vulnérabilité fonctionnelle intrinsèque, sans pression humaine, des communautés de poissons.

Pour cela nous avons dû échantillonner des sites très isolés des populations humaines à travers l'Indopacifique et nous avons utilisé des modèles permettant de prendre en compte les effets de seuil et les interactions pour extraire les effets 'purs' liés à l'homme.

Dans un premier temps, nous montrons, à l'échelle du Pacifique sud-ouest, que le nombre d'espèces des poissons perroquets diminue linéairement mais uniquement de 12% le long d'un gradient d'impact humain alors que les diversités phylogénétique et fonctionnelle diminuent de 36% et de 47%, respectivement, avec de forts effets de seuil.

Dans un deuxième temps, en considérant un gradient d'impact humain et une large gamme d'aires marines protégées (AMPs) en Nouvelle-Calédonie, nous démontrons que les sites très isolés des activités humaines (>20 heures de temps de trajet depuis Nouméa la capitale régionale) possèdent des communautés de poissons avec une plus forte diversité fonctionnelle et biomasses de prédateurs apicaux que la plus grande et plus ancienne AMP intégrale.

Finalement, en considérant quatre sites isolés des activités humaines à travers l'Indo-Pacifique, nous avons révélé que la diversité des fonctions portées par les poissons est très vulnérable, 60% n'étant portées que par une espèce, même sans impact humain.
Nos travaux montrent la très forte vulnérabilité aux activités humaines des facettes fonctionnelles et phylogénétiques de la biodiversité, avec un manque de capacité des AMPs à restaurer l'ensemble des rôles fonctionnels des poissons et une redondance très limitée pour ces fonctions même dans les sites les plus isolés.

Mots clés : impact humain, diversité fonctionnelle, diversité phylogénétique, sites isolés, aires marines protégées, références, vulnérabilité intrinsèque, récif corallien

Abstract

Beyond species loss, human activity may cause the decrease of phylogenetic and functional diversity carried by species. One of the major issue, particularly in marine ecology, is to understand the effects of human activities on all aspects biodiversity related to ecosystem functioning and assess conservation tools.
The objectives of the thesis are i) to assess human impacts on the diversity of phylogenetic lineages and functions within the coral reef fish communities regardless of natural environmental factors, ii) to evaluate the ability of marine protected areas to conserve these facets efficiently and produce baselines values for ecosystem management and iii) to measure the intrinsic functional vulnerability, without human pressure, of fish communities.
For this we had sampled very remote sites across the Indo-Pacific and we used statistical tools that take into account thresholds effects and interactions to extract the marginal effect of human activities.
First, we show that across the South West Pacific, parrotfish species richness decreases linearly but only of 12% along a gradient of human impact while the phylogenetic and functional diversity decrease of 36% and 47%, respectively, with strong threshold effects.
Secondly, considering the human impact gradient and a wide range of marine protected areas (MPAs) in New Caledonia, we demonstrate that very remote sites from human activities (> 20 hours of travel time from Noumea, the regional capital) have greater fish functional diversity and biomass of apex predators than the largest and oldest MPA.
Finally, considering four remote sites across the Indo-Pacific, we have found that the diversity of functions carried by fish communities is very vulnerable, showing that 60% of functions were only worn by one species, even without human impact.
Our work shows that the functional and phylogenetic aspects of biodiversity are highly vulnerable to human activities, with a lack of ability of MPAs to restore all of the functional roles of fish and a very limited redundancy for these functions even in the most isolated locations.

Keywords: human impact, functional and phylogenetic diversity, isolated sites, marine protected areas, baselines, intrinsic vulnerability, coral reef ecosystem

Table des matières

Remerciements iii

Résumé vi

Abstract vii

Table des matières viii

Liste des figures x

1 Introduction générale 1

1.1 Les écosystèmes marins côtiers : aimés mais malmenés 1
1.2 Les poissons coralliens et l'homme 2
1.2.1 Une ressource essentielle 2
1.2.2 Des rôles fonctionnels uniques 3
1.2.3 Les implications fonctionnelles de la surpêche 3
1.2.4 La perte d'habitat et la productivité des poissons 8
1.3 La biodiversité : un concept devenu multifacette 10
1.4 Facteurs influençant les différentes facettes de la biodiversité 14
1.4.1 Les facteurs anthropiques 14
1.4.2 Les facteurs environnementaux naturels 15
1.5 La non-linéarité de la dynamique des systèmes écologiques 18
1.6 Les Aires Marines Protégées (AMP) : outil de gestion pour maintenir la biodiversité 20
1.6.1 Historique 20
1.6.2 Les Aires Marines Protégées et la notion de référence 22
1.7 Le passé comme référence 24
1.8 Problématique et enjeux de la thèse 26
1.9 Objectifs de la thèse 28

2 Matériels et Méthodes 31

2.1 Synopsis des bases de données 31
2.2 Echantillonnage des données « Communautés de poissons » 36
2.2.1 Comptage des poissons par transects 36
2.2.2 Recensement de l'habitat benthique 38
2.2.2.1 Medium Scale Approach (MSA) 39
2.2.2.2 Line Intercept Transect (LIT) 41
2.2.2.3 Substrat – base de données Historique Nouvelle-Calédonie (Kulbicki et al., 1996) 41
2.3 Les données « *Pristine* » échantillonnées pendant la thèse 43
2.3.1 Missions en mer du projet « Pristine » 43
2.3.2 Saisie des données 46
2.4 Indices de structure des communautés 49
2.4.1 Biomasses 49
2.4.2 Arbres phylogénétiques 49

2.4.3 Traits fonctionnels ... 49
2.4.4 Indices de diversité phylogénétique et fonctionnelle ... 51
2.4.4.1 La richesse fonctionnelle (FRic) (Villéger et al., 2008) – Indice de composition ... 53
2.4.4.2 Entropie phylogénétique ou fonctionnelle et entropie de Rao - Indices de structure. 53
2.5 Utilisation des bases de données «*Habitat/Substrat*»,«*Biogéographie*»,«*Humain*» 58
2.5.1 Habitat/Substrat ... 58
2.5.2 Biogéographie ... 59
2.5.3 Humain ... 60
2.6 Méthodes de modélisation : les arbres de régression ... 65
2.7 Estimation de la vulnérabilité à la pêche des entités fonctionnelles. ... 67
3 Synthèse ... 70
3.1 Les déterminants de la richesse spécifique des poissons coralliens à l'échelle globale (M4) ... 70
3.2 Isoler l'influence de l'Homme sur les différentes facettes de la biodiversité des poissons coralliens (M1) ... 77
3.3 L'efficacité des aires marines protégées pour préserver les communautés de poissons coralliens (M2) ... 87
3.4 La vulnérabilité fonctionnelle intrinsèque des communautés de poissons coralliens les plus isolées de l'Indopacifique ... 107
4 Conclusion générale, perspectives et limites ... 120
4.1 Conclusion générale ... 120
4.2 Limites et Perspectives ... 126
4.2.1 Les limites du comptage visuel en scaphandre autonome (UVC) ... 126
4.2.2 Le rôle des invertébrés dans le fonctionnement des écosystèmes coralliens ... 130
4.2.3 Lien entre traits fonctionnels, fonctions et productivité des écosystèmes ... 131
4.2.4 Les indices de pression humaine et les facteurs socio-économiques ... 133
4.2.5 Echantillonnage équilibré et facteurs orthogonaux ... 136
4.2.6 La variabilité temporelle ... 137
4.2.7 Pristine ou pas ? ... 138
Manuscrits ... 140
Références bibliographiques ... 243
Annexes ... 263

Liste des figures

Figure 1.1: Taux d'extinction chez les mammifères, autres vertébrés et végétaux (Harnik et al., 2012) 2
Figure 1.2 : Réseau trophique d'un récif corallien (exemple des Caraïbes) sous influence humaine (Jackson et al., 2001) 4
Figure 1.3 : Lien entre la densité de population humaine (nombre d'habitants per km^2) et l'abondance des a) perroquet à bosse et b) *Chlorurus sp.* de grandes tailles (Bellwood et al., 2011) 5
Figure 1.4 : Lien entre la densité de population humaine et deux fonctions essentielles assurées par les poissons perroquets : le taux de prédation sur le corail (a) et la bioérosion (b) (Bellwood et al., 2011). 6
Figure 1.5: Etats alternatifs des écosystèmes coralliens. 7
Figure 1.6 : Effets de la perte d'habitat (biomasse de corail) sur la biomasse relative et la production d'un récif exploité Récif de Papua en Indonésie (Résultats de simulation, modèle calibré pour l'archipel de Raja Ampat en Indonésie, (Ainsworth & Mumby, 2014)). Dans Sale *et al.,* 2014. 8
Figure 1.7: Relation entre productivité et complexité de l'habitat corallien (Rogers et al., 2014) 9
Figure 1.8 : Schéma conceptuel des boucles de rétroactions entre l'homme, les communautés de poissons et l'habitat dans les récifs coralliens. 10
Figure 1.9: Relation productivité et nombre d'espèces 11
Figure 1.10: Relations entre la productivité annuelle et 6 métriques de diversité 14
Figure 1.11: Processus régionaux et locaux influençant la diversité locale. 16
Figure 1.12: Relations entre richesse locale et richesse régionale (Harrison & Cornell, 2008). 17
Figure 1.13 : Exemple de relations non-linéaires entre des indicateurs écologiques et le niveau de biomasse des communautés de poissons (Mcclanahan et al., 2011) 18
Figure 1.14: Trajectoire non-linéaire de la surface corallienne soumise à plusieurs perturbations (Mumby et al., 2007) 19
Figure 1.15: Modèle de l'effondrement des écosystèmes côtiers de l'Atlantique ouest dû à la pêche (Jackson, 2001) 24
Figure 1.16 : Biomasse totale et biomasse par guilde trophique de poissons le long du gradient anthropique dans l'archipel d'Hawaii (Friedlander & DeMartini, 2002) 25
Figure 1.17: Objectifs de la thèse 29
Figure 2.1: Localisation des lieux d'échantillonnage des 6 bases de données 34
Figure 2.2 : Méthode du « distance sampling » 37
Figure 2.3: Extrait de la feuille de comptage utilisée lors des transects en distance sampling 38
Figure 2.4: Fiche « Habitat » MSA (Clua et al., 2006) 40
Figure 2.5 : Fiche de recensement du Substrat (Kulbicki et al., 1996). 42
Figure 2.6 : Missions de terrain du projet « *Pristine* » en Nouvelle-Calédonie, au Tonga et en Polynésie Française 45
Figure 2.7 : Captures d'écran de l'interface de saisie de la base de données RFID a) pour les enregistrements d'individus, b) pour l'habitat. 46
Figure 2.8 : Indices de diversité fonctionnelle et phylogénétique utilisés pour cette thèse 52

Figure 2.9: Vue schématique de l'entropie fonctionnelle de Rao pour deux communautés (en bleu et en rouge). 56
Figure 2.10 : Cartes de gradient de temps de trajet au marché (haut) et de d'influence humaine (bas). 64
Figure 2.11: Schéma d'un arbre de régression hypothétique à 3 nœuds 65
Figure 2.12 : Dessin conceptuel du calcul de vulnérabilité des entités fonctionnels selon Parravicini et al., (2014). 67
Figure 3.1 : Carte de la distribution de richesse spécifique pour les poissons tropicaux dans l'Indo-Pacifique (Allen 2008). 72
Figure 3.2 : Influence relative des facteurs influençant la richesse spécifique des poissons coralliens 73
Figure 3.3 : Richesse spécifique des poissons coralliens observée (a) et prédite (b) par le modèle 74
Figure 3.4 : Résultats du modèle en équations structurales pour expliquer la richesse en espèces des assemblages globaux de poissons coralliens 75
Figure 3.5 : Relations entre la vulnérabilité des espèces de poissons coralliens à la pêche et au changement climatique (via la dégradation de l'habitat) (Graham et al., 2011a) 79
Figure 3.6 : Lieux des 63 sites échantillonnés dans la base de données *« Pacifique »* de 2002 à 2009. 81
Figure 3.7 : Contributions des variables explicatives en pourcentage pour les trois facettes de la biodiversité. 82
Figure 3.8 : Effet marginal de la population humaine sur la biodiversité des poissons perroquets 83
Figure 3.9. Perroquet à bosse (*B. Muricatum*) 84
Figure 3.10 : Biomasse totale des espèces exploitées (en kg/ha) en fonction du niveau trophique, du niveau de gestion (pêché « fished » vs protégé « unfished ») et de la profondeur dans 9 pays dans l'océan Indien ouest et central (Graham & Mcclanahan, 2013) 88
Figure 3.11 : Localisation des transects utilisés en Nouvelle-Calédonie 92
Figure 3.12 : Contributions des variables explicatives en pourcentage pour les 6 indices de biodiversité et de biomasses 94
Figure 3.13 : Effet marginal du temps de trajet au marché sur les six indices de biodiversités et de biomasses 96
Figure 3.14 : Distribution des 6 indices de biodiversités et de biomasses pour chaque méthode de gestion 98
Figure 3.15 : Effets marginaux des méthodes de gestion sur les 6 indices de biodiversités et de biomasses 101
Figure 3.16 : Portion de l'espace fonctionnelle remplie par les communautés de poissons suivant la méthode de gestion 103
Figure 3.17 : Caractérisation de l'espace fonctionnel suivant les axes de PCoA 1 et 2 104
Figure 3.18 : Relation entre la richesse en espèces des régions biogéographiques et la vulnérabilité fonctionnelle (Mouillot et al., 2014) 108
Figure 3.19 : Cartes des sites isolés 110
Figure 3.20 : Répartition des espèces et des entités fonctionnelles entre les sites 111
Figure 3.21 : Portion du volume fonctionnel total occupé pour les quatre sites dans les espaces fonctionnels 1&2 (haut) et 3&4 (bas). 112

Figure 3.22 : Redondance des entités fonctionnelles....113
Figure 3.23 : Cartographie de la redondance, sensibilité et vulnérabilité à la pêche dans le volume fonctionnel....115
Figure 3.24 : Caractérisation de l'espace fonctionnel suivant les axes de PCoA 1 et 2....116
Figure 4.1 : Biomasse des communautés de poissons en fonction du développement socio-économique (Steneck, 2009)....135

1 Introduction générale

1.1 Les écosystèmes marins côtiers : aimés mais malmenés

La forte productivité des écosystèmes marins côtiers et les services écosystémiques associés tels que l'apport de protéines ou les bénéfices culturels, esthétiques et récréatifs qu'ils fournissent (Costanza et al., 1997), attirent environ 44% de la population mondiale qui se concentre à moins de 150km du littoral www.oceanatlas.org – Atlas des Océans des Nations Unies). Cette « surpopulation » côtière induit de fortes perturbations comme la surexploitation des ressources, la destruction des habitats, le déversement de polluants et nutriments et l'introduction d'espèces invasives (Vitousek, 1997; Jackson et al., 2001).
Le changement climatique induit également de fortes perturbations sur les écosystèmes côtiers. Ainsi le réchauffement et l'acidification des eaux de surfaces, la montée des eaux et l'augmentation de la fréquence des cyclones (Jackson, 2001; Harley et al., 2006) provoquent la perte des habitats, la modification des structures des communautés et la productivité des écosystèmes côtiers (Harley et al., 2006; Albouy et al., 2012).

La surpêche et la destruction des habitats sont responsables de 90% des extinctions de populations marines locales, régionales ou globales principalement aux 19ème et 20ème siècle (Dulvy et al., 2003). Ainsi, 23 groupes taxonomiques marins appartenant aux vertébrés et aux végétaux ont subi des extinctions locales au regard de leur aire de répartition historique (Harnik et al., 2012) (Figure 1-1: Taux d'extinction chez les mammifères, autres vertébrés et végétaux (Harnik et al., 2012)). Par exemple, l'exploitation des ressources est responsable de l'extinction de mammifères marins comme le phoque moine dans les Caraïbes, la loutre et le dugong à l'échelle régionale et locale, mais aussi de plusieurs espèces de raies et de poissons (Dulvy et al., 2003; Harnik et al., 2012). Dans un contexte plus local, la pêche de subsistance dans les écosystèmes coralliens a mené à l'extinction locale de plusieurs taxons, comme le poisson perroquet arc-en-ciel (*Scarus guacamaia*) dans les Caraïbes, le perroquet à bosse (*Bolbometopon muricatum*) dans certains pays du Pacifique, le poisson Napoléon (*Cheilinus undulatus*) dans certaines îles des Fidji, les grandes espèces de mérous (*Epinephelus itajara, E. striatus, E. nigritus, E. tukula, E. drummondhayi*) et le bénitier géant (*Tridacna gigas*) aux Fidji, Tonga, Guam et Iles Carolines (Dulvy et al., 2003).

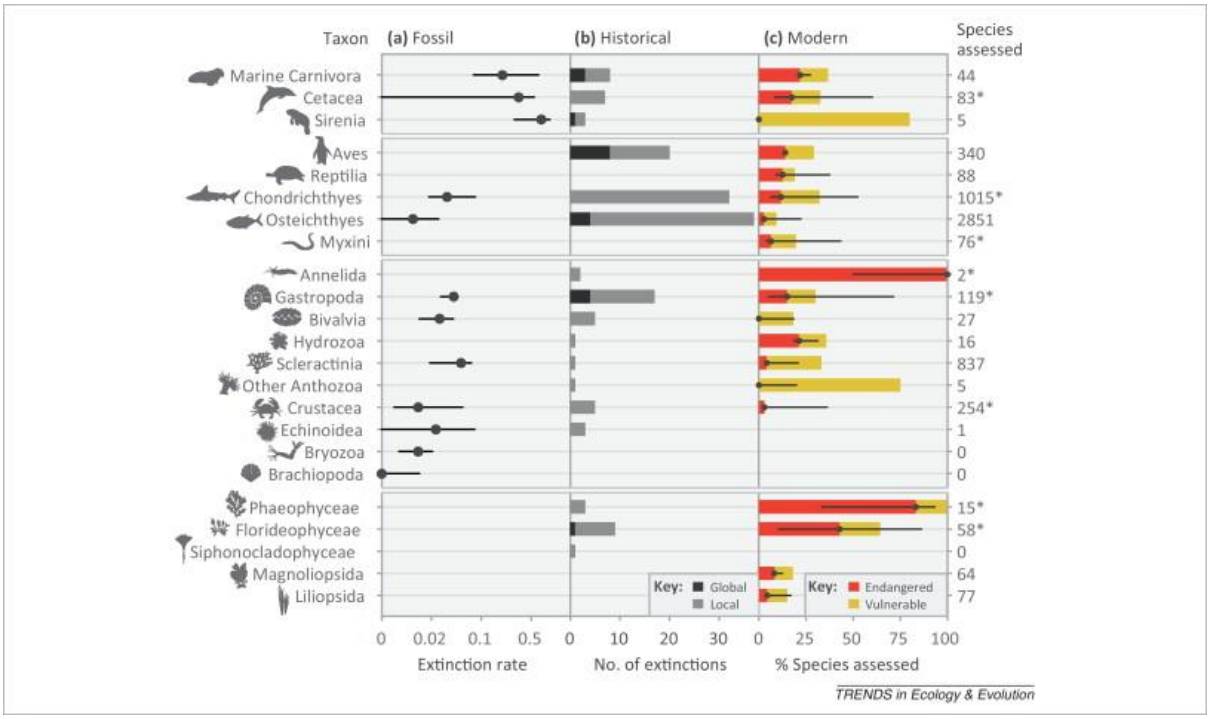


Figure 1-1: Taux d'extinction chez les mammifères, autres vertébrés et végétaux (Harnik et al., 2012)
Comparaison des taux d'extinction dans les enregistrements fossiles du Cénozoïque, le nombre d'extinction dans les enregistrements historiques, et les risques d'extinctions actuels au sein de taxons marins : a) taux d'extinction pendant le Cénozoique (médiane et 1er et 3ème quartile), b) nombre d'extinctions historiques à l'échelle globale (noir) et extirpations (gris clair) et c) pourcentages des espèces actuelles en danger ou sévèrement en danger (rouge) et vulnérables (jaune) selon l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN).
Les groupes taxonomiques sont les mammifères (haut), suivis des vertébrés, et végétaux (bas). Le nombre sur la droite indique le nombre d'espèces actuelles évalué par l'IUCN pour chaque groupe taxonomique. Les astérisques indiquent les groupes pour lesquels il manquait des espèces pour plus de 50% des espèces. Les segments dans la partie c) indiquent les estimations hautes et basses de la proportion des espèces en danger si toutes les espèces pour lesquelles il manquait des données étaient classées comme en danger ou pas, respectivement.

1.2 Les poissons coralliens et l'homme

1.2.1 Une ressource essentielle

Les récifs coralliens regroupent un tiers des espèces marines sur moins de 0,5% de la surface des océans. Les écosystèmes coralliens sont donc un réservoir de biodiversité et fournissent d'importants revenus (tourisme et pêche), une protection naturelle contre les aléas climatiques et un apport de protéines substantiel (Moberg & Folke, 1999; Hughes et al., 2010; Cinner, 2014) aux six à dix millions de personnes qui en dépendent fortement. En effet, dans les sociétés rurales de certains pays du Pacifique, la consommation de poissons de récif constitue jusqu'à 50 à 90% des protéines animales consommées (Bell et al., 2009).

1.2.2 Des rôles fonctionnels uniques

Outre leur apport en protéines, les poissons sont des acteurs primordiaux du fonctionnement des écosystèmes aquatiques et marins. Ils assurent de nombreux services écosystémiques, comme la régulation de la dynamique des réseaux trophiques, le recyclage des nutriments, ou le contrôle des algues (Holmlund & Hammer, 1999; Bascompte et al., 2005).

Dans les récifs, coralliens, les prédateurs apicaux comme les requins sont par exemple impliqués dans les cascades trophiques qui se produisent lorsque les liens trophiques verticaux sont suffisamment forts pour qu'une augmentation (ou une baisse) de l'abondance d'un prédateur provoque une diminution (ou une augmentation) d'abondance du prédateur intermédiaire, et par effet cascade une augmentation (ou une baisse) d'abondance du consommateur aux niveaux trophiques inférieurs (Bascompte et al., 2005).

Egalement, les espèces situées plus bas dans le réseau trophique telles que les herbivores sont essentielles pour le fonctionnement des écosystèmes coralliens. Par exemple, plusieurs espèces de la sous-famille des poissons perroquets (Scarinae) et les poissons chirurgiens (Acanthuridae) appartenant au genre *Acanthurus* et *Ctenochaetus* sont des espèces clés (Graham et al., 2013). Certaines broutent les algues de petites tailles, en compétition avec le corail (généralement < à 1cm), alors que d'autres extraient du substrat carbonaté ou sont détritivores, participant ainsi au maintien des flux de sédiments, au contrôle des algues, et permettent le recrutement et l'installation du corail (Bellwood et al., 2006a, 2011; Ledlie et al., 2007; Mumby et al., 2007; Graham et al., 2013). Ces groupes fonctionnels agissent donc pour la résilience des récifs coralliens face aux changements globaux.

1.2.3 Les implications fonctionnelles de la surpêche

Les effets des activités humaines interviennent à tous les niveaux du réseau trophique, via la pêche, en prélevant des prédateurs apicaux mais aussi des méso-prédateurs et des herbivores (Pauly et al., 1998). L'homme participe également, directement et indirectement, à la dégradation des habitats induisant une diminution des taxons inféodés au substrat complexe des récifs comme les invertébrés ou les poissons cryptiques (Graham,

2014; Rogers et al., 2014) (Figure 1-2). Avec la surexploitation des communautés de poissons, nous assistons à une baisse du niveau trophique qui se traduit par le remplacement d'espèces longévives de grandes tailles par des espèces de petites tailles à durée de vie plus courte (Ledlie et al., 2007; Cheal et al., 2008; Ainsworth & Mumby, 2014; Sale et al., 2014).

La diminution de l'abondance et des biomasses de poissons induit des modifications du fonctionnement des écosystèmes coralliens, par exemple en favorisant la diminution de la surface de substrat carbonaté (corail et algue calcifiante) indiquant une baisse de la complexité du récif ou l'augmentation de macroalgues en liant avec une baisse de la fonction d'herbivorie (Mcclanahan et al., 2011) (Figure 1-2).

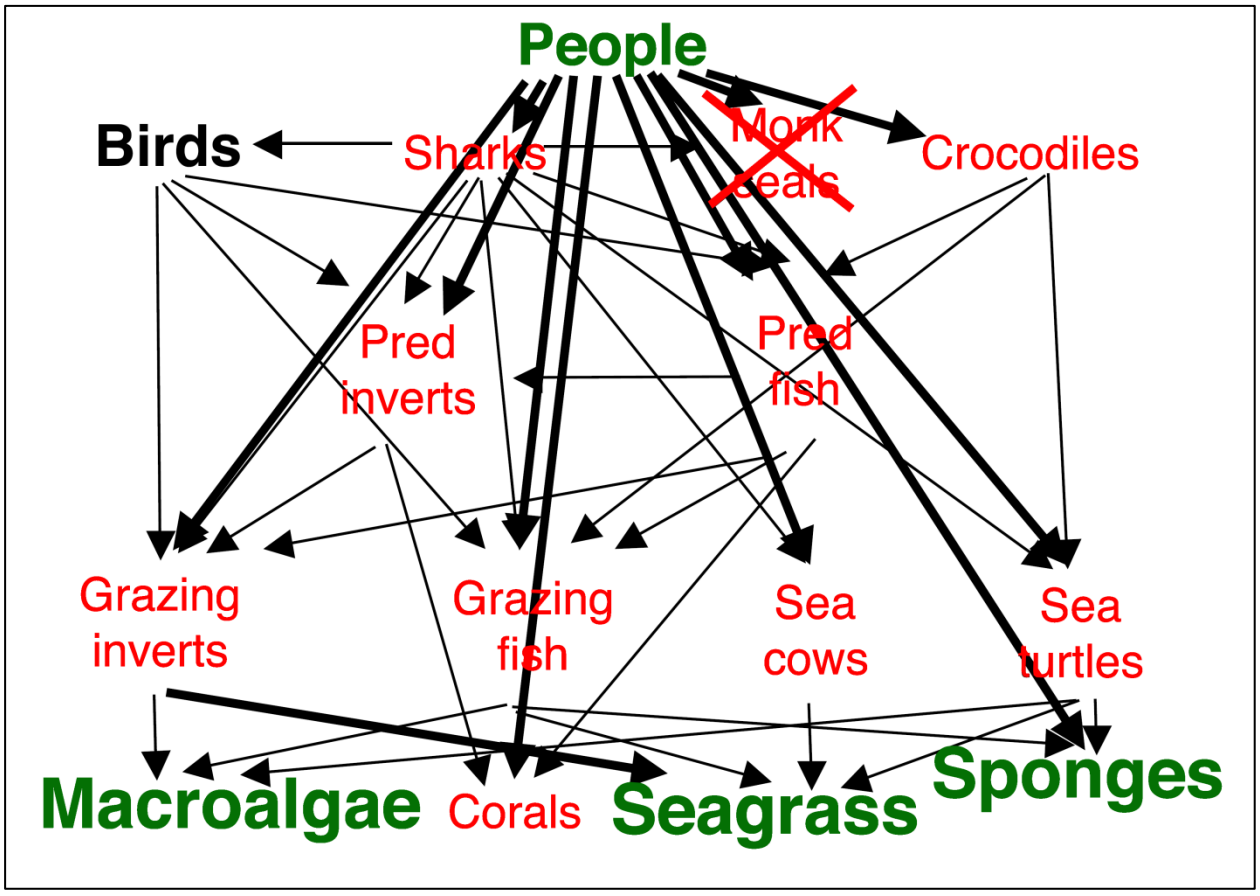


Figure 1-2 : Réseau trophique d'un récif corallien (exemple des Caraïbes) sous influence humaine (Jackson et al., 2001)
L'homme agit sur le réseau trophique en réduisant les populations de prédateurs apicaux et les poissons herbivores, favorisant la diminution de la fonction d'herbivorie et la prolifération des macroalgues.

Un des aspects important de l'influence des activités humaines est qu'un faible niveau de densité humaine est suffisant pour réduire fortement l'abondance des espèces. C'est le cas par exemple des plus gros poissons perroquets (*B. muricatum, Chlrorurus sp.*) pour lesquels une densité de population humaine de plus de 16 habitants est suffisante pour conduire à une extinction locale (Bellwood et al., 2011) (Figure 1-3).

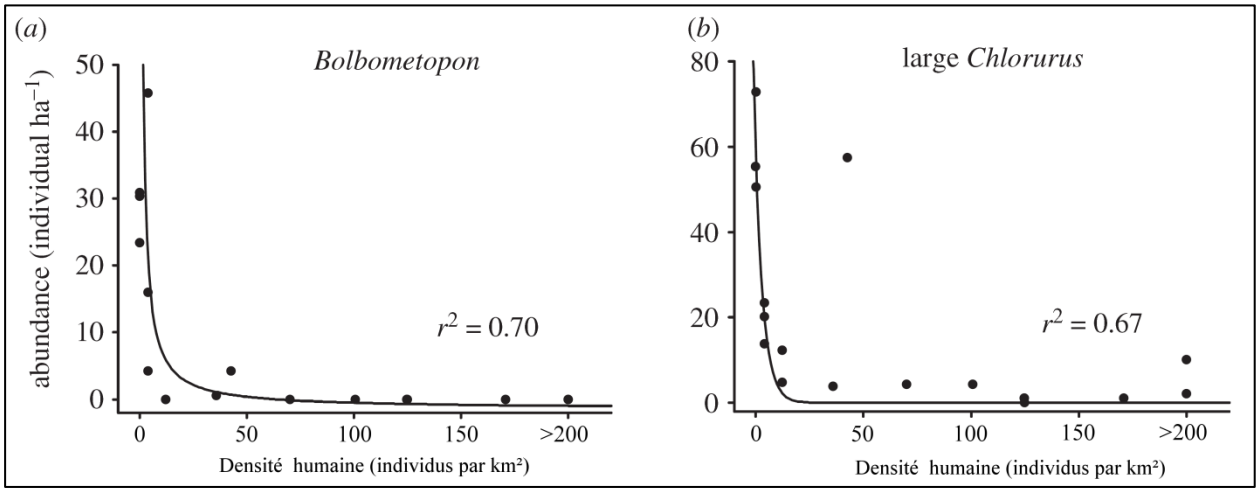


Figure 1-3 : Lien entre la densité de population humaine (nombre d'habitants per km²) et l'abondance des a) perroquet à bosse et b) *Chlorurus sp.* de grandes tailles (Bellwood et al., 2011)

Le déclin des poissons perroquets a des impacts sur les processus écologiques, notamment sur la bio-érosion du substrat carbonaté et la prédation du corail, puisque les fonctions effectuées par ces espèces sont dépendantes de leur abondance, de la taille de leur corps et de leur mâchoire (Bellwood et al., 2011).

Au-delà du seuil de 16 habitants par km², deux fonctions essentielles assurées par les poissons perroquets (le taux de prédation du corail et la bio-érosion) sont réduites à quelques pourcents du maximum observé dans des sites très peu influencés par les activités humaines (Figure 1-4).

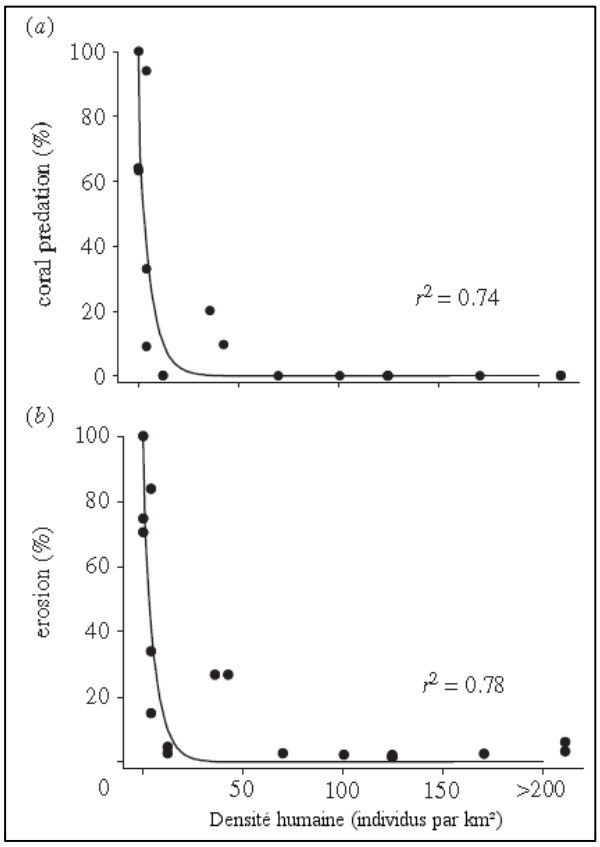


Figure 1-4 : Lien entre la densité de population humaine et deux fonctions essentielles assurées par les poissons perroquets : le taux de prédation sur le corail (a) et la bioérosion (b) (Bellwood et al., 2011).

Avec la diminution des espèces herbivores tels que les poissons perroquets (Scarinae) ou certains poissons chirurgiens, les algues se développent au profit du corail jusqu'à un changement de phase brutal de l'écosystème qui entre alors dans une phase dégradée, et dans lequel les macroalgues (> 1cm) dominent définitivement et induisent un appauvrissement en terme de biodiversité et une moindre productivité du système (Figure 1-5, c) (Jackson, 2001; Bellwood et al., 2004; Hughes et al., 2007; Graham et al., 2011a, 2013).

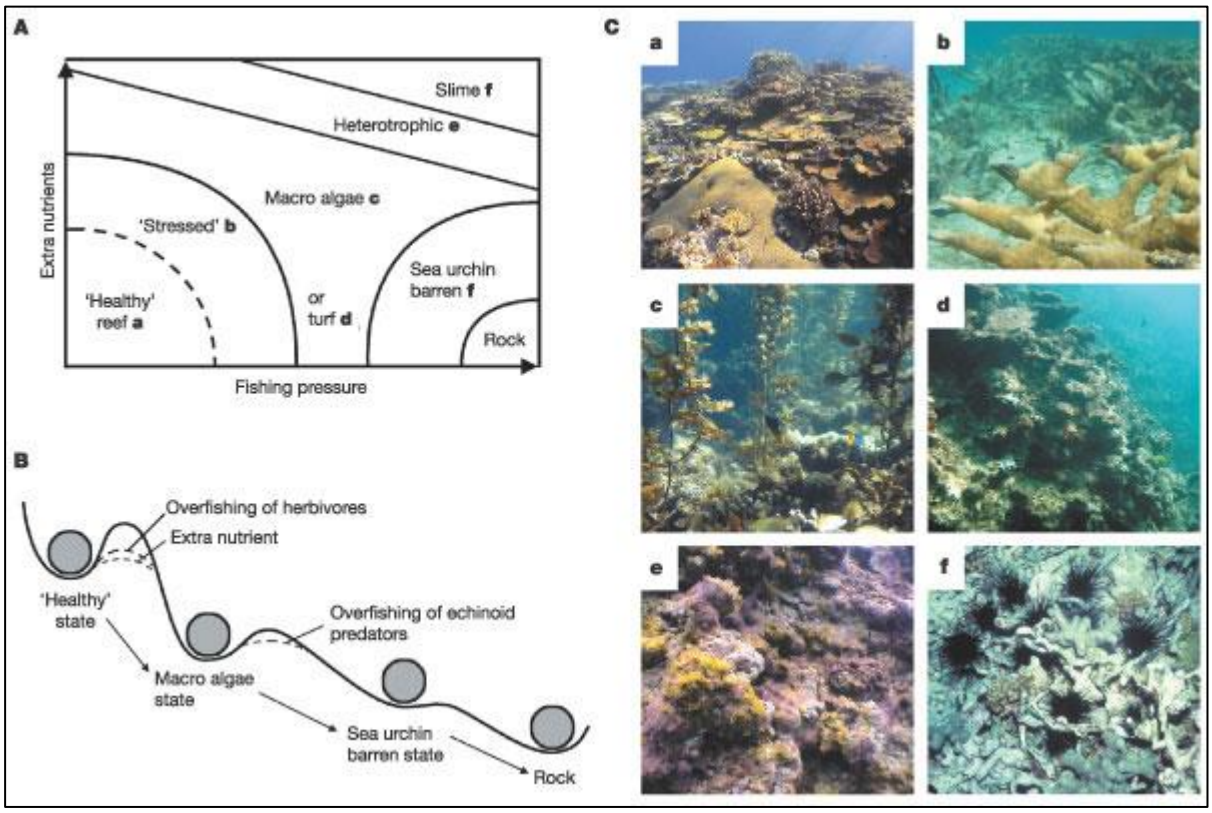


Figure 1-5: Etats alternatifs des écosystèmes coralliens.
A, Modèle conceptuel montrant les transitions induites par l'homme entre plusieurs états alternatifs de l'écosystème fondées sur des preuves empiriques de l'effet de la pêche et de l'excès de nutriments. La phase « Stressed » représente la perte de résilience et l'augmentation de la vulnérabilité aux changements d'états. **B**, Figure montrant les transitions entre les différents états de l'écosystème. Les écosystèmes sains et résilients, dominés par le corail (« Healthy ») deviennent progressivement plus vulnérables due à la pression de pêche, la pollution, les maladies et le blanchiment des coraux. Les lignes en pointillés montrent la perte de résilience qui devient évidente quand les récifs ne parviennent plus à récupérer après des perturbations et glissent vers des états moins désirables. **C**, Six états de récifs (comme dans **A**) de sites de la Grande barrière de Corail (**a**,**c**,**d**,**e**) et des Caraïbes (**b**,**f**). (de Bellwood *et al.*, 2004).

Avec la mise en place d'un système dégradé, les biomasses d'oursins et de poissons herbivores prédateurs spécifiquement de macroalgues comme les poissons lapins (Siganidae) ou les poissons chirurgiens du genre *Naso* prolifèrent (Figure 1-5) (Bellwood et al., 2006b; Hoey & Bellwood, 2011; Graham et al., 2013; Ainsworth & Mumby, 2014).
Ces espèces sont à la fois menacées directement par la surpêche (Bellwood et al., 2004; Hughes et al., 2007) et indirectement par les cascades trophiques potentiellement provoquées par la diminution des prédateurs apicaux (Bascompte et al., 2005).

1.2.4 La perte d'habitat et la productivité des poissons

Après avoir évoqué la dépendance de certaines sociétés humaines à la ressource en poisson et la dépendance du fonctionnement des récifs coralliens à cette même ressource nous allons également discuter de l'importance de l'habitat corallien sur la productivité des poissons pour mieux cerner ce « ménage à trois : poissons-habitat-pêche ».

En effet, les récifs coralliens ont une structure complexe en 3 dimensions qui offre une multitude d'abris pour les organismes de bas niveaux trophiques notamment les invertébrés benthiques qui sont des proies pour les niveaux trophiques supérieurs (Wilson et al., 2010).

L'eutrophication par le biais d'apports de nutriments nuisibles aux coraux, les épisodes de blanchissement des coraux et les cyclones dus au changement climatique sont responsables de fortes mortalités et induisent une perte de la complexité des habitats coralliens (Graham, 2014; Rogers et al., 2014). La structure des communautés de poissons s'en trouve affectée, puisqu'au-delà de la diminution des espèces inféodées au corail vivant tel que les corallivores (ex. poissons papillons, (Findley & Findley, 2001)), les abondances de prédateurs apicaux, de plusieurs espèces d'herbivores et de certains planctivores diminuent également, au travers de la perte d'abris et de ressources (Figure 1-6) (Emslie et al., 2014; Rogers et al., 2014). Par exemple, la perte de l'habitat corallien au profit d'un écosystème de macroalgues est ainsi accompagnée d'une baisse de la productivité annuelle de poissons de récif ciblés par la pêche de 39% (Figure 1-6) (Ainsworth & Mumby, 2014).

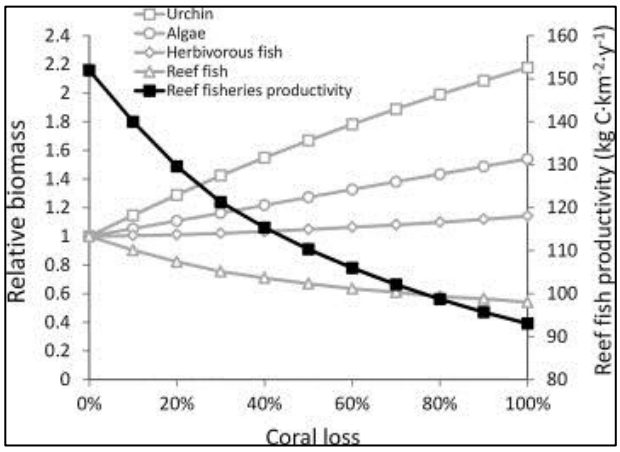


Figure 1-6 : Effets de la perte d'habitat (biomasse de corail) sur la biomasse relative et la production d'un récif exploité Récif de Papua en Indonésie (Résultats de simulation, modèle calibré pour l'archipel de Raja Ampat en Indonésie, (Ainsworth & Mumby, 2014)). Dans Sale *et al.,* 2014.

Par effet de cascade trophique la production des prédateurs diminue de moitié avec la perte de complexité de l'habitat corallien (Figure 1-7 , A), d'un facteur 2.5 pour les

herbivores (Figure 1-7,B), et allant jusqu'à un facteur trois pour les espèces commerciales de plus de 25 cm, prédateurs et herbivores confondus (Rogers et al., 2014).

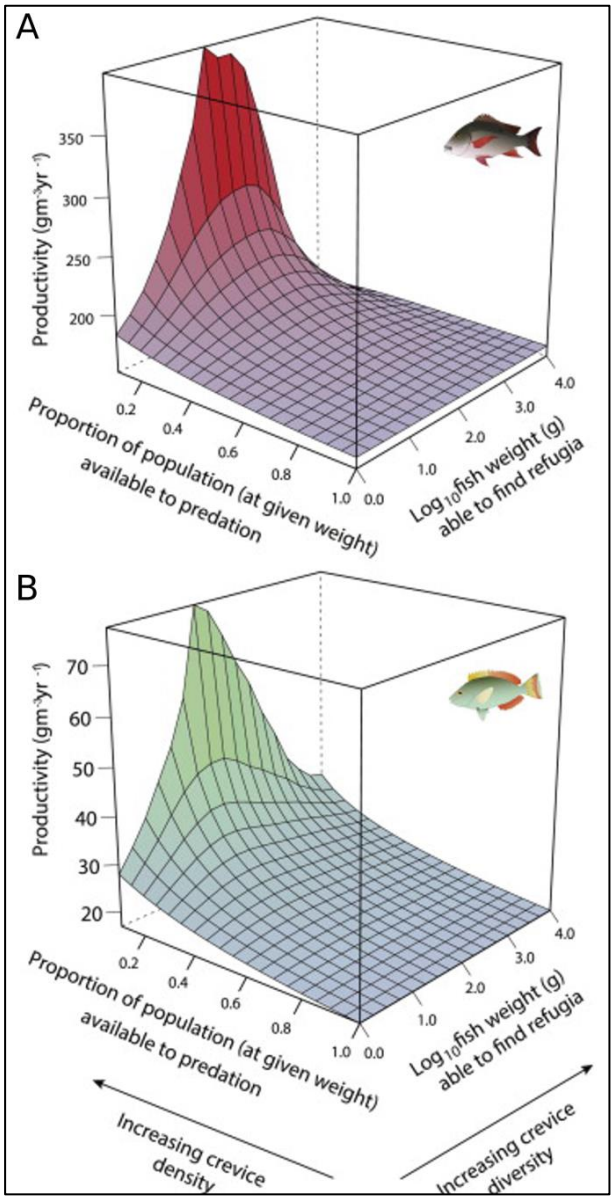


Figure 1-7: Relation entre productivité et complexité de l'habitat corallien (Rogers et al., 2014) **.**
Prédictions de la productivité des poissons coralliens (en $g.m^{-3}.yr^{-1}$) en fonction de la complexité structurale de l'habitat (densité et diversité des cavités) pour les A) Prédateurs, B) Herbivores.

La dynamique du ménage à trois entre donc dans un cercle vicieux en cas de surexploitation des poissons, on parle alors de piège socio-écologique (Cinner, 2011)**.**

L'homme prélève des poissons, ces poissons n'assurent plus leurs fonctions, l'habitat corallien se dégrade et devient donc moins productif, les poissons restant subissent une pression de pêche encore plus importante. In fine le récif ne peut plus assurer les services écosystémiques rendus aux populations humaines (Figure 1-8**). Mieux connaitre les mécanismes de cette boucle de rétroactions négatives, en environnement changeant, est devenu enjeu majeur. Le défi n'est donc plus de savoir si l'Homme influence la biodiversité**

mais de comprendre son impact sur le fonctionnement des écosystèmes, tout en prenant en compte les variations naturelles des processus écosystémiques.

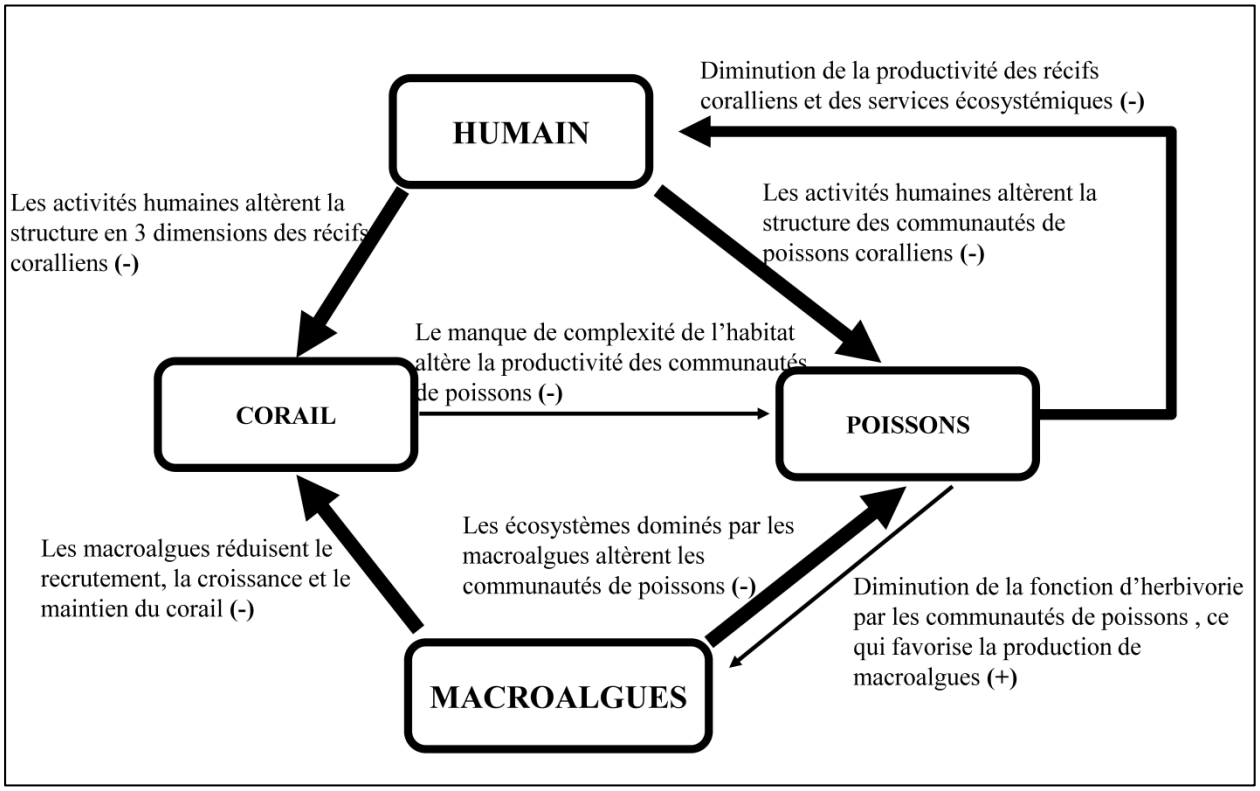


Figure 1-8 : Schéma conceptuel des boucles de rétroactions entre l'homme, les communautés de poissons et l'habitat dans les récifs coralliens.

1.3 La biodiversité : un concept devenu multifacette

Le fonctionnement d'un écosystème est défini comme i) l'ensemble des processus physiques, chimiques et biologiques qui permettent une circulation efficace de la matière et de l'énergie au travers de plusieurs niveaux d'organisation biologique (production primaire, secondaire, décomposition, etc.), ii) le stockage de l'énergie et de la matière et iii) la stabilité des stocks et des flux dans le temps (résistance et résilience) (Pacala & Kinzig, 2001; Boero & Bonsdorff, 2007).

Dans les années 80 et 90, suite au déclin de nombreuses espèces face aux pressions d'origine anthropiques, des programmes de recherche ont étudié plus particulièrement le rôle de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes (Cardinale et al., 2012). Ainsi plusieurs expériences ont montré que la biomasse végétale et le recyclage des nutriments étaient positivement liés à la richesse spécifique, bien que faiblement (ex. $r_{biomasse} = 0.27$,

$p<0.001$) (Naeem et al., 1994; Tilman & Downing, 1994; Tilman et al., 1996; Loreau & Hector, 2001).

Cette relative faiblesse du pouvoir explicatif de la richesse spécifique sur le fonctionnement des écosystèmes s'explique par le fait que nous considérons que chaque espèce contribue de manière équivalente au fonctionnement des écosystèmes. Sous cette hypothèse, chaque espèce apporte donc son « lot » de fonctions complémentaires lui permettant d'occuper une niche unique, et d'utiliser des ressources sans conflit avec d'autres espèces. L'addition d'une espèce implique alors forcément l'apport de nouvelles voies métaboliques ou de nouvelles façons de convertir les ressources, comme si chaque abeille ouvrière avait sa fonction propre et unique au sein de la ruche.

Or, la sélection naturelle et la spéciation confèrent aux espèces des traits morphologiques, biologiques (histoires de vie) et écologiques leur permettant de réaliser un ensemble de fonctions, certaines étant uniques (Petchey et al., 2008) mais la plupart étant similaires ou redondantes (Rosenfeld, 2002). En conséquence, plus on rajoute d'espèces dans le système et plus les fonctions qu'elles apportent ont de chances d'être déjà présentes et donc redondantes, ce qui expliquerait la forme saturante de la relation diversité-fonctionnement (Figure 1-9). Cependant, plus un écosystème est riche, plus grande est la probabilité d'y retrouver des espèces fonctionnellement uniques potentiellement très importantes notamment lorsque l'on traite de la multifonctionnalité des systèmes (Mouillot et al., 2011).

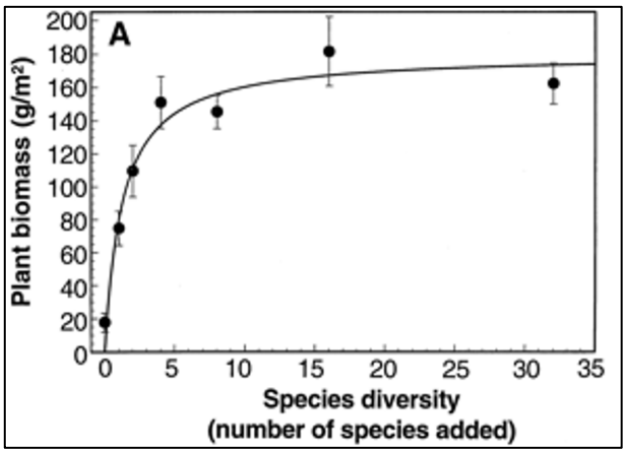


Figure 1-9: Relation productivité et nombre d'espèces
Relation entre la biomasse de plantes (productivité) et le nombre d'espèces de plantes plantées dans chacun des 289 quadrats (moyennes et erreurs standards).
Dans Tilman et al., 1997.

Cette unicité ou redondance des fonctions accomplies par les espèces est directement liée à leurs traits biologiques. Sur cette base plusieurs études, en expérimentation (Tilman et al., 1997) ou in situ (Danovaro et al., 2008) démontrent le rôle prépondérant de la diversité fonctionnelle des communautés sur le fonctionnement des écosystèmes (production de

biomasse, consommation et transfert de matière, recyclage des nutriments) notamment par rapport à la seule diversité d'espèces. Deux hypothèses sont mises en avant pour expliquer cette relation : i) la complémentarité fonctionnelle et ii) les traits de l'espèce dominante (Díaz & Cabido, 2001; Mokany et al., 2008).

Dans le cas de la complémentarité fonctionnelle, la diversité des espèces et de leurs traits implique une plus grande diversité des stratégies d'utilisation des ressources, stimulant ainsi les flux de matière et les processus au sein de l'écosystème (Tilman et al., 1997; Díaz & Cabido, 2001; Mokany et al., 2008).

A l'inverse, l'hypothèse de l'espèce dominante défend l'idée que les processus fonctionnels sont avant tout déterminés par les fonctions donc les traits portées par les espèces les plus abondantes dans la communauté, les espèces rares ayant un rôle marginal de par leur faible abondance, et indépendamment de leurs traits fonctionnels (Mokany et al., 2008).

Il y a de fortes chances que ces deux hypothèses agissent de concert, et que leurs influences relatives soient fonction des processus étudiés (Mouillot et al., 2011).

Au-delà du nombre d'espèces, la diversité des fonctions assurées par les espèces au sein des communautés semble donc être un meilleur prédicteur du fonctionnement des écosystème que la diversité des espèces (Tilman et al., 1997; Díaz & Cabido, 2001; Flynn et al., 2009).

En revanche, appréhender l'ensemble des fonctions réalisées par les espèces reste un point délicat. Comme alternative, les traits biologiques, dits « fonctionnels » sont utilisés comme indicateurs de la diversité des fonctions. Par exemple, la taille corporelle est un trait fonctionnel essentiel lié au métabolisme des individus et donc à de nombreux autres traits d'histoires de vie comme le niveau trophique et la mobilité. Il intervient dans les processus de production secondaire et de recyclage de nutriments entre autres (Dodds et al., 2001; Woodward et al., 2005).

Par extension, l'ensemble des traits fonctionnels (ou traits d'histoires de vie) des espèces au sein d'une communauté est appelé diversité fonctionnelle et traduit la diversité des fonctions présentes dans la communauté (Violle et al., 2007).

A l'échelle de la communauté, les espèces aux combinaisons de traits fonctionnels relativement similaires sont regroupées en groupes ou entités fonctionnels, chaque entité ayant assurant un ensemble unique de fonctions.

La catégorisation des traits et le regroupement des espèces sous des étiquettes fonctionnelles définies ont l'avantage de simplifier et de rendre plus intelligible notre

vision de la communauté d'un point de vue fonctionnel. En revanche, l'information sur la variabilité fonctionnelle intra-groupe est perdue puisqu'on ne résonne plus qu'en groupe ou entité fonctionnelle. Les espèces sont alors considérées comme redondantes bien qu'elles peuvent avoir des effets différents sur la dynamique des écosystèmes due à la variabilité fonctionnelle intra-groupe (Petchey & Gaston, 2006; Cadotte et al., 2009).
C'est d'autant plus vrai dans des écosystèmes riches dans lesquels les gradients de traits fonctionnels sont plus importants. La catégorisation des traits continus, qui se fonde sur des hypothèses et décisions a priori, est d'autant plus difficile puisque les combinaisons potentielles de traits sont plus importantes dans des écosystèmes à forte biodiversité (Petchey & Gaston, 2006).

Face aux limites des traits fonctionnels qui ne peuvent concerner qu'une partie des fonctions réalisées par les espèces, la diversité phylogénétique a été proposée comme alternative. La diversité phylogénétique ou diversité des lignées évolutives est la somme des longueurs des branches de l'arbre phylogénétique reliant les espèces d'une communauté.
Si les différences phénotypiques sont corrélées aux périodes de divergences évolutives, alors les espèces les plus éloignées sur l'arbre phylogénétique seraient également les plus différentes fonctionnellement (conservatisme phylogénétique). La diversité phylogénétique prendrait donc en compte l'ensemble des traits fonctionnels y compris ceux non mesurés par les traits fonctionnels habituellement utilisés, ainsi que leur variabilité (Flynn et al., 2011).
En accord avec cette hypothèse de récentes études soulignent l'importance de la diversité phylogénétique comme prédicteur robuste de la productivité des plantes et des communautés de champignons (Maherali & Klironomos, 2007; Cadotte et al., 2008, 2010; Srivastava et al., 2012; Cadotte, 2013). Marc Cadotte et collaborateurs dans une étude de 2009 publiée dans Plos One ont comparé la performance de la richesse spécifique et des diversités fonctionnelle et phylogénétique pour prédire la biomasse de plantes (expériences de Cedar Creek). La Figure 1-10 montre que la diversité phylogénétique explique mieux les variations de productivité que la richesse spécifique ou la diversité fonctionnelle démontrant par cette expérience que les traits fonctionnels utilisés ne permettaient pas de rendre compte de l'ensemble de la variabilité des fonctions assurées par les espèces (Cadotte et al., 2009).

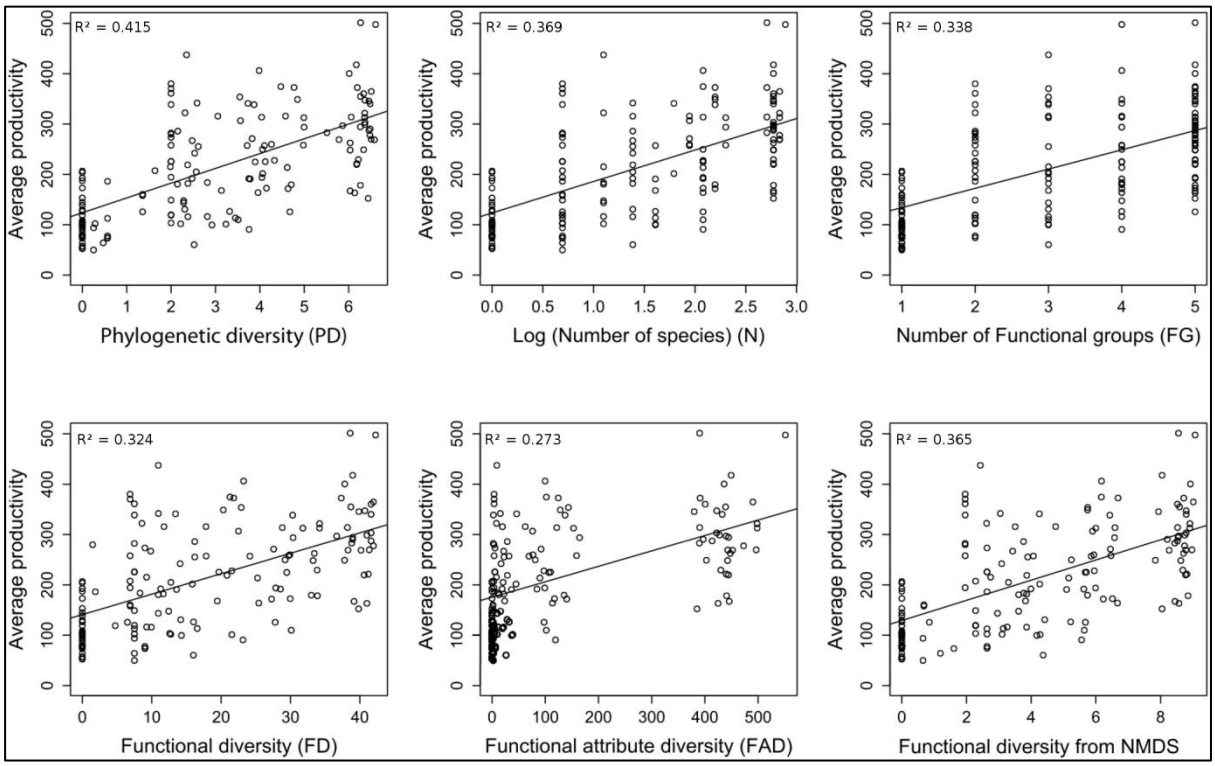


Figure 1-10: Relations entre la productivité annuelle et 6 métriques de diversité

En une trentaine d'années, le concept de la biodiversité est donc devenu multifacette, ne se référant plus seulement à la diversité taxonomique, mais englobant entre autres, les aspects fonctionnel et phylogénétique. La biodiversité sous toutes ses facettes est un indicateur du fonctionnement des écosystèmes. Elle est désormais utilisée pour traduire les processus écologiques de manière « imprécise mais raisonnable » (Naeem, 2012; Naeem et al., 2012). Les enjeux, notamment en milieu marin, sont donc de mieux prévoir le déclin de l'ensemble de ces facettes face aux pressions (humaines et naturelles) afin de mieux les conserver.

1.4 Facteurs influençant les différentes facettes de la biodiversité

1.4.1 Les facteurs anthropiques

Les effets des activités humaines sur la biodiversité, et notamment sur la diversité fonctionnelle, ont été observés dans plusieurs biomes et pour plusieurs taxons terrestres. Par exemple, la diversité fonctionnelle des amphibiens tropicaux est plus importante dans les forêts primaires que dans les forêts soumises aux activités humaines (Ernst et al., 2006). Dans une étude plus large, (Flynn et al., 2009) montrent la perte de diversité fonctionnelle des mammifères et des oiseaux avec l'intensification de l'utilisation des terres

alors que Chillo et al. (2012) lient la perte de diversité fonctionnelle des mammifères dans les systèmes arides et semi-arides aux perturbations du milieu causées (Chillo & Ojeda, 2012). Egalement, le changement climatique en Europe serait responsable d'un partie de la perte de la diversité phylogénétique des mammifères, oiseaux et plantes (Thuiller et al., 2011)

Dans le milieu marin, les effets de la pêche impactent principalement les populations d'espèces prédatrices (Friedlander & DeMartini, 2002; Myers et al., 2007; Brewer et al., 2012) et les poissons herbivores des récifs coralliens (Bellwood & Choat, 2011). Une étude menée dans la lagune de Terminos au Mexique a montré que la richesse spécifique des poissons augmentait après une perturbation, alors que la diversité fonctionnelle diminuait, traduisant ainsi la perte d'espèces spécialistes au profit d'espèces fonctionnellement redondantes en réponse à la dégradation de l'habitat (Villéger et al., 2010). Par contre, à notre connaissance, aucune étude en milieu marin n'a étudié l'impact de l'homme sur l'ensemble des facettes de la biodiversité.

1.4.2 Les facteurs environnementaux naturels

Au-delà de l'influence de l'homme sur la biodiversité, les facteurs naturels tels que le climat et l'habitat local (Graham et al., 2006; Rogers et al., 2014) et les facteurs historiques tels que la diversification expliquent la distribution de la biodiversité (Gaston, 2000; Bellwood & Hughes, 2001; Connolly et al., 2003; Allen, 2008; Sandin et al., 2008b)

Les facteurs anthropogéniques et environnementaux naturels sont entrelacés et la magnitude de chaque effet est fonction de l'échelle géographique à laquelle ils sont observés. La biodiversité observée à l'échelle locale est le fruit d'interactions entre des processus écologiques actuels et des processus évolutifs historiques interagissant à de multiples échelles spatiales et temporelles (Kotta & Witman, 2009).

Les grandes régions biogéographiques forment des entités homogènes à large échelle regroupant un ensemble d'espèces (méta-communauté). Cette méta-communauté ou diversité régionale représente un réservoir d'espèces qui pourra potentiellement coloniser les habitats à l'échelle locale (Kotta & Witman, 2009).

La formation et la destruction de barrières géomorphologiques au cours des temps géologiques a eu un impact majeur sur la diversité régionale par le biais de processus comme la spéciation, les grandes extinctions et les migrations d'espèces à travers les

régions (MacArthur & Wilson, 1967). Les courants océanographiques sont aussi à l'origine d'échanges biotiques à l'échelle des régions biogéographiques (Kotta & Witman, 2009) (Figure 1-11).

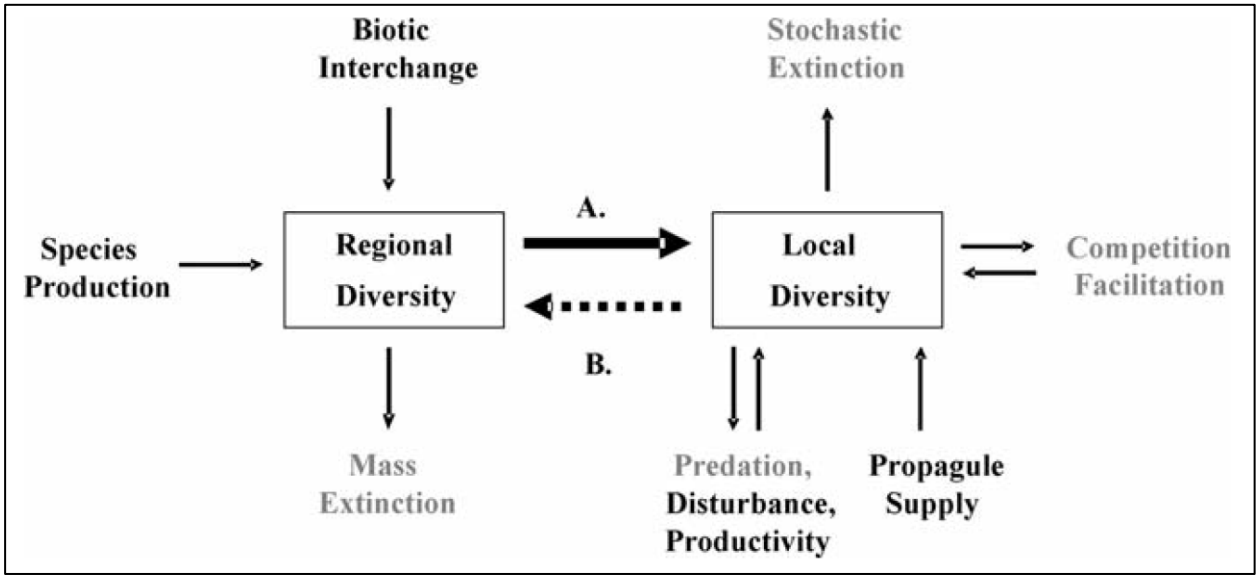


Figure 1-11: Processus régionaux et locaux influençant la diversité locale.
Diagramme schématique illustrant les processus régionaux et locaux influençant la diversité locale (modifié de Ricklefs et Schluter 1993). La flèche A représente la dispersion ou la sélection de l'habitat à partir du réservoir régional d'espèces, la flèche B est la diversité beta donc inter-communautés locales. Augmenter la diversité beta à partir de l'hétérogénéité locale de l'habitat par exemple augmente la diversité régionale.

La diversité locale est donc un sous-ensemble de la diversité régionale, en supposant que le mécanisme inverse est faible en comparaison. La forme de la relation entre diversité régionale (Regional Species Richness – RSR) et diversité locale (Local Species Richness - LSR) permet d'évaluer l'effet de la première sur cette dernière. Une relation saturante indiquerait que la diversité locale est contrainte par des processus écologiques locaux comme la compétition (type II). A l'inverse, une relation linéaire indiquerait que les processus évolutifs et de dispersion prédominent (type I) (Harrison & Cornell, 2008; Kotta & Witman, 2009).

Figure 1-12 montre la relation entre la richesse spécifique en coraux du Pacifique central-ouest et la diversité régionale le long de trois échelles géographiques (transect, sites, iles). Les relations non-saturantes pour les trois échelles montrent que les communautés locales profitent d'un enrichissement régional en espèces.

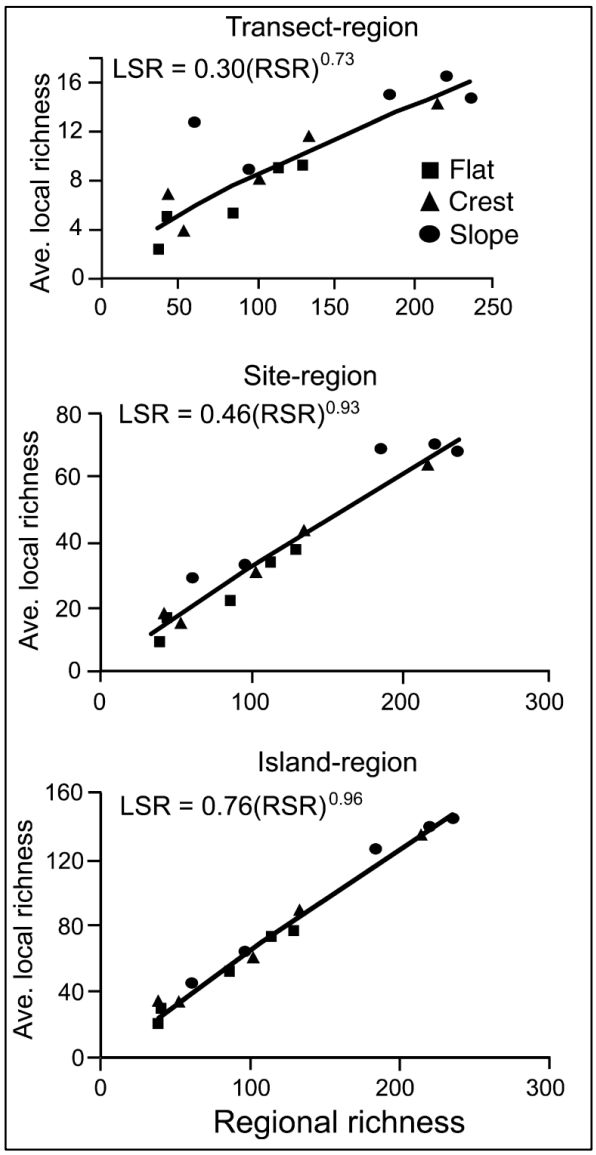


Figure 1-12: Relations entre richesse locale et richesse régionale (Harrison & Cornell, 2008)**.** Log-local vs Log-régional de la richesse spécifique de coraux à trois échelles spatiales le long du gradient biogéographique régional dans le pacifique central – ouest incluant les assemblages de coraux les plus diversifiés. Les échelles locales prennent en compte des transects éloignés de 1 à 100 mètres, des sites éloignés de 1 à 10 km et des îles éloignées de 10 à 1 000 km. La diversité locale a été moyennée par échelle en utilisant tous les échantillons, et les mesures de la diversité locale et régionale ont été faites pour chaque habitat. Tous les habitats sont sur la même droite de régression, et aucune des pentes est significativement différente de 1, indiquant le caractère linéaire de cette relation à chaque échelle (Cornell et al., 2006 dans (Harrison & Cornell, 2008)).

Si l'importance des processus régionaux et locaux sur la diversité locale fait consensus dans la communauté scientifique, leur importance relative fait débat (Witman, 2013). Les processus locaux tels que la compétition, la prédation, la facilitation, la productivité, la complexité de l'habitat, le recrutement de propagules et les perturbations peuvent influencer la diversité locale de manière non-linéaire (Witman, 2013), indépendamment de la diversité régionale.

Dans les écosystèmes marins, l'Homme intervient à la fois à l'échelle locale par la pêche, la destruction des habitats par exemple, et à l'échelle régionale par la fragmentation des habitats et la diminution de la connectivité.

Comprendre comment les facteurs naturels (environnementaux et géographiques) et les facteurs humains interagissent sur l'ensemble des facettes de la biodiversité locale reste un

sujet crucial pourtant largement sous-étudié en milieu marin. Cela permettrait pourtant de mieux comprendre comment les écosystèmes côtiers fonctionnent et réagissent aux pressions multiples afin d'appliquer des mesures de gestion efficaces. Pour cela de nombreuses limitations restent à lever telles que la disponibilité des données sur de larges gradients de facteurs naturels et anthropiques ainsi que l'implémentation de méthodes statistiques permettant de démêler ces facteurs tout en tenant compte de leurs effets non linéaires avec les facettes de la biodiversité.

1.5 La non-linéarité de la dynamique des systèmes écologiques

La dégradation des systèmes écologiques intervient de façon non-linéaire le long des gradients de perturbations avec l'existence de seuils écologiques notamment ceux dus aux pressions anthropiques dans les récifs coralliens (Mcclanahan et al., 2011).

Par exemple, la Figure 1-13 montre les relations non-linéaires du taux de calcification du substrat (a) et de la couverture corallienne (b) avec l'augmentation de la biomasse des communautés de poissons commerciaux. Le gradient de biomasse est assimilé à un gradient humain, avec une biomasse inférieure à 300 kg/ha indicateur d'un écosystème surexploité alors qu'une biomasse à 1200 kg/ha représente un écosystème faiblement exploité (Mcclanahan et al., 2011).

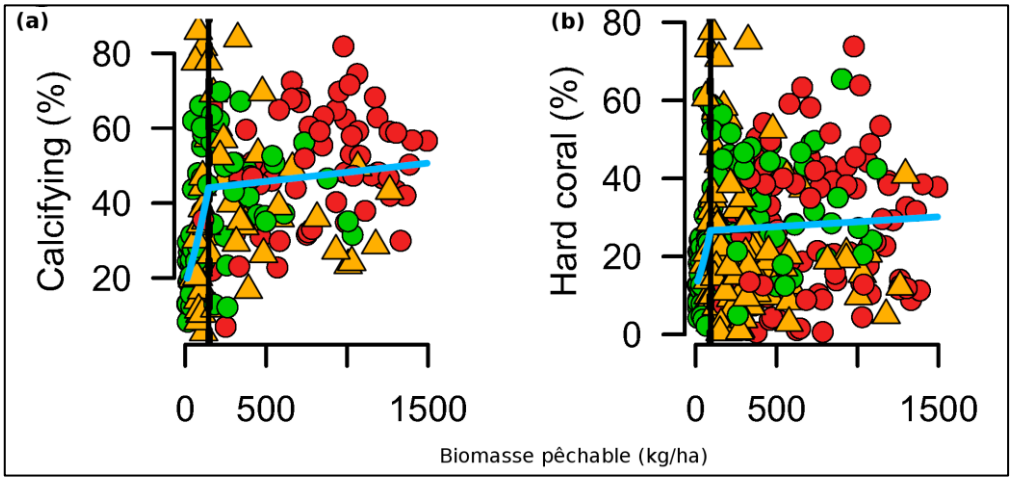


Figure 1-13 : Exemple de relations non-linéaires entre des indicateurs écologiques et le niveau de biomasse des communautés de poissons (Mcclanahan et al., 2011)
Lien entre le niveau de biomasse des communautés de poissons commerciales (kg/ha) et (a) le taux de calcification du substrat et (b) le pourcentage de couverture corallienne (%). Les lignes bleues représentent le modèle ajusté (ici linéaire segmenté) et la ligne noire verticale représente le seuil.

Un seuil écologique est en fait un point de bifurcation entre deux états de l'écosystème où les propriétés (par exemple la biomasse) vont changer brutalement suite à un changement infime d'un ou plusieurs facteurs (Huggett, 2005; Luck, 2005; Andersen et al., 2009; Folke et al., 2011). Par définition, ces changements brutaux impliquent un changement soudain de la composition en espèces avec des conséquences sociétales et économiques importantes (Hughes et al., 2005).

Un exemple connu de ce changement brutal est le changement d'état de l'écosystème corallien en Jamaïque suite à une multitude de facteurs qui ont mené à la perte de la surface corallienne entre 1970 et 1990 (Mumby et al., 2007). La tendance est loin d'être linéaire et suggère l'utilisation de méthodes statistiques appropriées.
Dans les années 1970, la surface corallienne de la barrière externe des récifs de Jamaïque atteignait près de 75% mais dans un même temps, la pêche des poissons perroquets, herbivores réduit la proportion de récif brouté. En 1980, le cyclone Allen de catégorie 5 et une maladie des coraux sont responsables de la perte de 38% de la surface corallienne, alors contrebalancée par la présence en abondance d'oursins qui vont empêcher la prolifération des algues et permettre au récif de se régénérer (Mumby et al., 2007). En 1983, une maladie décime les populations d'oursins, et le récif est alors en proie à la prolifération de macroalgues qui n'ont plus de prédateurs, les oursins ayant disparu et les poissons perroquets ayant été pêchés. En 1993, la surface corallienne n'est plus que de 5% et le récif est largement dominé par les macroalgues (Mumby et al., 2007).

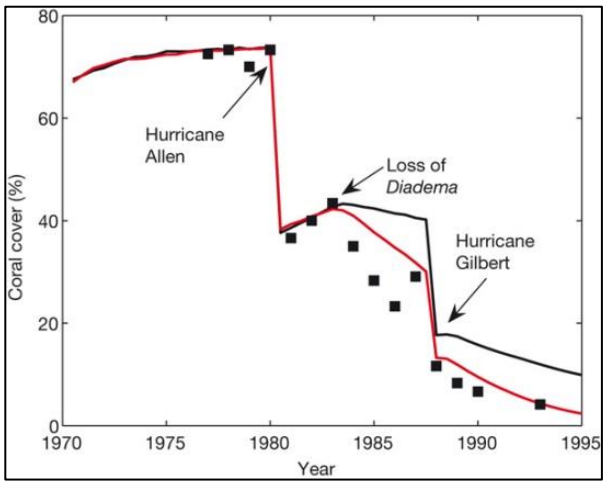


Figure 1-14 : Trajectoire non-linéaire de la surface corallienne soumise à plusieurs perturbations (Mumby et al., 2007)
Comparaisons ente des prédictions de modèle et des données empiriques pour la trajectoire de la surface corallienne des récifs externes en Jamaïque à 10 mètres. Les prédictions sont illustrées par les lignes, et les observations sont illustrés par les carrées noirs. La ligne noire correspond à un taux de croissance algue-corail de 8cm^2/an, et en rouge à un taux de croissance de 14 cm^2/an.

La perte de la fonction d'herbivorie portée par les poissons perroquets et les oursins est associée à des perturbations de grandes ampleurs qui ont mené à des diminutions successives brutales de la surface corallienne.
Or, la résilience des écosystèmes coralliens, ou la capacité d'un système à absorber les perturbations naturelles et anthropiques, et à se régénérer est fondamentalement déterminée par la diversité des groupes fonctionnels et leur redondance mais également la diversité et connectivité entre les habitats et la diversité génétique à l'intérieur d'une population (Nyström et al., 2000; Elmqvist et al., 2003; Hughes et al., 2005). Dans cet exemple, la résilience de l'écosystème a été perdue à cause de la surpêche des poissons herbivores et des maladies qui ont touché les populations d'oursins, le système n'ayant plus les moyens de répondre aux perturbations naturelles comme les cyclones.

Ces changements apparaissent suite à des perturbations externes comme les fluctuations climatiques, la surexploitation, l'eutrophication et l'introduction d'espèces invasives ou à des perturbations internes encore mal connues (Andersen et al., 2009).
L'identification de ces seuils reste un objectif difficile au regard de l'entrelacement des facteurs naturels et anthropiques, et par le manque de données (Groffman et al., 2006; Andersen et al., 2009).

La connaissance des points de rupture d'un écosystème est donc essentielle afin d'assurer le maintien de l'ensemble des facettes de la biodiversité et des services écosystémiques associés (Elmqvist et al., 2003). La mise en place de mesures de protection telles que les réserves peut être un moyen de ne dépasser ces seuils critiques.

1.6 Les Aires Marines Protégées (AMP) : outil de gestion pour maintenir la biodiversité

1.6.1 Historique

Les AMP sont considérées comme l'outil le plus efficace pour préserver les ressources côtières et protéger la biodiversité marine (Pauly et al., 2002).
Le concept d'isoler des surfaces terrestres ou marines afin de les protéger des activités humaines n'est pas nouveau dans l'histoire de l'Humanité. Les zones « tabou » dans les

communautés du Pacifique ou les forêts sacrées en Afrique en sont des exemples emblématiques tout comme, plus proches de nous, les réserves de chasse au 14ème et 15ème siècle en Europe (Eagles et al., 2002). Ces zones étaient fermées afin de protéger les ressources et les zones de frai par exemple mais également pour des raisons culturelles et religieuses (Eagles et al., 2002).

Face à l'influence grandissante des activités humaines au 19ème siècle, des zones terrestres d'étendues sauvages, protégées des activités humaines, ont vu le jour aux Etats-Unis et en Australie (Yellowstone, Etats-Unis) (Eagles et al., 2002). Au 20ème siècle et avec le développement de l'écologie, le concept de réserve a évolué pour intégrer les dimensions sociales et culturelles à la dimension écologique, ainsi qu'une approche systématique de gestion des ressources (Eagles et al., 2002).

Dans le milieu marin, l'augmentation des stocks de poissons dans la Mer du Nord pendant la Seconde Guerre Mondiale a mis en évidence l'intérêt de fermer des zones à la pêche afin de recouvrer les stocks (Bertzky et al., 2012).

Dans ce contexte, l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN) a établi un système de classification pour les aires protégées, publié en 1992. En 1994, deux conventions internationales, la Convention des Nations Unis sur la Loi de la Mer (UNCLOS) et la Convention sur la Diversité Biologique (CBD) augmentent les obligations et les droits des nations à mettre en place des Zones Economiques Exclusives (ZEE) et obligent les pays signataires à protéger la biodiversité dans leur ZEE (Bertzky et al., 2012). Les AMP sont alors identifiées comme outil principal pour atteindre ces objectifs. De 1911 à 2011, les surfaces protégées ont augmenté de 0 à 12.7% en milieu terrestre, et de 0 à 7.2% en milieu marin, avec comme objectifs respectifs de 17% et 10% en 2020 (Bertzky et al., 2012).

Au-delà de la surface protégée, la performance des AMP est aussi au cœur des débats (Edgar et al. 2014). En effet décréter l'arrêt ou la diminution des captures de pêche dans un endroit donné ne se traduit pas forcément en une amélioration systématique de l'ensemble des compartiments biologiques. Une question qui n'a pas encore été abordée est de savoir si ces AMP sont capables de conserver, au-delà de la richesse en espèces et de l'abondance des espèces exploitées, l'ensemble des facettes de la biodiversité et les fonctions associées.

1.6.2 Les Aires Marines Protégées et la notion de référence

Les motivations pour la mise en place d'AMP sont multiples, et couvrent généralement cinq finalités : le bénéfice pour la pêche, la protection de la biodiversité, la résilience des systèmes, le tourisme, et le bien-être des populations humaines (Graham et al., 2011b).
Ainsi, de nombreuses études ont montré que les AMP, lorsque leur conception, mise en place et surveillance sont bien menées (Claudet et al., 2008; Agardy et al., 2011), constituent des refuges pour la biodiversité et fournissent de nombreux services écosystémiques aux populations côtières (Gell & Roberts, 2002; Lester et al., 2009; Claudet et al., 2010; Graham et al., 2011b; Harrison et al., 2012; Geldmann et al., 2013) même au-delà de leurs limites avec notamment l'exportation de larves de poissons exploités (Almany et al., 2007).

Les AMP sont donc généralement considérées comme des zones de référence, et sont utilisées pour évaluer les impacts humains sur les écosystèmes côtiers (Sinclair, 1998; Dayton et al., 2000). Cependant les premiers signes d'exploitation des écosystèmes coralliens remontent à plus de 35 000 ans par les aborigènes en Australie (Jackson et al., 2001). L'exploitation des ressources a connu un bond à partir du 15ème siècle, notamment lors des grandes expéditions des navigateurs européens (Roberts, 2007). En 1740, un naturaliste allemand Georg Steller embarque sur le St Peter, pour une expédition dans le Pacifique Nord, menée par Vitus Bering. Après plusieurs mois en mer et de nombreuses tempêtes, ils arrivent sur une île des côtes du Kamtchatka en Russie en novembre 1740. Georg Steller raconte alors que des groupes de 10 à 100 loutres de mer étaient présents. Les loutres de mer ont été abondamment chassées par les membres de l'équipage, qui se nourrissaient de leur chair et gardaient la fourrure pour la revendre à leur retour. En quelques mois, la population de loutres a été décimée, si bien qu'en Avril 1741, les marins devaient parcourir 40km pour les chasser, au lieu de 3km en Novembre 1740. Suite au déclin des loutres de mer, les lions de mer ont été chassés bien que leur capture soit plus difficile. En Août 1741, l'équipage parvient à repartir avec à son bord 700 fourrures de loutres. La nouvelle de côtes prolifiques dans le nord du pacifique s'est répandue et de nombreuses expéditions sont ensuite retournées sur cette île pour chasser le lion de mer, le dernier ayant été chassé en 1768 (Roberts, 2007).
Les tortues marines, lamantins, requins, crocodiles ou encore grands mérous ont connu le même sort dans les écosystèmes tropicaux et subtropicaux. Ferdinand Colomb, fils de

Christophe Colomb, relate en 1503 l'abondance des tortues aux îles Caïman : « […] elles étaient si nombreuses que les bateaux avaient l'air de s'échouer sur elles ». En 1585, Sir Francis Drake raconte que de grandes populations de tortues et d'alligators peuplaient encore les eaux des îles Caïman.

Les tortues pouvaient être conservées vivantes à bord des bateaux et étaient donc pêchées et stockées avant les grandes traversées. Vers 1840, les tortues étaient encore présentes, mais leur abondance avait largement diminué après trois siècles d'exploitation. En revanche, les alligators ont disparu de ces îles depuis cette période, considérés comme trophées de chasse (Jackson, 2001; Roberts, 2007).

Les requins étaient aussi présents en abondance dans les baies, suivaient les bateaux et détruisaient les hameçons des pêcheurs. Par exemple, George Vancouver rapporte en 1795 la présence de trois espèces de requins en abondance aux îles Cocos dans le Pacifique, notamment des groupes de requins tigres dont certains individus atteignaient 6 mètres (Roberts, 2007).

Toutes ces anecdotes nous ramènent à des systèmes naturels inconcevables de nos jours, nous avons simplement oublié ces références passées d'écosystèmes intacts.

Toutes ces espèces, autrefois abondantes dans les écosystèmes côtiers sont devenues rares et leur taille moyenne a diminué. L'industrialisation rapide de la fin du 19ème siècle et le développement de techniques de pêche encore plus efficaces et de bateaux plus puissants ont marqué un tournant de l'exploitation des ressources marines devenue alors industrielle, phénomène qui s'est accentué au 20ème siècle (Jackson, 2001; Roberts, 2007).

Dans ce contexte, même les AMP les plus anciennes ne peuvent être considérées comme des références écologiques puisque les changements majeurs sont intervenus avant que les scientifiques commencent à les mesurer (Jackson & Alexander, ; Knowlton & Jackson, 2008; McClanahan & Omukoto, 2011).

Au fur et à mesure des générations, la perception d'un écosystème « sain » ou « naturel » a lentement évolué avec la dégradation de celui-ci, si bien que ce qui nous paraît être un écosystème en bonne santé de nos jours est en fait un état dégradé de ce qui a pu exister il y a des siècles. Il s'agit du phénomène de « normalité rampante » qui traduit l'évolution graduelle et imperceptible de nos repères de normalité, et dont une des conséquences directes est « l'amnésie du paysage », qui nous fait oublier ce que la situation était auparavant (Diamond, 2005).

En conséquence, chaque nouvelle génération considère inconsciemment que l'environnement qu'elle a connu dans sa jeunesse est « naturel » ou « vierge ». La disparition de la biodiversité est alors insidieuse d'une génération à l'autre, et puisque les références d'un écosystème sain sont faussées, ce phénomène masque l'ampleur des dégradations environnementales que les écosystèmes ont subi (Figure 1-15) (Pauly, 1995; Jackson, 2001; Roberts, 2007; Jackson et al., 2011) et peut mener à des décisions de gestion inappropriées (Diamond, 2005). Le passé lointain peut donc devenir la référence (Jackson, 2001; Jackson et al., 2001; McClanahan & Omukoto, 2011).

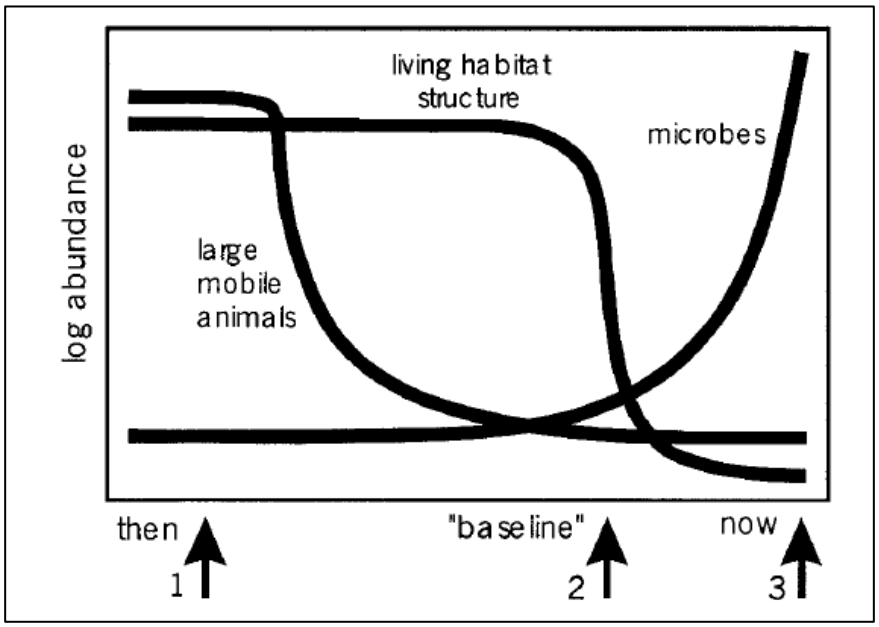


Figure 1-15: Modèle de l'effondrement des écosystèmes côtiers de l'Atlantique ouest dû à la pêche (Jackson, 2001)
Les flèches indiquent les trois transitions majeures : 1) extinction écologique des espèces grandes mobiles, 2) effondrements des populations d'organismes sessiles (coraux, herbiers et kelp), 3) domination écologique des microbes au détriment des macro-organismes, et invasion d'espèces exotiques.

1.7 Le passé comme référence

Différents types de données permettent de redéfinir le statut des populations marines du passé. Les données temporelles de débarquement de bateaux de pêche permettent de suivre l'évolution des stocks mais seulement pour les 30 dernières années (Pinnegar & Engelhard, 2007).

Afin de remonter plus loin dans le temps, les sources écrites des navigateurs et commerçants comme celles citées précédemment, les reçus de transactions financières et des exports de marchandises, les « logbooks » des bateaux de pêche, les données archéologiques (McClanahan & Omukoto, 2011) ou bien les témoignages anecdotiques, photos, etc. sont autant de moyens d'inférer le statut des espèces marines pour les siècles passés (Pinnegar & Engelhard, 2007).

Les informations qu'apportent ces données sont toutefois limitées quand on veut les comparer aux données de communautés de poissons actuelles. En effet elles ne nous permettent pas de calculer des biomasses par surface, ou des indices de diversités fonctionnelles ou phylogénétiques car la majorité des assemblages ne sont pas décrits.

Une alternative serait de trouver des endroits encore inaltérés par les activités humaines. Ces sites naturellement isolés de l'influence directe des activités humaines présentent généralement de plus fortes biomasses de prédateurs apicaux et des niveaux de richesses spécifiques plus élevés que dans les régions influencées par les activités humaines, comme le montre la (Figure 1-16) qui compare la biomasse des guildes trophiques de poissons dans les iles habitées et inhabitées de l'Archipel d'Hawaii (Friedlander & DeMartini, 2002; DeMartini et al., 2008; Sandin et al., 2008a; Graham & Mcclanahan, 2013).

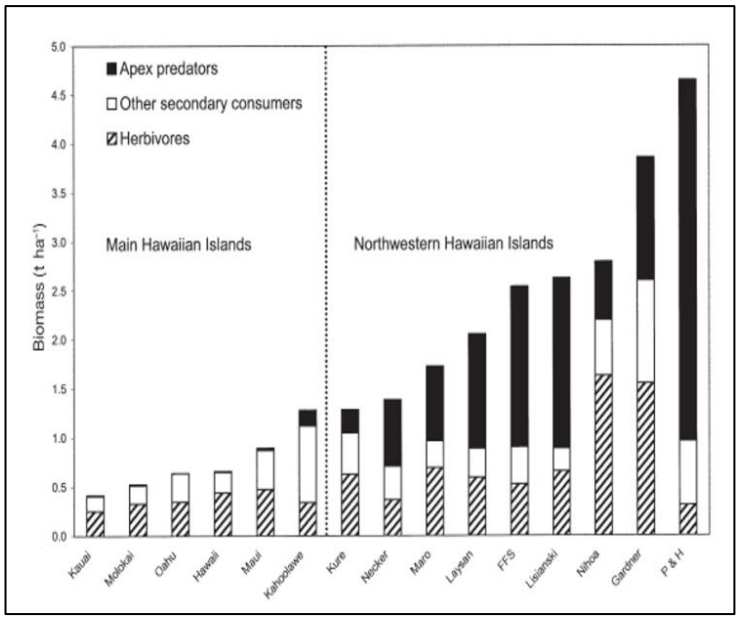


Figure 1-16 : Biomasse totale et biomasse par guilde trophique de poissons le long du gradient anthropique dans l'archipel d'Hawaii (Friedlander & DeMartini, 2002)

Mais ces sites sont extrêmement rares et on n'en dénombrait que 3 publiées dans les écosystèmes coralliens au début de cette thèse : les atolls de Palmyra et de Kingman dans l'archipel des Line islands, au sud d'Hawaii (Stevenson et al., 2006; DeMartini et al., 2008), les îles de l'Archipel Nord d'Hawaii (Friedlander & DeMartini, 2002) et l'archipel des Chagos dans l'océan indien (Graham & Mcclanahan, 2013).

En effet, avec l'industrialisation au 19ème siècle a débuté une nouvelle ère pour la pêche. Les bateaux sont plus grands et plus performants grâce à la mécanisation, et ce développement va de pair avec la croissance démographique et une demande en poissons grandissante qui

poussent les pêcheries, désormais industrielles, à aller toujours plus loin et plus longtemps pour exploiter des zones jamais explorées auparavant (Roberts, 2007).

Trouver des sites encore inaltérés par les activités humaines et pouvant servir de références pour les récifs coralliens est un vrai défi au 21ème siècle. Mais la connaissance de ces sites est pourtant indispensable afin d'évaluer les effets des activités humaines sur les écosystèmes coralliens et enfin évaluer les performances des AMP.

1.8 Problématique et enjeux de la thèse

La vulnérabilité des écosystèmes coralliens aux changements globaux, malgré leur productivité et la biodiversité qu'ils abritent, oblige à une évaluation poussée des impacts des activités humaines sur leur le fonctionnement ainsi que des effets potentiels des moyens de gestion. Ce sont les motivations premières de ce travail avec trois axes d'innovation qui ont débouché sur un double enjeu méthodologique.

Utiliser un cadre d'étude multifacette de la biodiversité

Les études qui se sont intéressées aux effets de l'homme sur les écosystèmes coralliens se sont très souvent concentrées sur la richesse taxonomique, la biomasse des communautés ou la structure des guildes trophiques. Dans la continuité des précédents travaux et en s'inspirant des études les plus récentes en écologie terrestre, un cadre multifacette de la biodiversité sera proposé dans la thèse en considérant, dès que possible, l'ensemble des facettes de la biodiversité ainsi que la biomasse. Cette approche multifacette permettra de mieux comprendre l'effet des activités humaines (exploitation ou conservation) sur les métriques fonctionnelles et évolutives intégratrices fortement associées au fonctionnement des écosystèmes.

Trouver des sites références

L'évaluation 'classique' des impacts humains et des moyens de gestion mis en œuvre a souvent été limitée à un gradient anthropique restreint, allant de peu à fortement anthropisé. Les aires marines protégées sont considérées comme la limite basse du gradient car les activités humaines y sont restreintes. Ces AMP sont par conséquent abusivement considérées comme des références de l'état de santé des écosystèmes

coralliens. Des études récentes ont cassé cette « image » en montrant que des sites très isolés des activités humaines peuvent constituer de nouveaux état de référence, parfois éloignés de ceux des AMP, pour la biodiversité des écosystèmes coralliens. Dans la continuité de ces travaux, cette thèse s'attachera à potentiellement élargir la liste de sites marginalement influencés par les activités directes de l'homme en allant explorer des sites à plus de 20h de navigation des plus grandes villes en Nouvelle-Calédonie, en Polynésie-Française et dans l'archipel des Tonga dans l'océan Pacifique. L'hypothèse selon laquelle les AMP sont des références pour l'état de santé de l'écosystème sera testée au regard de ces sites pour de nombreuses facettes de la biodiversité.

Démêler les facteurs anthropiques des facteurs naturels influençant la biodiversité

Les effets anthropiques sont souvent liés aux facteurs environnementaux naturels ce qui rend l'estimation de l'intensité de leurs impacts très délicate. Ici nous chercherons à isoler l'effet 'pur' de l'humain. Cette démarche nous permettra d'assurer que les patrons de diversité observés ne sont pas dus à des différences d'habitat ou de biogéographie intrinsèques aux sites étudiées, mais bien aux activités humaines. L'utilisation de méthodes statistiques permettant de prendre en compte la non-linéarité des systèmes écologiques étudiés sera un atout pour mettre en lumière des effets de seuils potentiels dans la relation entre influence humaine et biodiversité.

Les enjeux de cette thèse sont donc doubles :

1) Trouver des sites éloignés isolés géographiquement, qui n'ont pas été influencés par les activités humaines, et en déterminer les caractéristiques, notamment fonctionnelles. Pour cela, J'ai participé à un travail de terrain intensif, financé par la Fondation TOTAL (projet PRISTINE), dans les zones parmi les plus isolées, sauvages et inhospitalières de l'océan Pacifique pour aller y chercher des données uniques qui serviront à nos études comparatives mais aussi surement aux générations futures comme témoins.
2) Démêler les facteurs environnementaux naturels des facteurs anthropiques le long d'un gradient complet d'anthropisation, d'habitat, et de biogéographie. Pour cela, j'ai bénéficié de la mise en place, via quelques unités de recherche historiques sur les récifs (UR IRD CoReus) et de programmes internationaux (projet GASPAR financé par le CESAB de la FRB Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité), de bases de données exceptionnelles intégrant à l'échelle biogéographique des gradients

forts en termes d'humain, d'habitat et d'environnement. La combinaison de ces trois gradients et le nombre d'échantillons (> 1500) était indispensable pour extraire, avec une forte confiance, des patrons explicatifs de la biodiversité et déceler des effets potentiellement confondants.

1.9 Objectifs de la thèse

Cette thèse s'articule donc autour de trois objectifs principaux (Figure 1-17):

1. **Evaluer l'effet des activités humaines sur les différentes facettes de la biodiversité des poissons dans les écosystèmes coralliens, indépendamment des effets environnementaux naturels tels que les facteurs biogéographiques et l'habitat local.**

   Deux questions sont posées dans cet objectif :
   - Quels sont les facteurs influençant la richesse spécifique des poissons coralliens à très grande échelle géographique ? (M4, *publié dans Ecography*)
   - Quelle est l'influence des activités humaines sur les différentes facettes de la biodiversité des poissons coralliens, indépendamment des effets environnementaux naturels ? (M1, *publié dans Current Biology*)

2. **Déterminer si les AMP et zones gérées traditionnellement peuvent être considérées comme des sites références pour l'état écologique des écosystèmes coralliens en comparaison des sites très isolés de l'homme.**

   Deux questions sont posées dans cet objectif :
   - La biodiversité et de biomasse des communautés de poissons coralliens saturent-elles avec l'isolement de l'homme ? En d'autres termes peut-on encore espérer trouver des sites de référence 'modernes' (M2, *soumis*)
   - Quel est le niveau de biodiversité et de biomasse dans les AMP et zones gérées traditionnellement en comparaison aux zones isolées ? Quelles sont les effets de la taille et de l'âge des AMP sur les niveaux de biodiversité et de biomasse qu'elles abritent ? (M2)

3. **Déterminer si la structure fonctionnelle des zones isolées est homogène le long du gradient de richesse spécifique de l'Indo-Pacifique et évaluer la vulnérabilité de ces structures fonctionnelles face aux changements globaux.**

Deux questions sont posées dans cet objectif :

- La structure fonctionnelle des communautés de poissons coralliens dans les sites éloignés et protégés des activités humaines est-elle homogène dans l'Indo-Pacifique ? Existe-t-il un état de référence fonctionnel type transposable géographiquement quelle que soit la composition en espèces ? (*M3, en cours*)
- Ces communautés de poissons coralliens dans ces sites « naturellement » protégés restent-elle malgré tout fonctionnellement vulnérables par manque de redondances sur certaines entités fonctionnelles ? Existe-il une vulnérabilité intrinsèque à la pêche des communautés de poissons coralliens ? (M3)
-

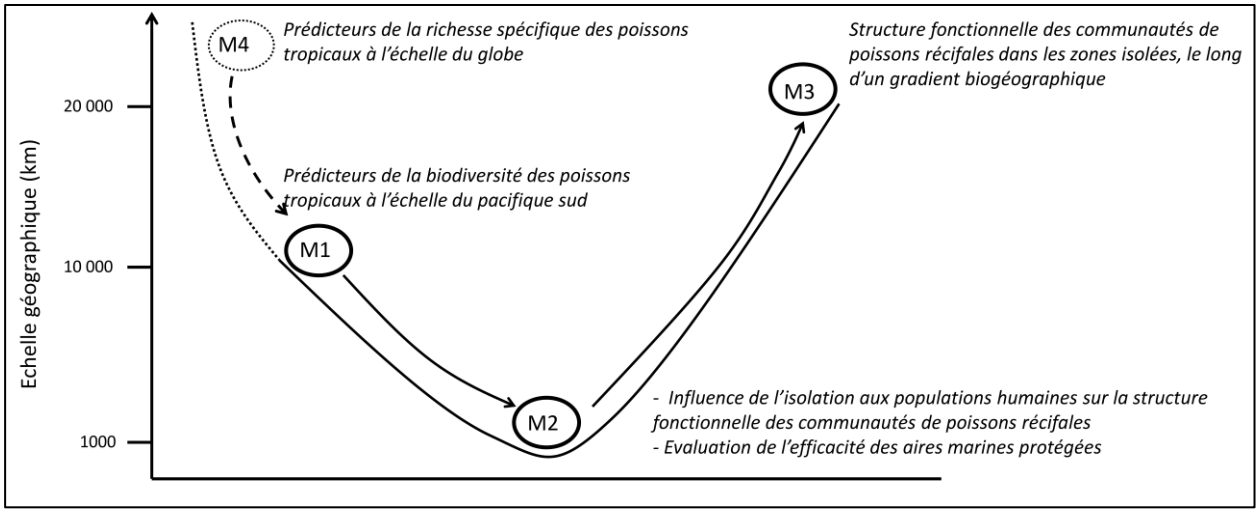


Figure 1-17: Objectifs de la thèse

Cette thèse se structure en 4 chapitres :

- **Chapitre 1 : Introduction générale**

Une introduction générale rappelant le contexte de l'étude, les problématiques, enjeux et objectifs de cette thèse

- **Chapitre 2 : Matériel et Méthodes**

Cette partie reprend les méthodologies employées pour la récolte et l'analyse des données et détaille les bases de données utilisées dans chacun des manuscrits.

- **Chapitre 3 : Synthèse**

Cette partie se compose de quatre sous-parties correspondant aux trois questions principales posées ci-dessus et résume les manuscrits M1, M2, M3 et M4.

Il s'agit d'un long résumé reprenant les messages principaux des quatre manuscrits en faisant abstraction des méthodes qui ont été décrites dans le chapitre Matériel et Méthodes, et qui sont détaillés dans chacun des manuscrits et de leurs annexes après ce chapitre.

- **Chapitre 4 : Conclusion générale, limites et perspectives**
- **Manuscrits**

Cette section regroupe les 4 manuscrits avec leurs annexes.

2 Matériels et Méthodes

2.1 Synopsis des bases de données

Afin de mieux comprendre les facteurs anthropiques et environnementaux qui influencent la biodiversité (taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle) des communautés de poissons coralliens, plusieurs bases de données, issues de transects effectués en plongée ont été utilisées, ainsi qu'un ensemble de données de substrat, d'habitat, de géographie et d'influence humaine.

Au total, 16 bases de données ont été utilisées dans ce travail (Tableau 1, Figure 2-1, Encadré 1). Celles-ci consistent en 6 bases de données de transects en plongée («*Pacifique*», «*Historique Nouvelle-Calédonie*», «*AMP/Patrimoine Mondiale de l'Unesco Nouvelle-Calédonie*», « *Patrimoine Mondiale de l'Unesco Nouvelle-Calédonie – Entrecastaux*», «*Pristine*», «*Chagos*») , regroupant des informations sur les communautés de poissons ainsi que sur le substrat (« **Habitat/Substrat** »), 2 bases de données rassemblant les variables liées à la « **Biogéographie** », notamment des indicateurs de connectivité, et 3 bases de données recensant les variables proximales et distales en relation avec l'« **Humain** » .

Une base de traits d'histoire de vie (traits fonctionnels) de poissons récifaux (6325 espèces) a également permis la construction d'indices de diversité fonctionnelle et 2 arbres phylogénétiques la construction d'indices de diversité phylogénétique.

Enfin, une base de données de sensibilité à la pêche des espèces de poissons récifaux (Cheung et al., 2005) a permis la construction d'un indice de vulnérabilité à la pêche.

Les détails des AMPs échantillonnées sont dans le Tableau 2.

Tableau 1: Synopsis des 16 bases de données utilisées dans cette thèse.
Description générale des différentes bases de données utilisées pendant la thèse ainsi que les identifiants des manuscrits dans lesquels elles sont utilisées.
En rose sont signalées les bases de données pour lesquelles j'ai participé ou que j'ai totalement mises en place (« Population Nouvelle-Calédonie » et « Distance et Temps de trajet au marché en Nouvelle-Calédonie »).

Communautés de poissons – Habitat/Substrat										
Base de données	***Propriétaire***	***Gestionnaire***	***Pays***	***Période d'échantillonnage***	***# Transects***	***# Familles***	***# Espèces***	***Méthode Transect***	***Méthode Substrat***	***Manuscrits***
Pacifique	Secrétariat Général de la Communauté du Pacifique (CPS)	Laurent Vigliola	17 pays et territoires du Pacifique sud-ouest	2002 - 2009	1533	37	396	Distance Sampling (D-UVC)	Medium Scale Approach (MSA ; Clua *et al.*, 2009)	M1
Historique Nouvelle-Calédonie	IRD	Michel Kulbicki	Nouvelle-Calédonie	1986 - 2004	3017	77	880	D-UVC	Précurseur MSA	M2
AMP/ Patrimoine Mondial de l'Unesco Nouvelle-Calédonie	UNC	Laurent Wantiez	Nouvelle-Calédonie	2006/2011	138	45	498	D-UVC	Line Intercept Transect (LIT) (English *et al.*, 1997)	M2
Patrimoine Mondial de l'Unesco Nouvelle-Calédonie ENTRECASTAUX	UNC	Laurent Wantiez	Nouvelle-Calédonie	Juin 2012	33	36	324	D-UVC	MSA	M2 M3
Pristine	UM2 IRD	David Mouillot Laurent Vigliola	Nouvelle-Calédonie, Polynésie-Française Tonga	Septembre/Octobre 2012 Juin/Juillet 2013 Novembre 2013	162	74	647	D-UVC	MSA	M2 M3
Chagos	James Cook University (JCU) Townsville, Australie	Nick Graham	Chagos	Février/Mars 2010	139	33	218	Strip transect	Point Intercept Transect (PIT) (English et al., 1997)	M3

Listes d'espèces - Checklist					
Bases de données	***Licence***	***Description***	***Etendue géographique***	***Sources***	***Manuscrits***
Aire de répartition mondiale des espèces	CESAB/FRB Consortium GASPAR (Michel Kulbicki)	163 listes d'espèces réparties dans les récifs coralliens dans le monde (6336 espèces)	Mondiale	500 références bibliographiques	M4
Traits fonctionnels					
Traits d'histoires de vie	CESAB/FRB Consortium GASPAR (Michel Kulbicki)	Base de traits d'histoire de vie (6325 espèces)	Mondiale	Consortium GASPAR	M1 M2 M3
Arbres Phylogénétiques					
Arbres phylogénétiques	JCU, Townsville, Australie (Peter Cowman & David Bellwood)	Arbres phylogénétiques des poissons perroquets (31 espèces) et poissons papillons (41 espèces)	Pacifique Sud-Ouest	Cowman *et al.*, 2009	M1
Sensitivité à la pêche					
Indice de sensibilité à la pêche	FishBase©	Indice de sensibilité à la pêche fondé sur les traits d'histoires de vie et les caractéristiques écologiques des poissons. (6146 espèces)	Mondiale	Cheung *et al* ., 2005 Fishbase©	M3

Biogéographie					
Bases de données	***Licence***	***Description***	***Etendue géographique***	***Sources***	***Manuscrits***
Global Distribution of Coral Reefs (2010)	Programme des Nations Unies pour l'environnement World Conservation Monitoring Centre	Distribution des récifs coralliens dans les régions tropicales et subtropicales	Mondiale	www.unep-wcmc.org	M1 M2 M4
Island Directory Tables	Programme des Nations Unies pour l'environnement Island Directory	Caractéristiques géographiques des îles des pays en voies de développement. Cette base de données indique entre autres la position, altitude, surface, distance à l'île, le groupe d'ile et le continent le plus proche, le type d'île (volcanique, continentale, atoll, etc.)	Mondiale	http://islands.unep.ch/	M1 M3
Humain					
Socio-Economy Pacific	CPS (gestionnaire : Laurent Vigliola)	Données socio-économiques pour chaque site, regroupant des informations sur la démographie, les sources de revenus des habitants, le nombre de pêcheur, les techniques de pêche, etc.	Pacifique sud-ouest	CPS	M1
Population Density Grid (2010)	Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC)	Raster de densité de population	Mondiale	http://sedac.ciesin.columbia.edu	M1
Population Nouvelle-Calédonie	ISEE	Reconstruction de la population de Nouvelle-Calédonie pour 4 recensements (1989, 1996, 2004, 2009) dans un fichier unique. A chaque zone habitée (tribus/villages/communes) est associée sa position GPS ainsi que sa population pour les 4 recensements. Cette base de données permet une géolocalisation précise des zones peuplées en Nouvelle-Calédonie.	Nouvelle-Calédonie	Données brutes provenant de l'Institut de la Statistique et des études économiques en Nouvelle-Calédonie www.isee.nc	M2
Distance et temps de trajet au marché en Nouvelle-Calédonie	UM2/IRD	Distance et Temps de trajet entre Nouméa, marché principal de Nouvelle-Calédonie et chacune des zones peuplées de Nouvelle-Calédonie (base de données « Population Nouvelle-Calédonie »). Les valeurs de distance et de temps de trajet ont été récupérées grâce à l'application Google APIs et les packages R CRAN XML et RCurl.	Nouvelle-Calédonie	Données brutes provenant de Google Earth.	M2

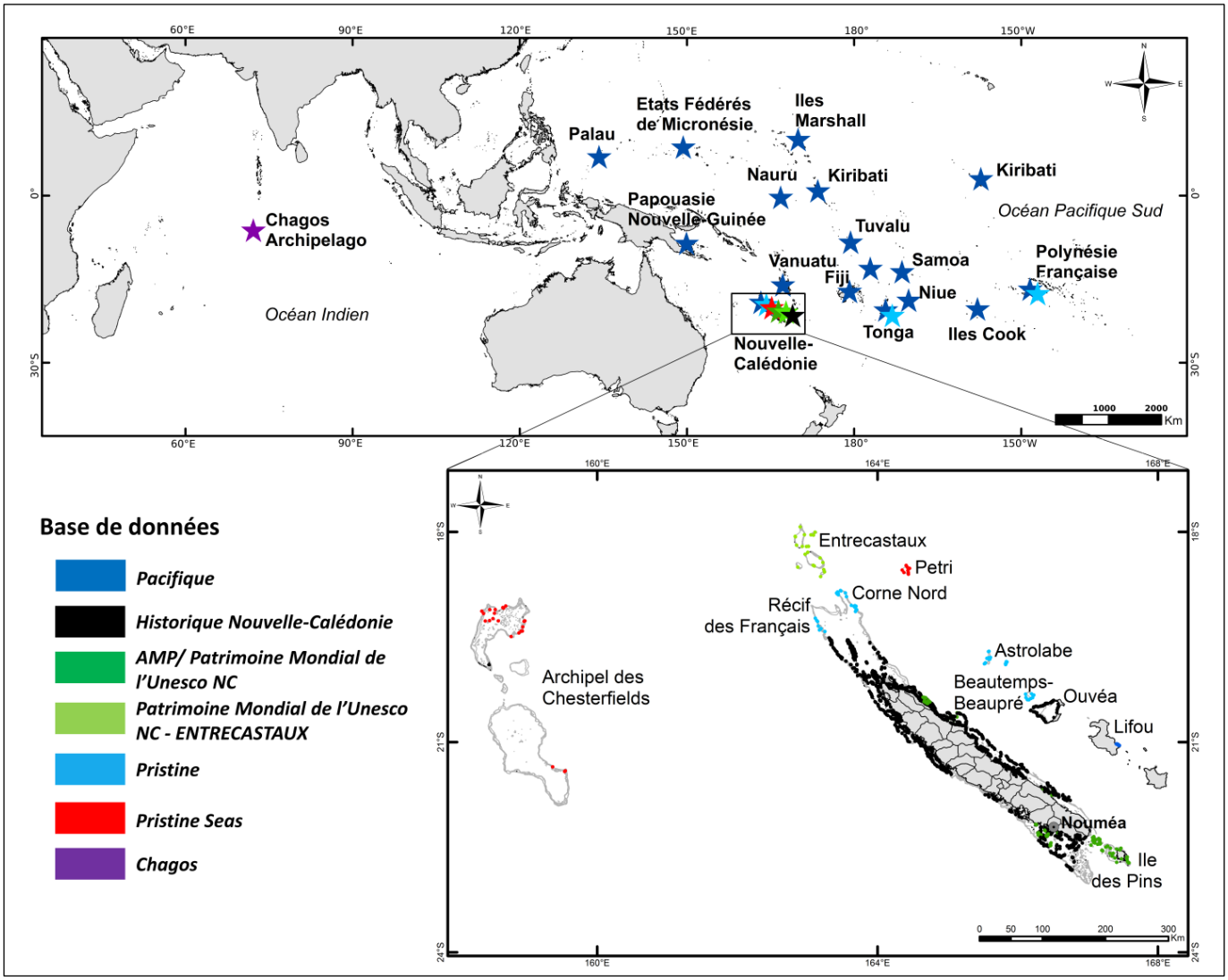


Figure 2-1: Localisation des lieux d'échantillonnage des 6 bases de données « Communautés de poissons » et « Habitat/Substrat ».

Tableau 2 : Caractéristiques des AMPs dans la thèse en Nouvelle-Calédonie

AMP		Catégorie	Surface (Ha)	Date	Âge à échantillonage	Année échantillonage
Yves Merle	Yves Merlet	Réserve Naturelle Intégrale	17500	1970	38	2008
Aboré	Aboré A	Réserve Naturelle	5000	1988	13	2001
	Aboré B	Réserve Naturelle	9800	1995	6	2001
Lagon Sud	Maître	Aires de Gestion Durable des ressources	628	1981	29	2010
	Amédée	Aires de Gestion Durable des ressources	154	1989	21	2010
	Signal	Réserve Naturelle	246	1989	21	2010
	Larégnère	Réserve Naturelle	665	1989	21	2010
	Bailly	Réserve Naturelle	216	1989	21	2010
	Canard	Aire de gestion Durable des ressources	191	1989	21	2010

Encadré 1: Détails des bases de données « Communautés de Poissons » et « Habitat/Substrat »

Cette thèse a nécessité l'utilisation de 6 bases de données de communauté de poissons et de la couverture benthique lors de transects en scaphandre autonome, sur une période allant de 1986 à 2013 dans le Pacifique et au Chagos (océan Indien) (Tableau 1).

- Base de données « ***Pacifique*** » (CPS) : les projets ProcFish et CoFish

Les projets PROCFish (Programme régional de développement des pêches océaniques et côtières) et CoFish (Programme régional de développement de la pêche côtière) ont été financé par l'Union Européenne et sont à l'initiative de la Section gestion de la pêche côtière du Secrétariat de la Communauté du Pacifique(CPS).
Ces deux projets avaient pour objectifs de fournir aux pouvoirs publics et aux responsables locaux des Etats et Territoires insulaires océaniens les informations de base nécessaires pour cerner et lever les principaux obstacles à une meilleure gestion et administration des ressources récifales, et mieux planifier le développement de la pêche côtière.
Les programmes PROCFish/C (composante côtière) et CoFish ont procédé à la réalisation, pour la toute première fois en Océanie, d'une évaluation exhaustive et comparative des ressources récifales de plusieurs pays (à la fois des ressources halieutiques et des aspects sociaux de leur exploitation), grâce à une méthode normalisée, appliquée à chaque site d'étude. Ces deux projets visaient à recueillir des données de référence sur l'état des ressources récifales dans 17 pays du pacifique insulaire de 2002 à 2009. Simultanément, des données sur les trois grandes composantes des systèmes de pêche ont été recueillies : les populations, le milieu et les ressources.
Laurent Vigliola était chargé de recherche dans le projet Procfish/C.

- Base de données « ***Historique Nouvelle-Calédonie*** »

Cette base de données provient de la compilation de données récoltées entre 1986 et 2004 en Nouvelle-Calédonie lors de projet menés par Michel Kulbicki (IRD).
Elle contient 3017 transects au total dans quasiment toute la Nouvelle-Calédonie et ses îles Loyautés dans des habitats coralliens et des herbiers.

- Base de données « ***AMP/ Patrimoine Mondiale de l'Unesco Nouvelle-Calédonie*** »

Cette base de données rassemble des données ayant été récoltées dans le Grand lagon Sud (l'Ile des Pins, la réserve Merlet et la Corne Sud) lors du bilan de santé réalisé dans le cadre du suivi du patrimoine Mondial de l'Unesco par Laurent Wantiez de l'Université de Nouvelle-Calédonie, ainsi que des données provenant de suivis de réserve marines sur la côte nord-ouest de Nouvelle-Calédonie.

- Base de données «***Patrimoine Mondiale de l'Unesco Nouvelle-Calédonie - ENTRECASTAUX*** »

Le Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie a engagé un état des lieux des atolls Entrecasteaux inscrits au Patrimoine Mondial de l'Humanité, dans le cadre du suivi de l'intégrité du bien demandé par l'UNESCO. Ce bilan de santé réalisé en 2012 fait suite au point zéro de 2006, base sur laquelle la valeur patrimoniale des atolls d'Entrecastaux a été reconnue par l'UNESCO et a été réalisé sous la direction de Laurent Wantiez de l'Université de Nouvelle-Calédonie.

- Base de données « ***Pristine*** »

Cette base de données a été récoltée pendant cette thèse, en 2012 et 2013 (130 transect). Le projet a été financé par la Fondation Totale et visait à échantillonner des récifs isolés des activités humaines dans le Pacifique sud-ouest, plus particulièrement en Nouvelle-Calédonie, au Tonga et en Polynésie française afin de redéfinir des états de références de l'écosystème corallien.
Dans le cadre du projet « Pristine Seas » de National Geography coordonné par Enric Sala qui a pour objectif l'exploration de sites isolés des activités humaines dans le monde, les récifs des Chesterfields, de Petri et de l'Astrolabe en Nouvelle-Calédonie ont été échantillonnés en 2013, avec la collaboration de Laurent Vigliola (IRD) et du Waitt Institut.

- Base de données « ***Chagos***»

Cette base de données a été récoltée en Février et Mars 2010 par Nick Graham et Morgan Pratchett (James Cook University, Townsville, Australia) dans 18 récifs de l'archipel des Chagos (Territoire Britannique de l'Océan Indien).

Ce projet de thèse a donc engendré des collaborations avec des chercheurs affiliés à des laboratoires français (Institut pour la Recherche et le Développement (IRD) de Banyuls, de Nouvelle-Calédonie, Université de Nouvelle-Calédonie), australien (ARC Centre for Coral Reef Studies – Townsville) et hawaiien (Université d'Hawaii) ainsi qu'avec le Secrétariat du Pacifique (CPS) en Nouvelle-Calédonie.

2.2 Echantillonnage des données « Communautés de poissons »

2.2.1 Comptage des poissons par transects

Sur près 3700 transects utilisés dans la thèse, 98% sont des communautés de poissons recensées grâce à la méthode du distance sampling (Buckland, 2001; Labrosse, P., Kulbicki, M. and Ferraris, 2002).

Deux listes d'espèces ont été utilisées suivant si les espèces étaient pêchées ou non. La liste d'espèces « **Commerciale** » regroupe les espèces connues pour être pêchées régulièrement et pour être prises dans les filets en prises accessoires.

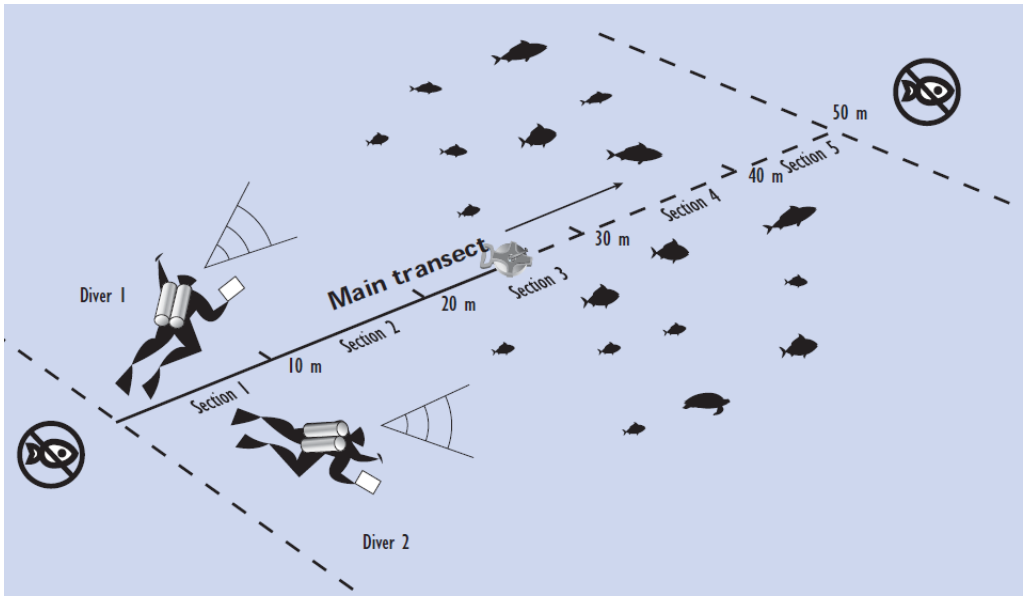
La liste d'espèces « **Non-Commerciale** » regroupe les espèces de petites tailles non ciblées par la pêche. La liste d'espèce « **Totale** » est constituée de l'union des listes d'espèces « **Commerciale** » et « **Non-commerciale** ».

La liste d'espèces « **Totale** » regroupe 51 familles et 162 genres (**Non-commerciale** : 47 genres appartenant à 12 familles ; **Commerciale** : 115 genres appartenant à 43 familles). Suivant les objectifs des projets, la liste d'espèces « **Commerciale** » ou « **Totale** » a été utilisée Annexe 1.

Le principe du distance sampling consiste à recenser tous les individus ou groupes d'individus vus le long du transect, sans limite de largeur de transect (Figure 2-2a&b).

Un transect mesure 50 mètres de long et est divisé en secteur tous les 10 mètres (numérotés de 0 à 4). Deux plongeurs se placent de part et d'autres du transect, un plongeur comptant les espèces de la liste « **Commerciale** » et le second plongeur comptant les espèces de la liste « **Non-commerciale** »

a)

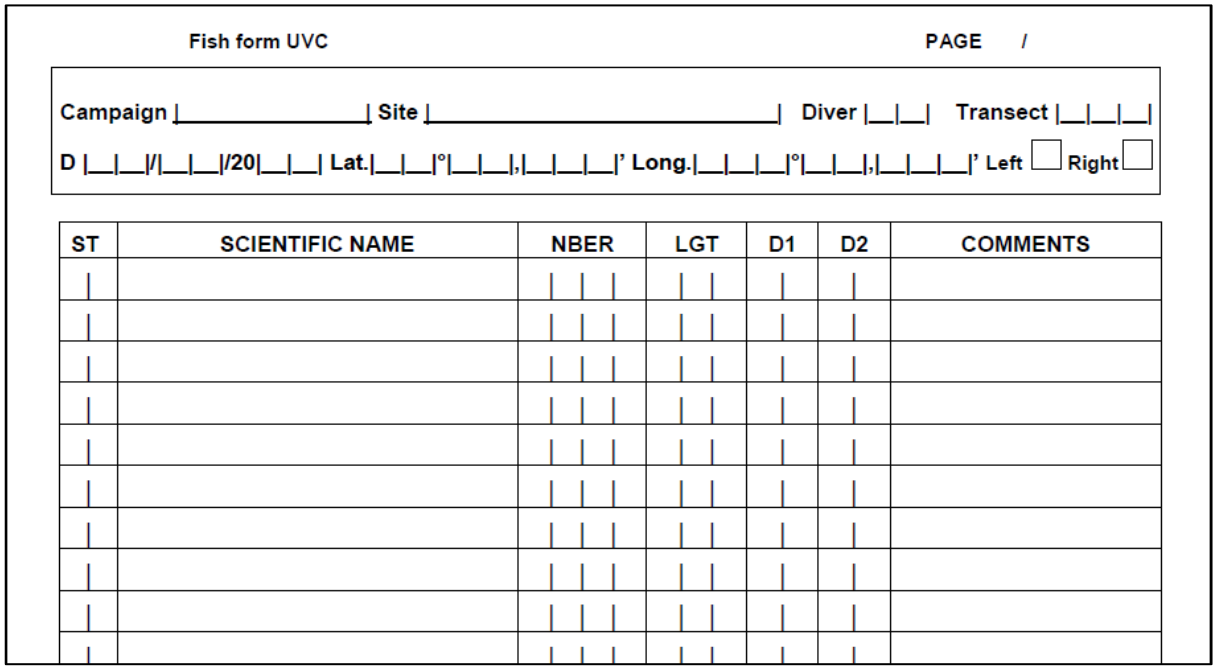


b)

Figure 2-2 : Méthode du « distance sampling »
a) Schéma d'un transect avec la méthode du distance sampling (Labrosse, P., Kulbicki, M. and Ferraris, 2002), b) Plongeurs pendant un transect (JM Boré ©)

Pour un individu recensé, l'espèce, la taille (cm), la distance perpendiculaire au transect (D1) (m) ainsi que le secteur dans lequel il a été vu sont notés sur une feuille de comptage (Figure 2-2). Pour un groupe d'individus, les distances minimale (D1) et maximale (D2) auxquelles sont observées le groupe sont notées, ainsi que l'espèce, le secteur et la structure de taille. Les groupes d'individus sont divisés en sous-groupes de taille afin de prendre en compte les différences de taille dans l'estimation des biomasses par espèce entre autre.

Chaque ligne des bases de données transect correspond à l' « enregistrement » d'un individu, d'un groupe ou d'un sous- groupe d'individus d'une même espèce.
Sur cette même feuille de comptage, le nom de la campagne d'échantillonnage, le site ou île, les coordonnées GPS, la date et l'heure du transect sont notés, ainsi que l'identité du plongeur (Figure 2-3).


Fish form UVC PAGE /

Campaign |_____| Site |_____| Diver |__|__| Transect |__|__|__|

D |__|__|/|__|__|/20|__|__| Lat.|__|__|°|__|__|,|__|__|__|' Long.|__|__|__|°|__|__|,|__|__|__|' Left ☐ Right ☐

ST	SCIENTIFIC NAME	NBER	LGT	D1	D2	COMMENTS
|		| | |	| |	|	|	
|		| | |	| |	|	|	
|		| | |	| |	|	|	
|		| | |	| |	|	|	
|		| | |	| |	|	|	
|		| | |	| |	|	|	
|		| | |	| |	|	|	
|		| | |	| |	|	|	
|		| | |	| |	|	|	
|		| | |	| |	|	|	

Figure 2-3: Extrait de la feuille de comptage utilisée lors des transects en distance sampling.

Pour les 2% de transects restants qui proviennent des données de Chagos dans l'océan indien, la méthode du « strip transect » a été utilisée. Le transect est long de 50m et large de 5m (2.5m de part et d'autre). De la même manière que pour le distance sampling, les individus sont recensés au niveau de l'espèce, et la taille est évaluée (cm).
Une liste d'espèces « **Totale** » réduite a été utilisée à Chagos, 5 familles n'ayant pas été prises en compte lors des comptages (Gobiidae, Blennidae, Myliobatidae, Belonidae, Aulostomidae).

2.2.2 Recensement de l'habitat benthique

Quatre méthodes de recensement de l'Habitat/Substrat ont été utilisées pour les 6 bases de données « ***Communautés de poissons*** » :

- ***Pacifique, Patrimoine Mondial NC ENTRECASTAUX, Pristine***: Medium Scale Approach (MSA, (Clua et al., 2006)).
- ***AMP/Patrimoine Mondial NC*** : Line Intercept Transect (LIT) (English et al., 1997)
- ***Historique Nouvelle-Calédonie*** : version antérieure du MSA (Kulbicki et al., 1996)
- ***Chagos*** : Point Intercept Transect (PIT) (English et al., 1997). Les données de substrat de cette base de données n'ont pas été utilisées pour la thèse.

2.2.2.1 *Medium Scale Approach (MSA)*

La méthode du MSA consiste à noter la profondeur, la complexité de l'habitat, et le pourcentage de recouvrement de 23 paramètres du substrat divisés en cinq catégories dans des quadrats de 5m par 5m de chaque côté le long des transects de 50 mètres, pour un total de 20 quadrats par transect (Figure 2-4).

Les cinq catégories sont :

1. *La couverture benthique générale* : pourcentage de corail vivant et mort, sable, graviers, rochers, invertébrés
2. *Les formes de corail* : encroûtant, massif, branchu, digité, foliaire, tabulaire
3. *Les invertébrés* : corail mou ou éponge
4. *Les algues* : encroûtantes, macroalgues
5. *Micro-algues, turf*

Les caractéristiques de l'habitat pour chaque transect sont ensuite calculées en moyennant les valeurs des 20 quadrats.

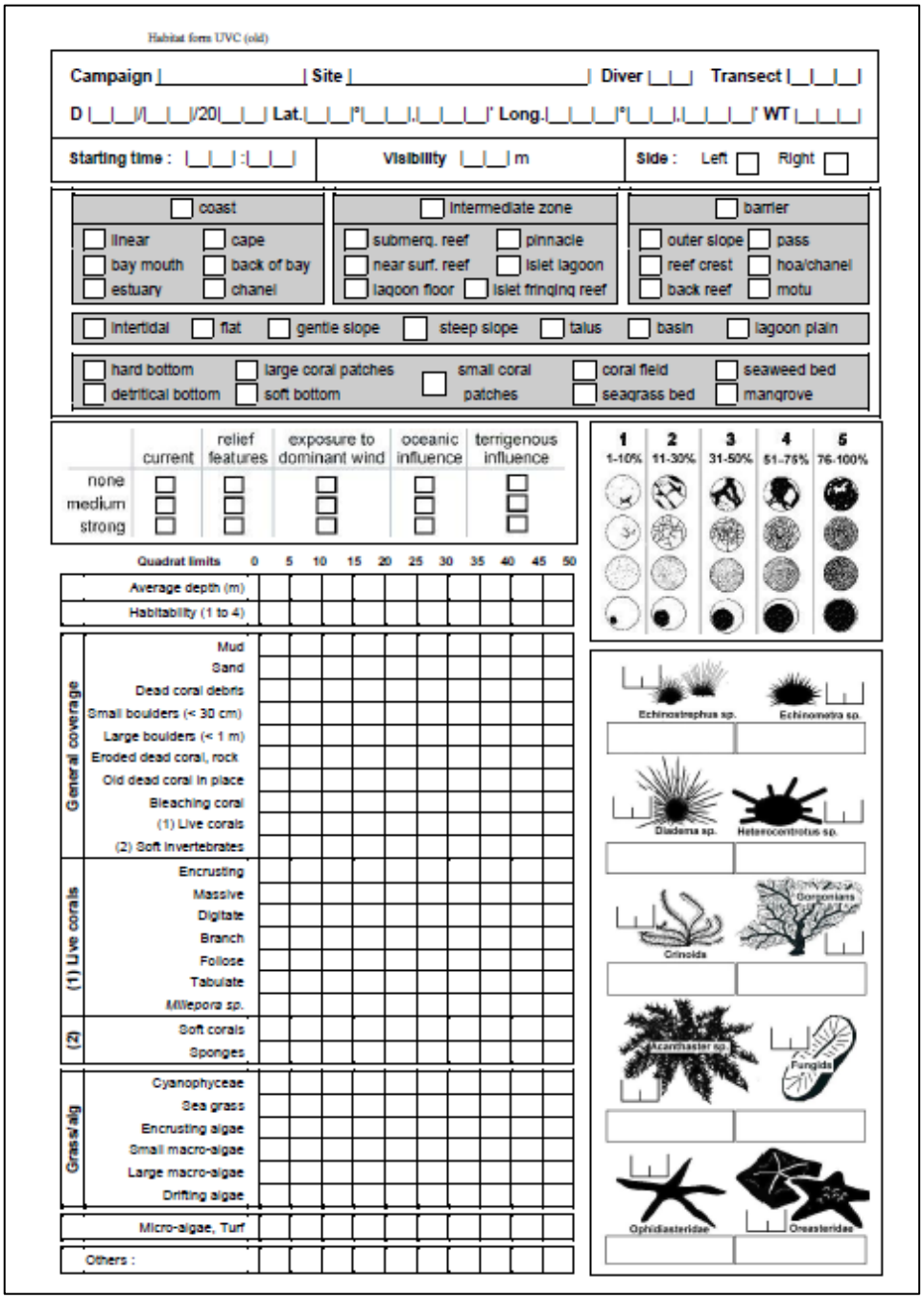


Figure 2-4: Fiche « Habitat » MSA (Clua et al., 2006)

Le biotope échantillonné est décrit (récif frangeant, barrière externe, platier ou pente, etc.) ainsi que les caractéristiques du milieu comme le relief ou le courant.

Quatre biotopes ont été échantillonnés : 1) le récif frangeant, 2) récif intermédiaire, 3) l'arrière-récif et 4) la pente externe. Dans la mesure du possible, la pente et le platier était échantillonnés.

2.2.2.2 *Line Intercept Transect (LIT)*

La méthode du LIT consiste à enregistrer la longueur (au centimètre près) de chaque catégorie de substrat (Tableau 3) qui rencontre la ligne de transect.
Cette méthode a été utilisée dans la base de donnée ***« AMP/Patrimoine Mondial NC »***.

Tableau 3 : Catégories de substrat retenues pour l'échantillonnage (Wantiez, 2008)

Catégories		Description
Corail mort (DC)		Couleur blanche
Corail mort avec algues (DCA)		Corail mort recouvert d'algues
Acropora	Branchu (ACB)	Au moins 2 niveaux de branches
	Encroûtant (ACE)	
	Submassif (ACS)	
	Digité (ACD)	Branche en forme de doigts
	Tabulaire (ACT)	Branches aplaties horizontalement
Non-*Acropora*	Branchu (CB)	Au moins 2 niveaux de branches
	Encroûtant (CE)	
	Foliaire (CF)	Corail en forme de feuille
	Massif (CM)	
	Submassif (CS)	
	Fungia (CMR)	Corail solitaire
	Millepora (CME)	Corail de feu
Corail mou (SC)		
Eponges (SP)		
Zoanthaires (ZO)		
Autres (OT)		Ascidies, Anémones, Gorgones, Bénitiers.
Algues	Assemblages (AA)	
	Calcaire (CA)	
	Halimeda (HA)	
	Macroalgue (MA)	
	Filamenteuse	
Abiotique	Sable (S)	Particules < 2 cm
	Débris (R)	Particules > 2 cm
	Vase (SI)	
	Eau (W)	Crevasse de plus de 50 cm
	Roche (RCK)	

Pour chaque catégorie de substrat, le pourcentage de couverture est calculé de la manière suivante (exemple pour le corail vivant) :

$$\%\ \boldsymbol{corail\ vivant} = \frac{\textbf{longeur cumulée de corail vivant}}{\textbf{longeur totale du transect}} \times \mathbf{100} \qquad \textbf{Eq.1}$$

2.2.2.3 *Substrat – base de données Historique Nouvelle-Calédonie (Kulbicki et al., 1996)*

Pendant chaque transect, les caractéristiques du milieu étaient enregistrées. Par section de 10m et sur une largeur de 5m (secteur de 0 à 4), un des deux plongeurs estimait le pourcentage relatif pour :

- Les différentes composantes du substrat :

Vase, Sable fin, sable grossier, débris, blocs, roche, pâté corallien (Figure 2-5)

- Les organismes vivants :

  Algues filamenteuses, algues brunes, coraux (Figure 2-5)

Les caractéristiques du substrat sont ensuite moyennées pour les 5 quadrats.

N° de station : -------- Lieu dit: ---------- Visibilité (en m) : ----------
Latitude : ---------- Longitude (deg/min/sec) : ----------
Date : ---------- Courant (nul : 0, faible : 1, fort : 2) : ----------
Récif frangeant : - Récif barrière : -- Herbier : --
Récif intermédiaire: ---
Autres (préciser) : --- Sous le vent : -- Au vent: ---
Description du site (15-20 mots) :

Secteur	Prof. (min., max.)	Substrat (100%/secteur)	%	Organismes recouvrants	%
0	.....	vase	...	algues filament./cyano.	...
		sable fin	...	algues vertes	...
	.....	sable grossier	...	algues brunes	...
		graviers 2 mm - 1 cm ..	...	alcyonnaires	...
		débris 1 - 5 cm	...	coraux	...
		petits blocs 5 - 30 cm..	...		
		gros blocs 30 - 100 cm	...		
		roche	...		
		dalle	...		
		pâté corallien	...		
1	.....	vase	...	algues filament./cyano.	...
		sable fin	...	algues vertes	...
	.....	sable grossier	...	algues brunes	...
		graviers 2 mm - 1 cm ..	...	alcyonnaires	...
		débris 1 - 5 cm	...	coraux	...
		petits blocs 5 - 30 cm..	...		
		gros blocs 30 - 100 cm	...		
		roche	...		
		dalle	...		
		pâté corallien	...		
2	.....	vase	...	algues filament./cyano.	...
		sable fin	...	algues vertes	...
	.....	sable grossier	...	algues brunes	...
		graviers 2 mm - 1 cm ..	...	alcyonnaires	...
		débris 1 - 5 cm	...	coraux	...
		petits blocs 5 - 30 cm..	...		
		gros blocs 30 - 100 cm	...		
		roche	...		
		dalle	...		
		pâté corallien	...		
3	.....	vase	...	algues filament./cyano.	...
		sable fin	...	algues vertes	...
	.....	sable grossier	...	algues brunes	...
		graviers 2 mm - 1 cm ..	...	alcyonnaires	...
		débris 1 - 5 cm	...	coraux	...
		petits blocs 5 - 30 cm..	...		
		gros blocs 30 - 100 cm	...		
		roche	...		
		dalle	...		
		pâté corallien	...		
4	.....	vase	...	algues filament./cyano.	...
		sable fin	...	algues vertes	...
	.....	sable grossier	...	algues brunes	...
		graviers 2 mm - 1 cm ..	...	alcyonnaires	...
		débris 1 - 5 cm	...	coraux	...
		petits blocs 5 - 30 cm..	...		
		gros blocs 30 - 100 cm	...		
		roche	...		
		dalle	...		
		pâté corallien	...		

Figure 2-5 : Fiche de recensement du Substrat (Kulbicki et al., 1996).

2.3 Les données « *Pristine* » échantillonnées pendant la thèse

2.3.1 Missions en mer du projet « Pristine »

Préparation des missions

Entraînements comptages de poissons. Du mois d'Août à mi-Septembre 2012, j'ai effectué 22 plongées d'entraînement de 1h à 3h chacune dans les réserves du lagon sud de Nouvelle-Calédonie afin d'assimiler la liste d'espèces « **Commerciale** » et d'apprendre la technique de comptages en distance sampling accompagnée de plongeurs du Service d'Exécution des Opérations Hyperbares (SEOH) et d'un assistant ingénieur de l'équipe COREUS à l'IRD.

Logistique. Parallèlement, j'ai également participé à la préparation logistique des missions de terrain à Montpellier et Nouméa (demandes de devis pour le matériel, billets d'avions pour les missionnaires, plans d'échantillonnage, préparation du matériel avant embarquement ; 25 jours).

Déroulement des missions

Les missions en mer du projet « ***Pristine*** » ont été au nombre de quatre, de 12 à 15 jours chacune, pour un total de 53 jours en Nouvelle-Calédonie (53 transects), au Tonga (38 transects) et en Polynésie-Française (52 Transects) (Figure 2-6). Celles-ci ont été complétées par une mission en Novembre 2013 (sites de Chesterfield et Pétri) à laquelle je n'ai pas pu participer.

En Nouvelle-Calédonie (septembre/octobre 2012), la première mission avait pour objectif d'échantillonner les récifs isolés au nord des Iles Loyautés, l'atoll de Beautemps-Beaupré et les récifs de l'Astrolabe (atolls coulés) à 20h de navigation de Nouméa (Figure 2-1 pour la carte générale et Figure 2-6 pour la carte des détails mission). La deuxième mission avait pour objectif d'échantillonner l'extrême nord du lagon de Nouvelle-Calédonie, les récifs de la Corne Nord et le récif des Français, à 30h de bateau de Nouméa (Figure 2-6). La troisième mission pristine en Nouvelle-Calédonie a eu lieu en novembre 2013 afin d'explorer les récifs des Chesterfields, à 45 heures de navigation à l'ouest de la grande terre, et l'atoll de Pétri, à 35 heure de bateau au Nord Est de la Grande Terre.

En Polynésie française, les récifs du groupe des Actéons regroupant des atolls fermés au nord de l'île des Gambier ainsi que plusieurs atolls du sud des Tuamotus (plus de 2 jours de bateaux de la capitale Papeete) ont été échantillonnés en juillet 2013 (Figure 2-6).

Aux iles Tonga, les récifs des Minerve (atolls) et l'île d'Ata (île haute), à 40h au sud de Tongatapu, île capitale de l'archipel des Tonga, ont été échantillonnés en juillet 2013 (Figure 2-6).

Trois transects étaient effectués chaque jour (deux le matin, un l'après-midi), chaque plongée durant de 1h15 à 2h.

Pendant les deux missions en Nouvelle-Calédonie (Astrolabe/Beautemps Beaupré, Lagon Nord,Figure 2-6), un seul binôme de plongeurs recensait les communautés de poissons. J'ai effectué 53 transects pendant lesquels je comptais les espèces de la liste « Commerciale » et je recensais l'Habitat/Substrat (16/53 transects) pendant que le deuxième plongeur recensait les espèces de la liste d'espèces « Non-commerciale ».

Lors de la mission en Polynésie Française et au Tonga, deux binômes de plongeurs recensaient les communautés de poissons ainsi que l'Habitat/Substrat. J'ai effectué 38/52 transects en Polynésie Française, et 14/38 transects au Tonga.

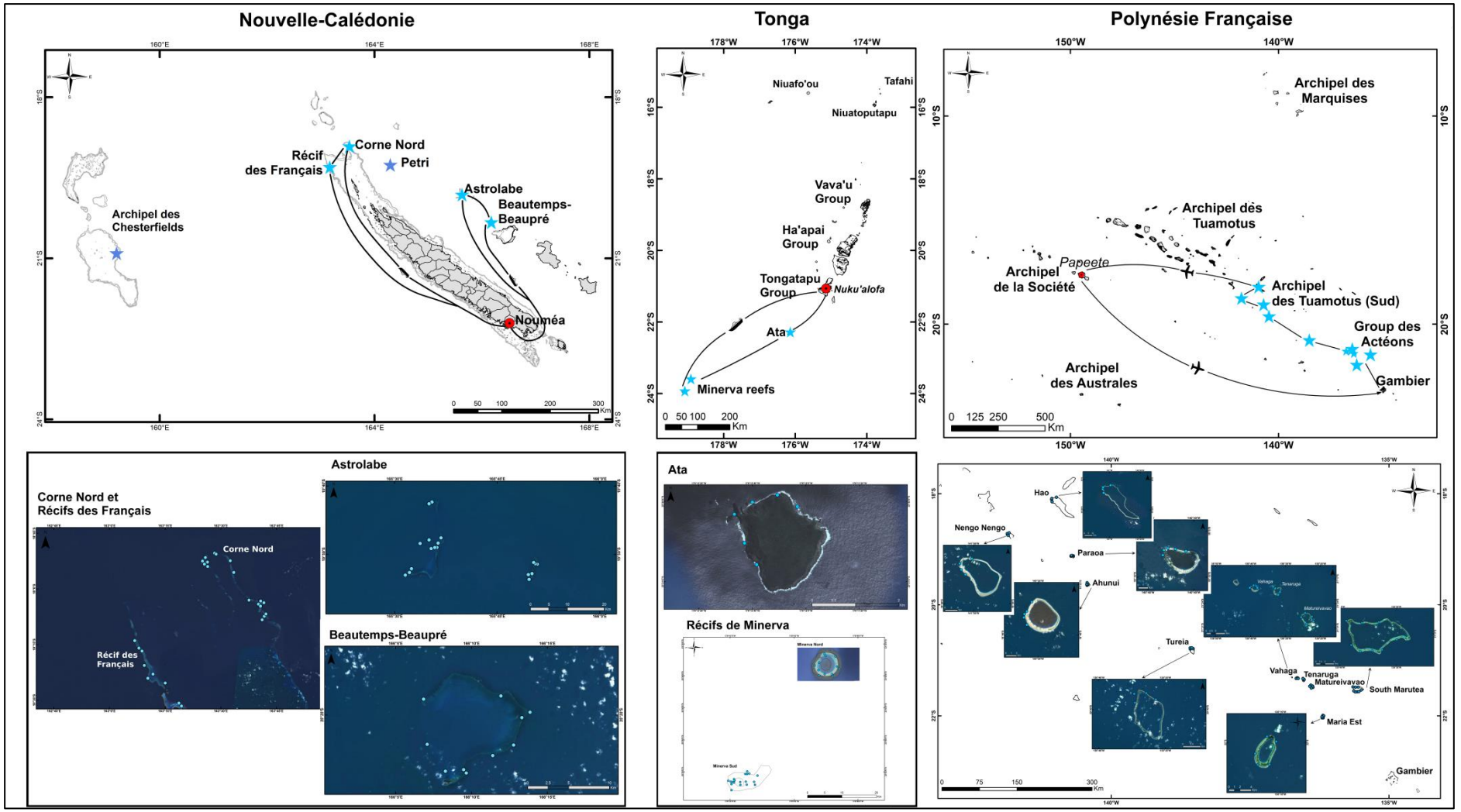
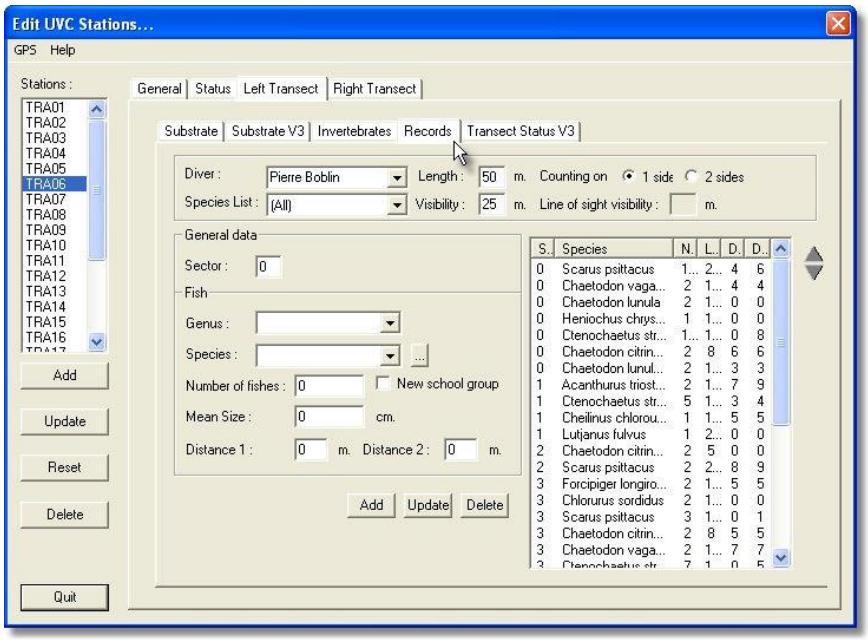


Figure 2-6 : Missions de terrain du projet « *Pristine* » en Nouvelle-Calédonie, au Tonga et en Polynésie Française

2.3.2 Saisie des données

La base de données RFID mise en place pour le projet Procfish de la CPS a été utilisée afin de saisir les données de comptages poissons ainsi que les données ***Habitat/Substrat*** pour ***Pristine*** (Figure 2-7).

a)



b)

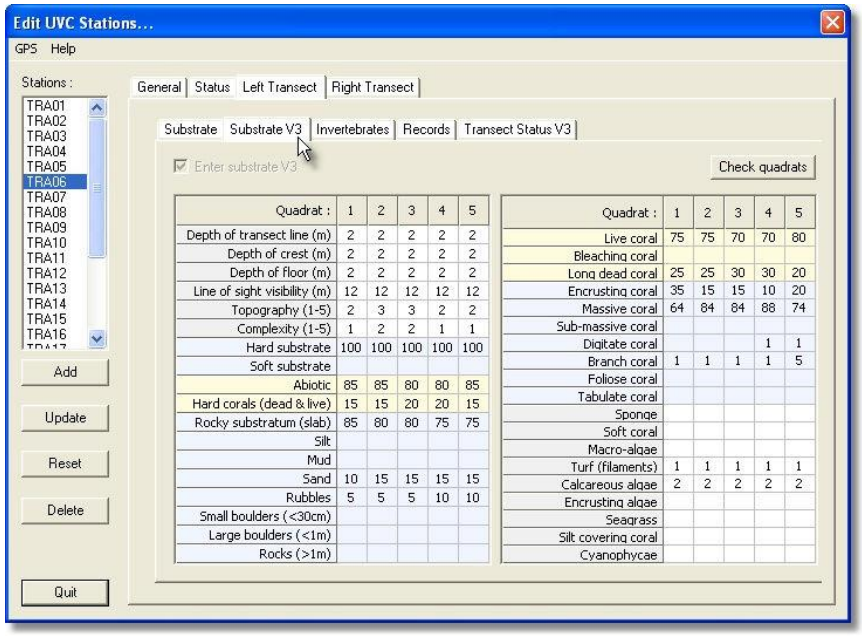


Figure 2-7 : Captures d'écran de l'interface de saisie de la base de données RFID a) pour les enregistrements d'individus, b) pour l'habitat.

J'ai saisi les données Habitat/Substrat des quatre missions ***Pristine*** ainsi que l'ensemble des comptages commerciaux des missions en Polynésie Française et au Tonga.
Environ 30 jours au total ont été nécessaires pour saisir les 130 transects dans la base de données (19 000 enregistrements + Habitat/Substrat). Suivant les transects, 1h30 à 2h étaient nécessaires pour saisir un transect ne contenant que des espèces de la liste « **Commerciale** » (~146 enregistrements/transect ou 4 feuilles A4 recto pleines) ainsi que l'Habitat/Substrat, soit en moyenne 4.5 transects par jour.

2.2. Bilan utilisation des bases de données « *Communautés de poissons* »

Le Tableau 4 dresse un bilan des bases de données utilisées pour chacun des manuscrits, ainsi que les listes d'espèces choisies.

Suivant les différents objectifs de la thèse, des sous bases de données ont été utilisées et l'utilisation de chaque base de données a demandé un travail de mise en forme, standardisation et homogénéisation des noms d'espèces.

En effet, les listes d'espèces pouvaient diverger et les bases de données ont dû être mises en adéquation pour une étude donnée. Plusieurs filtres ont dû être appliqués :

- Le biotope : seulement quatre biotopes ont été retenus (récif frangeant, intermédiaire, arrière-récif et pente externe)
- Les listes d'espèces : choisies suivant les objectifs de l'étude puis adaptées afin d'assurer un effort d'échantillonnage des espèces homogènes entre les bases de données. En effet, suivant les bases de données, toutes les espèces n'ont pas été échantillonnées avec le même effort.
- Les réplicats temporels n'ont pas été utilisés

Tableau 4: Bilan des sous-ensembles de bases de données « *Communautés de poissons* » utilisées pour chacun des manuscrits.

	Manuscrits	# Transect	Communautés de poissons						Listes d'espèces		Checklists	Commentaires
			Pacifique	*Historique NC*	*AMP/Patr.Mondial NC*	*Patr.Mondial NC ENTRECASTAUX*	*Pristine*	*Chagos*	*Totale*	*Commerciale*		
1er auteur	M1	1533	X						Scarinae, Chaetodontidae			Base de données « ***Pacifique*** » : Dans chaque pays, 4 à 6 sites (villages) étaient recensés le long d'un gradient d'influence anthropique (généralement 2 sites dans une île « Capitale » et 2 sites dans des sites éloignés de la capitale du pays). Dans chaque site, 6 transects étaient effectués dans chaque habitat (récif frangeant, intermédiaire, arrière-récif et pente externe), 3 sur le platier et 3 sur la pente.
	M2	1833		X	X	X	X			X		Base de données « ***Historique NC*** » : Pour la thèse, les réplicats temporels de cette base de données n'ont pas été utilisés. Les plus récents ont généralement été retenus. Seulement quatre habitats coralliens (récif frangeant, intermédiaire, arrière-récif et pente externe) ont été retenus (1567 transects).
	M3	147				X	X	X	X			Base de données « ***Chagos***» Cette base de données contient 139 transects recensés à 3m et 9m de profondeur sur les pentes externes de 18 récifs de l'archipel des Chagos. Seuls les transects effectués à 9 mètres ont été utilisés (79 transects)
Coauteur	M4								X		X	163 listes d'espèces (checklists) comprenant 6336 espèces après l'étude de 500 références bibliographiques

2.4 Indices de structure des communautés

2.4.1 Biomasses

Suivant les objectifs des études, la largeur du transect a été tronquée à 10 mètres (5 mètres de part et d'autres) ou 14 mètres (7m de part et d'autres).

Le poids de chaque individu a été calculé en utilisant la relation masse-longueur

$$W = aL^b \qquad \textbf{(Eq. 2)}$$

W est la masse en grammes (g) d'un individu, L sa longueur jusqu'à la fourche en centimètres (cm), a et b les paramètres masse/longueur (Kulbicki et al., 2011) et complété par FishBase (Froese & Pauly, 2014).
La masse de chaque individu ou groupe d'individus est ensuite sommée puis divisée par la surface du transect.
Les biomasses sont exprimées en g/m^2 tout le long de la thèse.

2.4.2 Arbres phylogénétiques

Des arbres phylogénétiques ont été utilisés pour les poissons perroquets et les poissons papillons. Ces arbres phylogénétiques nous ont été fournis par Peter Cowman et David Bellwood (Cowman & Bellwood, 2011).

2.4.3 Traits fonctionnels

Les traits fonctionnels utilisés dans cette thèse sont fondés sur la guilde trophique des espèces ainsi que sur leur comportement alimentaire. En tout 6 traits fonctionnels catégoriels ordonnés ont été retenus : 1) la taille maximale de l'espèce, 2) le régime alimentaire, 3) la mobilité, 4) la position sur le récif, 5) l'activité (diurne ou nocturne) et 6) le grégarisme.

La **taille** est un trait important dans la définition de la niche écologique des poissons et un indicateur du métabolisme des espèces (Munday & Jones, 1998) et de leur taux de croissance, les petites espèces grandissant plus rapidement que les grandes par exemple (Brown et al., 2004). La taille limite également les proies ingérées et détermine la susceptibilité à la prédation (Costa, 2009).

Le **régime alimentaire** détermine l'influence de l'espèce sur le fonctionnement de l'écosystème au travers des interactions trophiques et des flux de nutriments avec les autres composantes du réseau trophique (Vanni, 2002; Mumby, 2006; Burkepile et al., 2013). Le régime alimentaire est divisé en 7 classes : les herbivores-détritivores, les herbivores se nourrissant de macroalgues, les espèces se nourrissant d'invertébrés sessiles, les planctonivores, les espèces piscivores et les omnivores.

La **mobilité** détermine l'étendue spatiale sur laquelle les espèces contrôlent la ressource et transfèrent les nutriments (Meyer & Schultz, 1985; Nagelkerken et al., 2000), particulièrement entre les récifs, mais également l'énergie métabolique nécessaire, plus importante pour les espèces mobiles que pour les espèces sédentaires (Norman & Jones, 1984).

La **période du jour** à laquelle les espèces sont actives a des implications dans leur rôles trophiques dans le réseau trophique, à travers les ressources qu'elles peuvent cibler (Fox & Bellwood, 2011) et leur susceptibilité à la prédation (Helfman, 1993).

La **position dans la colonne d'eau** influence l'ensemble des proies disponibles (Bellwood et al., 2006b) et joue sur les flux de nutriments entre les strates verticales (Schaus & Vanni, 2000).

Le **grégarisme** est un indicateur du comportement de l'espèce et influence sa capacité à échapper à la prédation (Hoare et al., 2000; Geange et al., 2013; Stier et al., 2013) et à influencer les processus écologiques locaux ; les espèces en groupes ayant un fort impact sur le recyclage des nutriments et la diminution des ressources (Robertson et al., 1976; Foster, 1985).

L'ensemble de ces traits sont le fruit de plusieurs années d'observations dans l'Indo-Pacifique, complété par Fishbase© (Kulbicki et al., 2005, 2010, 2011; Chabanet et al., 2010; Froese & Pauly, 2014). Le consortium sur la relation diversité-abondance des poissons coralliens à l'échelle du globe (GASPAR) de 2011 à 2014 a permis d'améliorer et de compléter cette base de données des traits de vie en parallèle de cette thèse (Mouillot et al., 2014; Parravicini et al., 2014).

Les combinaisons de ces traits catégoriels forment des entités fonctionnelles uniques, leur nombre dépendants du nombre d'espèces.

Les traits et leurs valeurs sont décrits dans le Tableau 5.

Tableau 5: Traits fonctionnels et valeurs

Trait	Valeurs (2011 – 2012) M1	Valeurs 2012 – 2014 M2 – M3
Taille maximale		1 = 0-7cm 2 = 7.1-15cm 3 = 15.1- 30cm 4 = 30.1-50cm 5 = 50.1-80cm 6 = >80cm
Régime alimentaire	**C: Invertébrés sans distinction de taille** **C1: Macro-invertébrés** **C2: Macro-invertébrés and invertébrés** (corals, sponges, etc.) **H: Végétal sans distinction** (algues, phanérogames, etc.) **H1: Macro-algues** **H2: Micro-algues, turf, cyanobactéries** **D: Détritus, matériel organique inerte** **P: Necton** (poissons, céphalopodes vivants) **Z: Plancton**	**HD= Herbivore-détritivore** (matériel organique non défini, souvent regroupés par plusieurs auteurs sous le terme "détritique", matériel végétal, turf ou algue filamenteuse) **HM= Herbivore macro-algue** (macro-algues (grandes algues charnues) et herbiers) **IS= « Invertivores » sessiles** (invertébrés sessiles: corail, éponges, ascidies, etc.) **IM= « Invertivore » mobile** (invertébrés benthiques de grandes tailles+ invertébrés benthiques petits + invertébrés non-définis) **PK= Planctonivores** (plancton et petit organisme qui migrent dans la colonne d'eau, comme les copépodes benthiques, amphipodes, larves de crustacés, etc.) **FC=Macro-organismes pélagiques** (organismes vivants de grandes tailles vivant dans la colonne d'eau, comme les poisons ou les céphalopodes) et les poissons benthiques **OM= Omnivores** (herbivores et/ou détritivores ET carnivores)
Mobilité	S: Sédentaire M: Mobile (sur un récif) W: Forte mobilité (entre récifs)	1= Sédentaire 2 = Mobile (sur un récif) 3 = Forte mobilité (entre récifs)
Position sur le récif	B : Fond L : Juste au-dessus du fond H : Colonne d'eau	1 = Fond 2 = Juste au-dessus du fond 3 = Colonne d'eau
Activité	N: Nocturne D: Diurne B: Les deux	1 = Diurne 2 = Les deux 3 = Nocturne
Grégarisme	S : Solitaire P : Couple F : Petit groupe M : Groupe moyen L : Grand groupe	1 = Solitaire 2 = Couple 3 = Petit groupe 4 = Groupe moyen 5 = Grand groupe

2.4.4 Indices de diversité phylogénétique et fonctionnelle

Deux catégories d'indices ont été prises en compte dans cette thèse (Figure 2-8).

- i) les indices de **composition** illustrant la richesse des communautés en ne considérant que les données de présence/absences des espèces : par exemple la richesse fonctionnelle (FRic) (Villéger et al., 2008).
- ii) les indices de **structure** prenant en compte la distribution de la biomasse ou de l'abondance dans les communautés entre les espèces, les traits ou les lignées phylogénétiques : par exemple l'entropie de Rao (fonctionnelle ou phylogénétique).

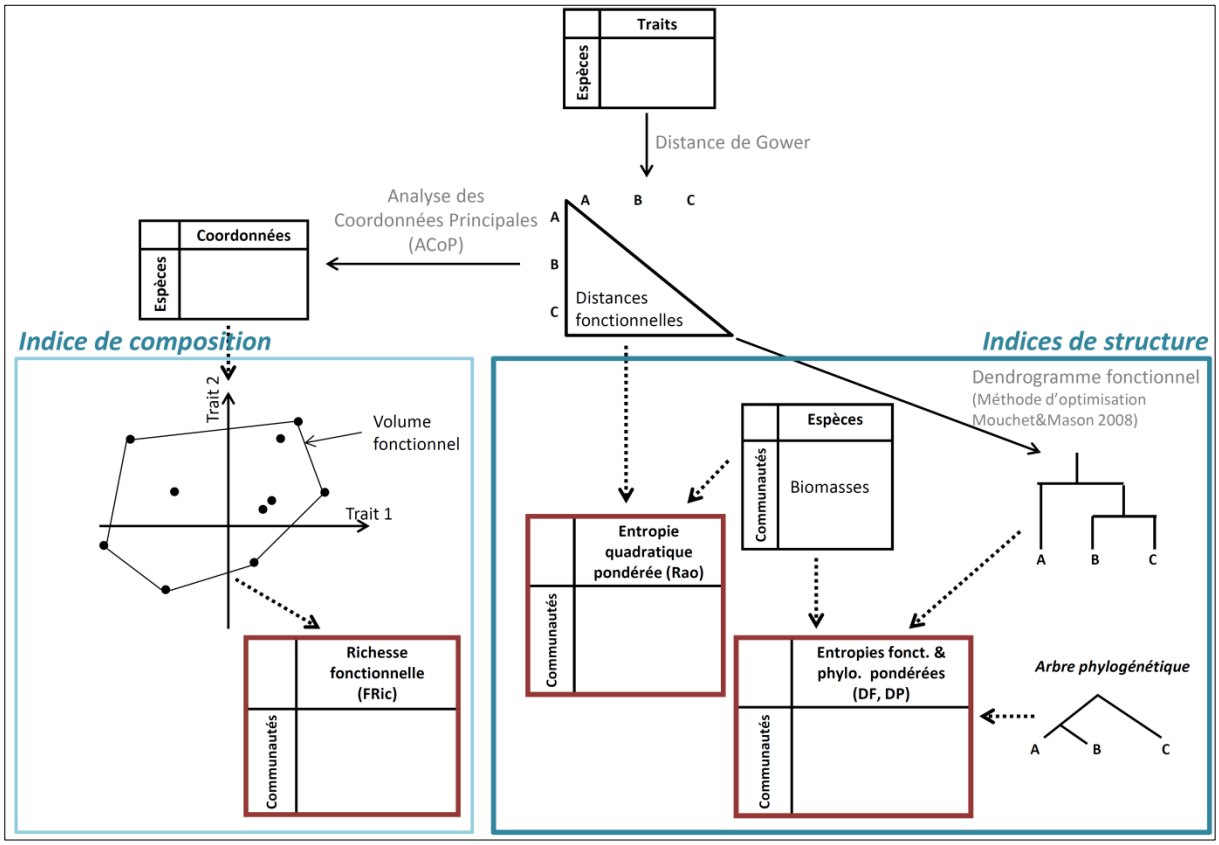


Figure 2-8 : Indices de diversité fonctionnelle et phylogénétique utilisés pour cette thèse

La construction de ces indices nécessite la construction d'une matrice de dissimilarité fonctionnelle qui traduit la distance fonctionnelle entre chaque paire d'espèces. Les traits fonctionnels étant catégoriels ordinaux, la distance de Gower a été utilisée (Eq. 3), cette distance permettant la prise en compte simultanée de données quantitatives et qualitatives et de données manquantes potentielles (Gower, 1971).

$$GD_{ab} = \frac{\sum_{i=1}^{N} W_{iab} d_{iab}}{\sum_{i=1}^{N} W_{iab}} \qquad \textbf{(Eq. 3)}$$

$w_{iab} = 0$ quand x_{ia} et/ou x_{ib} est manquant, sinon $w_{iab} = 1$

- *pour une variable quantitative i*:

  d_{iab} mesure la dissimilarité entre une espèce a et une espèce b pour une variable quantitative i :

$$d_{iab} = \frac{| X_{ia} - X_{ib} |}{\max(X_i) - \min(X_i)} \qquad \textbf{(Eq. 4)}$$

- *pour une variable i catégorielle ou binaire*
  $d_{iab} = 0$ si les valeurs des traits x_{ia} et x_{ib} sont égales, sinon $d_{iab} = 1$.

2.4.4.1 *La richesse fonctionnelle (FRic) (Villéger et al., 2008) – Indice de composition*

Une Analyse des Coordonnées Principales (ACoP) a été appliquée sur la matrice de dissimilarité fonctionnelle afin de construire un espace fonctionnel multidimensionnel.
Les espèces sont ensuite projetées dans cet espace fonctionnel dans lequel un point est une entité fonctionnelle regroupant une ou plusieurs espèces possédant la même combinaison de traits, les coordonnées sur les axes d'ACoP étant identiques (Figure 2-8).

La richesse fonctionnelle (FRic) est le volume compris dans l'enveloppe convexe regroupant l'ensemble des entités fonctionnelles présentes dans la communauté (Villéger et al., 2008). Les 4 premiers axes de l'ACoP sont suffisants pour représenter le volume fonctionnel (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2014).
Cet indice a été utilisé dans les manuscrits 2&3.

2.4.4.2 *Entropie phylogénétique ou fonctionnelle et entropie de Rao - Indices de structure.*

Entropie phylogénétique ou fonctionnelle

Le calcul de l'entropie phylogénétique ou fonctionnelle nécessite l'utilisation d'arbres phylogénétiques ou de dendrogrammes fonctionnels (Encadré 2).
Cet indice est une généralisation de l'indice de Shannon (Eq. 5) qui incorpore les liens entre les espèces ainsi que leurs biomasses relatives.

$$H_w = -\sum_{i=1}^{n} w_i \, p_i \ln p_i \qquad \textbf{(Eq. 5)}$$

p_i est la proportion des individus de l'espèce i dans la communauté et n le nombre d'espèces.
La diversité phylogénétique, ou "entropie phylogénétique locale (au sein d'un transect k)" est donnée par :

$$DP_k = H_k = -\sum_{t=1}^{T} l(b_t) \times p_k\,(b_t) \times \ln[p_k(b_t)] \qquad \textbf{(Eq.6)}$$

où T est l'arbre phylogénétique ou le dendrogramme fonctionnel pour l'ensemble des espèces régionales, $l(b_t)$ est la longueur d'un branche b_t et $p_k(b_t)$est la biomasse relative donnée par :

$$p_k(b_t) = \frac{\sum_{i=1}^{S_t} A_{ik}}{\sum_{i=1}^{S} A_{ik}} \qquad \textbf{(Eq. 7)}$$

où S_t est le nombre d'espèces provenant de b_t, A_{ik} est la biomasse d'une espèce i dans un transect k, S étant l'ensemble des espèces à l'échelle régionale, et K le nombre de transects total.

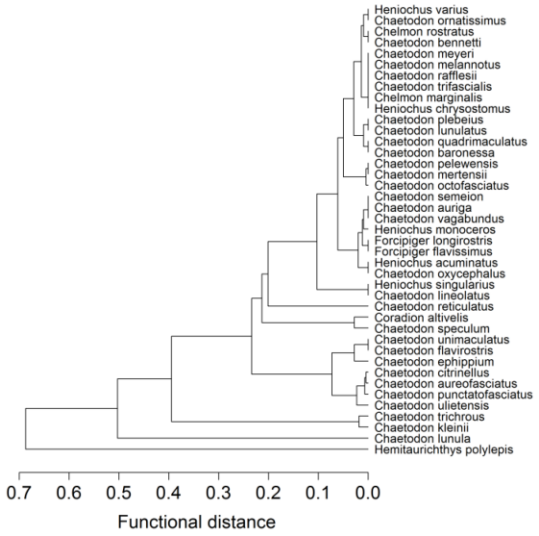
L'entropie phylogénétique ou fonctionnelle représente la somme des longueurs des branches de l'arbre phylogénétique ou fonctionnel qui relient les espèces présentes dans une communauté. Elle diminue quand des espèces phylogénétiquement ou fonctionnellement uniques disparaissent, et inversement.

Cet indice a été utilisé dans le Manuscrit 1.

Encadré 2 : Dendrogramme ou arbre fonctionnel

La classification ou partition hiérarchique d'un groupe d'espèces par leurs traits fonctionnels peut être illustrée par un dendrogramme ou arbre qui représente une suite de partitions emboîtées. Ainsi ces dendrogrammes nous aident à comprendre les liens hiérarchiques qui lient les espèces entre elles d'un point de vue fonctionnel (Figure a).
L'objectif de ces méthodes de classification hiérarchique est de répartir les espèces en groupes, chaque groupe étant construit en minimisant la variance intra-groupe et en maximisant la variance intergroupe. Chaque groupe d'espèces est donc un ensemble d'espèces fonctionnellement proches.

Figure a : Exemple de dendrogramme fonctionnel avec 41 espèces de poissons papillons. La distance utilisée est la distance de Gower.



Chaque espèce est en fait une feuille de l'arbre fonctionnelle. Plus les espèces sont proches sur l'arbre fonctionnelle, et partagent des racines communes, plus ces espèces sont fonctionnellement proches. Par exemple, *Hemitaurichthys polylepsis* (Figure a) est porté par une branche unique et ne partage aucune branche avec le reste des espèces. Cette espèce est donc fonctionnellement différente. La distance qui sépare cette espèce du reste des espèces est une mesure de la distance fonctionnelle entre les espèces.

Il existe plusieurs méthodes pour la classification hiérarchique (Legendre & Legendre, 1998; Mouchet & Mason, 2008) :

- Le saut minimum : fusion des groupes les plus proches (SL)
- Le diamètre : fusion des groupes les plus distants (CL)
- La moyenne non pondérée : fusion des groupes quand la distance est égale à la distance moyenne de tous les groupes deux à deux (UPGMA)
- Moyenne pondérée : fusion des groupes quand la distance est égale à la distance pondérée (par la taille des groupes) moyenne de tous les groupes deux à deux (WPGMA)
- Centroïde non pondéré : fusion entre centroïdes les plus proches (UPGMC)
- Centroïde pondéré : fusion entre centroïdes les plus proches (pondérée par la taille des groupes) (WPGMC)
- Méthode de Ward : Minimisation de la somme des carrées de tous les groupes

Cependant, suivant la méthode utilisée, il peut exister un décalage entre le dendrogramme fonctionnelle construit et la matrice de distance induisant un biais dans l'ajustement des données dans un espace multidimensionnel (Mouchet & Mason, 2008). C'est pourquoi une procédure d'optimisation de dendrogramme consistant à créer plusieurs arbres « consensus » utilisant plusieurs méthodes de classifications hiérarchiques a été utilisée afin de construire un arbre qui minimise la différence entre la matrice fonctionnelle initiale et la matrice de distance cophénétique calculée sur le dendrogramme (Mouchet & Mason, 2008)

L'indice de Rao : l'Entropie quadratique fonctionnelle

L'indice de Rao est la distance fonctionnelle moyenne entre deux individus pris au hasard dans la communauté (Eq. 8) (Jost, 2007; De Bello et al., 2010; Mason et al., 2013).
L'indice de Rao est défini comme suit :

$$Q_{Rao} = \sum_{i=1}^{S} \sum_{j=1}^{S} d_{ij} P_{ic} P_{jc} \qquad \textbf{(Eq. 8)}$$

où d_{ij} est la distance entre chaque paire d'espèces i et j, p_{ic} est la biomasse relative de l'espèce i (p_{jc} pour l'espèce j),

$$p_{ic} = \frac{A_{ic}}{\sum_{i=1}^{S} A_{ic}} \qquad \textbf{(Eq. 9)}$$

avec A_{ic} la biomasse de l'espèce i.

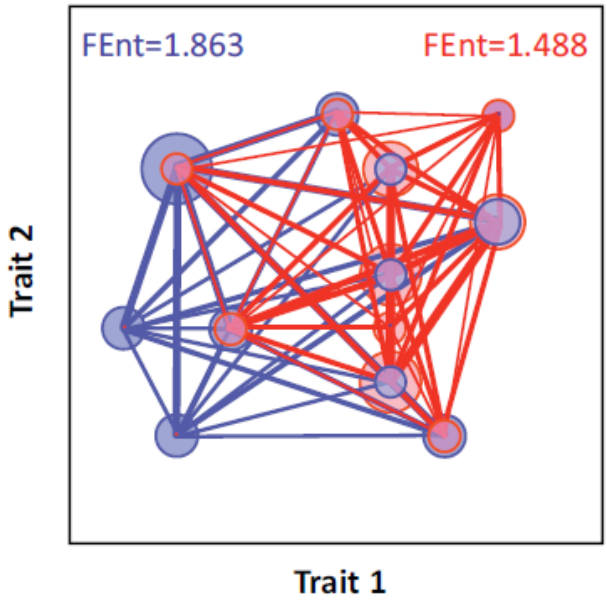


Figure 2-9: Vue schématique de l'entropie fonctionnelle de Rao pour deux communautés (en bleu et en rouge).
L'épaisseur des sphères représente l'abondance de chaque entité fonctionnelle et les valeurs de l'entropie fonctionnelle pour chaque communauté sont indiquées (Mouillot et al., 2013).

L'indice de Rao mesure à la fois la richesse fonctionnelle et la divergence fonctionnelle en considérant la biomasse et la distance fonctionnelle entre les espèces.
La correction proposée par (Jost, 2006, 2007) (Encadré 3) pour un indice de Rao non biaisé a été appliquée à l'indice de diversité de Rao :

$$Q_{RAO.eq} = \frac{1}{1 - Q_{RAO}} \qquad \textbf{(Eq. 10)}$$

Le nombre équivalent d'espèces est le nombre d'espèces fonctionnellement différentes au maximum ayant la même biomasse, ce qui induit une entropie maximale (Jost, 2007; De Bello et al., 2010).

Contrairement à l'entropie phylogénétique ou fonctionnelle qui augmente avec l'ajout de nouvelles espèces indépendamment de leur biomasse, l'entropie de Rao est à la fois liée à la biomasse des espèces et à leur différence fonctionnelle qui peut augmenter ou diminuer avec l'ajout d'espèces, le rendant ainsi théoriquement indépendant de la richesse spécifique (Mason et al., 2003).

Encadré 3: Le nombre équivalent d'espèces

Certains indices de diversité tels que l'indice de Shannon ou l'indice de Gini-Simpson n'expriment pas une réelle mesure de biodiversité comparable à celle des espèces (Jost *et al*. 2006). En effet certains ont des gammes de variations illimitées alors que d'autres sont toujours inférieurs à 1 (Jost *et al*., 2006). Une autre limite de certains indices est le non-respect de la propriété de « doublement ». Par exemple, si on considère le nombre d'espèces (Tableau a, α_{tax}), une communauté B avec 4 espèces a deux fois plus de diversité qu'une communauté A avec 2 espèces (Tableau a). Le nombre d'espèces respecte la propriété du « doublement » et implique que la communauté B est de fois plus diverse que la communauté A.

Tableau a: Diversité taxonomique, Entropie de Shannon et Entropie de Shannon modifié de deux communautés A et B

	Sp1	***Sp2***	***Sp3***	***Sp4***	α_{tax}	$\alpha_{Shannon}$	$Exp(\alpha_{Shannon})$
A	5	2	0	0	2	0.598	1.818
B	5	2	5	2	4	1.291	3.636
				B/A	2	2.158	2

En revanche, pour l'entropie de Shannon (Eq a), son doublement n'indique pas un doublement de la diversité (Tableau a, $\alpha_{Shannon}$).

$$Shannon_i = -\sum_{i=1}^{S} p_i \ln p_i \qquad \textbf{(Eq. a)}$$

avec p_i la proportion de l'espèce i, et S le nombre d'espèces total.

Dans ce cas, les différences de valeurs d'indices entre deux communautés sont difficiles à interpréter. La transformation de ces indices en « Nombre Equivalent d'espèces » (Tableau b) induit une linéarisation de ces indices qui deviennent alors comparables d'une communauté à l'autre.

Tableau b : Conversion des indices de diversité les plus communs (Jost *et al*., 2006)

Index x:	Diversity in terms of x:	Diversity in terms of p_i:
Species richness $x \equiv \sum_{i=1}^{S} p_i^0$	x	$\sum_{i=1}^{S} p_i^0$
Shannon entropy $x \equiv -\sum_{i=1}^{S} p_i \ln p_i$	exp(x)	$\exp\left(-\sum_{i=1}^{S} p_i \ln p_i\right)$
Simpson concentration $x \equiv \sum_{i=1}^{S} p_i^2$	1/x	$1/\sum_{i=1}^{S} p_i^2$
Gini–Simpson index $x \equiv 1-\sum_{i=1}^{S} p_i^2$	1/(1 −x)	$1/\sum_{i=1}^{S} p_i^2$
HCDT entropy $x \equiv \left(1-\sum_{i=1}^{s} p_i^q\right)/(q-1)$	$[(1-(q-1)x)]^{1/(1-q)}$	$\left(\sum_{i=1}^{S} p_i^q\right)^{1/(1-q)}$
Renyi entropy $x \equiv \left(-\ln \sum_{i=1}^{s} p_i^q\right)/(q-1)$	exp(x)	$\left(\sum_{i=1}^{S} p_i^q\right)^{1/(1-q)}$

Le nombre équivalent d'espèces est une métrique non biaisée des indices de diversité.

2.5 Utilisation des bases de données « *Habitat/Substrat* », « *Biogéographie* », « *Humain* »

2.5.1 Habitat/Substrat

Trois méthodes de recensement de substrat ont donc été utilisées : une version antérieure de la méthode du MSA (Kulbicki et al., 1996), la méthode du MSA et la méthode du LIT.
Afin d'homogénéiser les bases de données substrat, des correspondances ont été appliquées entre les variables de chaque méthode et les variables communes à toutes les bases ont été retenues comme variables « **Substrat** » (Tableau 6).
Si au moins deux de ces trois bases étaient utilisées ensemble dans une étude, ces correspondances ont été appliquées.

Tableau 6: Adéquations entre les bases de données des variables « Habitat/Substrat »

	Historique Nouvelle-Calédonie	***AMP/Patrimoine Mondiale Nouvelle-Calédonie***	***Pacifique/Pristine/ Pristine Seas***
Substrat	**% Corail vivant**	**% Acropora** (% Branchu + % Encroûtant + % Submassif + % Digité + % Tabulaire) + **% Non Acropora** (% Branchu + % Encroûtant + % Foliaire + % Massif + % Submassif + % Fungia + % Tabulaire)	**% Corail Vivant** (% Encroûtant + % Massif + % Submassif + % Digité + % Branchu + % Foliaire + % Tabulaire + % Millepora)
	% Sable/Vase	**% Abiotique** (% Sable + % Débris + % Vase)	**% Substrat mou** (% Vase (< 0.1mm) + % Sable + % Graviers (0.1mm < particules durs <30mm) + % Débris de corail mort + % Blocs de roche de petites tailles)
	% Fonds Durs	**% Abiotique** (% Roche + % Corail mort + % Corail mort avec algues)	**% Substrat dur** (% Corail mort érodé + % Blocs de roche de grande taille + % Corail mort en place + % Corail blanchi)
	% Macro-algues (sans turf)	**% Algues** (% Assemblages d'Algues + % Halimeda + % Macroalgues + % Algues filamenteuses)	**% Algues** (% Macroalgae (petites et grandes))
Biotope	Frangeant	Tombant Récif Frangeant (TRF)	Frangeant
	Barrière interne	Tombant Barrière Interne (TBI)	Barrière interne
	Intermédiaire	Tombant Récif Intermédiaire (TRI)	Intermédiaire
	Barrière externe	Tombant Pente Externe (TPE)	Barrière externe

2.5.2 Biogéographie

Afin de considérer l'étendue géographique, des variables indicatrices du niveau de connectivité des récifs échantillonnés et de la surface de récifs ont été introduites dans les modèles, ces variables décrivant à la fois la disponibilité en habitat et la diversité des habitats (Sandin et al., 2008b; Mellin et al., 2010).

Grâce à la base de données mondiale de distribution des récifs coralliens *(« Global Distribution of Coral Reef -2010*), la surface de récif dans un rayon a été calculée pour chaque transect/site grâce aux données de surface de récif. Plusieurs rayons ont été considérés afin de prendre à la fois en compte la connectivité écologique de 3 à 300km (Treml et al., 2007; Mellin et al., 2010; Kool et al., 2011; Leis et al., 2011) et la connectivité évolutive de 600 à 1000km (Bellwood & Hughes, 2001). Ces variables de connectivité ont été utilisées dans les Manuscrits 1 et 2.

Egalement, les îles ont été classées en 3 catégories : i) les îles hautes, ii) les îles basses et iii) les atolls. La type d'île est un facteur influençant la biodiversité puisque la taille du lagon varie suivant le type d'île (Sandin et al., 2008b). Les iles hautes n'ont généralement pas de lagon, les iles basses sont caractérisées par un lagon de grande taille (Base de données « *Island Directory Tables* »).

Ces variables ont été utilisées dans les Manuscrits 1, 2 et 3.

La taille des îles (m^2), la distance à l'île la plus proche (km), la distance au groupe d'île le plus proche (km) et la distance au continent le plus proche (km) sont aussi des indicateurs de connectivité (Sandin et al., 2008b) et ont été collectées pour chaque site/ile du manuscrit 1 (Base de données « *Island Directory Tables* »).

Finalement, la distance « à vol d'oiseau » entre les îles et le centre de biodiversité de l'Indo-Pacifique (Connolly et al., 2003; Allen, 2008; Parravicini et al., 2013) a été rajouté à la liste de variables afin de prendre en compte l'histoire biogéographique du Pacifique (Manuscrits 1).

2.5.3 Humain

Les facteurs humains peuvent être classés en deux catégories distinctes (Brewer et al., 2012) :

- Les facteurs proximaux, comme par exemple le nombre de pêcheurs, qui agissent directement sur la ressource.
- Les facteurs distaux tels que l'accès à un marché, le développement économique ou la densité humaine qui agissent indirectement sur la ressource par des mécanismes socio-économiques.

Manuscrit 1

Le projet ProcFish/c comprenait un volet socio-économique. Une équipe de socio-économistes recensait des données sur la démographie des villages échantillonnés, les sources de revenus des habitants (pêche, agriculture, salaires), le nombre de pêcheurs, les techniques de pêches, la consommation de poissons, etc.

Les facteurs disponibles sont à la fois proximaux (le nombre d'habitants par km^2 de récif, la consommation de poisson frais, le nombre de bateaux motorisés ou pas, les techniques de pêches) et distaux (les sources multiples de revenus provenant de l'agriculture de la pêche ou de salaires, etc.).

Afin de compléter la liste des facteurs distaux influençant potentiellement la biodiversité et biomasses des communautés de poissons nous avons inclus, i) le produit intérieur brut (GDP) de chaque pays récupéré sur les sites internet des gouvernements de 17 pays de la base de données, ii) Les marchés principaux de chaque pays identifiés grâce aux rapports du projet ProcFish pour chaque pays ainsi qu'à des recherches internet permettant ainsi de déterminer la distance au marché à vol d'oiseau entre chaque site échantillonné et le marché le plus proche, iii) le nombre d'habitants dans un rayon de 10km, 25km et 50km calculé grâce à la base de données « ***Population Density Grid (2010)*** » (Tableau 1).

Manuscrit 2

Population de Nouvelle-Calédonie

Les recensements de communautés de poissons dans le manuscrit 2 couvre quasiment la majorité du territoire de Nouvelle-Calédonie et s'étendent de 1986 à 2013. Il était donc important i) d'utiliser la population humaine correspondant à l'époque du recensement de communautés de poissons et ii) d'utiliser une base de données de population couvrant

approximativement la même zone géographique que les bases de données ***« Communautés de Poissons ».***

Les données de population de Nouvelle-Calédonie sont disponibles à plusieurs échelles géographiques, de la tribu (environ 403 tribus chacune dirigée par un chef) à la commune (33 divisions administratives chacune dirigée par un maire et regroupant plusieurs sous-divisions administratives : tribus, ville, etc.), mais n'étaient pas, à ma connaissance, regroupées dans un fichier unique.
La superficie des 33 communes de Nouvelle-Calédonie[1] couvre de 67km^2 à 1357km^2 ne permettant pas une géolocalisation précise des zones habitées en Nouvelle-Calédonie.

Afin de cartographier le plus précisément possible la population de Nouvelle-Calédonie, j'ai rassemblé des données de populations humaines à l'échelle de la ville et de la tribu pour les recensements de 1989, 1996, 2004 et 2009.
Quatre étapes ont étaient nécessaires (6 jours) :

1. Le recensement des coordonnées GPS des 403 tribus et 33 villes (villes principales des communes) grâce à Google Earth©.
2. Une fois les zones habitées recensées, j'ai récupéré les populations des 403 tribus pour les recensements de 1989 et 1996 grâce aux fiches « Portrait de votre tribu » sur le site internet www.isee.nc (exemple en Annexe 2).
   La population des 33 communes est également disponible sur le site internet www.isee.nc pour les recensements allant de 1956 à 2009.
3. Les populations des tribus pour les recensements de 2004 et 2009 ont été estimées grâce aux taux de croissance/décroissance (entre chaque recensement) de la population de la commune à laquelle elles sont rattachées.
4. Les populations des villes principales des communes ont été estimées en soustrayant les populations de l'ensemble des tribus à la population totale de la commune pour chaque recensement (1989, 1996, 2004, 2009).

De ce fait, les zones habitées en Nouvelle-Calédonie ainsi que l'estimation de leur population pour quatre recensements sont disponibles (de moins de 10 habitants à 97 500 habitants pour Nouméa) .

[1] www.isee.nc

Distance et temps de trajet au marché

Il a été démontré que la distance à un marché est un indicateur de la demande en ressources et de ce fait influence la biomasse des communautés de poissons plus que la seule densité humaine (Brewer et al., 2012; Cinner et al., 2013).

Afin de prendre en compte ce facteur distal :

1. J'ai récupéré les distances et temps de trajet par route entre chaque zone habitée identifiée précédemment (***Base de données Population Nouvelle-Calédonie***) et Nouméa (marché principal de Nouvelle-Calédonie) grâce à l'application Google APIs et les packages R CRAN XML et RCurl qui permettent de récupérer ces données à partir de Google Earth©.
2. La réalisation d'un script sous R avec l'aide d'un ingénieur SIG a permis de déterminer les tribus/villes présentes dans un rayon de 50km autour de chaque transect ainsi que leur distance à vol d'oiseau.
3. J'ai ensuite pu identifier la ville/tribu la plus proche de mon transect. Le trajet entre le *transect* - *la ville/tribu la plus proche* - *Nouméa* est la distance la plus courte entre le transect et Nouméa.

   La distance entre les transects en dehors de la Grande Terre a été calculée en prenant le chemin le plus cours évitant la terre.
4. Le temps de trajet entre chaque transect et Nouméa a été calculé avec la même méthode, le temps de trajet entre le transect et la ville/tribu la plus proche étant calculé pour un bateau allant à 15 nœuds.

   Pour les transects situés dans les îles habitées, le temps de trajet des bateaux de transports de passagers t étaient utilisées.

   Quand aucune ville/tribu ne se trouvait dans un rayon de 50km, le temps de trajet était estimé pour un bateau allant à 10 nœuds (vitesse moyenne d'un bateau de pêche).

Le temps de trajet s'étend de quelques minutes à plus de 40h de trajet (Figure 2-10, haut).

Influence humaine : indice composite proximal et distal

Afin de considérer l'influence de la population, j'ai construit un indice d'influence humaine prenant en compte à la fois le temps de trajet et la population.

Deux hypothèses ont permis la création de cet indice :

- Chaque transect est influencé par l'ensemble des villes comprises dans un rayon de 50km (composante proximale)
- Chaque transect est influencé par Nouméa indirectement (composante distale).

$$HI_i = \left(\sum_{j=1}^{n} \frac{POP_j}{TT_j}\right) + \frac{POP_{Nouméa}}{TT_{Nouméa}} \quad \textbf{(Eq. 11)}$$

avec i le transect, n le nombre de zones habitées dans un rayon de 50km pour le transect j, POP le nombre d'habitants dans la zone habitée j, TT le temps de trajet entre le transect i et la zone habitée j, $POP_{Nouméa}$ le nombre d'habitants à Nouméa et $TT_{Nouméa}$ le temps de trajet entre le transect i et Nouméa.

Puisque les transects ont été échantillonnés entre 1986 et 2013, les transects ont été classés en quatre périodes correspondant aux recensements de la population en Nouvelle-Calédonie de 1989, 1996, 2004 et 2009, permettant ainsi de considérer la population à la date d'échantillonnage des communautés de poissons :

- Recensement de 1989 : de 1986 à 1992
- Recensement de 1996 : de 1995 à 1998
- Recensement de 2004 : de 2001 à 2005
- Recensement de 2009 : de 2008 à 2013.

Le gradient d'influence humaine représente le temps de trajet pondéré par le nombre d'habitants influençant chaque transect et s'étend de 23 à 65 000 (1.38 à 4.82 en $\log_{10}$) (Figure 2-10).

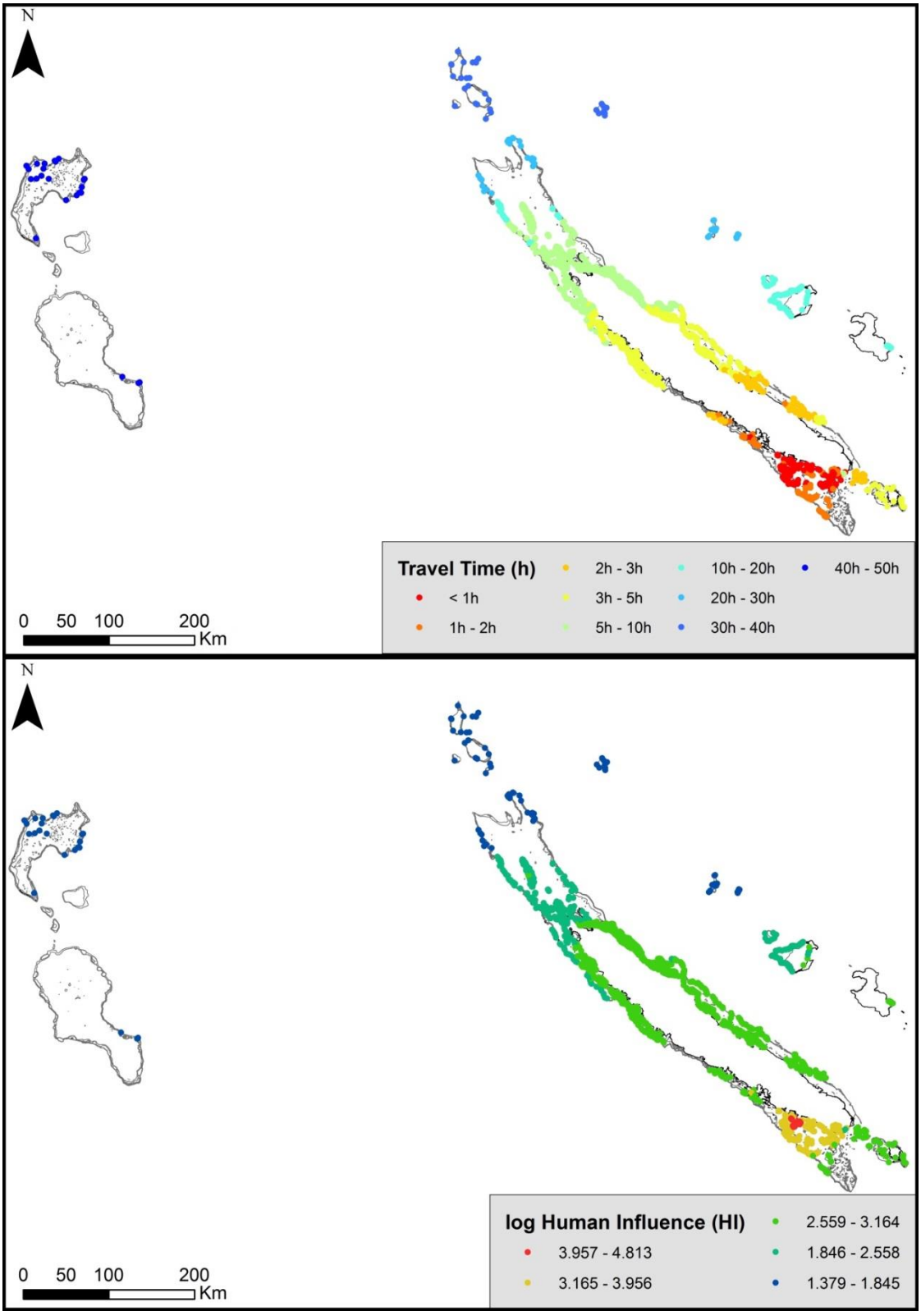


Figure 2-10 : Cartes de gradient de temps de trajet au marché (haut) et de d'influence humaine (bas). Cartographie du temps de trajet en heure en Nouvelle-Calédonie (haut) et de l'influence humaine (base $\log_{10}$) pour chaque transect.

2.6 Méthodes de modélisation : les arbres de régression

La biomasse et la biodiversité des communautés de poissons ont été modélisées en fonction des variables environnementales et humaines dont on cherche à comprendre et démêler les effets.

En écologie, des relations linéaires sont souvent supposées entre les variables dépendantes et les variables explicatives indépendantes. En revanche, ces relations sont souvent non-linéaires avec des effets de seuils (Elmqvist et al., 2003; Chatfield et al., 2010; Knudby et al., 2010). De plus, des interactions fortes peuvent exister entre les facteurs humains et environnementaux, ce qui complexifie la prédiction de l'état des systèmes écologiques.

Les arbres de régression ont montré leur efficacité à prendre en compte les interactions et les effets de seuils (e.g.(Knudby et al., 2010) pour modéliser des variables écologiques. De plus, ces méthodes n'exigent pas de distribution particulière de la variable dépendante et prennent en compte les variables qualitatives et quantitatives. Un arbre de régression est en fait un ensemble de séquences de conditions logiques dichotomiques au niveau d'un nœud. A chaque nœud, un ensemble est séparé en deux groupes de sorte que la variance inter-groupe est supérieure à la variance intra-groupe (Figure 2-11).

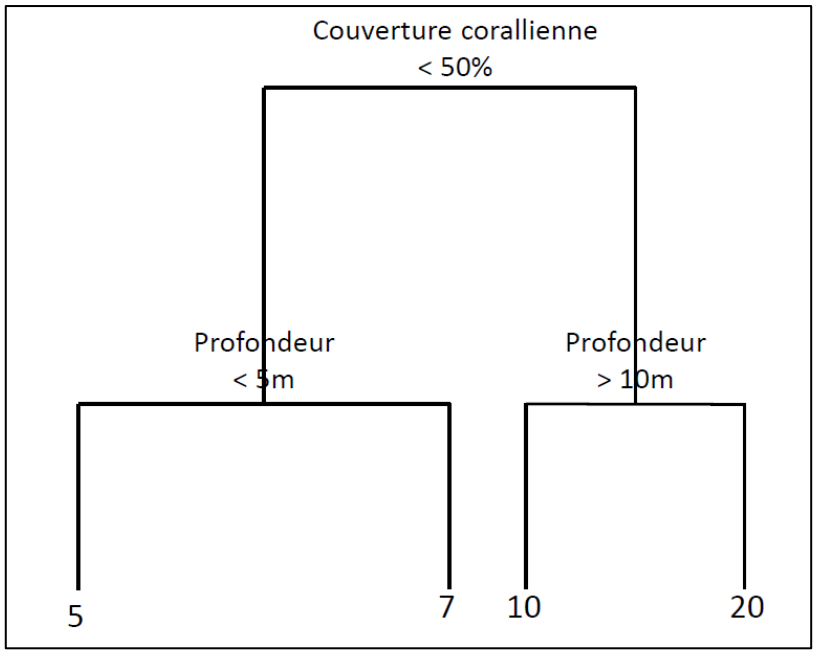


Figure 2-11: Schéma d'un arbre de régression hypothétique à 3 nœuds
Le nombre d'espèces est modélisé grâce au pourcentage de surface de corail et la profondeur.

Des « Boosting » d'Arbres de régression (BRT – Boosted Regression Trees) (Elith et al., 2008) ont été utilisés. Le principe est de générer une multitude d'arbres simples, chaque nouvel arbre expliquant les résidus de l'arbre précédent.

Selon Elith et al., (2008) un coefficient de détermination élevé (en validation croisée R^2_CV) et un nombre d'arbre supérieur à 1000 sont deux critères importants pour un BRT. Deux autres paramètres, le « learning rate » (lr) et la complexité de l'arbre (tc) doivent être estimés afin de générer un modèle BRT. Le « learning rate » détermine la contribution de chaque arbre au modèle : plus il est faible et plus la contribution de chaque arbre est faible. Afin de contrebalancer l'effet d'un faible « learning rate », un nombre plus important d'arbres est nécessaire à la construction du modèle. La complexité de l'arbre (tc) détermine le nombre de nœuds, et donc la profondeur des interactions entre les facteurs explicatifs (Elith et al., 2008). Plus la complexité de chaque arbre augmente, plus le nombre d'arbres nécessaires au modèle diminue. Par conséquent, lr et tc agissent en concert, un faible lr imposant un fort tc et inversement.

Afin de déterminer les meilleurs paramètres pour le modèle, une combinaison des paramètres lr et tc a été utilisée afin de générer une multitude de BRT. Le modèle avec le plus fort R^2_{CV} et un nombre d'arbres compris entre 1000 et 5000 arbres a été choisi comme modèle final.

Une procédure de simplification du modèle a systématiquement été utilisée afin d'éliminer les variables dépendantes qui n'amélioraient pas significativement le pouvoir explicatif du modèle.

Le modèle final donne la contribution relative en pourcentage de chaque variable explicative. La contribution relative est en fait le nombre de fois qu'une variable indépendante est choisie pour séparer la variable dépendante, pondérée par l'amélioration au carré du modèle, et moyennée sur l'ensemble des arbres (Elith et al., 2008).

L'effet marginal d'une variable explicative mesure l'effet de cette variable sur la variable dépendante après avoir pris en compte les effets moyens de toutes les autres variables indépendantes considérées dans le modèle final. L'effet marginal peut être considéré comme l'effet « pur » de la variable indépendante sur la variable dépendante.

La méthode des arbres de régression (BRT) a été utilisée dans les manuscrits M1 et M2.

2.7 Estimation de la vulnérabilité à la pêche des entités fonctionnelles.

La vulnérabilité d'un système est définie comme la combinaison de i) sa sensibilité ou sa susceptibilité intrinsèque à une menace, ii) son exposition à une menace et iii) la capacité de ce système à s'adapter et faire face à cette menace (Foden et al., 2013; Parravicini et al., 2014).

Au regard de cette définition, la vulnérabilité des entités fonctionnelles a été définie dans le manuscrit 3 comme la combinaison i) de la sensitivité des entités fonctionnelles à la pêche et ii) la redondance des espèces à l'intérieur de chaque entité fonctionnelle.

La vulnérabilité de chaque entité fonctionnelle a été calculée en utilisant la méthode décrite dans Parravicini et collaborateurs (2014) :

$$V_i = \frac{d^+}{d^- + d^+} \qquad \textbf{(Eq. 12)}$$

où V_i est la vulnérabilité pour l'entité fonctionnelle i, d^+ la distance (dans l'espace euclidien) à A^+, la solution idéale pour laquelle la redondance est maximale et la sensitivité est minimale, d^- la distance A^-, la solution la plus mauvaise, pour laquelle la redondance est minimale et la sensibilité maximale (Figure 2-12).

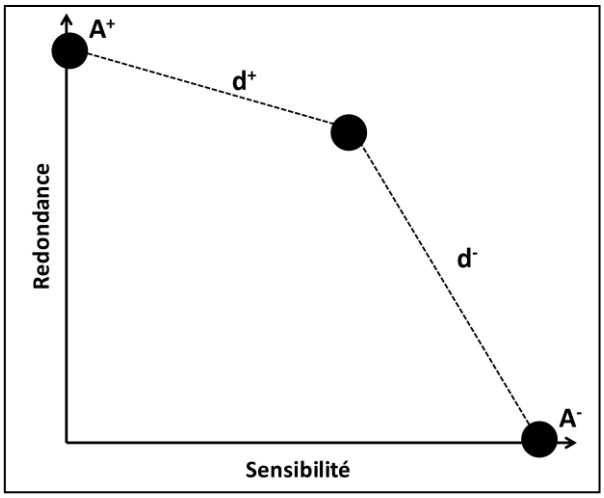


Figure 2-12 : Dessin conceptuel du calcul de vulnérabilité des entités fonctionnels selon Parravicini et al., (2014).

L'indice de vulnérabilité varie de 0 si le score correspond à la situation idéale A^+, à 1 si le score correspond à la situation la plus mauvaise A^-.

Susceptibilité à la pêche des entités fonctionnelles

La susceptibilité à la pêche pour chaque espèce provient de la base de données « ***Susceptibilité à la pêche*** » de (Cheung et al., 2005). Cet indice de sensibilité prend en considération huit traits d'histoires de vie des espèces afin de construire un indice de sensibilité à la pêche exhaustif et adapté (Reynolds et al., 2005).

La sensibilité moyenne de chaque entité fonctionnelle est la moyenne des sensibilités de chaque espèce appartenant à chaque entité fonctionnelle.

Redondance au sein des entités fonctionnelles

La redondance au sein des entités fonctionnelles a été calculée de trois façons différentes :

i) Le nombre d'espèces par entité fonctionnelle FR_S

ii) Le nombre d'individus par entité fonctionnelle FR_{ab}

iii) La distribution des abondances dans chaque entité fonctionnelle $FR_{shannon}$
L'entropie de Shannon pour chaque entité fonctionnelle a été calculée en considérant l'abondance moyenne de chaque espèce appartenant à chaque entité fonctionnelle.

$$FR_{shannon} = -\sum_{i=1}^{S} p_i \ln p_i \quad \textbf{(Eq. 13)}$$

avec $p_i = \frac{\overline{ab}_i}{\sum_{i=1}^{S} \overline{ab}_i}$ **(Eq. 14)**

p^i est la proportion d'individus de l'espèce i dans chaque entité fonctionnelle, et S le nombre d'espèces par entité fonctionnelle.

La correction de Jost (2007) a été appliquée sur l'entropie de Shannon afin d'avoir un estimateur non biaisé (Encadré 3). L'entropie de Shannon est donc exprimée en nombre équivalents d'espèces.

3 Synthèse

3.1 Les déterminants de la richesse spécifique des poissons coralliens à l'échelle globale (M4)

Problématique

A large échelle, les patrons de richesse spécifique sont la résultante de facteurs historiques (souvent liés aux processus évolutifs comme les taux de spéciation), environnementaux (souvent liés aux contraintes abiotiques comme la température) et géographiques (souvent liés aux délimitations des biomes comme les masses océanique) (Roy et al., 2000; Gaston, 2004; Keil et al., 2008). Toute la difficulté réside dans l'identification des facteurs prépondérants pour expliquer les variations de diversité en espèces dans un contexte où les facteurs sont dépendants (par exemple la température change avec la latitude), agissent non-linéairement et en interaction les uns avec les autres. Or cette hiérarchisation des facteurs, la compréhension de leurs interactions et la recherche de leurs seuils d'effets sont essentielles pour mieux anticiper les impacts des changements globaux sur la biodiversité.

Les récifs coralliens sont parmi les systèmes les plus influencés par l'homme et paradoxalement concentrent une des plus fortes biodiversités au monde et sont donc au centre des enjeux de conservation (Pala, 2013). Le manque de données globales et la difficulté de démêler les facteurs potentiellement impliqués dans la genèse et le maintien de la richesse spécifique des poissons coralliens ont longtemps été des verrous pour une prédiction robuste et une hiérarchisation des facteurs explicatifs. Ces deux verrous ont été levés par le groupe de travail GASPAR[2] auquel j'ai participé activement durant la thèse. Nous avons pu en effet, en ayant compilé une base de données mondiale, isoler les déterminants globaux de la richesse spécifique des poissons coralliens et produire un modèle prédictif robuste et parcimonieux.

[2] GASPAR: General Approach to Species-Abundance Relationships in a context of global change

Hypothèses

En milieu marin, la température de l'eau (Tittensor et al., 2010), la surface en habitat disponible et les contraintes biogéographiques du domaine où se distribuent les aires de distribution des espèces (effet « mid-domain ») (Bellwood & Hughes, 2001; Tittensor et al., 2010) sont des facteurs explicatifs reconnus de la diversité spécifique des poissons mais ils n'ont jamais été testés simultanément à l'échelle globale.

Ainsi des températures plus élevées favoriseraient l'accélération du métabolisme (Ernest et al., 2003; Brown et al., 2004) et donc les taux de spéciation des taxons marins, ce qui expliquerait les fortes diversités en espèces (Allen et al., 2002). La surface en habitat serait favorable au recrutement, à la connectivité et au maintien de nombreuses espèces et constitue donc un facteur déterminant les niveaux de diversités observés (Bellwood et al., 2005). Plus la surface en habitat est importante à l'échelle locale mais aussi régionale, plus les communautés sont connectées entre elles, ce qui permettrait la mise en place de méta-communautés, augmentant ainsi la richesse spécifique locale (MacArthur & Wilson, 1967).

Si les aires de répartition des espèces sont placées aléatoirement dans un domaine géographique limité, le gradient de richesse atteindra un pic au milieu du domaine. C'est l'effet du « mid-domain » qui se fonde sur l'hypothèse que les variations spatiales de richesse spécifique sont dues à des limites physiques des domaines géographiques (Colwell & Lees, 2000).

Ensuite, les bassins océaniques ont des histoires géologiques différentes. Le gradient de richesse spécifique dans l'Indo-Pacifique diminue de part et d'autre du Triangle de Corail, point chaud de biodiversité, situé entre l'Indonésie, la Papouasie Nouvelle-Guinée et les Philippines (Allen, 2008) (Figure 3-1). Dans l'océan Atlantique, les Caraïbes constituent le point chaud de biodiversité mais des barrières biogéographiques telles que les panaches des grands fleuves comme l'Amazone isolent certaines zones de l'Atlantique.

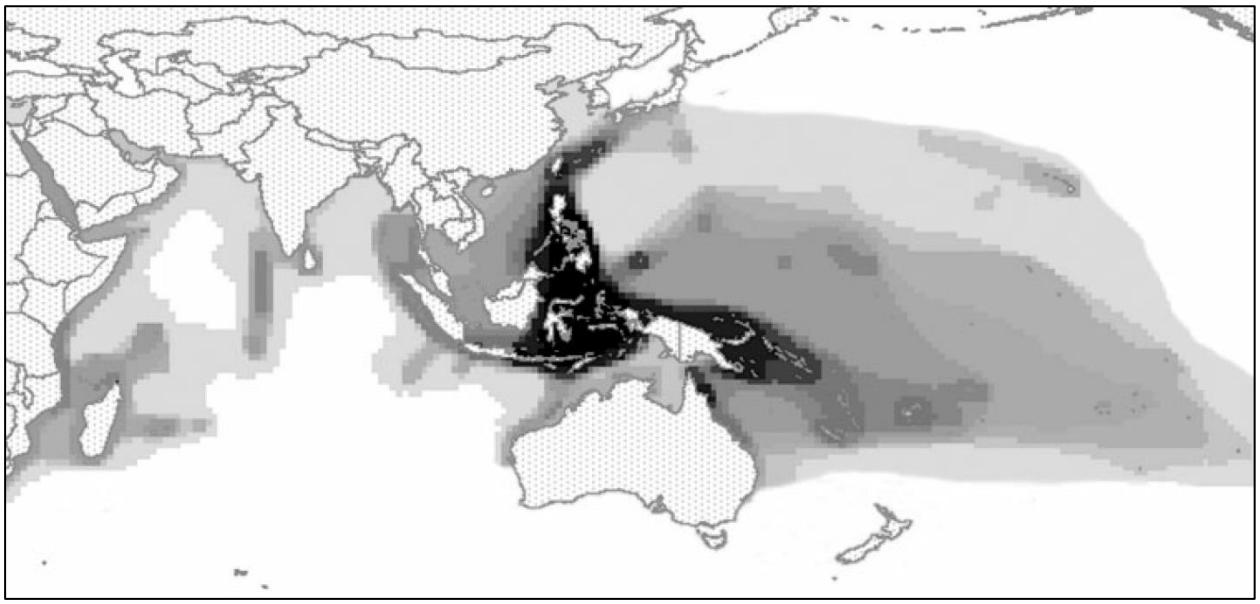


Figure 3-1 : Carte de la distribution de richesse spécifique pour les poissons tropicaux dans l'Indo-Pacifique (Allen 2008).
Distribution de la richesse spécifique dans l'Indo-Pacifique. Les ombres les plus claires traduisent une richesse spécifique entre 200 et 400 espèces, et les ombres plus foncées entre 1300 et 1700 espèces.

Dans l'Indo-Pacifique, la richesse spécifique des poissons coralliens et des coraux est fortement liée à la surface en habitat et à l'effet « mid-domain » (Bellwood et al., 2005). A l'inverse, la richesse spécifique des taxons marins dans l'Océan Atlantique semble principalement influencée par la température, et marginalement par la surface en habitat (Macpherson, 2002). Les facteurs expliquant les gradients de richesse ne peuvent donc pas être extrapolés d'un bassin à l'autre, il faut surement prendre en compte les interactions complexes entre les facteurs historiques, géographiques et environnementaux.

Nous faisons l'hypothèse que l'explication des variations de la diversité des poissons coralliens à l'échelle globale est multifactorielle et non-linéaire. Ces facteurs ne sont pas forcément mutuellement exclusifs mais les interactions entre les différents types de facteurs (notamment avec le bassin) et les effets de seuil seront à prendre en compte pour aboutir à une modélisation robuste et parcimonieuse.

Objectifs

Dans cette étude, nous avons utilisé un ensemble de variables environnementales liées à la surface de récif, la connectivité, la température et le « mid-domain » afin de modéliser la richesse spécifique des poissons récifaux à l'échelle globale. Des arbres de régression

(BRT) ont été utilisés afin de démêler et hiérarchiser les facteurs explicatifs, et un modèle en équations structurales (SEM) a permis de comprendre les effets indirects des facteurs par cascades sur la richesse spécifique des poissons. La première méthode permet de comprendre la hiérarchie des facteurs tout en considérant leurs interactions et leurs effets de seuil, alors que la seconde permet de démêler les effets directs et indirects de ces facteurs entre eux sur la richesse spécifique.

L'étude de 500 références bibliographiques a permis de rassembler des informations sur la répartition géographique de 6336 espèces, et 163 listes d'espèces correspondant à des « localités » ont pu ainsi être construites à l'échelle du globe.

Résultats

Le modèle BRT explique 80% de la variance en validation croisée (une partie des données sert à paramétrer le modèle et l'autre à le valider « en aveugle ») avec 7 variables alors que le SEM en explique 54%. Le modèle final d'arbres de régression comporte 7 variables explicatives (Figure 3-2) avec par ordre décroissant d'importance : 1) **la surface corallienne dans un rayon de 600km**, 2) **le bassin biogéographique**, 3) **la longueur de côte dans un rayon de 600km**, 4) **l'indice de connectivité** (inverse de la distance moyenne entre le site et les 10 cellules de récifs les plus proches), 5) **la distance au « mid-domain » le plus proche**, 6) **la gamme de température annuelle de l'eau de surface**, 7) **la température moyenne annuelle de l'eau.**

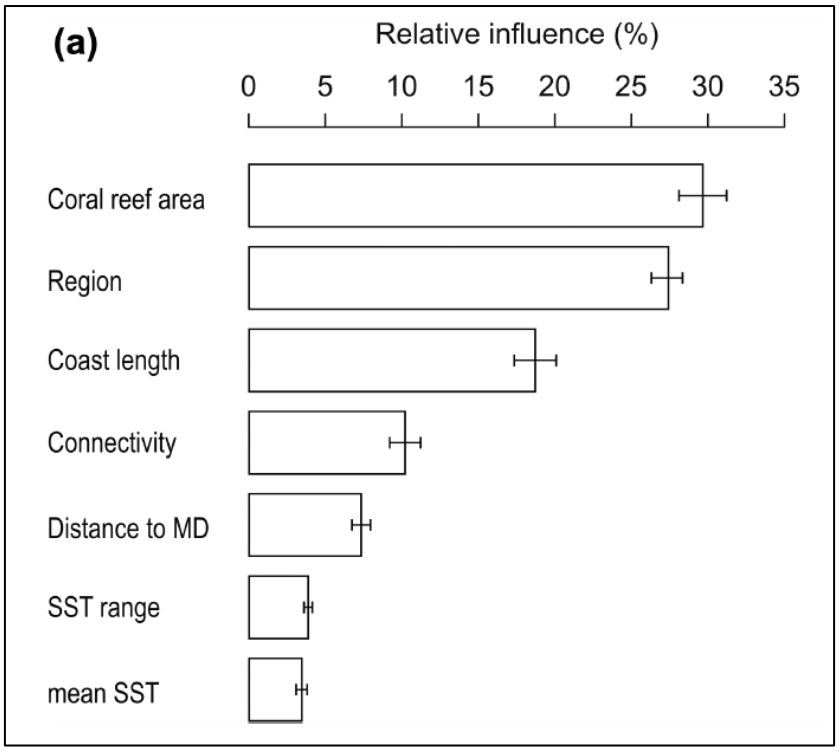


Figure 3-2 : Influence relative des facteurs influençant la richesse spécifique des poissons coralliens

La Figure 3-3 montre la richesse observée (a) et prédite (b) par le modèle dans les 163 localités.

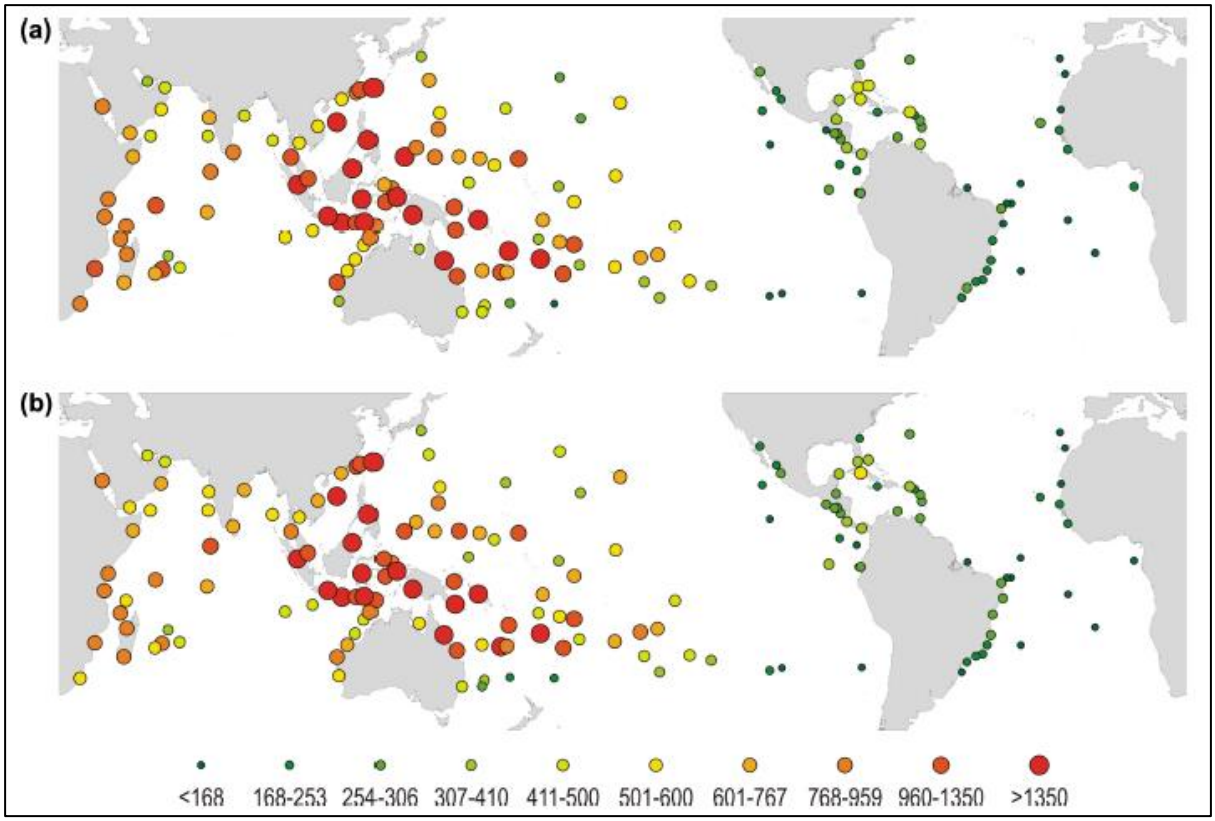


Figure 3-3 : Richesse spécifique des poissons coralliens observée (a) et prédite (b) par le modèle

La plus forte diversité en espèces se trouve dans l'Indo-Pacifique, particulièrement dans le Triangle de Corail avec par exemple 2016 espèces aux Philippines (Figure 3-3). La diversité en espèces diminue graduellement de part et d'autres à l'Est et à l'Ouest, avec une exception à l'Ouest du bassin de l'océan Indien où un second centre de biodiversité apparaît entre Madagascar et l'île Maurice avec plus de 950 espèces (Figure 3-3).
Les plus faibles richesses en espèces à l'échelle globale se trouvent dans l'Est du Pacifique Tropical (EPT) et l'Atlantique, le maximum observé atteignant 330 espèces au Panama pour l'EPT et 461 espèces à Cuba et les Iles Vierges pour l'Atlantique (Figure 3-3).

La région biogéographique est donc un important facteur explicatif de la richesse en espèces. Notamment, la plus forte interaction apparaît entre la région biogéographique et la surface corallienne, la distance au « mid-domain » ainsi que la longueur de la côte, validant ainsi l'hypothèse que les facteurs environnementaux historiques et contemporains interagissent et ensemble expliquent la richesse spécifique observée.

Si le modèle BRT a permis de montrer l'effet majeur du bassin, de la surface corallienne et de la longueur de côte ainsi que leurs interactions sur la richesse spécifique, les effets plus ou moins indirects de ces variables restent à évaluer.

Par exemple, le Pacifique regroupe la majorité des sites isolés, et nous nous attendons donc à avoir un effet direct du bassin sur les autres variables explicatives comme la surface corallienne ou la connectivité et de fait un effet indirect sur la richesse spécifique. Au contraire, la température devrait avoir un effet direct sur la richesse spécifique des poissons par le biais de la théorie énergétique (Ernest et al., 2003; Brown et al., 2004).

Or, les résultats du SEM (Figure 3-4) montrent que le bassin biogéographique a un effet direct sur la richesse spécifique, et marginal sur la surface corallienne et la connectivité. En revanche, la surface corallienne agit directement sur la richesse spécifique (effet 'pur' le plus important), alors que la température moyenne influence fortement la surface corallienne sans agir directement sur la richesse spécifique, son effet est donc indirect.

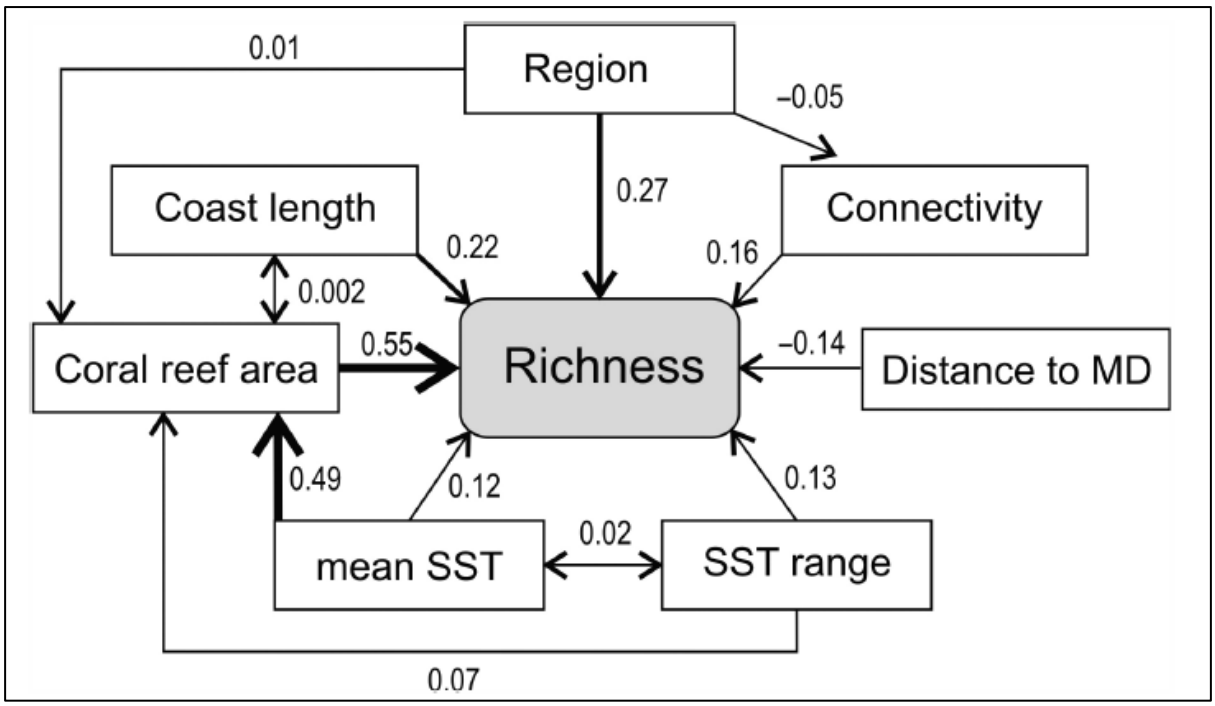


Figure 3-4 : Résultats du modèle en équations structurales pour expliquer la richesse en espèces des assemblages globaux de poissons coralliens

Ces résultats induisent des implications importantes en termes de conservation. La pollution, l'eutrophication et la destruction mécanique des habitats sont à l'origine du déclin des habitats coralliens à une échelle plus ou moins locale (Jackson et al., 2001). Le changement climatique induit une augmentation de la température des eaux de surface qui

provoque des épisodes importants de blanchissement et de mortalité des coraux, menant à la perte de la complexité de l'habitat corallien et à une altération du fonctionnement de cet écosystème (Baker et al., 2008; Alvarez-Filip et al., 2009).

Les activités humaines agissent sur les facteurs principaux influençant la richesse spécifique des poissons coralliens, directement par la destruction de l'habitat corallien, et indirectement par l'effet du changement climatique. Mais du fait des interactions fortes entre les variables explicatives et les différents bassins, les effets des activités humaines pourraient être différents suivant les régions.

Conclusion

Nous avons montré, grâce à l'utilisation d'une base de données mondiale de distribution spatiale des espèces de poissons coralliens et l'utilisation d'outils statistiques prenant en compte la non-linéarité des systèmes écologiques et les interactions entre variables, que les patrons de richesse spécifique à l'échelle globale sont expliqués de manière très robuste par un nombre limité de variables environnementales et géographiques.

En effet, la richesse spécifique des poissons est principalement influencée par des facteurs biogéographiques tels que le bassin ou la présence de barrières biogéographiques, confirmant ainsi que les facteurs environnementaux historiques sont des filtres majeurs ayant modelé la distribution des espèces sur le globe. Nous avons montré également que la surface corallienne, résultat de facteurs environnementaux historiques mais aussi plus locaux et contemporains, favorise la richesse spécifique, mais que celle-ci est menacée par les activités humaines et les changements climatiques qui peuvent agir en synergie.

Ainsi l'acidification et l'augmentation de température des eaux de surface pourraient induire, sans autres contraintes locales, une perte de 20 à 30% de la surface corallienne d'ici 2100 sous le scénario A2 de l'IPCC (Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010). L'homme doit donc cibler ses efforts de conservation au maintien de la surface de l'habitat corallien. Les réserves marines représentent un moyen de gestion (Selig & Bruno, 2010) mais leurs effets restent encore controversés sur l'habitat (McClanahan et al., 2014). Le maintien des groupes fonctionnels clés, comme les herbivores, participe aussi à la résilience du récif mais les autres effets tels que la pollution doivent être contrôlés (Bellwood et al., 2004) (Figure 1-5).

La forte capacité prédictive (80% en validation croisée) valide l'utilisation de ce modèle afin de prédire les variations de richesse spécifique sous changements globaux tels que

l'augmentation de la température moyenne des eaux de surface et la perte de l'habitat corallien à l'échelle régionale.

En revanche, la richesse spécifique observée localement est le fruit d'interactions entre des facteurs régionaux (environnementaux, biogéographiques) et locaux (Kotta & Witman, 2009; Witman, 2013). Les activités humaines comme la pêche peuvent être responsables d'extinctions locales (Dulvy et al., 2003), et une espèce étant rarement éteinte à l'échelle régionale, les listes faunistiques peuvent dissimuler ces extinctions. Egalement, la richesse spécifique ne prend pas en compte la diversité des fonctions portées par les espèces ni leurs histoires évolutives, contrairement aux facettes phylogénétique et fonctionnelle de la biodiversité, et donc renseigne probablement peu sur l'érosion des rôles joués par les communautés de poissons dans les récifs.

Comprendre l'influence des facteurs humains sur toutes les facettes de la biodiversité des poissons nécessite donc des observations quantitatives à l'échelle des communautés et non plus à l'échelle globale des listes faunistiques ainsi que la prise en compte des structures des communautés (biomasse ou abondance des espèces).

3.2 Isoler l'influence de l'Homme sur les différentes facettes de la biodiversité des poissons coralliens (M1)

Problématique

Au-delà de la richesse spécifique, les facteurs influençant les diversités phylogénétique et fonctionnelle des poissons, les deux facettes les plus liées au fonctionnement des écosystèmes, sont mal connus, particulièrement dans les écosystèmes coralliens. Dans un contexte de changement global et d'augmentation des pressions humaines, il est pourtant primordial de comprendre et d'évaluer le niveau d'influence humaine sur ces deux facettes.

Cependant, isoler l'effet « pur » de l'homme des facteurs naturels environnementaux est un vrai défi et nécessite des protocoles d'échantillonnage équilibrés où les gradients environnementaux et humains seraient indépendants et l'échantillonnage serait systématique le long de ces gradients afin de démêler l'influence de chacun d'entre eux, et in fine d'isoler les facteurs humains. En pratique ces protocoles sont difficilement envisageables hors expérimentation et à l'échelle biogéographique. La puissance statistique (capacité à détecter les effets) offerte par l'effort d'échantillonnage et le croisement des facteurs peuvent potentiellement contrecarrer ces limites.

Grâce à l'existence de la base de données du projet Procfish (« base de données *Pacifique* »), ayant permis d'échantillonner 63 sites dans 17 pays du Pacifique Sud le long de gradients environnementaux et humains croisés (chaque pays présentait 2 sites densément peuplés, et deux sites faiblement peuplés), nous avons évalué les effets des activités humaines sur les diversités taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle de deux taxons coralliens contrastés en termes de pression de pêche, les poissons perroquets (Scarinae) et les poissons papillons (Chaetodontidae), tout en contrôlant l'influence de l'habitat et de la biogéographie.

Hypothèses

Le risque de déclin ou d'extinction des espèces est lié à leurs traits fonctionnels. Par exemple les espèces en haut du réseau trophique ou celles avec des stratégies de reproduction lentes comme les carnivores et les primates sont plus vulnérables (Purvis et al., 2000). La pression humaine devrait localement filtrer certains traits fonctionnels et éroder la diversité fonctionnelle des communautés (Flynn et al., 2009).

Le conservatisme phylogénétique est le principe selon lequel les espèces conservent les caractéristiques fonctionnelles de leurs ancêtres, les espèces voisines sur l'arbre phylogénétique, appartenant aux mêmes genres ou familles, occupent alors des niches fonctionnelles proches (Wiens & Graham, 2005). La diversité phylogénétique devrait donc aussi subir une érosion face aux pressions avec une perte d'histoire évolutive (Thuiller et al., 2011).

Dans le milieu marin, notamment dans les récifs coralliens, il a été démontré que les traits fonctionnels des espèces déterminaient la vulnérabilité des espèces de poissons à la pêche ou au changement climatique (Cheung et al., 2005; Graham et al., 2011b) (Figure 3-5).

Les espèces inféodées au corail, souvent de petite taille, sont majoritairement vulnérables à la qualité de l'habitat qui est dégradé par les changements climatiques, et faiblement à la pression de pêche (en gris, Figure 3-5) A l' opposé, les espèces de grande taille, les herbivores et les carnivores sont bien plus sensibles à la pêche (en bleu, Figure 3-5).

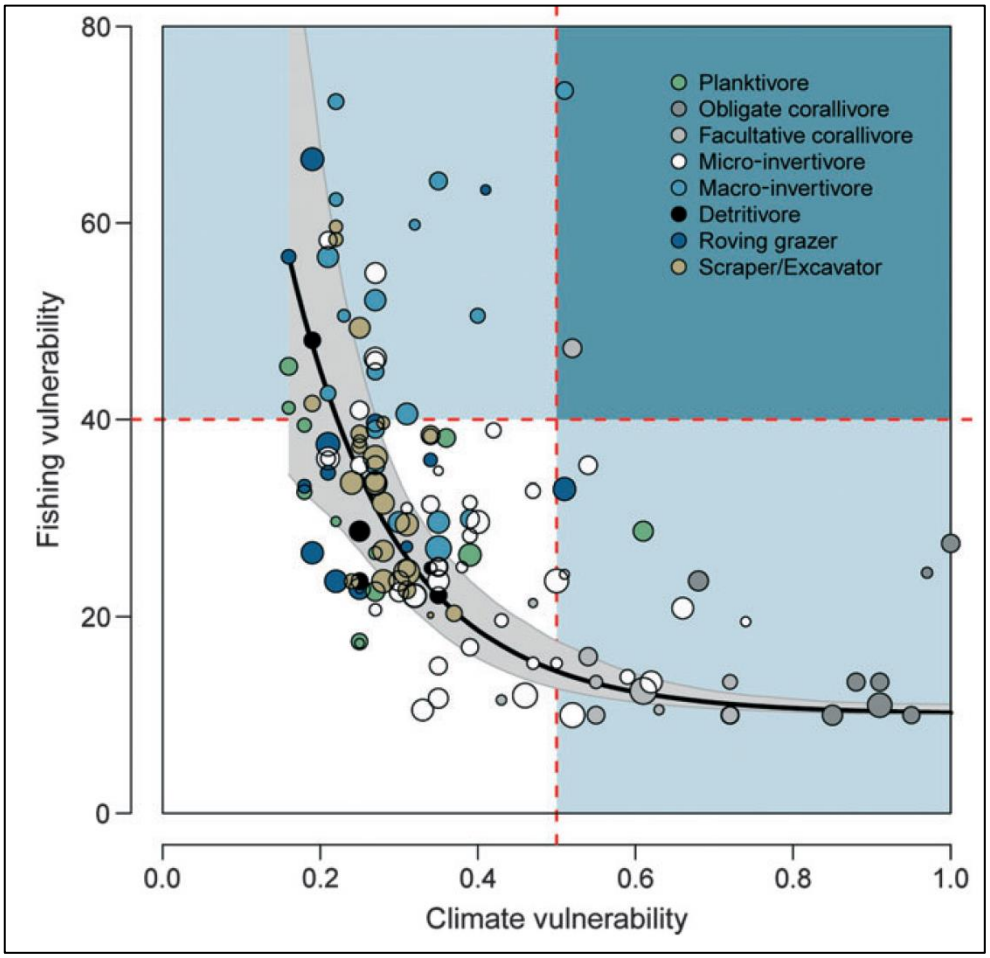


Figure 3-5 : Relations entre la vulnérabilité des espèces de poissons coralliens à la pêche et au changement climatique (via la dégradation de l'habitat) (Graham et al., 2011a)
Les espèces sont classées suivant leur régime alimentaire.

Dans ce contexte et afin d'inférer les impacts de la pêche sur la diversité phylogénétique et fonctionnelle des poissons coralliens, nous avons choisi deux taxons avec une vulnérabilité à la pression de pêche très contrastée : les poissons perroquets et les poissons papillons. En effet, les poissons perroquets sont largement exploités dans l'Indo-Pacifique et les Caraïbes tout en constituant un taxon clé pour le fonctionnement des écosystèmes coralliens (Bellwood et al., 2011). Ils participent au contrôle des algues, érodent le substrat dur et les coraux morts et transportent les sédiments, permettant ainsi le recrutement des larves de coraux, fonctions particulièrement importantes surtout après des perturbations du milieu à l'origine de la mort des coraux (Bonaldo & Bellwood, 2010; Bellwood et al., 2011). A l'inverse, les poissons papillons ne sont pas exploités mais sont cependant très sensibles à la qualité de l'habitat corallien puisque certaines espèces de poissons papillons se nourrissent exclusivement de corail (Findley & Findley, 2001; Pratchett, 2007).

Nous faisons donc l'hypothèse que les effets des activités humaines devraient être plus marqués sur la biodiversité les poissons perroquets, notamment sur les facettes phylogénétique et fonctionnelle, que sur la biodiversité des poissons papillons, et inversement pour les effets de l'habitat.

Objectifs

Nous avons utilisé une base de données comprenant 1553 transects dans 63 villages de 17 pays du pacifique (Figure 3-6) Dans chaque village, une équipe de socio-économistes questionnait des ménages afin de récolter des informations sur la démographie du village, les sources de revenus, leurs activités (pêche, agriculture, etc.). Les pêcheurs faisaient l'objet d'une étude complémentaire et des informations sur leurs habitudes de pêches (fréquence, prises, etc.), les types de bateaux utilisés (motorisation, etc.) et leurs techniques de pêche étaient également récoltées. Ces informations ont permis de caractériser leur niveau de dépendance à la pêche et aux ressources marines. Dans un même temps, une équipe de plongeurs biologistes récoltait des données sur les communautés de poissons dans la zone de pêche de ce village, préalablement définie avec les pêcheurs du village.

Les modèles d'arbres de régression (BRT) ont été utilisés afin de modéliser les diversités taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle des poissons perroquets et papillons. Ces diversités prenaient en compte à la fois la richesse des traits fonctionnels et des lignées phylogénétiques au sein des communautés mais aussi la distribution de l'abondance entre ces traits et ces lignées grâce à l'Entropie de Shannon (Allen et al., 2009). Cet indice est d'autant plus élevé que la biomasse de la communauté est équitablement partagée entre un grand nombre de traits (de lignées) différents.

Finalement, nous avons sélectionné 19 variables humaines (HUMAIN), regroupant des variables socio-économiques et démographiques telles que la densité de population, la consommation annuelle de poissons ou les sources de revenus (pêche, agriculture, salaire, etc.), 17 variables biogéographiques (BIOGEO) telles que la distance au Triangle de Corail, la surface de récif autour des sites ou le type d'île (atoll, île haute ou île basse) et 33 variables habitats (HABITAT) telles que la couverture de corail vivant, la forme des coraux, la profondeur ou le biotope (récif frangeant, intermédiaire, arrière-récif ou pente externe) (M1 Table S3 page 160).

Le nombre de variables étant inégal entre les 3 catégories et certaines variables étant fortement corrélées, des Analyses en Coordonnées Principales (ACoP) ont été générées

pour chaque catégorie et les 5 premiers axes de chaque catégorie (HUMAIN, BIOGEO, HABITAT) ont été utilisés comme facteurs explicatifs dans le modèle.

Les axes d'ACoP étant indépendants, l'effet total de chacune des catégories de facteurs est la somme de chacun des facteurs explicatifs. En choisissant un nombre d'axes d'ACoP identique pour chaque catégorie, aucune catégorie n'est favorisée par rapport à une autre et nous pourrons juger de la magnitude des effets entre les catégories.

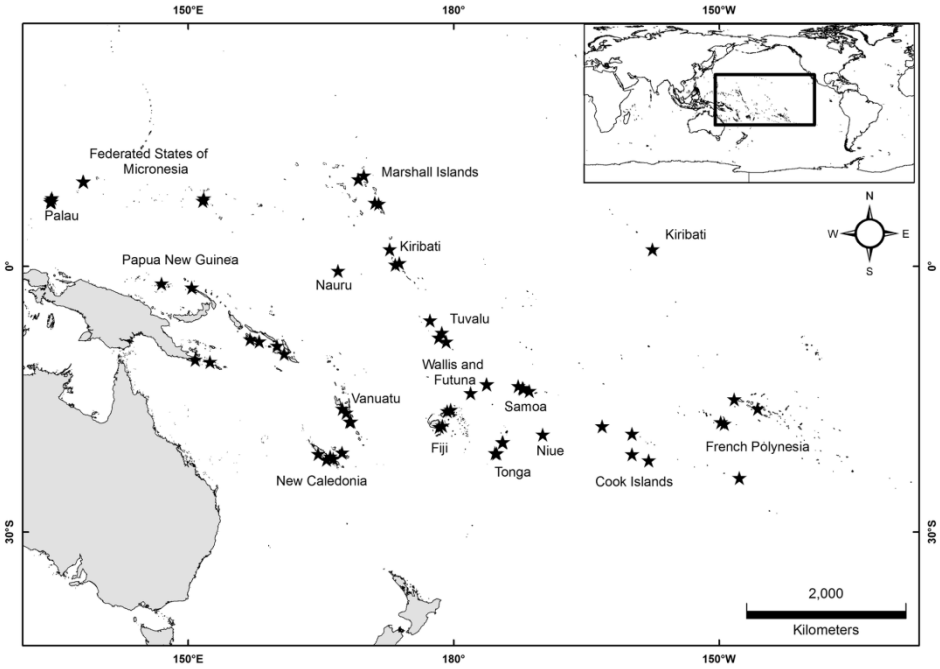


Figure 3-6 : Lieux des 63 sites échantillonnés dans la base de données *« Pacifique »* de 2002 à 2009.

Résultats

Les modèles BRT expliquent entre 39 et 62% de la variance des différentes facettes de la biodiversité en validation croisée. Les résultats montrent que les diversités fonctionnelle et phylogénétique des poissons perroquets sont principalement influencées par les variables humaines (de 33 à 40%), alors que la richesse spécifique est essentiellement influencée par les variables liées à l'habitat et à la biogéographie et plus faiblement par les variables humaines (13%) (Figure 3-7). L'axe HUMAN1, facteur explicatif commun aux trois biodiversités est surtout caractérisé par la densité de population par km^2 de récif (R^2 = -0.72). L'axe HUMAN2, le facteur le plus important expliquant la diversité fonctionnelle des poissons perroquets (21%), est lié à la fréquence d'utilisation de glace pour le stockage de la ressource en poissons, la distance à un centre urbain et la diversité des sources de revenus des pêcheurs.

A l'inverse, la biodiversité des poissons papillons est essentiellement influencée par des facteurs biogéographiques (de 36 à 61%) et d'habitat (de 39 à 61%), et marginalement par les facteurs humains qui influencent seulement la richesse en espèces (12%) (Figure 3-7)

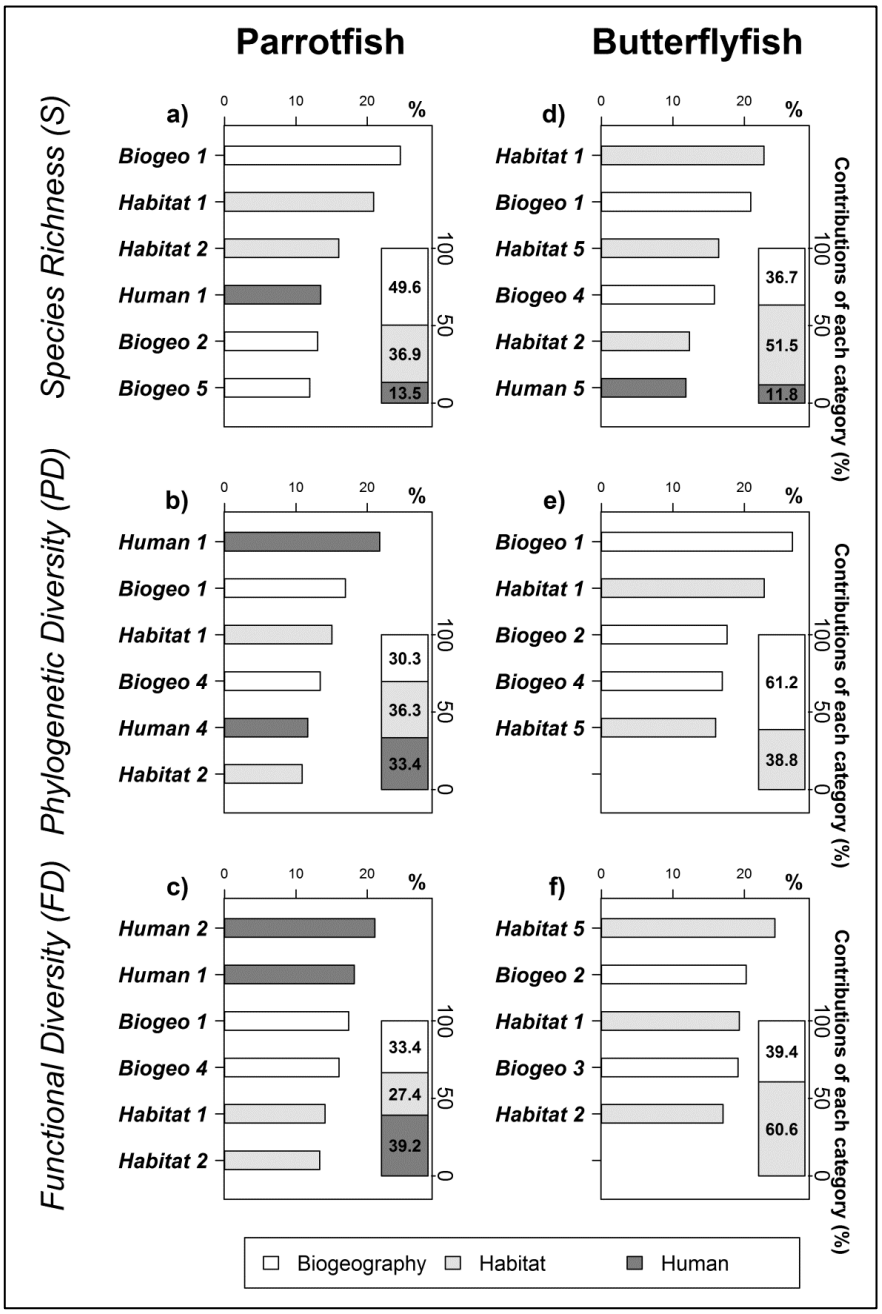


Figure 3-7 : Contributions des variables explicatives en pourcentage pour les trois facettes de la biodiversité.
Contributions des variables explicatives pour 1) la richesse spécifique (haut), 2) la diversité phylogénétique (milieu) et 3) la diversité fonctionnelle (bas) pour les poissons perroquets (gauche) et papillons (droite), et pour chaque catégorie de variables (BIOGEO : blanc ; HABITAT : gris clair ; HUMAIN : gris foncé). Les barres verticales représentent la somme des contributions pour chaque catégorie, calculée en sommant les contributions des variables explicatives de chaque catégorie.

Afin de comprendre l'effet « pur » de la densité de population sur les trois facettes de la biodiversité, un nouveau modèle a été construit avec tous les axes d'ACoP BIOGEO et HABITAT, mais en ne considérant cette fois que la variable brute de densité de population liée à l'axe HUMAN1. L'effet marginal de la densité de population sur les trois facettes de la

biodiversité a été extrait afin de mettre en évidence la relation entre pression humaine et biodiversité, et mettre en lumière des effets de seuil potentiels (Figure 3-8).

Ce nouveau modèle révèle que la diversité phylogénétique diminue de 35% avec l'augmentation de la pression humaine, avec un seuil à 25 habitants/km^2 (Figure 3-8, b). La baisse est encore plus importante pour la diversité fonctionnelle, qui diminue de près de 45% avec cette fois deux seuils, un premier vers 15 habitants/km^2 et un second à 500 habitants/km^2 (Figure 3-8, c). En revanche, la richesse spécifique ne diminue que de 12% de manière linéaire le long du gradient (Figure 3-8, a).

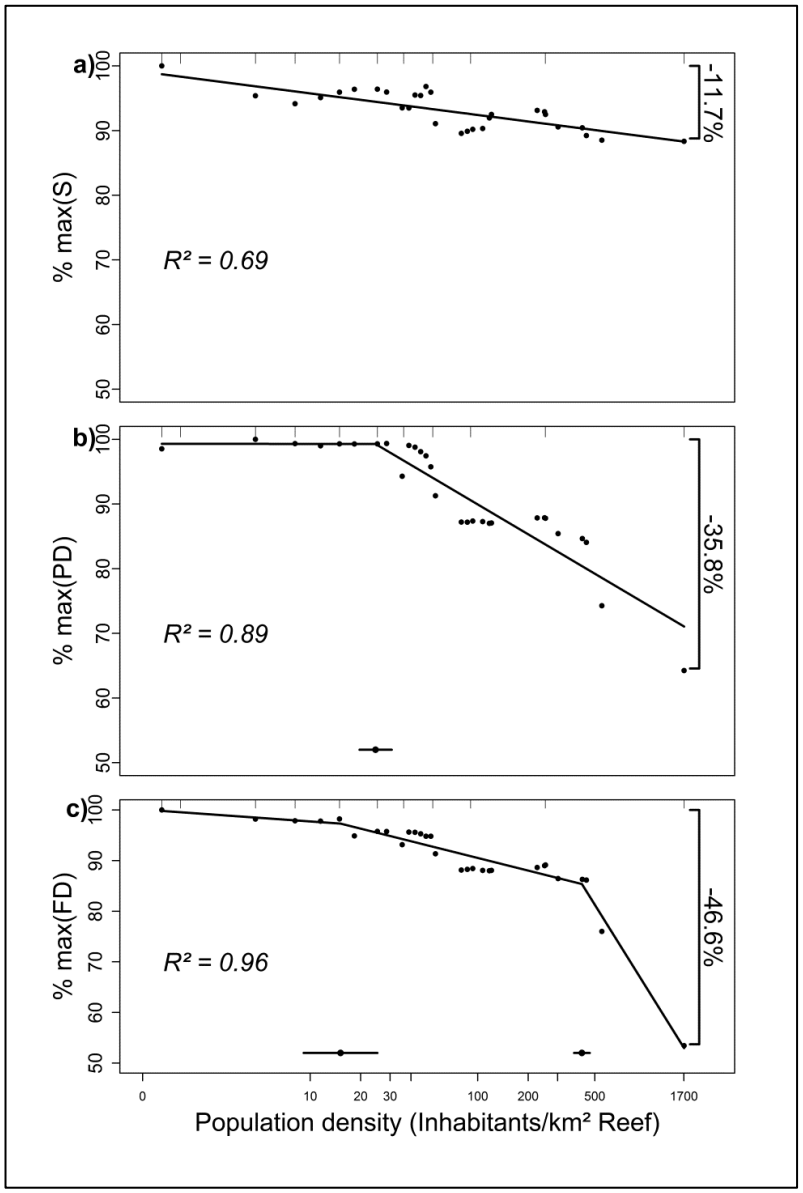


Figure 3-8 : Effet marginal de la population humaine sur la biodiversité des poissons perroquets
Impact sur la richesse en espèces (haut), la diversité phylogénétique (milieu) et la diversité fonctionnelle (bas). L'axe des y représente la variation en pourcentage de l'indice de diversité par rapport à la valeur maximale observée. Le pourcentage de la valeur maximale est indépendant de l'unité et de la gamme de variation de l'indice de biodiversité.
Les estimations de valeurs seuils de population humaine ainsi que leurs intervalles de confiance à 95% sont donnés.

Cette étude démontre que les activités humaines influencent la biodiversité des poissons perroquets avec la même magnitude que les facteurs environnementaux naturels, malgré les effets très structurants de ces derniers (Bellwood & Hughes, 2001; Allen, 2008). Par

comparaison, la richesse spécifique est principalement déterminée par les facteurs environnementaux.

La densité de population humaine est un facteur qui englobe une multitude d'aspects des activités humaines allant des effets de la pêche à la pollution par exemple (Mora et al., 2011). L'effet des activités humaines sur la diversité phylogénétique et fonctionnelle est fondamentalement non-linéaire, avec des effets de seuils significatifs. Cette baisse abrupte de diversité phylogénétique est due à la perte de longues lignées évolutives très probablement monophylétiques. C'est le cas du perroquet à bosse (*Bolbometopon muricatum*) (Figure 3-9), le plus grand des poissons perroquets pouvant atteindre 130cm et 46kg (Bellwood & Choat, 2011). Cette espèce se nourrit de substrat dur dont la moitié est du corail vivant, faisant de lui le prédateur le plus important de corail dans les récifs coralliens puisqu'il ingère près de 5 tonnes de substrat carbonaté par an (Bellwood & Choat, 2011). Le perroquet à bosse exerce donc une fonction unique dans l'écosystème corallien.
Il s'agit pourtant d'une des espèces les plus menacées ; sa taille et le fait qu'il se regroupe pour dormir la nuit sur les platiers récifaux le rendent extrêmement vulnérable à la pêche (Bellwood & Choat, 2011). Le perroquet à bosse a disparu sur la plupart de son aire de répartition qui s'étend de la Mer Rouge à la Polynésie Française dans le Pacifique, et dans cette étude a été recensé dans seulement 2% des transects.

Figure 3-9. Perroquet à bosse (*B. Muricatum*)
©A. Trevor-Jones

Les activités humaines affectent dans une plus grande mesure la diversité fonctionnelle des poissons perroquets. Le premier signal de perte de diversité fonctionnelle à 15 habitants par km^2 de récif marque la perte des espèces de grandes tailles préférentiellement ciblées

par la pêche (Bellwood et al., 2011). Ces seuils précoces confirment des études précédentes qui montrent qu'un faible niveau d'impact humain est suffisant pour altérer de manière significative les niveaux de biomasses ou de richesse spécifique des communautés de poissons (Bellwood et al., 2011).

Le déclin de la diversité phylogénétique des poissons perroquets a pour conséquences la perte potentielle des capacités d'adaptation évolutive des communautés et des processus écologiques en jeu (Forest et al., 2007; Pavoine et al., 2009; Sgrò et al., 2011). En effet, comme le soulignent Forest et collaborateurs (2007), maximiser la diversité phylogénétique reviendrait à maximiser les chances de maintenir dans un pool de gènes les caractéristiques nécessaires pour faire face à une nouvelle configuration de l'écosystème dans un avenir incertain. Face aux changements globaux et aux incertitudes sur le devenir des écosystèmes, la conservation de la diversité phylogénétique semble donc être un levier de conservation indispensable (Forest et al., 2007; Rolland et al., 2011).

L'impact des activités humaines sur les facettes phylogénétique ou fonctionnelle des communautés de poissons est d'autant plus marquant qu'il est totalement dissocié de l'impact sur la richesse spécifique.
La richesse en espèces n'est que faiblement influencée par les facteurs humains, alors qu'une seconde rupture de diversité fonctionnelle intervient pour une densité humaine de plus de 500 habitants par km^2 de récif.
Au-delà de ces valeurs de densité humaine, la perte de diversité fonctionnelle est 4 fois plus importante que la baisse de richesse spécifique. Pourtant le nombre d'espèces est traditionnellement utilisé comme indicateur de référence pour évaluer l'état de santé des écosystèmes (Villéger et al., 2010).

Comme attendu, la biodiversité des poissons papillons est en revanche largement influencée par des facteurs naturels biogéographiques et propres à l'habitat, et marginalement par les facteurs humains. Le contraste des réponses entre les deux familles montre le caractère sélectif de l'influence humaine sur les récifs coralliens et renforce l'hypothèse du filtre de traits et de lignées.

Conclusion

L'utilisation d'une base de données et d'un plan d'échantillonnage croisé à l'échelle du Pacifique a permis d'intégrer des gradients environnementaux et humains assez larges nous permettant de démêler les facteurs influençant la biodiversité des poissons coralliens notamment grâce à la comparaison entre deux familles (perroquets et papillons) contrastées en termes de pression de pêche.

Nous avons montré que les activités humaines influencent à grande échelle et préférentiellement les facettes de la biodiversité liées au fonctionnement des écosystèmes pour les poissons perroquets, taxon largement exploité. La relation entre la diversité phylogénétique (ou fonctionnelle) et le gradient d'impact humain est non-linéaire avec des effets de seuils importants confirmant la non-linéarité de la réponse des systèmes écologiques face aux perturbations humaines (Andersen et al., 2009).

La richesse en espèces seule donne une image faussée de l'étendue des impacts humains, alors que les diversités des lignées évolutives et des traits d'histoires de vie des poissons perroquets sont altérées, induisant très probablement des perturbations dans les processus écologiques.

Pour aller plus loin, il faudrait maintenant lier ces facettes aux processus écosystémiques, notamment l'influence des diversités phylogénétique et fonctionnelle sur la production de biomasse. Par ailleurs, la densité de population englobe de multiples processus humains qu'il faudrait démêler afin de mettre en lumière des facteurs socio-économique proximaux (pêche) et distaux (contexte économique, utilisation des terres en amont, etc.) qui ont le plus d'impact et qui constituent potentiellement des leviers de gestion (Brewer et al., 2012) .

Même si cette étude ne porte que sur deux familles et ne peut être généralisée à l'ensemble des communautés, ces résultats appellent à la mise en place de nouvelles approches dans les études d'impact qui ne devraient plus se cantonner à la richesse en espèces, mais intégrer les facettes liées au fonctionnement des écosystèmes.

Les aires marines protégées constituent un moyen efficace de lutter contre la surexploitation des ressources et la destruction des habitats (Agardy et al., 2011) avec des effets positifs sur la biomasse et la diversité spécifique (Edgar et al., 2014). Par contre leur efficacité à protéger l'ensemble des facettes de la biodiversité est encore largement ignorée alors que cet aspect est primordial car directement lié au fonctionnement des écosystèmes.

3.3 L'efficacité des aires marines protégées pour préserver les communautés de poissons coralliens (M2)

Problématique

Les Aires Marines Protégées (AMPs) constituent actuellement l'outil privilégié pour la conservation de la biodiversité et devraient couvrir 10% des zones marines côtières d'ici à 2020 (Bertzky et al., 2012).

Les AMPs peuvent aussi être le symbole d'un écosystème intact, protégé des altérations causées par les activités humaines, et peuvent donc servir de bases de référence pour évaluer les impacts humains avec les traditionnelles études comparatives « dedans vs. dehors ». Cependant, l'exploitation des écosystèmes côtiers a débuté il y a plus de 30 000 ans et s'est accélérée à partir des 16 et 17ème siècles avec le développement des bateaux et techniques de pêche (Jackson et al., 2001; Roberts, 2007). Les AMPs, mises en place pour les plus anciennes d'entre elles il y a une cinquantaine d'années, peuvent se révéler comme des références faussées d'un écosystème intact puisque crées bien après leur altération. Néanmoins, leur capacité de remédiation reste largement méconnue notamment car les écosystèmes pouvant servir de référence pour une comparaison, ceux quasi intacts, restent rarement échantillonnés.

C'est en partie ce verrou que la thèse propose de lever, en allant mesurer des références pour les écosystèmes coralliens afin d'évaluer de manière explicite le réel impact des activités humaines, et in fine estimer l'efficacité des moyens de conservation en fournissant des objectifs de gestion au-delà de la simple comparaison « exploité vs protégée ».

Ces sites isolés, probablement les derniers refuges de biodiversité, présentent souvent des caractéristiques écologiques et géographiques particulières qui ne permettent pas de comparaisons directes avec les zones exploités ou les AMPs (Graham & Mcclanahan, 2013). C'est le second verrou que nous avons levé en vue de comparer la performance des AMPs par rapport aux niveaux de références pour les écosystèmes coralliens.

L'exploration de sites isolés en Nouvelle-Calédonie, l'existence de données historiques collectées hors et dans des AMPs aux caractéristiques très contrastées (de 6 à 38 ans, et de 700 à 17 500 Ha) nous ont permis d'évaluer l'efficacité des mesures de protection mais aussi l'impact humain sur la biodiversité et la biomasse des communautés de poissons coralliens.

Hypothèses

Les effets écologiques positifs des AMPs sur la densité et la biomasse des populations, ainsi que sur la richesse spécifique des communautés, sont largement reconnus, notamment pour les espèces exploitées (Lester et al., 2009; Agardy et al., 2011; Graham et al., 2011b; Fox et al., 2012). Ces effets augmentent généralement avec la taille et l'âge de l'AMP (Claudet et al., 2008; McClanahan et al., 2009; Edgar et al., 2014), mais également son niveau d'isolation des populations humaines et le niveau de respect de la législation (Pollnac et al., 2010; Edgar et al., 2014).

En revanche, une étude comparant les niveaux de biomasses entre Chagos, un archipel isolé et protégé dans l'océan Indien, des AMPs et des sites exploités montre que les biomasses des méso-prédateurs et des prédateurs apicaux sont bien supérieures à Chagos à celles observées dans les AMPs et les sites exploités, suggérant une efficacité partielle des AMPs à protéger l'ensemble des facettes des communautés de poissons dans les récifs coralliens (Figure 3-10).

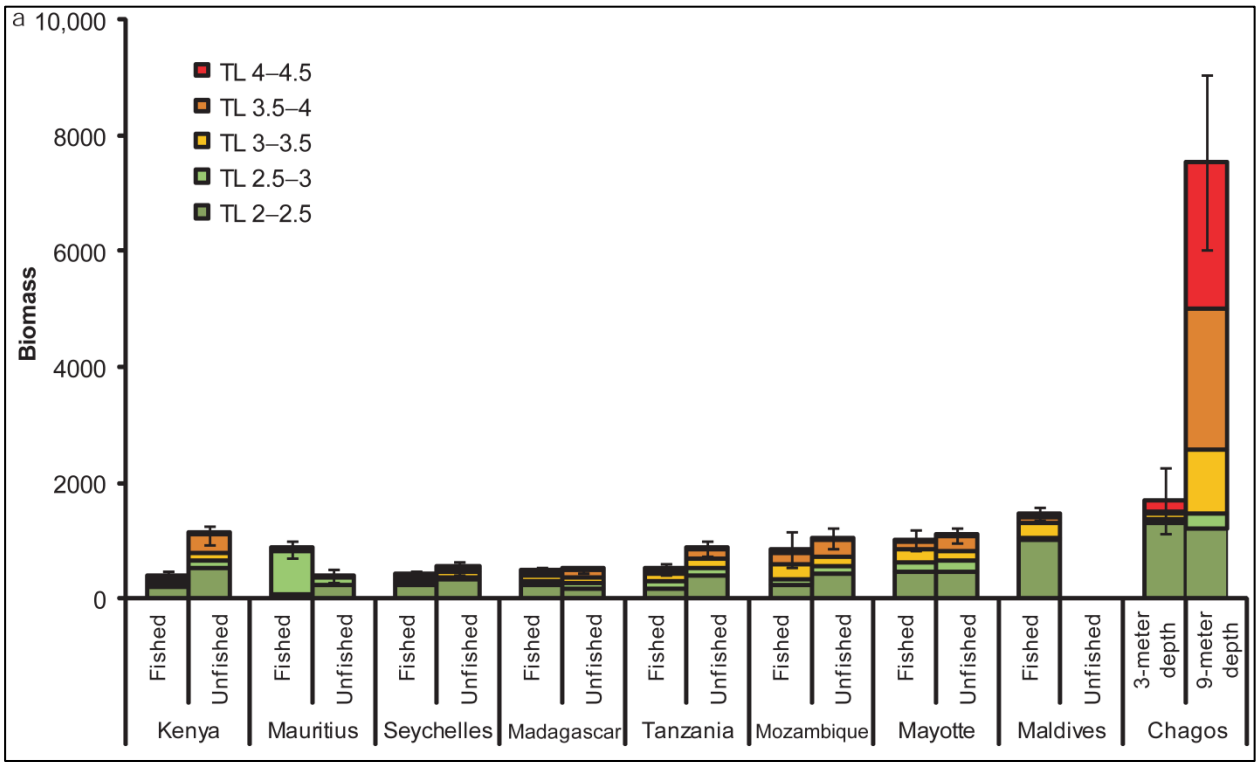


Figure 3-10 : Biomasse totale des espèces exploitées (en kg/ha) en fonction du niveau trophique, du niveau de gestion (pêché « fished » vs protégé « unfished ») et de la profondeur dans 9 pays dans l'océan Indien ouest et central (Graham & Mcclanahan, 2013)
Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard.

Des niveaux importants de biomasses et de richesse en espèces, notamment de piscivores, ont également été observés à l'atoll de Palmyra dans le Pacifique (Sandin et al., 2008a) ou dans les îles isolées au Nord de l'archipel d'Hawaii (Friedlander & DeMartini, 2002) mais ils n'ont pas été comparés aux biomasses dans des AMPs.
Cependant, ces sites se trouvent généralement à plusieurs centaines de kilomètres des premières populations humaines. Les différences de biomasses et de biodiversités entre les sites exploités les plus proches et ces sites isolés ont généralement été attribuées au gradient humain, sans prendre en considération les gradients environnementaux naturels qui pouvaient expliquer en partie ces différences. Bien que l'isolement des populations humaines soit très certainement un facteur majeur structurant les communautés de poissons dans ces sites, occulter les gradients géographiques et environnementaux naturels peut mener à une surestimation de l'effet des activités humaines.

A l'image des manuscrits 1 et 4, nous faisons l'hypothèse que par exemple des facteurs liés à la connectivité (MacArthur & Wilson, 1967), à l'habitat tels que le biotope ou la profondeur connus pour influencer la diversité en espèces (Rogers et al., 2014) et la température en lien avec le métabolisme des individus (Ernest et al., 2003; Brown et al., 2004), en plus des facteurs humains, façonnent la biodiversité et la biomasse des communautés de poissons autour de la Nouvelle-Calédonie. Toutefois, nous supposons que les sites isolés présentent des biomasses et des biodiversités plus importantes malgré les gradients environnementaux naturels présents en Nouvelle-Calédonie, notamment pour les prédateurs apicaux (Friedlander et al., 2010; Graham & Mcclanahan, 2013). Nous faisons également l'hypothèse que les niveaux de biodiversité et de biomasses dans les AMPs sont fonctions des caractéristiques des AMPs telles que l'âge et la taille.

Objectifs

Les niveaux de biodiversités (la richesse spécifique, la richesse fonctionnelle et l'entropie fonctionnelle de Rao) et de biomasses (totale, d'herbivores et de prédateurs apicaux) dans les AMPs ont été comparés au regard des sites i) les plus influencés par les activités humaines, et ii) les plus isolés des activités humaines pour la Nouvelle Calédonie qui offre un gradient exceptionnel pour un même pool régional d'espèces.

Trois types d'AMPs ont été considérés dans cette étude (Figure 2-1 & Tableau 2) :

- Une AMP intégrale de catégorie IUCN Ia : la **réserve Yves Merlet** au sud de la Nouvelle-Calédonie (ci-après **NO ENTRY- LARGE**), de grande taille (17 500 Ha) et ancienne (38 ans). Les activités humaines y sont interdites à l'exception des activités de recherche scientifiques pour lesquelles une autorisation est requise.
- la **réserve Aboré** au sud de la Nouvelle-Calédonie (ci-après **NO TAKE- LARGE**), de taille moyenne (5000/9000 Ha) et récente (6/13 ans). La présence humaine y est autorisée mais la pêche y est interdite. Cette réserve a été mise en place en 1988, et s'étendait sur 15 000 Ha. En juillet 1995, deux tiers de la réserve ont été ouverts pour une expérience de pêche et refermés en Août 1995. Pendant les deux premières semaines de réouverture de la réserve, 800 bateaux ont été observés, l'équivalent d'un an de fréquentation avant l'expérience (Preuss et al., 2009).
- Un ensemble d'AMP : les **réserves du lagon Sud** de Nouvelle-Calédonie (ci-après **NO ENTRY- SMALL**), qui ne dépassent pas 700 Ha et sont relativement anciennes (21 ans) et localisées en face de Nouméa.

Cinq tribus s'occupent des zones gérées traditionnellement, deux au nord de la Nouvelle-Calédonie (Hienghène et Pouebo), deux au sud (Borendy et l'Ile des Pins) et une au nord des îles Loyautés à Beautemps-Beaupré. Ces zones sont caractérisés par une multitude de types de gestion et sont de tailles différentes, certaines parties étant zone « tabou » (interdite), certaines zones étant autorisées à la pêche quand d'autres sont interdites à la pêche mais pas « tabou », et ce dans une même aire gérée par une même tribu. Devant la complexité des différents modes de gestion, nous les avons regroupés en gestion « Traditionnelle » (ci-après « **TRADITIONAL** »).

Afin de déterminer si les niveaux de biodiversité et de biomasse saturaient avec l'isolation à des populations humaines, nous les avons modélisées en fonction du temps de trajet depuis le marché principal de l'ile (situé à Nouméa) qui sera notre variable reflétant l'influence humaine. Son gradient s'étend de quelques minutes à plus de 40h de Nouméa. Nous avons aussi considéré un ensemble de variables environnementales liées à l'habitat (biotope, profondeur, pourcentage de corail vivant), la connectivité (surface de récif dans un rayon de 3, 30 et 600km), la température moyenne pour 1626 transects en Nouvelle-Calédonie (Figure 3-11). Des arbres de régression (BRT) ont été utilisés afin de démêler et

hiérarchiser les facteurs explicatifs sur chacun des indices de biodiversité et de biomasse afin d'estimer l'effet pur du temps de trajet au marché sur chacun des indices.
Cette étape nous a permis de déterminer les seuils d'isolation, donné par le temps de trajet au marché, au-delà desquels les indices de biodiversité et de biomasse saturaient. Ces niveaux à saturation ont alors été considérés comme des références pour évaluer l'efficacité des AMPs et les impacts humains.

La liste d'espèces regroupe 352 espèces, dont 69 espèces de prédateurs apicaux et 89 espèces d'herbivores. Les requins, poissons non-téléostéens, n'ont pas été considérés compte tenus de leur traits de vie très particuliers par rapport aux poissons téléostéens.

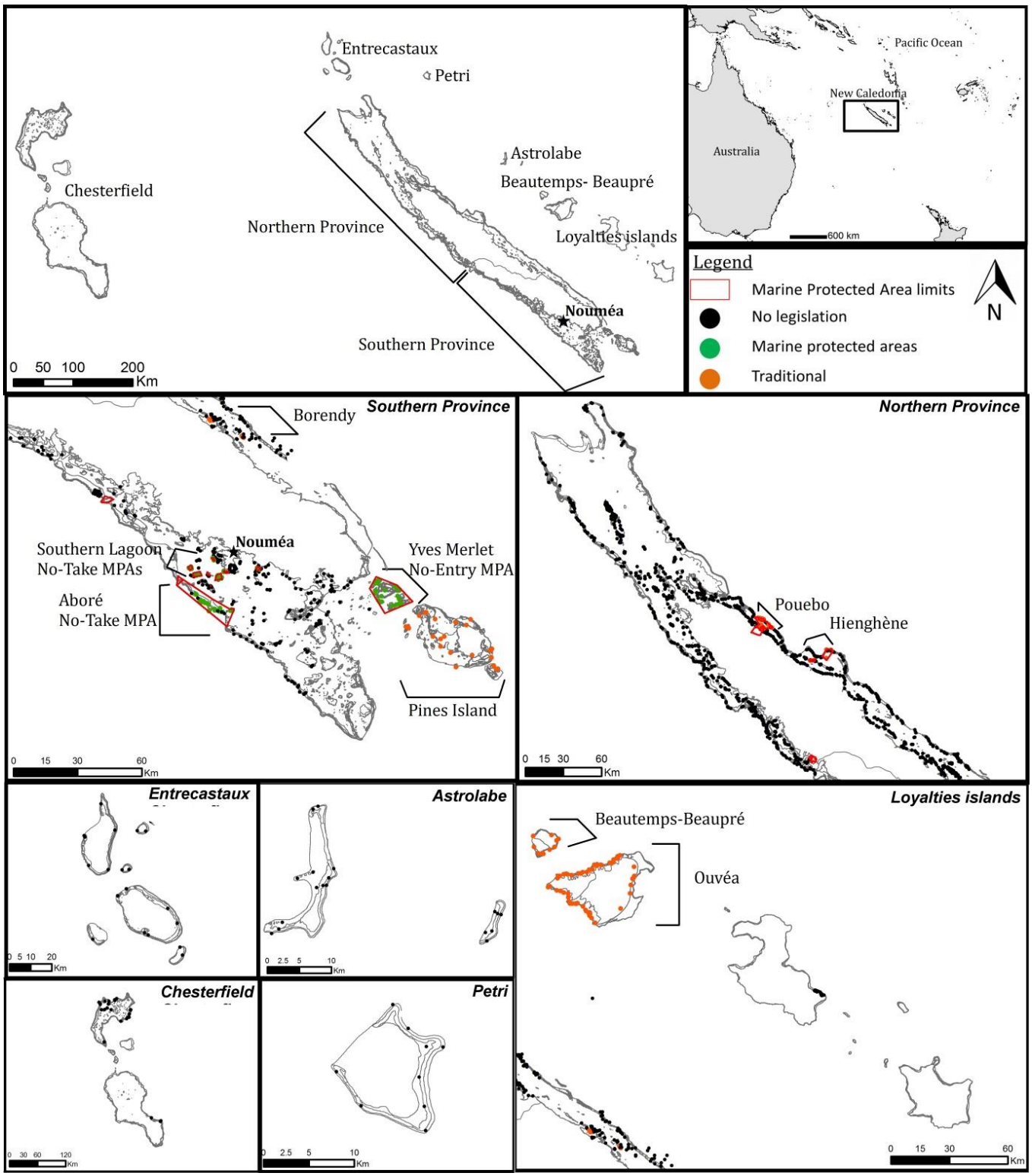


Figure 3-11 : Localisation des transects utilisés en Nouvelle-Calédonie
Les points en vert indiquent les transects effectués dans les AMPs, les points marqués en orange les transects effectués dans les zones gérées traditionnellement et les points en noir les zones non soumises à une législation.

Résultats

Les modèles d'arbres de régression expliquent entre 56 à 84% de la variance des différents aspects (biomasse totale, biomasse d'herbivores, biomasse de prédateurs apicaux, richesse spécifique et indices de diversité fonctionnelle) des communautés de poisson. Au total, 9 variables explicatives ont été utilisées afin de modéliser ces 6 indices des communautés de poissons (Figure 3-12).

Le temps de trajet est une des variables les plus structurantes pour tous les indices de diversité, et plus particulièrement pour la richesse fonctionnelle (44%), la biomasse de prédateurs apicaux et la diversité fonctionnelle (entropie de Rao) (> 20%).

La biomasse totale et la biomasse d'herbivores sont largement influencées par la température moyenne (> 25%) alors que la richesse spécifique est plutôt influencée par la couverture de corail vivant et la profondeur.

Ces résultats confirment que l'ensemble des facteurs humains et environnementaux naturels jouent un rôle prépondérant dans les variations de biodiversité et de biomasse des communautés de poissons.

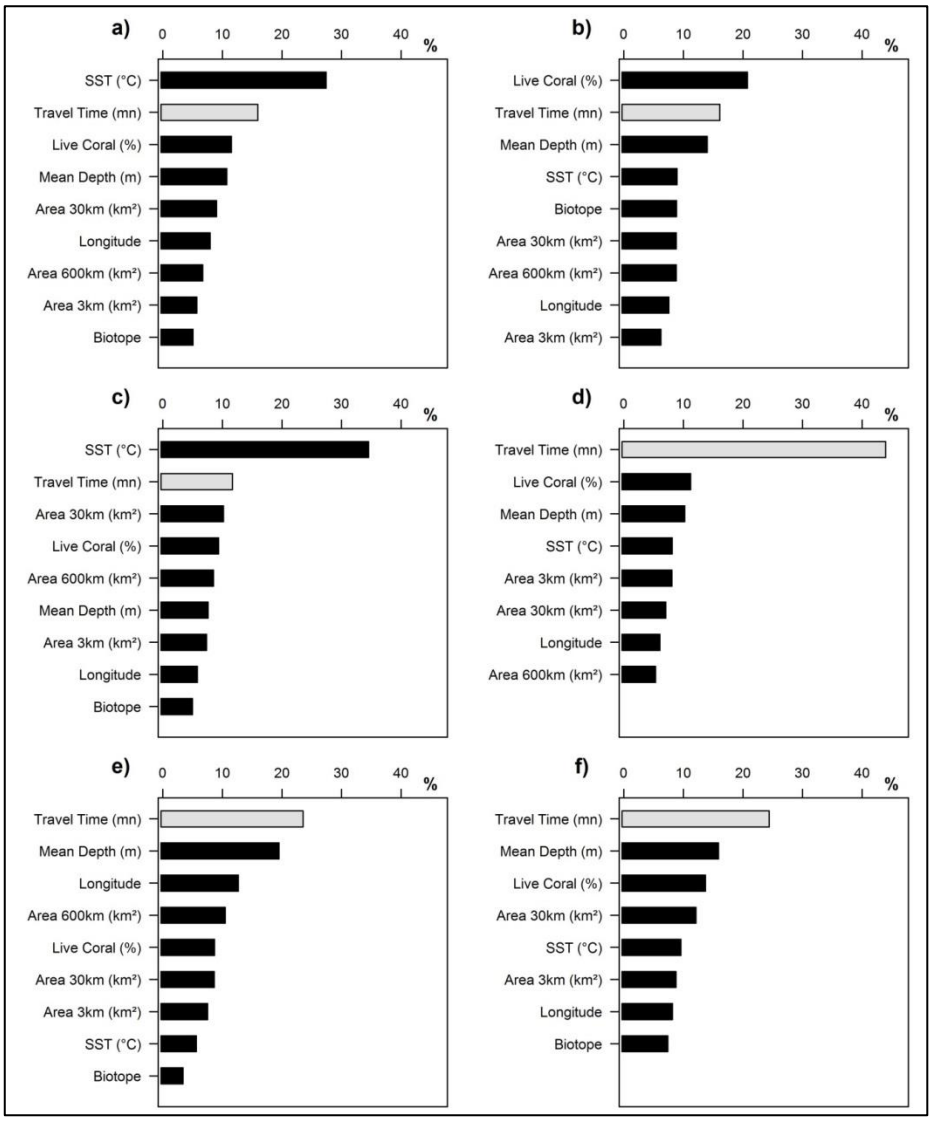


Figure 3-12 : Contributions des variables explicatives en pourcentage pour les 6 indices de biodiversité et de biomasses

La contribution des 9 variables explicatives pour a) la biomasse totale (g/m^2), b) la richesse spécifique (nombre d'espèces de poissons par transect), c) la biomasse d'herbivores (g/m^2), d) la richesse fonctionnelle (FRic), e) la biomasse de prédateurs apicaux (g/m^2) et f) l'entropie de Rao (convertie en nombre équivalent d'espèces). La variable « Temps de trajet au marché » est indiquée en gris clair.

Afin de comprendre l'effet « pur » de la distance au marché sur les biodiversités et biomasses des communautés de poissons, l'effet marginal de cette variable a été extrait du modèle (Figure 3-13).

Les indices de biodiversité augmentent non-linéairement avec le temps de trajet à Nouméa jusqu'à atteindre un plateau dans les sites les plus isolés. Cependant, tous les indices n'augmentent pas à la même vitesse.

La biomasse de prédateurs apicaux et la richesse fonctionnelle montrent les plus grandes différences entre les sites proches de Nouméa et les sites isolés (69.3% et 60.6%

respectivement) alors que la richesse spécifique et la diversité fonctionnelle (indice de Rao) sont les moins sensibles à l'isolement (respectivement 16.9% et 10.5%).
Egalement, le seuil marquant l'accroissement maximal, point d'inflexion de la courbe sigmoïde, est différent suivant l'indice. La biomasse totale et la biomasse d'herbivores augmentent le plus rapidement (après 6h30 et 7h30 de trajet depuis Nouméa alors que les indices de diversités fonctionnelles réagissent le plus tard à l'isolement (16h30 et 21h30 de Nouméa).

Le distance au marché est un indicateur de la demande en ressources d'un territoire, et son influence a déjà été démontrée sur la biomasse totale des communautés de poissons (Cinner et al., 2013). Dans la continuité de ces travaux, nous démontrons dans cette étude que le temps de trajet à un marché, au-delà de la distance linéaire, façonne en priorité les facettes des communautés de poissons liées au fonctionnement de l'écosystème ainsi que la biomasse des prédateurs apicaux.

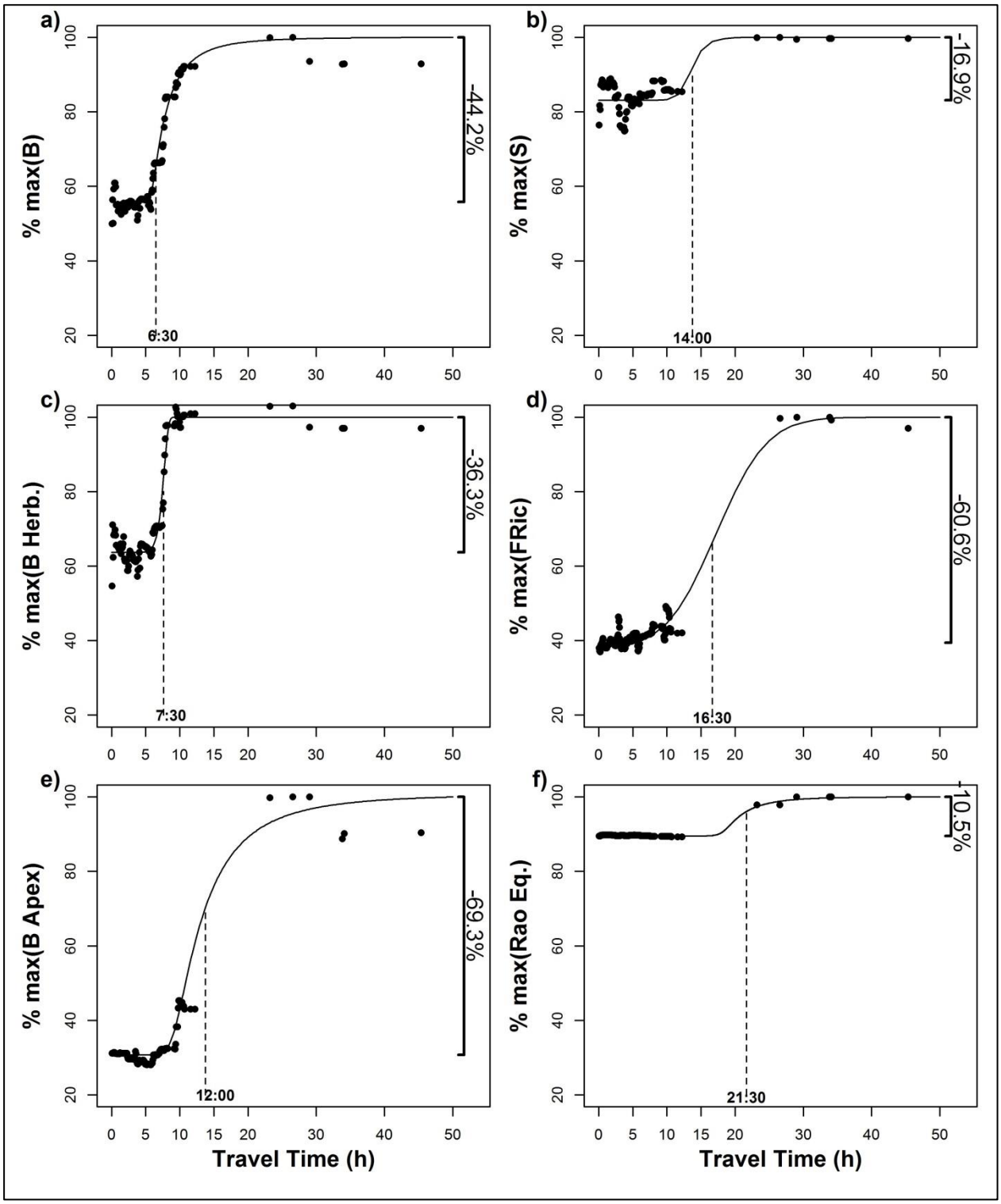


Figure 3-13 : Effet marginal du temps de trajet au marché sur les six indices de biodiversités et de biomasses

Effet marginal du temps de trajet au marché pour a) la biomasse totale (g/m^2), b) la richesse spécifique (nombre d'espèces par transect), c) la biomasse d'herbivores (g/m^2), d) la richesse fonctionnelle (FRic), e) la biomasse de prédateurs apicaux (g/m^2) et f) l'entropie de Rao (convertie en nombre équivalent d'espèces).

L'axe de y est le pourcentage de variation à partir de la valeur maximale pour chaque indice. Les estimations des points d'inflexions (en heures) sont indiquées grâce aux pointillés.

Cette approche nous a également permis de mettre en exergue des seuils significatifs au-delà desquels les indices de biodiversité et biomasse atteignent leur maximum dû à l'isolement depuis les populations humaines, notamment au-delà de 20h.
Ainsi nous avons pu comparer les niveaux de biodiversité et de biomasse entre les différentes AMPs, les zones gérées traditionnellement (en gris, Figure 3-14) ainsi que des sites situés à moins de 3h de trajet de Nouméa (en rouge, Figure 3-14) ici utilisés comme référence de sites exploités, et à plus de 20h comme référence de sites isolés et marginalement influencés par les activités humaines (en bleu, Figure 3-14).

La comparaison des distributions des données brutes pour les indices de biodiversités et biomasses montrent des différences significatives entre les différentes AMPs, les zones gérées traditionnellement, les zones exploitées et les zones isolées (Kruskal-Wallis: $147.7 < \chi^2 < 219.5$, $p.val < 2.2E\text{-}16$) (Figure 3-14).
La biomasse des prédateurs apicaux est significativement supérieure dans les zones isolées que dans n'importe quelle AMP ou zone gérée de manière traditionnelle (Figure 3-14, e), avec une biomasse médiane à 35 g/m^2 et un maximum à 500 g/m^2, alors que la biomasse médiane dans la réserve intégrale Yves Merlet (NO ENTRY – LARGE) atteint 10g/m^2. Le niveau de richesse fonctionnelle (Figure 3-14, d) est également plus élevé dans les zones isolées que dans les AMPs ou les zones gérées traditionnellement. En revanche, la biomasse totale et la biomasse d'herbivores atteignent un niveau similaire entre la réserve intégrale Yves Merlet et les zones isolées. Les niveaux de richesse spécifique et d'entropie fonctionnelle dans l'ensemble des AMP présentent de faibles variations par rapport aux sites isolés des activités humaines (Figure 3-14, b) et f)). En revanche, la réserve Aboré (NO TAKE – LARGE) et les réserves du lagon Sud (NO TAKE – SMALL) présentent des niveaux de diversité proches des sites exploités à moins de 3 heures de Nouméa pour l'ensemble des indices de biodiversités et de biomasses, notamment la réserve Aboré (Figure 3-14). Ce résultat est probablement explicable par le fait que la réserve d'Aboré et du lagon Sud sont très proche de Nouméa, et donc en zone globalement sous forte influence humaine.

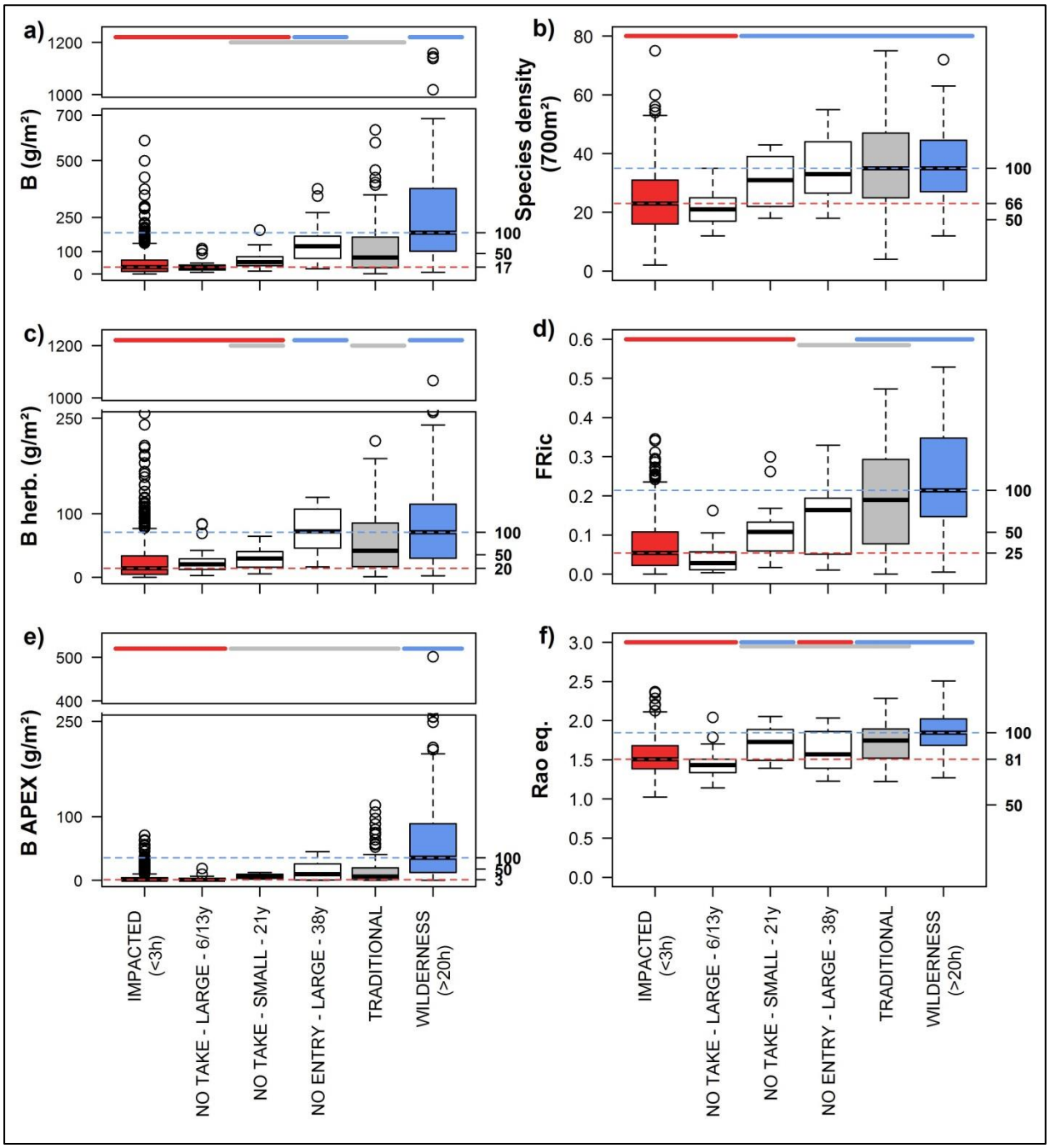


Figure 3-14 : Distribution des 6 indices de biodiversités et de biomasses pour chaque méthode de gestion

Distributions des valeurs brutes de a) la biomasse totale (g/m^2), b) la richesse spécifique (nombre d'espèces par transect), c) la biomasse d'herbivores (g/m^2), d) la richesse fonctionnelle (FRic), e) la biomasse de prédateurs apicaux (g/m^2) et f) l'entropie de Rao (convertie en nombre équivalent d'espèces) pour, de gauche à droite, i) les transects situés à moins de 3 heures de Nouméa (en rouge), ii) la réserve Aboré (NO TAKE-LARGE), iii) les réserves du lagon Sud (NO TAKE – SMALL), iv) la réserve Yves Merlet (NO ENTRY – LARGE), v) les sites gérées traditionnellement, vi) les sites isolés (> 20h, bleu).

Afin de confirmer les différences observées entre les différentes méthodes de gestion et les deux extrêmes du gradient humain (<3h, > 20h), un nouveau modèle d'arbres de régression a été construit pour chacun des indices de diversité et biomasse, en considérant

l'ensemble des 8 variables environnementales (pourcentage de corail vivant, profondeur, biotope, surface de récif dans un rayon de 3km, 30km et 600km, la longitude et la température moyenne), et la variable « Gestion » (ci-après « Management ») caractérisée par six catégories : zones situées à moins de 3 heures de Nouméa, les 3 types d'AMPs, les zones gérées traditionnellement, et celles à plus de 20h de Nouméa.
Ces nouveaux modèles expliquent entre 61% et 84% de la variance des indices de biodiversité et de biomasse (M2 Extended Data Table 1 p 195). L'effet de la gestion influence particulièrement la richesse fonctionnelle (> 30%), la biomasse de prédateurs apicaux (> 15%), la richesse spécifique (> 15%) et la diversité fonctionnelle (entropie de Rao) (> 20%) (M2 - Extended Data Figure 4, p 192) .

L'effet marginal des différents types de gestion sur les indices de biodiversité et de biomasse confirment que la biomasse de prédateurs apicaux et la richesse fonctionnelle sont bien plus élevées dans les sites isolés des activités humaines que dans les réserves en Nouvelle-Calédonie. Egalement, les niveaux de biodiversité et biomasses dans la réserve Aboré (NO TAKE – LARGE) se rapprochent de ceux observés dans les sites exploités à moins de 3h de Nouméa (Figure 3-15).

L'efficacité des AMPs est généralement attribuée à leur âge et à leur taille, les plus grandes et plus anciennes renfermant plus d'espèces commerciales (McClanahan et al., 2007; Claudet et al., 2008; Edgar et al., 2014). Edgar et collaborateurs en 2014 ont évalué le rôle de 5 caractéristiques d'AMPs (1) l'interdiction de la pêche, 2) la surveillance, 3) ancienne (> 10 ans), 4) grande (> 100 km^2) et 5) isolée par du sable ou des eaux profondes) sur le niveau de protection de la ressource. Ils ont montré que la biomasse des communautés de poissons augmentait de manière importante pour les AMPs regroupant 4 à 5 de ces caractéristiques et que par conséquent ces types d'AMPs pouvaient être considérés comme des références d'écosystème non pêchés.
Dans notre étude, la réserve Yves Merlet regroupe bien 4 des 5 caractéristiques présentées par Edgar *et al.,* (2014) (grande, ancienne, surveillée et les activités de pêche sont interdites). En revanche, les niveaux de richesse fonctionnelle et de biomasse de prédateurs apicaux n'atteignent pas les niveaux observés dans les sites non pêchées et isolés en Nouvelle-Calédonie (respectivement 75% et 45% de la médiane des sites isolés, Figure 3-14), même en contrôlant des gradients environnementaux naturels qui pourraient expliquer ces différences (respectivement 80% et 60% de sites isolés) (Figure 3-15).Les

niveaux de diversité fonctionnelle et de biomasse de prédateurs apicaux dans la réserve Yves Merlet sont plus élevés que dans la réserve Aboré, beaucoup plus récente et qui a connu une histoire particulière avec les deux-tiers ouverts à la pêche pendant un mois, 7 ans après sa mise en place. Pendant ces quelques semaines, cette zone a connu une pression de pêche intense estimée à 9t après l'échantillonnage de 57% des bateaux fréquentant la zone pendant cette période (Preuss et al., 2009). Les niveaux de biodiversité et de biomasse dans cette AMP, dont les deux tiers sont protégés depuis 9 ans et un tiers depuis 16 ans, dépassent rarement ceux observés dans les sites exploités, démontrant que 6 années n'ont pas été suffisantes pour observer un effet de la protection des communautés de poissons dans cette AMP.

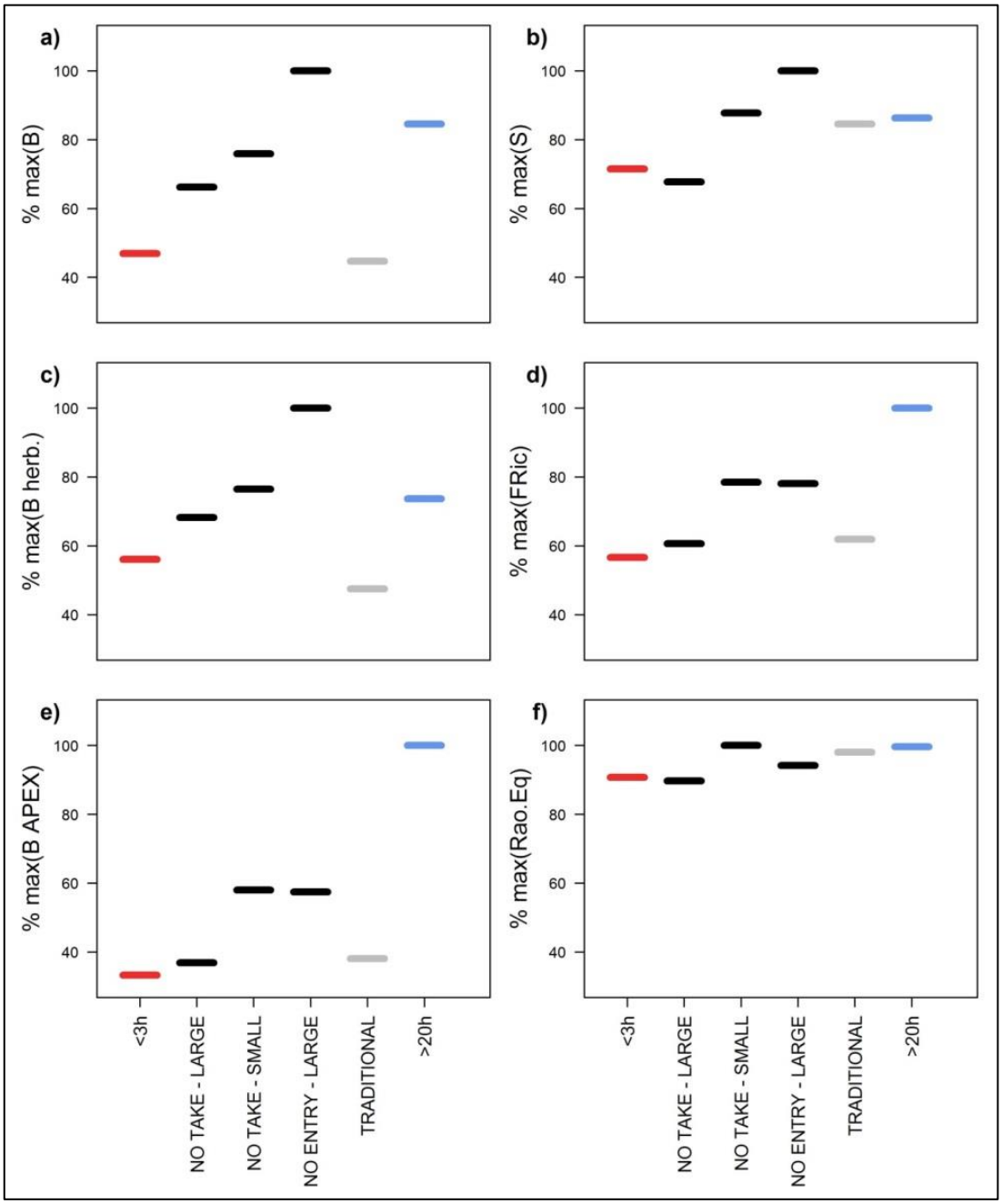


Figure 3-15 : Effets marginaux des méthodes de gestion sur les 6 indices de biodiversités et de biomasses

Variations prédites par un modèle d'arbres de régression avec 8 variables environnementales et la variable « Gestion » comme facteur humain de a) la biomasse totale (g/m^2), b) la richesse spécifique (nombre d'espèces par transect), c) la biomasse d'herbivores (g/m^2), d) la richesse fonctionnelle (FRic), e) la biomasse de prédateurs apicaux (g/m^2) et f) l'entropie de Rao (convertie en nombre équivalent d'espèces), pour de gauche à droite, i) les transects situés à moins de 3 heures de Nouméa (en rouge), ii) la réserve Aboré (NO TAKE-LARGE), iii) les réserves du lagon Sud (NO TAKE – SMALL), iv) la réserve Yves Merlet (NO ENTRY – LARGE), v) les sites gérées traditionnellement, vi) les sites isolés (> 20h, bleu).

Afin de mettre en évidence quelles étaient les entités fonctionnelles systématiquement absentes dans les sites exploités et les AMPs en comparaison aux sites isolés, nous avons cartographié les volumes fonctionnels de chaque communauté de poissons (transect) pour chaque niveaux de gestion (< 3h, les 3 AMPs, les zones gérées traditionnellement, >20h) dans l'espace fonctionnelle global (Figure 3-17).

Les zones les plus claires indiquent des fractions de l'espace fonctionnel plus rarement occupées par les espèces à l'inverse des zones les plus foncées. L'enveloppe noire correspond au volume fonctionnel occupé par les espèces dans au moins 50% des transects.

Ces zones de l'espace fonctionnel regroupant au moins 50% des transects représentent de 11% à 19% du volume fonctionnel total pour les sites exploités, les trois types d'AMPs et 77% du volume fonctionnel total dans les sites isolés (M2 – Extended Data Table 4 , p 198).

La caractérisation de l'espace fonctionnel (Figure 3-18) démontre que les prédateurs apicaux mobiles et de grande taille tels que les barracudas, carangues et thons à dents de chien (Figure 3-16, a,b,c) sont régulièrement rencontrés dans les sites isolés mais plus rarement dans les autres sites, particulièrement dans la réserve Aboré. En revanche, les espèces de sédentaires de grandes tailles tels que le poisson napoléon (*Cheilinus undulatus*) Figure 3-16, d) se nourrissant d'invertébrés ou les grands mérous sédentaires (piscivores) (Figure 3-16, e) sont plus fréquents dans la réserve Yves Merlet, la plus grande et plus âgées des AMPs.

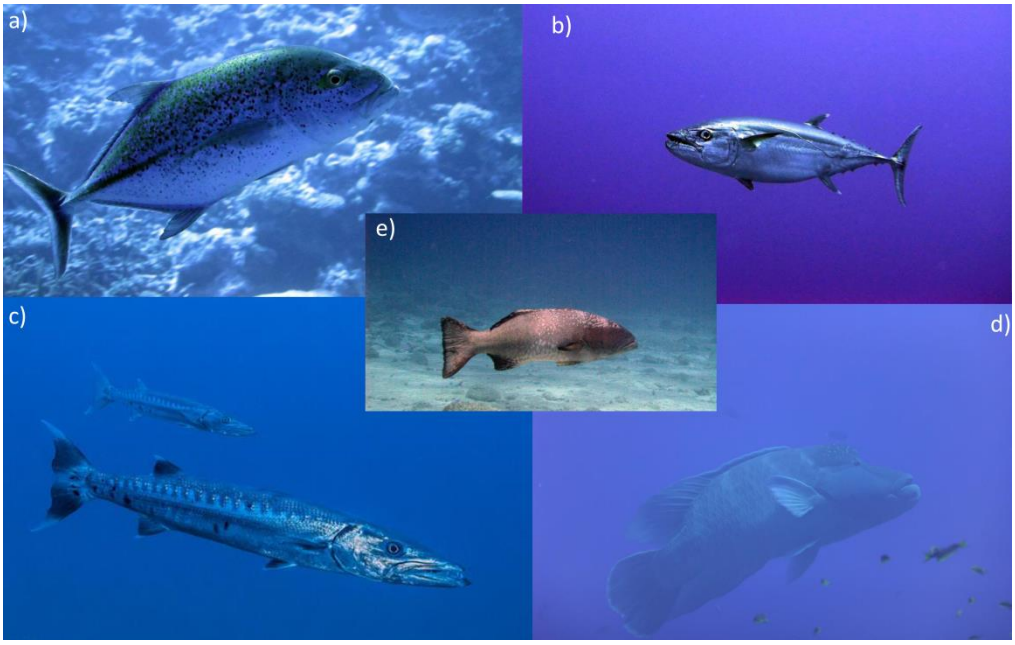


Figure 3-16 : Espèces fréquentes dans les sites isolés.
Aa) Carangue bleue (*Caranx melampygus)* A.Friedlander©, b) thon à dents de chien (*Gymnosarda unicolor*) A.Friedlander©, c) barracuda (*Sphyraena barracuda* E.morales©, d) Napoléon (*Cheilinus undulatus*) S.D'agata© e) loche saumonée (*Plectropomus laevis*) A.Friedlander©

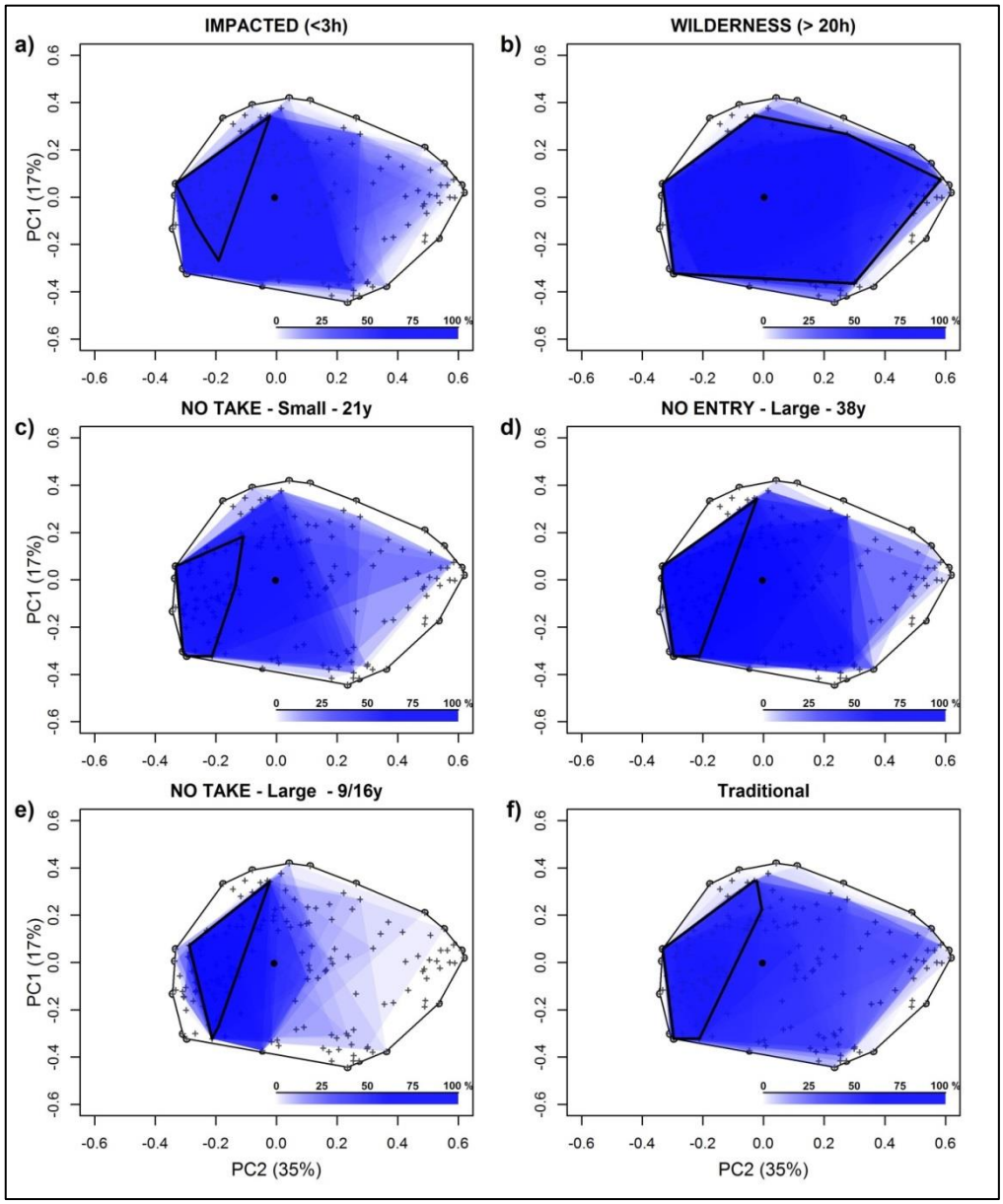


Figure 3-17 : Portion de l'espace fonctionnelle remplie par les communautés de poissons suivant la méthode de gestion

Espace fonctionnel rempli par chaque communauté ou transect dans a) les zones à moins de 3h, b) les zones à plus de 20h de Nouméa, c) les réserves du lagon Sud (NO TAKE – SMALL), d) la réserve Aboré (NO TAKE – LARGE), e) la réserve Yves Merlet (NO ENTRY – LARGE) et f) les zones gérées traditionnellement.

L'enveloppe noire représente la portion de l'espace fonctionnel remplie par au moins 50% des transects et les pourcentages du volume total rempli par au moins 50% des transects est donné page 198, Extended Data Table 4. La caractérisation des axes PC1 et PC2 est donné en Figure 3-18.

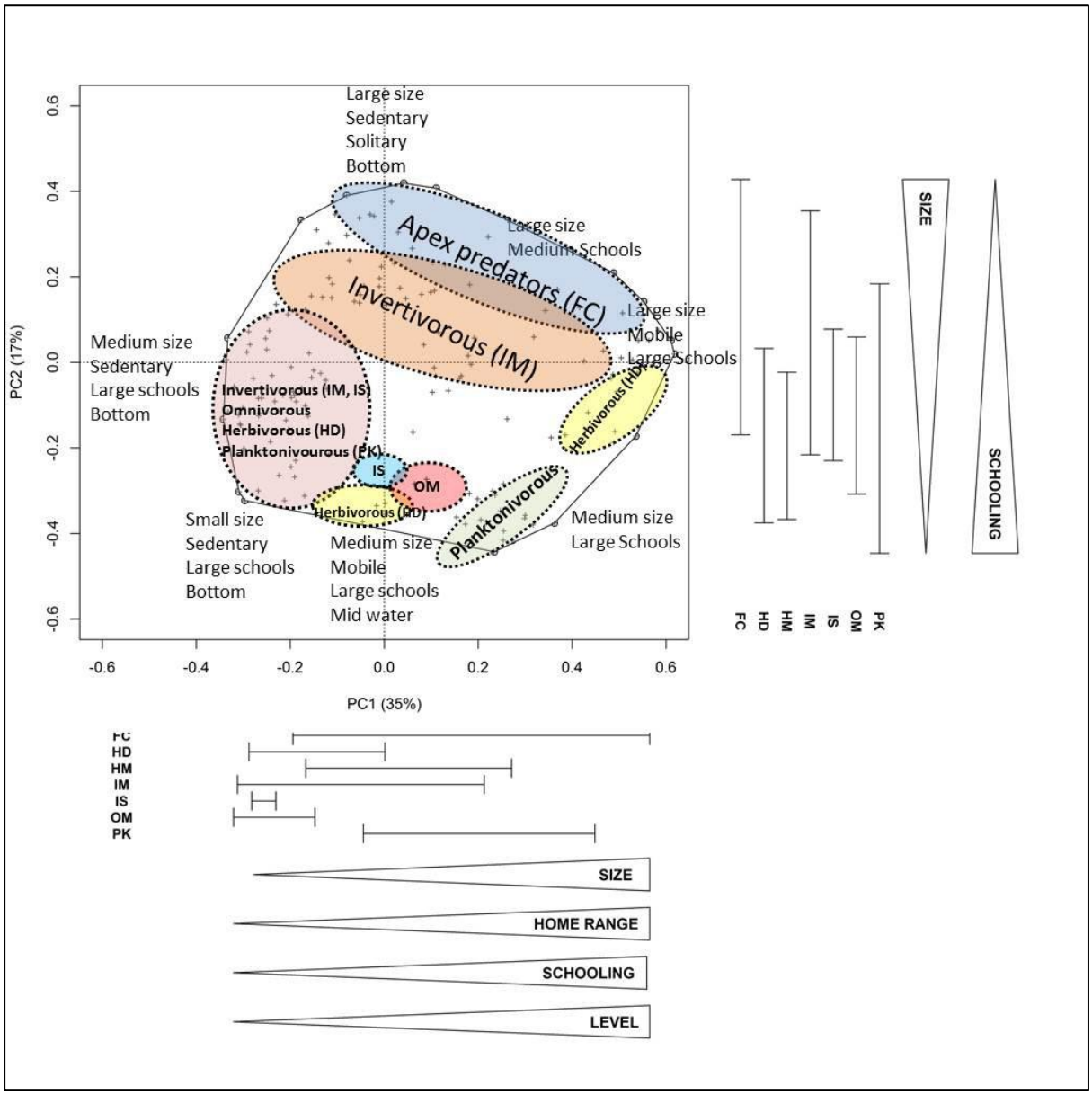


Figure 3-18 : Caractérisation de l'espace fonctionnel suivant les axes de PCoA 1 et 2

Caractérisation de l'espace fonctionnel avec 5 des traits d'histoires de vie les plus importants expliquant les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales.

« Size » (Taille), «Home-Range » (Mobilité), « Schooling » (Grégarisme), « Level » (position dans la colonne d'eau). Le régime alimentaire des espèces est divisé en 7 catégories : FC (Piscivores), HD (Herbivores-Détritivores), HM (Herbivores-Macroalgues), se nourrissant d'invertébrés mobiles (IM) et sessiles (IS), OM (omnivores), PK (planctonivores).

Conclusion

L'utilisation de gradients humains importants nous ont permis tout d'abord de mettre en évidence que les sites isolés des activités humaines pouvaient être considérés comme des références de l'état de santé des écosystèmes coralliens pour les sites exploités et les AMPs.

Indépendamment des facteurs environnementaux naturels, tous les indices de biodiversités et de biomasses saturent au-delà d'un certain niveau d'isolement (à partir de 7h).

La biomasse totale et la biomasse d'herbivores réagissent le plus rapidement à l'isolement, ce sont des indices très réactifs de l'influence humaine, alors que les diversités fonctionnelles et la biomasse de prédateurs apicaux sont des indicateurs retardés.

La biomasse totale est un indicateur généralement utilisé dans l'évaluation des impacts humains (Friedlander & DeMartini, 2002; McClanahan et al., 2007). La biomasse totale et la biomasse d'herbivores saturent plus rapidement que les diversités fonctionnelles ou la biomasse de prédateurs apicaux, démontrant que certaines fonctions sont encore absentes alors que la biomasse atteint son maximum suite à l'isolement. La diversité fonctionnelle et la biomasse de prédateurs apicaux devraient donc être privilégiées dans l'évaluation de l'influence humaine en plus de la biomasse totale et d'herbivores.

Les effets de l'isolement sur les biomasses de prédateurs apicaux a déjà été démontré dans des études précédentes (Friedlander & DeMartini, 2002; Graham & Mcclanahan, 2013), mais il s'agit de la première étude démontrant leurs effets sur la diversité fonctionnelle des communautés de poissons. En augmentant le gradient humain, cette étude fait suite au manuscrit 1 et montre une augmentation non-linéaire du niveau de diversité fonctionnelle encore plus importante.

L'AMP la plus grande et la plus ancienne soutient un fort niveau de biomasse totale et d'herbivores, alors que les sites isolés soutiennent une plus forte biomasse de prédateurs apicaux et de diversité fonctionnelle, dû principalement à l'absence des prédateurs apicaux mobiles.

La pression de pêche se concentre généralement aux limites extérieures des AMPs puisque ces dispositifs de conservation sont connus pour abriter de plus fortes biomasses et niveaux de richesse spécifique, notamment pour les espèces sédentaires (Lester et al.,

2009). En revanche, les espèces mobiles ne profitent pas totalement des AMPs puisqu'ils peuvent être capturés à l'extérieur des limites (Cote et al., 2001; Lester et al., 2009).
Les AMPs évaluées dans cette étude sont toutes situées dans le lagon sud de Nouvelle-Calédonie, à moins de 3 heures de Nouméa. La pression de pêche à l'extérieur y est importante, et les pêcheurs non-professionnels en sont responsables pour moitié (Jollit et al., 2010).
Dans ce contexte, même la plus grande et ancienne AMP en Nouvelle-Calédonie ne peut contrebalancer la pression de pêche sur les prédateurs apicaux mobiles pour lesquels la taille de l'AMP n'est probablement pas suffisante. Les sites isolés sont donc essentiels pour conserver des populations de prédateurs apicaux viables à la fois par la dispersion de larves (Almany et al., 2007), mais également d'individus vers les sites pêchées (Halpern & Warner, 2003). Ces sites sont des sanctuaires pour les groupes fonctionnels les plus sensibles à la pêche et devraient disposer de moyens de conservation et de surveillance propres.

Les prédateurs apicaux exercent un forçage sur le réseau trophique par le biais de cascades trophiques qui engendrent une multitude de réponse sur les autres espèces et sur les processus écosystémiques (Estes et al., 2011). Cependant il n'y a pas de règles générales quant au rôle des prédateurs apicaux dans les écosystèmes terrestres et marins (Estes et al., 2011). Dans les écosystèmes de « kelp », les prédateurs apicaux vont être responsables de l'augmentation des populations d'herbivores et de la diminution des populations autotrophes (Jackson et al., 2001; Steneck & Sala, 2002; Estes et al., 2011). A l'inverse, les perches dans les grands lacs américains sont à l'origine de la diminution et de l'abondance des autotrophes (Estes et al., 2011).
Les prédateurs apicaux dans les récifs coralliens sont impliqués dans des cascades trophiques et influencent les populations de méso-prédateurs (Steneck & Sala, 2002; Dulvy et al., 2004; Ward & Myers, 2008; Ritchie & Johnson, 2009; Mumby et al., 2012) mais leur rôle est difficile à mettre en évidence car la pêche cible plusieurs taxons appartenant à différents niveaux du réseau trophique (Steneck & Sala, 2002; Mumby et al., 2012). Comprendre leur rôle est donc un challenge et devrait devenir une priorité de recherche.

Ces sites isolés et relativement protégés des activités humaines en comparaison aux AMPs constituent aussi un cas idéal pour évaluer les caractéristiques intrinsèques des communautés de poissons sans les effets de la pêche.

3.4 La vulnérabilité fonctionnelle intrinsèque des communautés de poissons coralliens les plus isolées de l'Indopacifique

Problématique

Une des caractéristiques essentielles des communautés est leur vulnérabilité face aux menaces anthropiques. La vulnérabilité est la combinaison (i) de la sensibilité intrinsèque d'un système à une menace, (ii) du niveau de cette menace sur le système et (iii) de la capacité d'adaptation du système à cette menace (Cinner et al., 2012; Foden et al., 2013; Parravicini et al., 2014).

La vulnérabilité des fonctions d'une communauté de poissons est le produit de la sensibilité de ces fonctions à une menace, de l'exposition aux menaces et de la redondance fonctionnelle qui représente une métrique liée à la capacité d'adaptation de la communauté ichtyologique puisque la présence de nombreuses espèces ou individus assurant chaque fonction permet théoriquement de mieux résister à une menace (Parravicini et al., 2014).

Dans le meilleur des cas, une fonction est très peu sensible aux menaces et présente une forte redondance. Dans le pire des cas, une fonction est très sensible aux menaces et possède très peu de redondance. La distribution conjointe de la sensibilité et de la redondance au sein d'une communauté détermine donc son niveau de sensibilité mais peu d'études ont quantifié cette codistribution.

La redondance d'une fonction est généralement définie par le nombre d'espèces portant cette fonction (Parravicini et al., 2014). Dans le cas de communautés de poissons déjà impactées, la redondance fonctionnelle observée est donc extrinsèque, car déjà soumise aux pressions. Dans le cas des communautés non influencées par l'homme, des fonctions peuvent être naturellement rares ou faiblement redondantes, il s'agit de la redondance intrinsèque des fonctions qui va déterminer la vulnérabilité intrinsèque des communautés c'est-à-dire indépendamment de toute pression. Nous pouvons alors dissociée la vulnérabilité en deux composantes, la vulnérabilité intrinsèque et la vulnérabilité extrinsèque, suivant si le système est exposé ou pas.

Démêler la vulnérabilité intrinsèque de la vulnérabilité extrinsèque n'a jamais été fait car les écosystèmes coralliens sont soumis à de multiples pressions humaines. Son évaluation permettrait pourtant de comprendre quelles sont les fonctions naturellement vulnérables

et ainsi donner des bases de références de la vulnérabilité des entités fonctionnelles et orienter les mesures de conservation. Il est également important de comprendre si ces références sont homogènes le long de gradient biogéographique indépendamment des différences en espèces

Grâce à l'exploration de sites isolés des pressions humaines, le long du gradient de richesse spécifique de l'Indo-Pacifique, nous avons ainsi pu identifier les entités fonctionnelles naturellement vulnérables à la pêche.

Hypothèses

Les récifs coralliens sont parmi les écosystèmes le plus riches et les plus productifs (Moberg & Folke, 1999), et devraient présenter des niveaux de vulnérabilité fonctionnelle intrinsèque limités dû à la forte redondance potentielle pour chaque entité fonctionnelle (combinaisons de traits fonctionnels).

Or, à l'échelle des régions biogéographiques et malgré la forte diversité spécifique dans les assemblages de poissons, la majorité des espèces se retrouve dans quelques entités fonctionnelles, laissant les autres entités fonctionnelles avec seulement une espèce (39% à 54% des entités fonctionnelles suivant les régions biogéographiques) donc sans redondance (Figure 3-19).

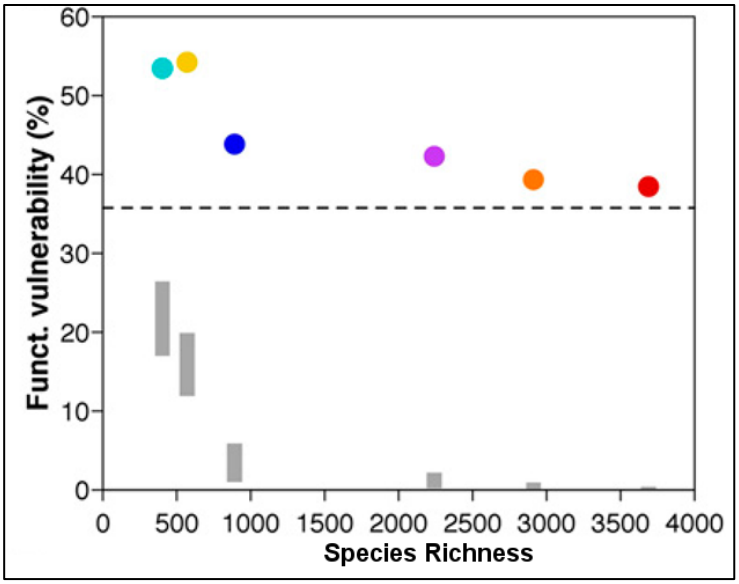


Figure 3-19 : Relation entre la richesse en espèces des régions biogéographiques et la vulnérabilité fonctionnelle (Mouillot et al., 2014)
La vulnérabilité fonctionnelle est définie comme la proportion d'entités fonctionnelles avec une seule espèce. Bleu clair : Atlantic Est, Bleu foncé : Atlantic ouest, Jaune : Pacifique Tropical Est, orange : Pacifique Central, Violet : Océan Indien ouest.
Les barres en gris représente l'intervalle de confiance (95%) des valeurs attendues sous un modèle nul en simulant une assignation aléatoire des espèces dans les entités fonctionnelles.

Cependant, cette étude se concentre sur les assemblages d'espèces à l'échelle régionale et que les patrons à l'échelle régionale ne sont sans doute pas transposable à l'échelle local. Egalement, l'abondance des espèces dans le calcul de la vulnérabilité.

Nous faisons donc l'hypothèse que, de la même manière que ce qui est observé à l'échelle régionale, la distribution des espèces au sein des communautés locales de poissons est très hétérogène entre les entités fonctionnelles, ce qui conduirait à une forte vulnérabilité fonctionnelle intrinsèque. Par contre certaines entités avec peu d'espèces pourraient obtenir une forte redondance via une forte abondance d'individus pour diminuer le niveau de vulnérabilité fonctionnelle notamment dans les sites isolés de l'Indopacifique.

Objectifs

Dans cette étude nous avons évalué la vulnérabilité fonctionnelle intrinsèque des communautés de poissons le long du gradient biogéographique de l'Indo-Pacifique. Nous avons sélectionné quatre sites pour lesquels les communautés de poissons ont été échantillonnées grâce à la méthode du comptage visuel en plongée (UVC) dans l'archipel des Chagos (79), dans les sites isolés au nord de la Nouvelle-Calédonie (18), dans les atolls de Minerva au sud des Tonga (13) et dans des atolls du sud des Tuamotu (37) et dans le groupe des Actéons en Polynésie Française (Figure 3-20).

Nous avons estimé la vulnérabilité des entités fonctionnelles en prenant en compte i) la sensibilité moyenne des entités fonctionnelles à la pêche (moyenne des sensibilités des espèces appartenant à chaque entité fonctionnelle) et ii) la redondance des espèces dans chaque entité fonctionnelle en considérant à la fois le nombre d'espèces et la distribution des abondances (Entropie de Shannon par entité fonctionnelle). Nous avons comparé la composition taxonomique et fonctionnelle des quatre sites étudiés en évaluant les espèces et entités fonctionnelles en commun.

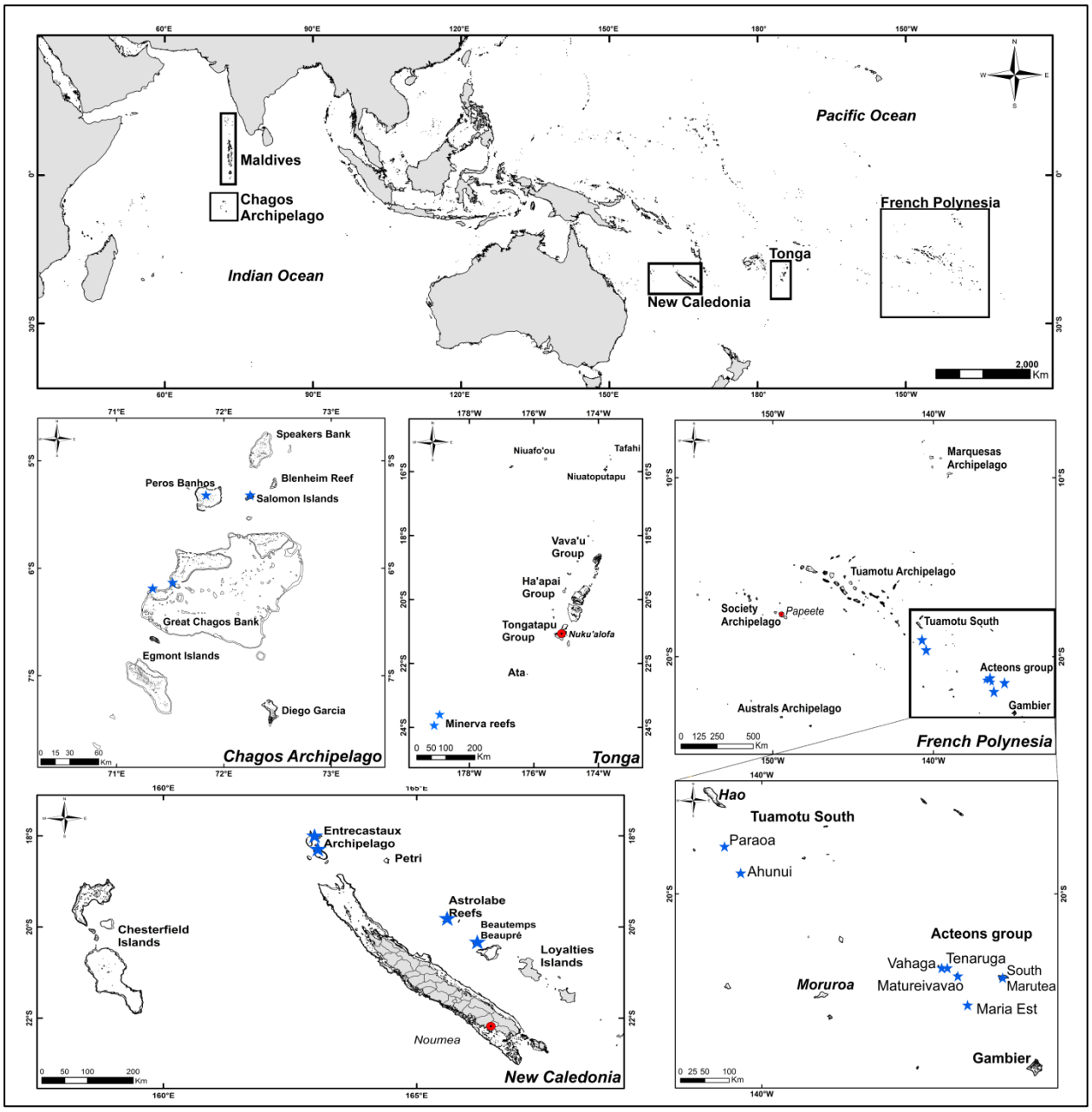


Figure 3-20 : Cartes des sites isolés

Résultats

Au total 424 espèces se distribuent en 159 entités fonctionnelles ce qui représente en moyenne 2.6 espèce/entité.

Les quatre sites sont séparés de 16 000km pour les plus éloignés (entre l'archipel de Chagos et la Polynésie Française) et le gradient de richesse spécifique des groupes d'espèces régionaux entre les 4 sites augmente d'un facteur 3 (Parravicini et al., 2013).

Au total 37% des entités fonctionnelles sont communes aux quatre sites, contre seulement 10% des espèces (Figure 3-21). Malgré le gradient de richesse spécifique important et la faible proportion d'espèces en commun entre les quatre sites, un fort nombre d'entités

fonctionnelles se retrouve dans les quatre sites. Le plus grand nombre d'espèces et d'entités fonctionnelles se trouvent en Nouvelle-Calédonie, regroupant 80% des espèces et 65% des entités fonctionnelles pour les quatre sites. A l'inverse, la plus faible proportion d'espèces (37%) et d'entités fonctionnelles (55%) est trouvée au Tonga (Figure 3-21).

C'est également en Nouvelle-Calédonie que l'on retrouve le plus grand nombre d'espèces (21.5%) et d'entités fonctionnelles (13.2%) uniques à ce site, et au Tonga que l'on retrouve le plus faible nombre d'espèces (2.8%) et d'entités fonctionnelles (2.5%) seulement observées dans ce site (Figure 3-21).

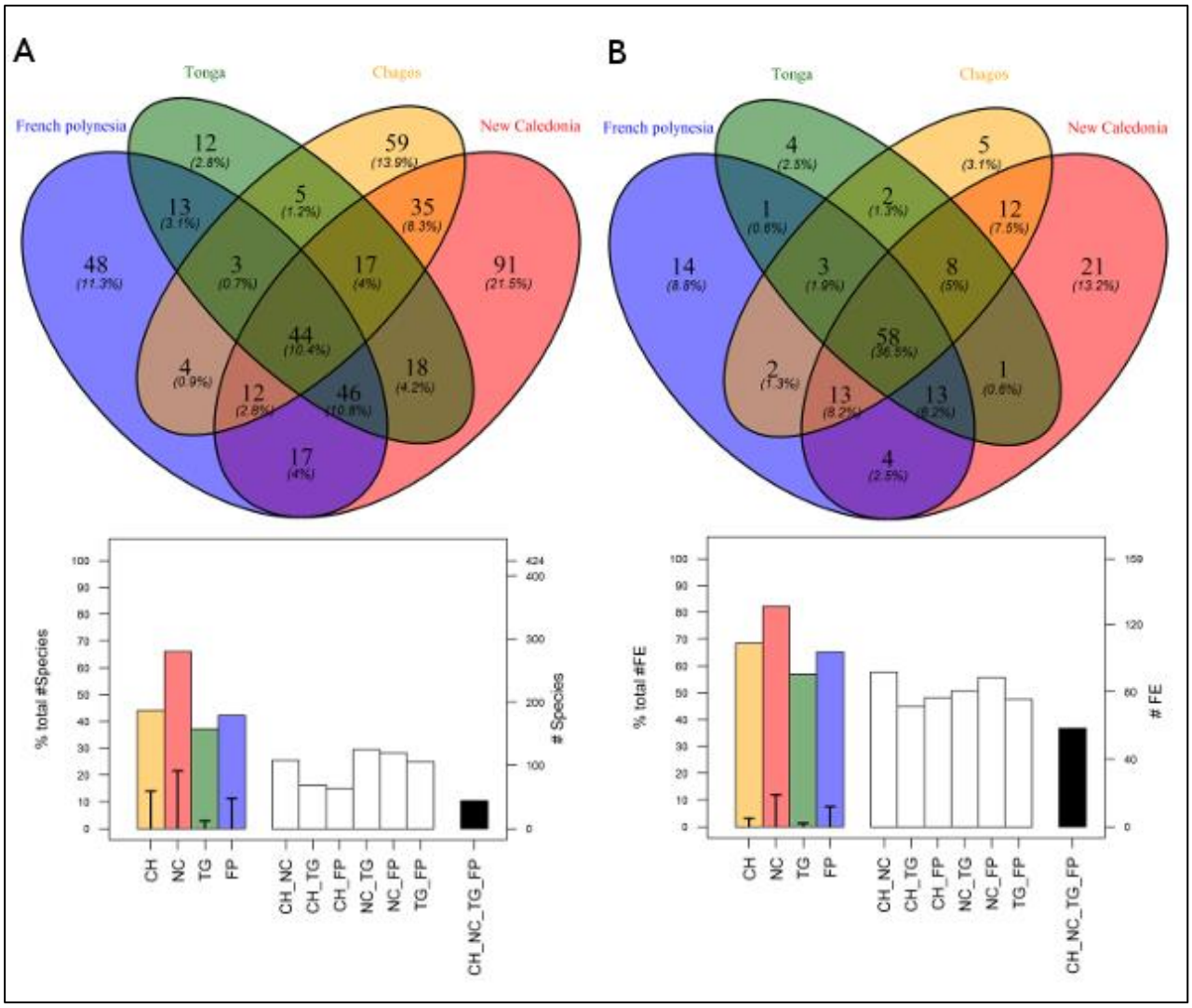


Figure 3-21 : Répartition des espèces et des entités fonctionnelles entre les sites

Le haut de la figure présente les diagrammes de Venn pour la richesse spécifique (à gauche, A) et les entités fonctionnelles (à droite, B) pour l'archipel des Chagos (orange), la Nouvelle-Calédonie (rouge), Tonga (vert) et la Polynésie Française (bleu). Les pourcentages représentent la proportion des espèces et des entités fonctionnelles par rapport au total.

Les histogrammes (bas) montrent la proportion (axe de gauche) et le nombre d'espèces (A) ou d'entités fonctionnelles (B) (axe de droite) pour chaque site (barres colorées), la proportion d'espèces ou d'entités fonctionnelles uniques (segment noir) pour chaque site, le nombre d'espèces (A) ou d'entités fonctionnelles (B) communes entre chaque paire de site, et le nombre d'espèces (A) et d'entités fonctionnelles (B) communes aux quatre sites.

La cartographie du volume fonctionnel occupé par les espèces dans les 4 sites montre qu'il est relativement constant malgré les différences taxonomiques (Figure 3-22). Ce résultat va dans le sens d'une étude antérieure à l'échelle des régions biogéographiques qui montre que l'enveloppe fonctionnelle est maintenue le long du gradient de richesse spécifique (Mouillot et al., 2014).

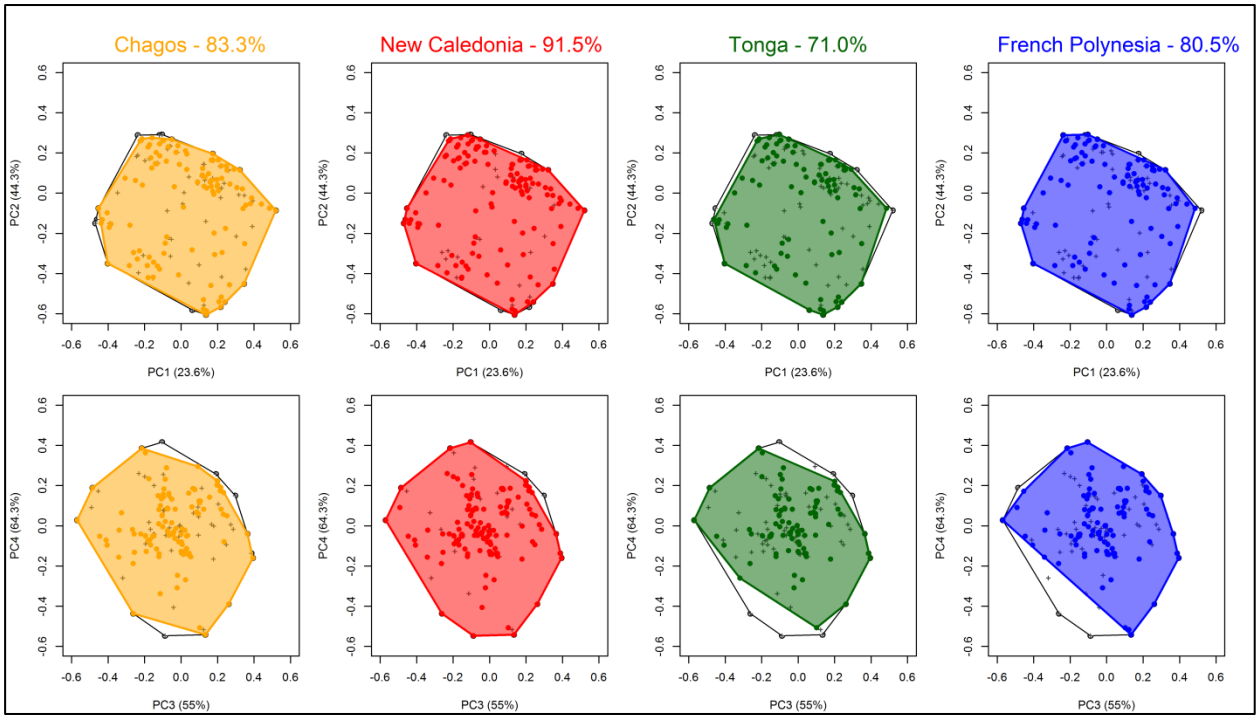


Figure 3-22 : Portion du volume fonctionnel total occupé pour les quatre sites dans les espaces fonctionnels 1&2 (haut) et 3&4 (bas).
Distribution des entités fonctionnelles dans le volume fonctionnel total, dans le plan 1&2 (haut) et 3&4 (bas). Le volume coloré correspond au volume occupé par dans chaque site dans l'archipel des Chagos (orange), la Nouvelle-Calédonie (rouge), Tonga (vert) et la Polynésie Française (bleu). Les points colorés sont les entités fonctionnelles présentes dans chaque site, alors que les croix grises sont celles absentes. La portion du volume fonctionnel total occupé dans chaque site est donnée en pourcentage (%).

Les communautés de poissons dans les quatre sites sont caractérisés par une faible redondance au sein des entités fonctionnelles, avec 60 à 65% des entités fonctionnelles de chaque site occupées par seulement une espèce, et 12 à 20% des entités fonctionnelles occupées par deux espèces seulement (Figure 3-23). Ce résultat démontre que la majorité des fonctions sont très faiblement redondantes car portées par seulement une ou deux espèces.

La distribution des abondances au sein des entités fonctionnelles montrent que les entités fonctionnelles avec le même nombre d'espèces présentent de fortes variations de l'entropie

de Shannon. Les entités fonctionnelles avec les plus faibles valeurs d'entropie de Shannon sont dominées par quelques espèces, alors que les plus fortes valeurs démontrent que les abondances entre les espèces au sein des entités fonctionnelles sont équilibrées (Figure 3-23), ces dernières étant potentiellement plus assurées face à une menace. C'est pour prendre en compte cette variabilité que l'entropie a été utilisée comme indicateur de la redondance des entités fonctionnelles.

La Nouvelle-Calédonie présente le niveau de redondance le plus élevé avec des entités fonctionnelles ayant jusqu'à 15 espèces (Figure 3-23) alors que le maximum observé dans les trois autres sites est de 8/9 espèces par entité fonctionnelle, allant jusqu'à 13 en nombre équivalent d'espèces (en Polynésie Française) (Figure 3-23).

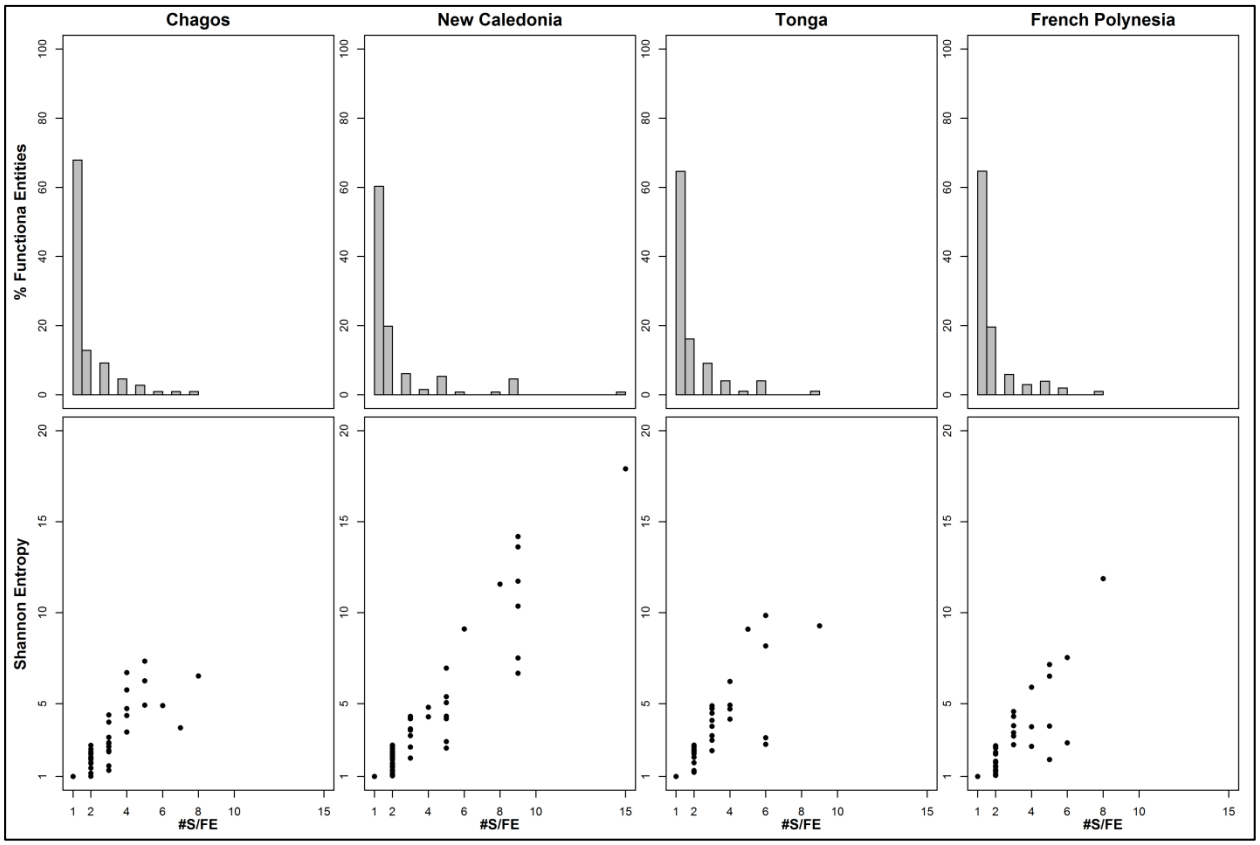


Figure 3-23 : Redondance des entités fonctionnelles
Distribution des espèces dans les entités fonctionnelles (haut) pour les quatre sites et lien entre nombre d'espèces et l'entropie de Shannon par entité fonctionnelle (bas).

La redondance est concentrée dans trois zones de l'espace fonctionnel pour les quatre sites (Figure 3-24, a)). Les détritivores, planctonivores, omnivores et les espèces se nourrissant d'invertébrés, tous sédentaires et de petites tailles (< 15cm) présentent une forte redondance (en haut à gauche de l'espace fonctionnel, Figure 3-25), ainsi que les espèces se nourrissant d'invertébrés et de taille moyenne (15 – 30cm) appartenant par exemple aux

genres *Cheilinus sp.*, *Bodianus sp.*, *Anampses sp.* ou *Halichoeres sp.* (en haut à droite). Particulièrement en Nouvelle-Calédonie, les planctonivores de petites tailles et sédentaires appartenant principalement à la famille des Pomacentridae possèdent également une forte redondance (en bas à gauche) (Figure 3-24, a et Figure 3-25).

Le patron de sensibilité à la pêche montre que les prédateurs apicaux sédentaires de grande taille (> 50cm) tel que les grands mérous (Epinephelidae, en haut à droite), ainsi que les prédateurs apicaux mobiles mais de taille moyenne comme la carangue bleue (*C. melampygus*) ou les barracudas (*S. barracuda*) (en bas à droite) sont très sensibles à la pêche (Figure 3-16). Egalement le perroquet à bosse (*B. muricatum*) (Figure 3-9) , qui se nourrit d'invertébrés sessiles tel que le corail, le nason bossu (*Naso brachycentron*), qui se nourrit de macroalgues ou le perroquet à bosse bicolore (*Cetoscarus bicolor*), le plus grand détritivore sont les seules espèces de leurs entités fonctionnelles et sont très sensibles à la pêche (centre de l'espace fonctionnel) (Figure 3-24, b et Figure 3-25). Ce sont des entités intrinsèquement très vulnérables.

Finalement, les patrons de vulnérabilité fonctionnelles sont très proches des patrons de sensibilité (R = 0.91) avec les prédateurs apicaux, les espèces de grandes tailles se nourrissant d'invertébrés, ainsi que les grands planctonivores et détritivores très vulnérables à la pêche du fait de leur forte sensibilité et de leur faible redondance (Figure 3-24, c et Figure 3-25). A l'inverse, la forte redondance des petits et moyens détritivores, planctonivores, omnivores et des espèces se nourrissant d'invertébrés associée à une faible sensibilité à la pêche les rend peu vulnérables (Figure 3-24, c et Figure 3-25).

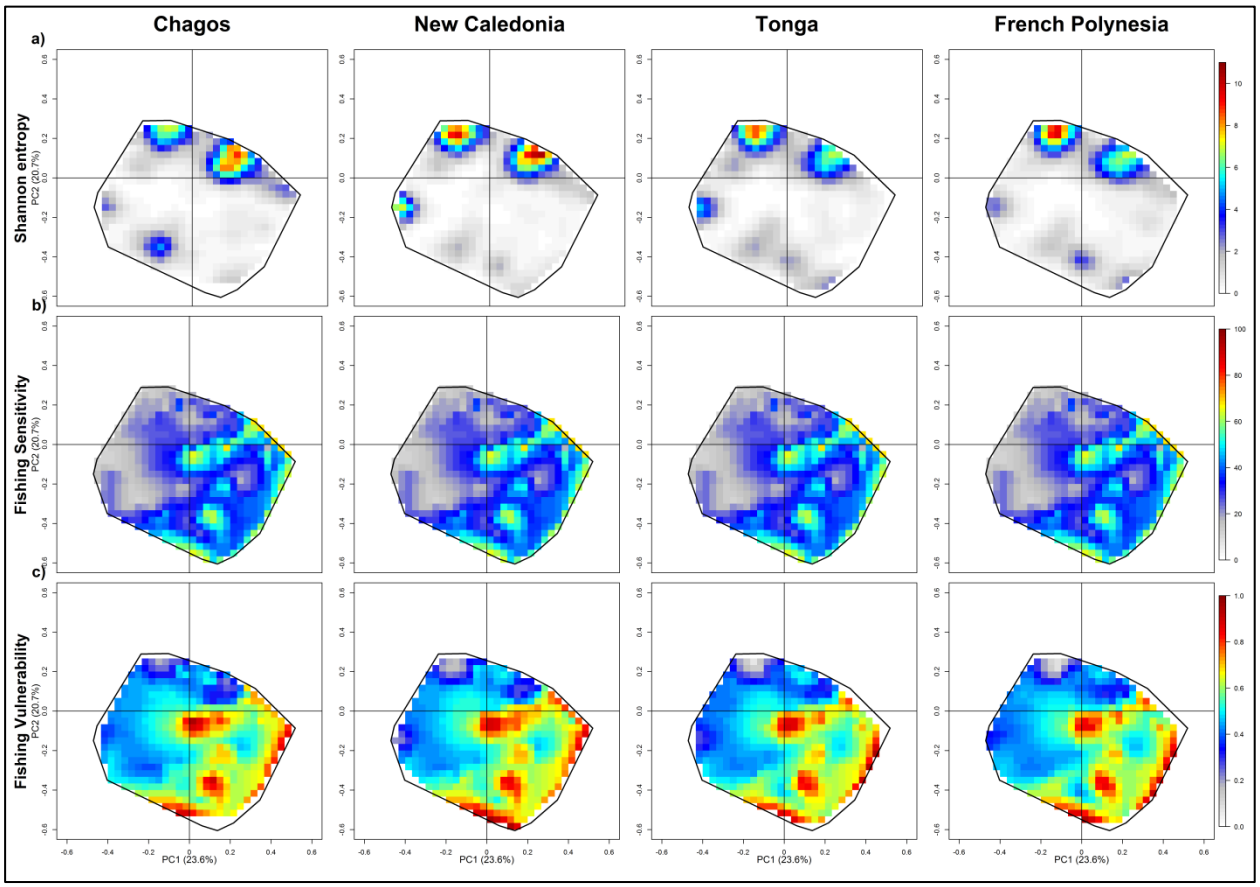


Figure 3-24 : Cartographie de la redondance, sensibilité et vulnérabilité à la pêche dans le volume fonctionnel

Distribution de l'entropie de Shannon (haut), de la sensibilité à la pêche (milieu) et de la vulnérabilité à la pêche (bas) pour les quatre sites.

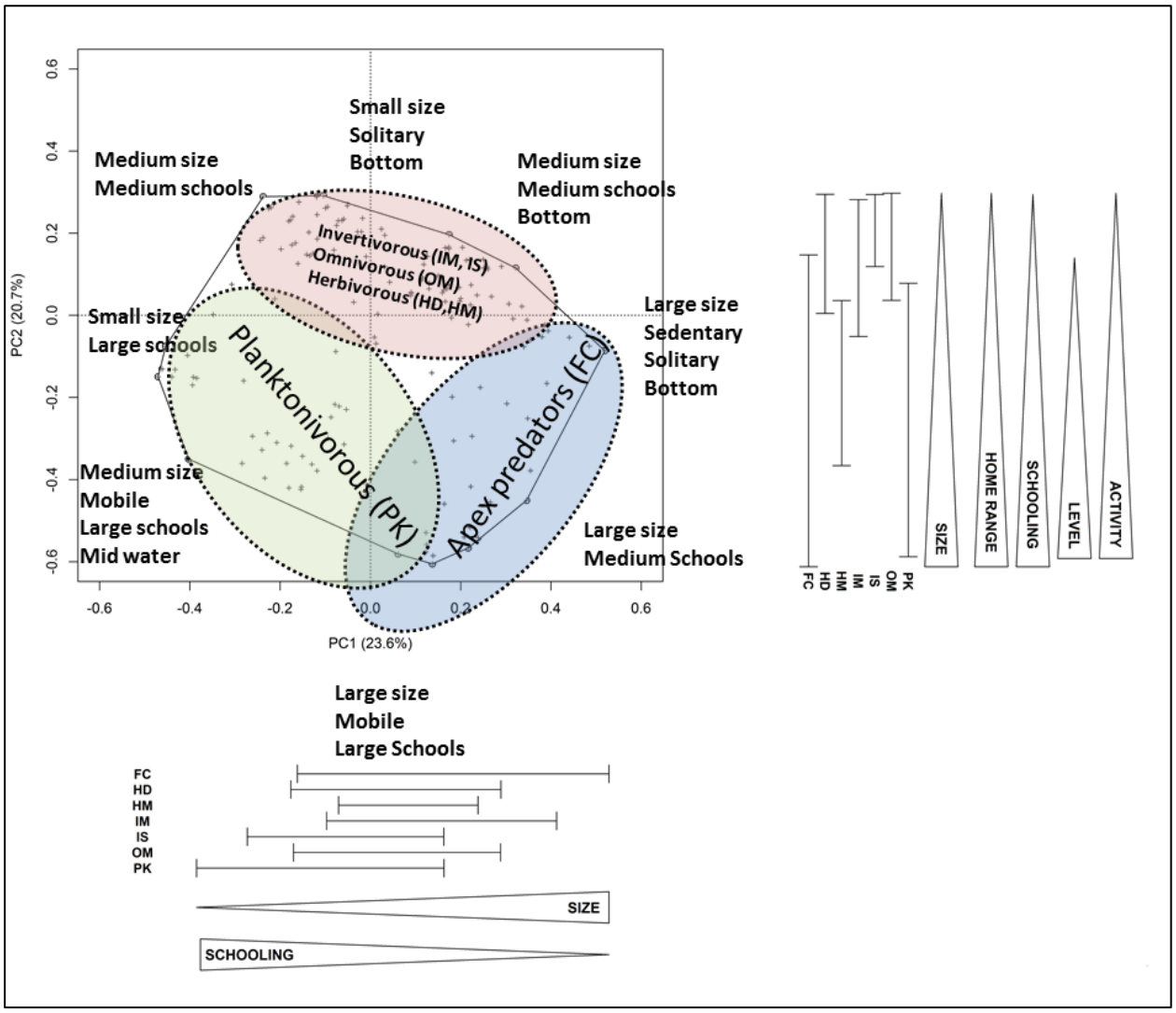


Figure 3-25 : Caractérisation de l'espace fonctionnel suivant les axes de PCoA 1 et 2
Caractérisation de l'espace fonctionnel avec 5 des traits d'histoires de vie les plus importants expliquant les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales.
« Size » (Taille), «Home-Range » (Mobilité), « Schooling » (Grégarisme), « Level » (position dans la colonne d'eau), « Activité » (Diurne ou Nocturne). Le régime alimentaire des espèces est divisé en 7 catégories : FC (Piscivores), HD (Herbivores-Détritivores), HM (Herbivores-Macroalgues), se nourrissant d'invertébrés mobiles (IM) et sessiles (IS), OM (omnivores), PK (planctonivores).

Conclusion

L'évaluation de la vulnérabilité intrinsèque des fonctions portées par les poissons dans des sites isolés des activités humaines nous démontre que la majorité des fonctions sensibles à la pêche sont très peu représentées au sein des communautés, en termes de nombre d'espèces et d'individus, les rendant « naturellement » vulnérables à la pêche. Ce résultat reste valable quelle que soit la composition en espèces à travers le Pacifique.

Ces résultats bousculent en partie la perception que nous pouvons avoir de la structure fonctionnelle de ces écosystèmes dans lesquels on s'attend à observer, en plus d'un plus

grand spectre de fonctions, une plus grande redondance pour celles-ci. La richesse et l'abondance exceptionnelles de ces sites ne se traduisent pas en une assurance des fonctions écologiques car de nombreuses entités restent peu « couvertes » et donc très vulnérables à l'érosion des abondances et des espèces suite aux activités de pêche.

Ici nous montrons à l'échelle des communautés et malgré la forte richesse régionale en espèces, que 60% des entités fonctionnelles sont très peu redondantes mais que seulement 4.5 à 6.5% d'entre elles sont très vulnérables (>0.8) et 12 à 27% sont de moyennement à très vulnérables (entre 0.5 et 0.8). Cela laisse une proportion conséquente de fonctions très peu redondantes mais également très peu vulnérables, démontrant que nous ne sommes pas dans le pire des scénarios où toutes les entités fonctionnelles très peu redondantes seraient très sensibles. Les entités fonctionnelles les plus redondantes sont généralement très peu vulnérables. A l'exception d'une entité fonctionnelle caractérisée par des espèces se nourrissant d'invertébrés, de grandes tailles et sédentaires telles que les gaterins (*Plecthorynchus sp.*), les balistes (*Balistoides sp.*) ou certains labridés (*Bodianus perditio* et *Coris aygula*) (Figure 3-26). Toutes ces espèces sont sensibles à la pêche, si bien que leur redondance ne contrebalance pas leur sensibilité à la pêche, rendant cette entité fonctionnelle très vulnérable (0.6).

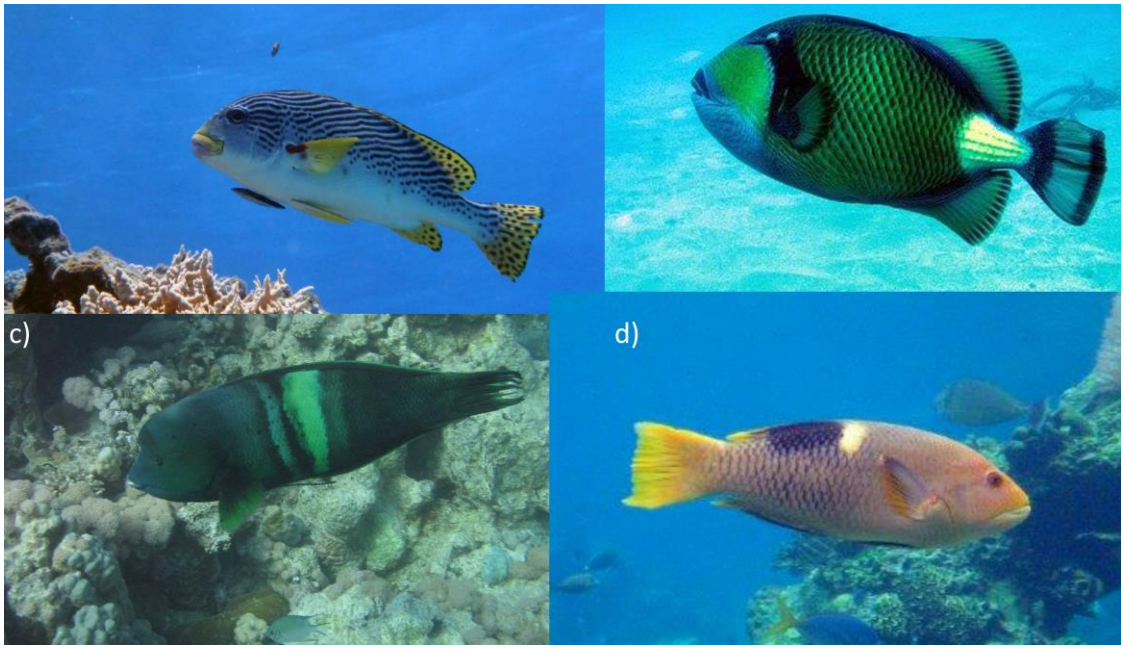


Figure 3-26 : Espèces redondantes mais vulnérables à la pêche
a) Gaterin (*Plectorhynchus lineatus*), b) baliste titan (*Balistoides viridescens*), c) labre peigne (*Coris aygula*) et d) Labre de la perdition (*Bodianus perditio*)

Les entités fonctionnelles caractérisées par les prédateurs apicaux mobiles et sédentaires et les espèces de grandes tailles en général sont les plus vulnérables intrinsèquement à la pêche et sont donc les premiers à potentiellement être éteints à l'échelle locale. Ce résultat corrobore le fait qu'une faible pression anthropique peut éroder très rapidement des fonctions clés de l'écosystème (Bellwood et al., 2011; D'agata et al., 2014). C'est dû au fait que ces entités fonctionnelles sont intrinsèquement vulnérables. On ne peut donc s'attendre à ce qu'elles soient maintenues sous pression anthropique, même faibles, malgré la richesse du système. Ces entités fonctionnelles devraient donc faire l'objet de mesure de conservation particulière. Cette forte vulnérabilité intrinsèque des communautés tropicales dépasse aussi largement le cadre des récifs coralliens et mériterait d'être testée sur d'autres biomes et taxa.

4 Conclusion générale, perspectives et limites

4.1 Conclusion générale

Les impacts humains sur les communautés de poissons coralliens sont largement documentés tout comme les performances des aires marines protégées par rapport aux zones exploitées. Par contre ces études se fondent généralement sur le nombre d'espèces ou la biomasse alors que la diversité des traits fonctionnels ou des lignées phylogénétiques constitue le véritable « moteur » du fonctionnement des systèmes écologiques. Les AMP nécessitent aussi une comparaison avec des sites références pour juger plus précisément leur efficacité. Ces références peuvent également offrir des objectifs de gestion.

L'originalité de la thèse était donc d'évaluer les effets des activités humaines (protection ou exploitation) sur les communautés de poissons coralliens en utilisant à la fois un cadre multifacette de la biodiversité mais également un ensemble de gradients environnementaux ainsi qu'un gradient humain extrêmement large allant des sites soumis à de fortes pressions de pêche jusqu'à des sites isolés de plusieurs centaines de kilomètres de la première population humaine, ces derniers servant de références.

Cette double originalité a nécessité (*i*) la manipulation d'un ensemble de bases de données existantes (16) depuis les communautés de poissons jusqu'aux variables environnementales, (*ii*) la mise au point de variables reflétant la pression humaine (e.g. temps de trajet au marché), (*iii*) l'implémentation et le développement de méthodes d'analyses des communautés (estimation des diversités, modèles non linéaires, calculs de variables liées à l'homme, etc.), et (*iv*) un travail de terrain pour l'échantillonnage de sites isolés à travers le Pacifique (2 mois de campagnes de terrain).

Cette approche et ces données nous ont permis de mettre en évidence 1) la sensibilité prononcée des facettes fonctionnelles et phylogénétiques de la biodiversité aux pressions anthropiques par rapport à la richesse spécifique avec de forts effets de seuil, 2) les bénéfices additionnels des sites très isolés, que l'on peut qualifier d'Aires Marines Naturellement Protégées (AMNP), en terme du maintien de nombreuses fonctions supportées par les poissons coralliens, notamment celles assurées par les prédateurs

mobiles, par rapport aux AMP, et ce indépendamment de leurs caractéristiques géographiques et environnementales, et **3)** la vulnérabilité fonctionnelle intrinsèque des communautés de poissons coralliens à la pêche malgré le nombre importants d'espèces.

Dans un premier temps, nous nous sommes attachés à comprendre l'influence humaine sur les différentes facettes de la biodiversité des poissons coralliens tout en tenant compte des facteurs environnementaux naturels à l'échelle géographique. Nous avons ainsi classé les facteurs humains et environnementaux naturels en trois catégories de variables connues pour influencer la biodiversité : les facteurs humains, biogéographiques et ceux liés à l'habitat. L'utilisation d'arbres de régression nous a permis de tester l'hypothèse selon laquelle les relations entre ces trois grandes catégories de facteurs et les différentes facettes de la biodiversité sont non-linéaires, particulièrement avec les facteurs humains, avec une forte interaction des facteurs explicatifs.

Dans un premier manuscrit (M1), nous avons ainsi démontré que les niveaux de diversité phylogénétique et fonctionnelle des poissons perroquets, abondamment pêchés dans les récifs coralliens, diminuaient drastiquement quand la pression humaine augmentait à l'échelle du Pacifique sud, avec des effets de seuils très marqués, et indépendamment des facteurs naturels. Le premier seuil intervient à seulement 15 à 20 habitants par km^2 de récif, densité considérée comme relativement faible. A l'inverse, la richesse en espèces des poissons perroquets diminue linéairement et faiblement le long de ce même gradient humain.

Par la suite, le postulat récurrent de la thèse est que la biodiversité résulte d'un entrelacement entre ces trois grandes catégories (Kotta & Witman, 2009), et que les effets relatifs de chacun des facteurs sont dépendants de l'échelle à laquelle on les observe. Par conséquent, à chaque étape de la thèse, nous avons considéré l'ensemble des trois catégories de facteurs (Biogéographie, Humain, Habitat) sans en privilégier une par rapport à l'autre. Cette démarche a été possible grâce à l'utilisation de gradients humains et environnementaux assez larges et croisés permettant de considérer un ensemble de combinaisons de facteurs, couplé à l'utilisation d'arbres de régression prenant en compte la non-linéarité des phénomènes et les interactions des facteurs.

Au-delà des systèmes coralliens ou même marins nous avons conduit, à notre connaissance, la première étude multifacette à l'échelle biogéographique quantifiant l'impact humain sur les communautés d'espèces.

Nous suggérons donc fortement dans les études concernant les effets de l'homme sur les communautés :

- **d'utiliser un cadre multifacette de la biodiversité, au-delà de la richesse spécifique ou de la biomasse totale, ces deux derniers ne révélant pas l'étendue des impacts humains sur les communautés.**
- **de démêler les influences relatives des facteurs naturels et anthropiques grâce à des outils statistiques appropriés afin d'extraire l'effet pur de l'influence humaine.**

En considérant un gradient humain encore plus large sur la Nouvelle-Calédonie (M2), qui incorporait des sites très isolés (>30h de trajet), nous avons testé l'hypothèse de saturation de la biomasse et de la diversité fonctionnelle. L'objectif était de définir des seuils à partir desquels on pouvait obtenir des valeurs références de biodiversité et de biomasse de poissons coralliens indépendamment des facteurs environnementaux naturels. Sous l'hypothèse de saturation, la structure fonctionnelle et la biomasse des communautés de poissons pourraient servir de références en tant qu'AMNP et être comparées à celles observées dans les AMP.

Nous avons montré une relation saturante de la biomasse et de la diversité fonctionnelle des communautés de poissons au-delà de 20h de temps de trajet depuis Nouméa avec des valeurs extrêmement élevées, et une biomasse médiane de prédateurs apicaux 3.5 fois supérieure à celle dans l'AMP Yves Merlet, même par rapport à d'autres sites isolés de l'Indo-Pacifique. Avec ces valeurs de référence nous avons pu démontrer que même la plus grande et plus ancienne AMP en Nouvelle-Calédonie n'atteignait pas ces niveaux de diversité fonctionnelle et de biomasse en prédateurs apicaux.

En revanche, cette AMP est plus efficace pour protéger la majorité des facettes de la biodiversité, ainsi que les biomasses des communautés de poissons par rapport à des AMPs plus récentes et plus petites.

Cette étude a permis de remettre en cause l'idée que les AMPs constituaient des références absolues, tant pour leur niveau de diversité et de biomasse que pour leur fonctionnement. En démontrant qu'ils manquent dans les AMP des fonctions, en particulier celles portées par les prédateurs apicaux les plus mobiles, nous démontrons qu'une AMP ancienne de 38 ans et de 175km^2 de surface localisée à moins de 3h d'une capitale n'est pas efficace pour protéger les espèces mobiles.

Grâce à la présence d'AMNPs en Nouvelle-Calédonie, nous avons pu mettre en évidence les limites des AMPs à protéger l'ensemble des fonctions des récifs coralliens. Nous avons pu montrer que la diversité fonctionnelle dans l'AMP la plus grande et plus ancienne de Nouvelle-Calédonie atteignait 75% de la diversité fonctionnelle des AMNPs, mais seulement 45% pour la biomasse des prédateurs apicaux. Aussi, nous avons montré que 77% du volume fonctionnel était occupé pour un transect sur deux dans les AMNPs, contre 16% dans la plus grande et ancienne AMP.

La quantification de ces différences a été possible en Nouvelle-Calédonie, mais nous avons conscience que cette démarche n'est pas aisément transposable puisque les AMNPs sont maintenant rares pour les écosystèmes coralliens.
En revanche, les prédateurs apicaux mobiles font partie intégrante du réseau trophique corallien et la fréquence élevée d'observations de ces espèces dans les AMNPs en Nouvelle-Calédonie est un indicateur d'une structure fonctionnelle des communautés très peu influencées par les activités humaines.
Dans ce contexte, la présence ou non des prédateurs apicaux mobiles, ainsi que la fréquence d'observation de certaines fonctions portées par les espèces de grandes tailles sont un indice de l'efficacité d'une AMP et peuvent devenir un objectif de gestion.
Par exemple, la carangue bleue (*C. melampygus*) a été observée dans 54% des transects en AMNP, le lantanier noir (*Aphareus furca*) dans 36%, l'Aprion verdâtre (*Aprion virescens)* dans 40% des transects et le thon à dents de chien (*G unicolor)* dans 11% des transects (Figure 3-16) Mais aucun de ces prédateurs apicaux mobiles n'a été observé pendant la période d'échantillonnage (dans la largeur de transect considérée) dans la plus grande et ancienne AMP de Nouvelle-Calédonie.
Cette AMP dans laquelle la présence humaine est prohibée reste tout de même une référence relative pour les autres AMPs de Nouvelle-Calédonie.

Nous suggérons donc que les AMPs ne soient plus seulement évaluées au regard des fonctions qu'elles protègent et restaurent, c'est-à-dire en comparaison des sites exploités, mais également au regard de celles qui en sont absentes bien que potentiellement attendues, c'est-à-dire en comparaison des AMNPs. A défaut de ne pouvoir comparer les AMPs à des sites marginalement influencés par les activités humaines, la présence ou l'absence de certaines fonctions, et leur fréquence restent des indices importants de leur performance. Egalement, la comparaison relative des AMPs entre elles restent un moyen potentiel

d'évaluer l'efficacité des différents types d'AMPs, tout en gardant à l'esprit que ce ne sont pas des références absolues, mais bien des références relatives.

Les AMNPs sont des candidats idéals pour évaluer la redondance naturelle des fonctions, notamment celles les plus sensibles à la pêche. L'importante biomasse et richesse spécifique dans les AMNPs peuvent suggérer une forte redondance des fonctions ou entités fonctionnelles face aux menaces. On s'attend en effet que chaque entité fonctionnelle soit représentée par un grand nombre d'individus dans ces systèmes préservés ce qui leur permettrait une forte résilience. Or, en couplant la redondance des fonctions à la sensibilité de ces fonctions à la pêche, nous avons démontré un résultat contre-intuitif dans la dernière partie de la thèse (M3). De nombreuses fonctions sensibles à la pêche ne comportent que peu d'espèces et peu d'individus, elles n'offrent pas de redondance et restent donc intrinsèquement, c'est-à-dire même sans pression externe, très vulnérables. Nous avons ainsi défini la vulnérabilité intrinsèque des entités fonctionnelles comme la composante i) de la redondance fonctionnelle observés dans les sites marginalement influencés par les activités anthropiques et ii) de la sensibilité moyenne des entités fonctionnelles à la pêche.

Nous avons voulu démontrer la robustesse de ce résultat à l'échelle biogéographique où les compositions en espèces varient. L'étude de la composition et structure fonctionnelle de quatre sites isolés le long du gradient de richesse spécifique de l'Indo-Pacifique (archipel de Chagos, Nouvelle-Calédonie, Tonga et Polynésie Française), a montré que la composition fonctionnelle de ces sites isolés était similaire, démontrant que les fonctions sont majoritairement ubiquistes malgré les compositions en espèces très variables le long du gradient. Malgré la forte richesse spécifique des communautés de poissons coralliens, 60% des entités fonctionnelles (combinaisons uniques de traits fonctionnels) n'étaient portées que par une espèce. Ce chiffre est constant le long du gradient de richesse spécifique de l'Indo-Pacifique confirmant que la majorité de l'abondance des individus est regroupée dans 40% des entités fonctionnelles.
Nous montrons que la redondance des entités fonctionnelles n'est pas corrélée à la sensibilité des entités fonctionnelles à la pêche, et de fait induit une vulnérabilité intrinsèque fonctionnelle importante dans ces sites, malgré leur isolement aux pressions humaines.

Les prédateurs apicaux mobiles comme la carangue bleue (Figure 3-16, a) par exemple et les prédateurs apicaux sédentaires tels que les grands mérous sont les plus vulnérables à la pêche dans les AMNPs, ainsi que les grands planctonivores, détritivores et les espèces se nourrissant d'invertébrés sessiles (*B.muricatum*) (Figure 3-9) ou mobiles (*C. undulatus*) (Figure 3-16, d)

Ces espèces seraient par conséquent les premières victimes de la pêche dans les AMNPs du fait de la vulnérabilité intrinsèque de leurs fonctions et constitueraient des indicateurs sentinelles de pression (braconnage) très efficaces.

Nous suggérons donc que les entités fonctionnelles intrinsèquement vulnérables à la pêche, c'est-à-dire représentées par peu d'espèces et peu d'individus même dans les sites peu impactés, deviennent une priorité de conservation et servir à bâtir de nouveaux indicateurs très réactifs aux pressions anthropiques.

Dans un contexte plus général, les résultats de la thèse suggèrent qu'un cadre multifacette de la biodiversité est indispensable et devrait être intégré par les gestionnaires dans les suivis à long termes des espaces naturels. Ces derniers devraient également être évalués au regard de leur environnement et des fonctions qu'ils manquent par rapport à des sites très isolés.

En effet, ces sites sont des sanctuaires de biodiversité et source de fonctions rares, et devraient faire l'objet de mesures de conservation. Cependant, une forte diversité spécifique n'implique pas automatiquement une forte redondance des fonctions et ces systèmes restent potentiellement vulnérables aux changements globaux.

4.2 Limites et Perspectives

4.2.1 Les limites du comptage visuel en scaphandre autonome (UVC)

Les données de communautés de poissons utilisées dans la thèse ont été recueillies grâce à la méthode du comptage visuel en scaphandre autonome (UVC – Underwater Visual Census) le long de transects de 50 mètres. Cette méthode est la plus couramment utilisée mais présente pourtant des limites qu'il convient de prendre en compte, particulièrement dans les études sur la biodiversité et la biomasse des écosystèmes marins.

En effet cette méthode permet d'observer une large part des espèces de poissons non-cryptiques, notamment dans les écosystèmes coralliens où la transparence et la clarté sont souvent suffisantes pour avoir un champ de vision assez large.

En revanche, les espèces **crypto-benthiques**, par exemple les gobies (Gobiidae) et blennies (Blennidae), ainsi que les **prédateurs cryptiques** tels que les murènes (Muraenidae) restent sous-échantillonnés par cette méthode jusqu'à un facteur 40 pour les murènes et autres anguilliformes (Kulbicki, 1998; Ackerman & Bellwood, 2000; Ineich et al., 2006).

Cette méthode est également peu appropriée pour les espèces mobiles telles que les requins qui nécessitent des protocoles d'échantillonnage particuliers, et dont les estimations d'abondance sont généralement biaisées par la méthode traditionnelle (Ward-Paige et al., 2010). En effet, les études portant sur **les requins** utilisent généralement des protocoles d'échantillonnage en UVC prenant en compte leur détectabilité et leur mobilité et le fait qu'ils soient attirés ou non par le plongeur. Les transects sont de fait beaucoup plus longs, allant de 400 mètres à 2,2 km et durent généralement entre 45 et 55 minutes (Castro & Rosa, 2005; Robbins et al., 2006; Nadon et al., 2012). Grâce à ces surfaces et ces durées plus longues, les valeurs de densité extrêmes obtenues généralement pour les requins (0 ou très fortes) sont lissées.

Bien que recensés lors des transects, les requins n'ont donc pas été inclus dans la thèse ni dans les estimations de biodiversité et de biomasse. Nos résultats ne sont donc pas biaisés par l'influence incertaine des requins.

Enfin, la présence du plongeur et le bruit des bulles provoqué par le circuit ouvert du système d'air modifient le comportement des poissons, surtout en milieu exploité. Une étude à Guam qui compare les communautés de poissons recensées en circuit ouvert (avec bulles) et en recycleur (sans bulles) montrent que les plongeurs en recycleur ont

enregistré une augmentation de 260% dans l'abondance des poissons et 48% d'espèces en plus par rapport à un circuit ouvert dans des sites exploités, alors que les différences entre les deux méthodes étaient non-significatives dans les AMPs (Lindfield et al., 2014).
Généralement les poissons fuient le plongeur en circuit ouvert dans les zones exploités, et semblent plus indifférents voire curieux dans les AMPs et sites faiblement influencés par les activités humaines (Lindfield et al., 2014). Au-delà des biais d'identification et d'estimation par les observateurs, ces différences de comportement provoquées peuvent expliquer une partie de la magnitude des différences observées entre systèmes exploités, AMPs et isolés (Lindfield et al., 2014).

Les « images » des communautés et du réseau trophique qui nous sont données par la technique du transect UVC ne prennent également pas en compte les échelles spatiales et temporelles des dynamiques des populations, et peut de fait mener à des conclusions erronées sur les processus écosystémiques. C'est par exemple le cas des pyramides trophiques inversées observées dans les sites isolés des activités humaines. A l'échelle d'un transect (de 250m^2 à 700m^2 suivant les méthodes), les biomasses de prédateurs apicaux et particulièrement de requins peuvent y être plus importantes que les biomasses des proies (Stevenson et al., 2006; DeMartini et al., 2008; Sandin et al., 2008a). Il a été déduit que ces sites isolés des activités humaines avaient un fonctionnement différent des sites exploités où sont observées des pyramides trophiques classiques avec une biomasse réduite de prédateurs apicaux.
Cependant, selon les lois de la thermodynamique et de la théorie métabolique, une portion de l'énergie consommée par les niveaux trophiques supérieurs est perdue, le reste (en moyenne 10% dans les écosystèmes marins) étant transformé en biomasse (Brown et al., 2004; Trebilco et al., 2013). De ce fait, les niveaux trophiques supérieurs ne peuvent contenir plus de biomasse que les niveaux inférieurs dans un système « en vase clôt ». Les pyramides trophiques inversées dans sites isolés peuvent être dues à des artefacts d'échantillonnage, provoqués à la fois par une surestimation des prédateurs apicaux, notamment des requins qui sont attirés par les plongeurs (Ward-Paige et al., 2010), une sous-estimation des niveaux trophiques inférieurs comme la faune cryptique dont la biomasse reste très difficile à évaluer, mais également à une surestimation de la pression trophique exercée par les hauts niveaux trophiques sur un transect donné alors qu'ils se nourrissent à des échelles spatiales bien plus importantes et en trois dimensions (Trebilco et al., 2013). En d'autres termes ces pyramides inversées seraient des concentrations

locales et ponctuelles mais d'un point de vue fonctionnel, la structure trophique des communautés, incluant les prédateurs apicaux, serait à considérer à une échelle spatio-temporelle bien supérieure.

Ces UVC ne permettent donc pas un échantillonnage global des communautés de poissons, pour une liste d'espèces « Totale », mais fournit un sous-échantillonnage que l'on peut qualifier de raisonnable mais indispensable, avec des biais qu'il convient de ne pas occulter mais qui restent raisonnablement constants d'un UVC à l'autre. Il n'existe cependant pas de technique d'échantillonnage alternative capable de recenser de manière exhaustive toute la communauté de poissons, en même temps et avec le même effort. Les espèces crypto-benthiques sont efficacement échantillonnées par empoisonnement (roténone) ou grâce à l'utilisation d'anesthésiants (eugénol) (Ackerman & Bellwood, 2000), alors que les anguilliformes sont relativement bien échantillonnées grâce à l'utilisation de la roténone et une technique indirecte visant à récupérer puis identifier les anguilliformes en échantillonnant leur prédateurs, les serpents de mer (Ineich et al., 2006). Finalement les prédateurs apicaux sont recensés par UVC couvrant de grandes surfaces de récifs, mais également par des techniques de vidéos appâtés permettant de les attirer (Cappo et al., 2006).

Malgré les biais des UVC, cette technique présente des avantages qui ont motivé son utilisation depuis une cinquantaine d'années. Cette méthode reste la plus efficace à recenser les espèces épibenthiques entre 0 et 30m, elle est non-destructive, rapide à implémenter et à répliquer. Elle permet, en plus de l'estimation de l'abondance des populations, d'estimer la taille des individus et ainsi de recueillir des informations sur les structures de taille et de biomasse; c'est également une des rares méthodes pour laquelle la surface échantillonnée est connue permettant d'obtenir des g/m^2 ce qui est très intéressant d'un point de vue fonctionnel (Sale, 1991; Watson & Quinn, 1997; Schmitt et al., 2002; Colvocoresses & Acosta, 2007; Dickens et al., 2011).

Certains biais, notamment l'effet du plongeur sur le comportement des poissons peuvent être en partie réduits ou contrôlés à posteriori en utilisant des variantes des transects traditionnels. Par exemple dans la thèse, la méthode du transect en « distance sampling » nous a permis de récolter, en plus des informations sur les communautés de poissons et leur structure de taille, des informations sur la distance d'observation de chaque individu par rapport au plongeur. Nous avons ainsi pu observer que les individus des espèces

exploitées étaient moins influencés par le plongeur dans les sites isolés des activités humaines que dans les sites exploités (M2, Extended Data Figure 6, page 196). Une partie de la magnitude de la différence le long du gradient aurait alors était attribuée à l'effet du plongeur seulement. Ainsi, dans le manuscrit 2, afin de lisser l'effet du plongeur le long du gradient anthropique, nous avons élargi le transect de 10 mètres de large (5 mètres de chaque côté) à 14 m (7 mètres de chaque côté), permettant de considérer 95% des individus observés par le plongeur au lieu des 80% pour les transects de 10 mètres de large. De ce fait, les individus fuyants dans les sites exploités ont été inclus, et les abondances des individus attirés par le plongeur dans les sites isolés ont été lissées en augmentant la surface échantillonnée. Ainsi même si une partie des différences de biomasse et de biodiversité entre les sites exploités et les AMPs ou sites isolés peut être due à l'effet plongeur nous considérons qu'avec un transect large de 14 m nous limitons ce biais.

Au-delà des estimations potentielles de courbes de détectabilité des espèces, la méthode du distance sampling est un outil très utile permettant d'adapter la largeur des transects en fonction de l'étude afin de réduire les biais des méthodes classiques de transect à largeur fixe.

Dans la thèse, les influences humaines (conservation ou exploitation) sur les communautés de poissons ont été étudiées en utilisant des sous-échantillons filtrés par une technique d'échantillonnage. Il convient donc d'être prudent quant à la généralisation de nos résultats à toute la communauté de poissons.

Dans l'idéal, l'utilisation de plusieurs méthodes d'échantillonnage permettrait de considérer les taxons difficilement échantillonnés par la méthode du transect UVC et ainsi compléter les communautés de poissons des systèmes coralliens. Seulement les coûts associés sont importants (logistiques, traitement des données, plongeurs, temps, etc.). A défaut, réduire les biais en augmentant le nombre de réplicats (MacNeil et al., 2008)**, en utilisant des méthodes permettant de s'adapter aux questions posées comme le distance sampling et en ciblant les taxons restent des moyens efficaces de contrecarrer certaines des limites de l'UVC.**

Au-delà de la pure description, identifier les abondances de toutes les espèces présentes est indispensable pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes coralliens et du rôle des poissons. Par exemple, les gobbies, bien que représentant seulement 2,5% du stock de biomasse sont cependant responsables de la production de 10% des flux de biomasse et

jouent un rôle non négligeable dans la productivité des écosystèmes coralliens (Depczynski & Bellwood, 2003).

4.2.2 Le rôle des invertébrés dans le fonctionnement des écosystèmes coralliens

La thèse s'est concentrée sur la diversité fonctionnelle de poissons coralliens échantillonnés par des transects UVC. Comme nous l'avons déjà évoqué, par leur diversité et biomasse, les poissons constituent un compartiment essentiel du réseau trophique et de fait au fonctionnement des écosystèmes coralliens (Holmlund & Hammer, 1999; Bascompte et al., 2005).
En revanche, ce taxon n'est pas le seul à intervenir dans les processus écosystémiques.
Les poissons coralliens regroupent environ de 6000 à 8000 espèces, les coraux environ 800 espèces et les invertébrés (en dehors des coraux) au moins 165 000 espèces connues (Stella et al., 2011). La biodiversité des écosystèmes coralliens, et peut-être même la biomasse, est donc dominée par les invertébrés, bien que ce taxon soit régulièrement sous-échantillonné (Stella et al., 2011).

Par exemple, les oursins sont des herbivores essentiels dans les écosystèmes coralliens, et exercent des fonctions redondantes avec les poissons herbivores, notamment les poissons perroquets (Mumby et al., 2007). Egalement, les poulpes (*Octopus sp.)* se nourrissent d'invertébrés sessiles comme les mollusques et crustacés à l'instar des grands labridés (Forsythe & Hanlon, 1997; Froese & Pauly, 2014).
La redondance des fonctions peut donc être assurée par d'autres taxons que les poissons.

Egalement, la faune benthique invertébré comme les éponges et le corail jouent par exemple un rôle prépondérant dans le fonctionnement des écosystèmes coralliens. **Les éponges** largement sous-considérées (Bell, 2008), ont des rôles clés dans les flux de nutriments et les productions primaires et secondaires, la provision de micro-habitats, etc. (Lesser, 2006; Bell, 2008). Plus précisément, en bioérodant le substrat, les éponges participent au maintien de l'équilibre accrétion-érosion du substrat carbonaté et produisent des sédiments, à l'instar de certaines espèces de poissons perroquets (Bellwood et al., 2011). Egalement, les éponges cimentent les morceaux de coraux morts entre eux, stabilisant ainsi le substrat ce qui en facilite la colonisation par d'autres organismes comme le corail, fait particulièrement important après la destruction de l'habitat par un cyclone

par exemple (Bell, 2008). Aussi, les éponges filtrent une grande quantité d'eau de mer, et interviennent entre autres i) dans le cycle du carbone en se nourrissant d'ultra-plancton et de pico-plancton (Bell, 2008) participant ainsi au couplage benthos-pélagos des nutriments, ii) dans le cycle de l'azote en le rendant disponible pour les autres organismes du récif, très probablement dû à la présence de cyanobactéries et de bactéries au sein même de l'éponge (Bell, 2008; de Goeij et al., 2013).

Egalement**, le mucus du corail** agit comme une protection contre l'encrassement, la dessiccation lors de l'exposition à l'air à marée basse et la sédimentation (Wild et al., 2004a). Il contient des nutriments, des protéines, et d'autres composés qui pour plus de la moitié est dissous dans la colonne d'eau et fournit de la nourriture aux bactéries planctoniques (Wild et al., 2004b). C'est également un piège à particules et la partie non dissoute dans la colonne d'eau forme des nappes de mucus à la surface qui se déplacent au grès des courants, puis retombe dans la colonne d'eau dont une partie est dissoute, et une partie sédimente, participant ainsi au transport et aux flux de nutriments au sein des écosystèmes coralliens (Wild et al., 2004a).

Les éponges et le corail sont deux exemples de taxons participant activement au fonctionnement des écosystèmes coralliens, alors qu'ils ont été ignorés dans la thèse.

Sans diminuer l'importance des poissons dans le fonctionnement des écosystèmes, ces remarques rappellent l'importance de comprendre la dynamique du plus grand nombre de taxons intervenant dans les processus écologiques pour mieux prédire l'influence des changements globaux. Plus modestement nous avons « approché » la diversité des rôles assurés par les poissons non cryptiques et non prédateurs apicaux mobiles. Nos résultats mériteraient d'être étendus aux autres compartiments des récifs coralliens mais à grande échelle cela reste encore largement irréalisable. Nous avons privilégié une approche biogéographique dans la thèse au détriment d'une investigation plus précise des faunes coralliennes.

4.2.3 Lien entre traits fonctionnels, fonctions et productivité des écosystèmes

Les résultats écologiques présents dans la littérature et ceux illustrés dans la thèse démontrent la pertinence de l'approche fonctionnelle des communautés de poissons et la nécessité de prendre en compte les caractéristiques fonctionnelles des espèces plutôt que leur simple identité taxonomique.

Les traits d'histoire de vie catégoriels utilisés dans la thèse n'ont pas vocation à être exhaustif mais font relativement consensus dans la communauté scientifique. La discrétisation de chacun des 6 traits (taille, régime alimentaire, position dans la colonne d'eau, grégarisme, mobilité et activité diurne et nocturne) permet de spatialiser et temporaliser les niches fonctionnelles et l'utilisation de la ressource sur le récif par les poissons récifaux. Ces traits d'histoires de vie sont également adaptables à d'autres taxons tels que les invertébrés et permettraient à termes une approche fonctionnelle multi-taxons.

Ces traits d'histoires de vie sont un moyen de décrire les fonctions des espèces, mais leurs limites résident dans la manière dont on les définie et comment ils traduisent les fonctions et les flux de nutriments.

Dans la thèse les traits sont définis suivant des traits d'histoires de vie catégoriels. Cependant, d'autres méthodes permettent de les décrire, notamment en considérant des traits morphologiques, comme la taille de la bouche et de l'œil, qui vont décrire les stratégies de prédation (Boyle & Horn, 2006). Egalement, la catégorisation des traits fonctionnels regroupent les espèces en entités fonctionnelles (combinaison de traits), et lissent la variabilité interspécifique (Petchey & Gaston, 2006; Cadotte et al., 2009), suivant l'hypothèse que chaque espèce dans les entités fonctionnelles exercent la même fonction, et sont donc redondantes. Par exemple dans le manuscrit 3, la sensibilité à la pêche de chaque entité fonctionnelle a été calculée en moyennant la sensibilité de chaque espèce appartenant à cette entité. Pourtant les gammes variations autour de la moyenne (déviation standard) pour chaque entité sont larges (de 0.035 à 24.7 pour un indice allant de 0 à 100). Certaines espèces, bien qu'appartenant au même groupe fonctionnel ne sont donc pas sensibles de la même manière, ce qui induit un plus grande diversité de réponses face à une pression (Elmqvist et al., 2003). Il existe donc potentiellement une variance interspécifique au sein d'une même entité fonctionnelle qui est masquée par les catégories de traits choisis (Petchey & Gaston, 2006; Cadotte et al., 2009).

Un consensus reste difficile à trouver et les traits d'histoire de vie restent actuellement le meilleur compromis car ils sont relativement faciles à obtenir tout en étant des substituts des fonctions (Violle et al., 2007)

Les diversités fonctionnelles ou phylogénétiques ne sont en réalité que des outils pour décrire des facettes de la biodiversité et lier la structure des communautés aux processus écosystémiques mais ne sont pas des mesures directes des processus écosystémiques.
La production de biomasse calculée en $g.m^2.s$, le taux de décomposition de la matière, les flux et le recyclage des nutriments sont de réels processus écosystémiques mesurables à l'échelle des individus (Vanni, 2002). Dans les récifs coralliens, l'observation des poissons, notamment des herbivores, a permis de quantifier des processus clés comme le taux de bioérosion du substrat carbonaté (Bellwood et al., 2011) par les poissons perroquets, ou le taux de prédation sur les macroalgues (Bellwood et al., 2006a). Ces exemples sont cependant limités car ils exigent des stratégies d'échantillonnages lourdes et des méthodes difficilement généralisables à l'ensemble des espèces.

Là aussi nous avons fait le choix de l'échelle biogéographique et de considérer l'ensemble des communautés de poissons (hormis les cryptiques et les prédateurs mobiles) au détriment d'une description plus fine des processus assurées par quelques espèces.

Les expérimentations visant à contrôler les communautés constituent un moyen permettant de comprendre le lien entre les différentes facettes de la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes en manipulant les communautés dans des conditions contrôlées. Cela permettrait par exemple de tester explicitement la complémentarité des traits fonctionnels sur les processus (Tilman et al., 1997) **ou d'identifier les lignées phylogénétiques ou les entités fonctionnelles nécessaires à un fonctionnement minimum des récifs coralliens. Ces expérimentations restent très difficiles à mettre en place et dépasseraient largement le cadre d'une thèse.**

4.2.4 Les indices de pression humaine et les facteurs socio-économiques

Les indices de pressions humaines utilisés dans la thèse sont principalement la densité de population humaine, soit considérée par km^2 de récif, ou la population humaine dans un rayon de10, 20 ou 50km de récif potentiellement exploité par exemple qui donne une indication de pressions sur la ressource disponible. La densité de population est une variable « chapeau », sous laquelle interviennent de multiples processus socio-écologiques. Par exemple, une forte densité de population suggère une urbanisation ainsi qu'une utilisation des terres développées, induisant de fait la pollution et l'eutrophication des

milieux avec des impacts sur les récifs coralliens (Mora et al., 2011). Une forte densité de population suggère une forte demande en protéines et une pression de pêche accrue pour subvenir aux demandes des marchés nationaux et internationaux, et une pression forte sur les ressources (Mora et al., 2011). Nous faisons donc l'hypothèse malthusienne que plus la population humaine est dense et plus la pression sur les récifs coralliens sera forte dans toutes ses composantes (pêche, pollution, etc.) (Steneck, 2009). Ainsi, sous la vue malthusienne, la seule solution pour lutter contre la surexploitation des ressources est le contrôle des populations humaines et in fine l'exclusion de l'homme, comme dans le cas des mises en réserve (Mora et al., 2011).

Pourtant, cette vision malthusienne est inadaptée à grande échelle et particulièrement pour les pays pauvres et très peuplés dont les populations dépendent fortement des écosystèmes coralliens pour leur survie (Berkes et al., 2006; Bell et al., 2009). Surtout, en ne considérant que la population humaine, les processus socio-économiques qui vont influencer l'utilisation de la ressource sont occultés (Cinner et al., 2009b). Il est pourtant indispensable de comprendre les mécanismes socio-économiques et de quantifier les interactions entre les récifs coralliens et les populations dans le but de trouver des solutions appropriées de gestion de ressources (Cinner et al., 2009b; Steneck, 2009). Nous parlons alors de systèmes socio-écologiques, dans lesquels les populations humaines et les systèmes écologiques sont en étroite interaction. Des résultats non triviaux ont récemment bousculé cette vue malthusienne des systèmes socio-écologiques.

Par exemple, la relation entre la biomasse des communautés et le développement économique des pays n'est pas linéaire, mais suit une courbe de Kuznets en forme de cloche (Figure 4-1). Les hypothèses sous-jacentes à la courbe de Kuznets sont que le développement socio-économique induit des dégradations écologiques jusqu'à un certain niveau de développement à partir duquel les conditions environnementales s'améliorent, les sociétés prenant alors conscience de l'intérêt de protéger l'environnement pour le bien-être des populations tout en ayant des ressources alternatives pour leurs besoins (Figure 4-1) (Kuznets, 1955; Cinner et al., 2009b).

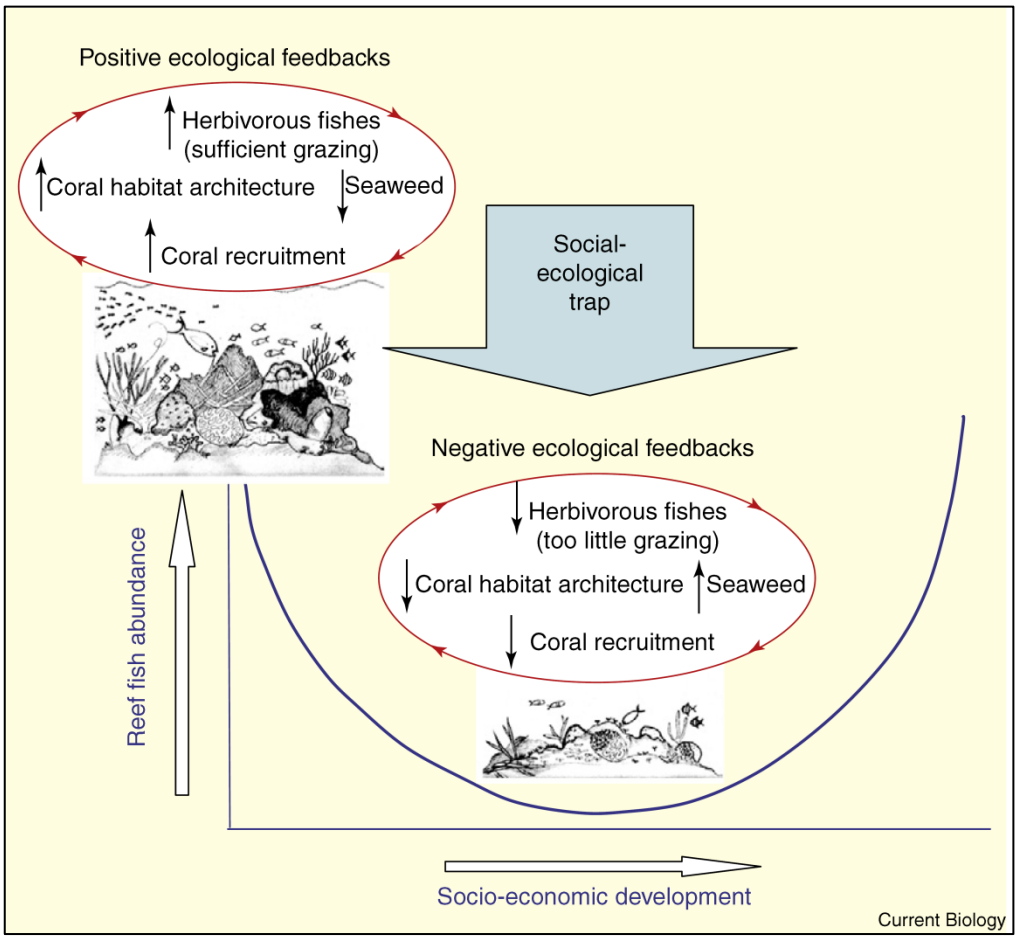


Figure 4-1 : Biomasse des communautés de poissons en fonction du développement socio-économique (Steneck, 2009)

Dans le contexte de récifs coralliens, un faible indice de développement induit souvent une faible population et une pêche de subsistance. Les conséquences de la pêche sur les écosystèmes coralliens sont donc limitées. L'augmentation de l'indice de développement est synonyme de développement économique. Les pays ont accès à des équipements de pêche plus sophistiqués leur permettant d'exploiter plus efficacement la ressource. Le récif se dégrade du fait de la surexploitation des taxons clés pour le fonctionnement des écosystèmes comme les herbivores (Figure 1-5). On rentre alors dans le cercle vicieux déjà évoqué en Introduction, où les populations très dépendantes continuent à extraire la ressource d'un système dégradé, qui n'est plus assez productif pour contrebalancer la perte de fonctions et de biomasses. Il s'agit alors de « pièges de pauvreté » (Figure 4-1) (Cinner et al., 2009a; Steneck, 2009).

Finalement les populations dans les pays avec un fort développement économique sont généralement moins dépendantes des ressources et plus enclines à les protéger (Cinner et al., 2009b; Steneck, 2009).

Afin de dépasser cette vision malthusienne, nous avons tenté d'intégrer dans la thèse des indicateurs plus en lien avec des mécanismes socio-économiques tels que le temps de trajet au marché ou un indicateur de pression anthropique considérant à la fois la population locale et régionale ainsi que le temps de trajet. Ces indices sont un premier pas vers la compréhension des processus socio-économiques influençant le fonctionnement des récifs, le temps de trajet à un marché étant un indicateur de la pression des marchés économiques sur la ressource.

Ce sont cependant des indicateurs marginaux au regard de la complexité des systèmes socio-écologiques traduisant les relations entre les populations humaines et les récifs coralliens. Ces aspects n'ont pas été traités dans la thèse car ils dépassaient largement son cadre.

4.2.5 Echantillonnage équilibré et facteurs orthogonaux

Un des problèmes que nous avons rencontrés dans la thèse est le déséquilibre des plans d'échantillonnage au regard des effets que l'on voulait tester.

Dans l'idéal, afin de démêler les différents effets de facteurs sur une variable, il faudrait un plan d'échantillonnage stratifié, pour lequel les gradients de chacun des facteurs seraient divisés en classe, et les combinaisons de chacune des classes seraient échantillonnées avec le même effort.

Dans la réalité, ces stratégies d'échantillonnage sont difficiles à mettre en place car les gradients de facteurs sont souvent confondus. Par exemple en Nouvelle-Calédonie, le gradient latitudinal (sud-nord), de pressions humaines et de type d'île sont confondus. C'est également le cas par exemple dans l'archipel d'Hawaii, pour lequel le gradient longitudinal (est-ouest) est confondu avec le gradient humain, mais également avec le gradient de type d'île, les îles dans le nord étant toutes des atolls (Friedlander & DeMartini, 2002).

Les données récoltées pendant le projet Procfish se rapprochent le plus d'un échantillonnage semi-stratifié, car dans chaque pays 4 sites ont été échantillonnés, 2 très peuplés et 2 très peu peuplés, le long du gradient de richesse spécifique de l'Indo-Pacifique. Aussi quatre biotopes (frangeant, intermédiaire, arrière-récif, pente externe) ont été échantillonnés de manière équilibré. Nous avons donc pu bénéficier du croisement des facteurs permettant de démêler leurs effets.

Mais ces échantillonnages restent imparfaits au regard des échantillonnages théoriques recommandés (Guidetti, 2002; Quinn & Keough, 2002).

Pour pallier ces limites, un travail important en amont a été réalisé, dans le choix des variables, les tests de corrélations entre elles ainsi que pour tester leurs effets sur les différentes facettes de biodiversité et de biomasse, afin de ne considérer qu'un ensemble de variables dont les effets confondants étaient restreints.

4.2.6 La variabilité temporelle

Si ce travail de recherche a tenté de démêler les effets enchevêtrés des activités humaines et de l'environnement dit naturel, en tentant de considérer des échelles spatiales importantes, le fait de ne pas avoir considéré la variabilité temporelle n'en reste pas moins une limitation majeure.
Les transects constituent une image instantanée, et dans l'idéal auraient dû être répliqués temporellement afin de saisir la variabilité naturelle intrinsèque et décrire les conditions moyennes (Guidetti, 2002). En effet, nous avons fait l'hypothèse dans la thèse que les observations qui ont été faites sont le reflet des conditions moyennes au regard des conditions environnementales naturelles et anthropiques, à défaut de ne pouvoir les répliquer temporellement.

Pourtant, suivre les variabilités temporelles des indices de diversité ou des biomasses permet de mettre en évidence leur stabilité dans le temps. Une forte variabilité diminue la constance des processus écosystémiques (Naeem & Li, 1997; Naeem, 1998) et augmente les risques d'extinction (Pimm, 1991; Pimm et al., 2014). A l'inverse, une faible variabilité induit des effets « portefeuille » (Doak et al., 1998; Tilman et al., 1998) et est associée à une forte assurance des processus écosystémiques face aux perturbations (Yachi & Loreau, 1999).
Au-delà du suivi des indices de diversité et de biomasse ponctuels, suivre ces indices dans le temps nous permettrait de comprendre la stabilité des systèmes au regard des changements globaux.

Encore une fois nous avons privilégié une approche biogéographique dans la thèse qui ne nous a pas permis de considérer la variabilité temporelle. Il serait en revanche intéressant dorénavant de continuer les échantillonnages des sites isolés en Nouvelle-Calédonie commencés en 2012 et 2013. Leur suivi régulier serait une opportunité unique de construire une série temporelle qui pourrait nous renseigner sur la dynamique des AMNPs, mais

également d'étudier l'impact du changement climatique, ces sites n'étant soumis à aucune autre pression anthropique.

4.2.7 Pristine ou pas ?

Ces AMNPs que nous avons mis en évidence dans la thèse sont régulièrement associées dans la littérature à des sites « vierges » ou pristine et « wilderness » en anglais.
Les écosystèmes côtiers, tempérés et tropicaux ont subi de profonds changements depuis les premières traces d'exploitation par les populations humaines. Ces pressions se sont accentuées il y a quelques siècles quand les grands explorateurs européens ont parcouru le monde, envoyés par leurs souverains pour trouver de l'or et de nouvelles ressources pour les monarchies de l'ancien continent, l'Europe. Les récits de ces navigateurs nous racontent alors des eaux chargées de prédateurs apicaux et de tortues.
Des études ont voulu aller plus loin et ont fait appel à des données archéologiques pour comparer les compositions et les tailles de poissons dont se nourrissaient les populations locales entre 750 et 1400 après JC avec les communautés de poissons modernes observées dans les AMPs (McClanahan & Omukoto, 2011). Ils ont montré que les traits d'histoires de vies des espèces étaient fondamentalement différents dans les données archéologiques en comparaison aux espèces observées dans une AMP vieille de 38 ans au Kenya. Les communautés de poissons « anciennes » avaient une plus forte proportion de piscivores et d'espèces se nourrissant de macro-invertébrés, avec des durées de vie plus longues et une maturité sexuelle plus tardive, suggérant que les assemblages de poissons récifaux étaient très différents des assemblages modernes (McClanahan & Omukoto, 2011). Dans les iles d'Hawaii, la pêche de subsistance était durable mais a eu les mêmes effets que la pêche de subsistance moderne, en diminuant les biomasses de prédateurs apicaux, démontrant que les écosystèmes coralliens ont été largement modifiés dès période de pré-exploitation (Kittinger et al., 2011).

Les sites isolés que l'on observe de nos jours, bien que considérablement moins contraints par les pressions anthropiques en comparaison à des sites plus proches des centres urbains, ne sont très certainement qu'une pâle copie des écosystèmes coralliens prévalant au début de l'exploitation par l'homme, même de subsistance. Ces sites ont très sûrement été et restent influencés d'une manière ou d'une autre par les activités humaines.

Dans ce contexte, il n'est pas envisageable de considérer que les sites les plus isolés des activités humaines de nos jours sont le miroir des écosystèmes passés, vierges de toute empreinte humaine.

Alors que la population mondiale est en passe de dépasser les 8 milliards d'êtres humains, ces sites isolés restent la meilleure référence des écosystèmes coralliens que nous avons à disposition et constituent une formidable opportunité pour évaluer les mesures de gestion mises en place à la fois pour la conservation de l'intégrité des écosystèmes mais aussi pour le maintien de la biodiversité et des services associés permettant à des millions de personnes de survivre. Nous avons démontré que les faunes, les rôles fonctionnels et les biomasses qu'ils abritent sont uniques. Ils doivent donc être protégés et faire l'objet de mesures de suivi afin d'approfondir nos connaissances sur leur fonctionnement.

Manuscrits

M1

Human-mediated loss of phylogenetic and functional diversity in coral reef fishes

p 142 - 166

Current Biology

- M2 –

Marine protected areas lag behind wilderness in the conservation of functional roles

p 167 - 201

Soumis

- M3 –

Intrinsic functional vulnerability of reef fish faunas across Indo-Pacific wilderness areas

p 202 - 233

En preparation

- M4 –

Global patterns and predictors of tropical reef fish species richness

p234 - 242

Ecography

Supplementary material
(Appendix ECOG-00291 at www.oikosoffice.lu.se/appendix). Appendix 1–7.

Current Biology 24, 555–560, March 3, 2014 ©2014 Elsevier Ltd All rights reserved http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2014.01.049

Report

Human-Mediated Loss of Phylogenetic and Functional Diversity in Coral Reef Fishes

Stéphanie D'agata,[1,2,*] David Mouillot,[2] Michel Kulbicki,[3] Serge Andréfouët,[1] David R. Bellwood,[4,5] Joshua E. Cinner,[5] Peter F. Cowman,[4,6] Mecki Kronen,[7] Silvia Pinca,[7] and Laurent Vigliola[1,7]

[1]CoReUs, UR 227, Laboratoire d'Excellence LABEX CORAIL, Institut de Recherche pour le Développement, BP A5, 98848 Noumea Cedex, New Caledonia

[2]ECOSYM, UMR CNRS-UM2 5119, Université Montpellier 2, 34095 Montpellier Cedex, France

[3]CoReUs, UR 227, Laboratoire d'Excellence LABEX CORAIL, Laboratoire Arago, Institut de Recherche pour le Développement, BP 44, 66651 Banyuls/Mer, France

[4]School of Marine and Tropical Biology, James Cook University, Townsville, QLD 4811, Australia

[5]Australian Research Council Centre of Excellence for Coral Reef Studies, James Cook University, Townsville, QLD 4811, Australia

[6]Macroevolution and Macroecology Group, Research School of Biology, the Australian National University, Canberra, ACT 0200, Australia

[7]Secretariat of the Pacific Community, BP D5, 98848 Noumea, New Caledonia

Summary

Beyond the loss of species richness [1–3], human activities may also deplete the breadth of evolutionary history (phylogenetic diversity) and the diversity of roles (functional diversity) carried out by species within communities, two overlooked components of biodiversity. Both are, however, essential to sustain ecosystem functioning and the associated provision of ecosystem services, particularly under fluctuating environmental conditions [1–7]. We quantified the effect of human activities on the taxonomic, phylogenetic, and functional diversity of fish communities in coral reefs, while teasing apart the influence of biogeography and habitat along a gradient of human pressure across the Pacific Ocean. We detected nonlinear relationships with significant breaking points in the impact of human population density on phylogenetic and functional diversity of parrotfishes, at 25 and 15 inhabitants/km^2, respectively, while parrotfish species richness decreased linearly along the same population gradient. Over the whole range, species richness decreased by 11.7%, while phylogenetic and functional diversity dropped by 35.8% and 46.6%, respectively. Our results call for caution when using species richness as a benchmark for measuring the status of ecosystems since it appears to be less responsive to variation in human population densities than its phylogenetic and functional counterparts, potentially imperiling the functioning of coral reef ecosystems.

Results

While human activities undoubtedly shape the structure of ecological communities, biodiversity patterns also result from historical, geographical, and environmental factors, all acting at different scales with complex interactions [8]. Although the multiple factors that drive species richness are relatively well understood, their effects on other aspects of biodiversity are still poorly described, especially at large scales [9]. Ultimately, disentangling the direct effects of human pressure from those of environment and biogeography on phylogenetic and functional diversity would contribute to our ability to identify tractable levers for conservation actions to counteract the ongoing biodiversity losses.

Here we assess the effect of human activities on the taxonomic, phylogenetic, and functional diversity of two major fish groups (parrotfish and butterflyfish) on coral reefs while teasing apart the influence of biogeography and habitat. We also seek to identify potential thresholds in these human-biodiversity relationships.

To address these aims, we used an extensive survey of coral reefs encompassing strong environmental and anthropogenic impact gradients across the west Pacific (Figure 1). Pacific coral reefs provide an ideal case study because of the high taxonomic, phylogenetic, and functional diversity within their fish communities [10]. These communities are important in maintaining the functioning of coral reef ecosystems since they support a large range of critical functional roles and services such as (1) the control of macroalgae that may outcompete hard corals, (2) the removal and transport of sediments to provide a hard and clean substratum for coral recruitment, and (3) the bioerosion of dead corals thus facilitating resilience to disturbances such as bleaching events [11, 12].

Socioeconomic surveys (questionnaires to households, fishers, key informants, and markets), human demographic data, and reef and island geographic data, provided 19 *human* (Table S5, part a, available online), 17 *biogeographic* (Table S5, part b), and 33 *habitat* variables (Table S5, part c) at each of the 63 sites.

Underwater visual census (UVC) of fish communities were conducted at these sites. Since these three categories of drivers (*human*, *biogeographic*, and *habitat*) have different numbers of variables with potential correlations, we performed a principal coordinates analysis (PCoA) on each category and retained the first five principal components (PCs) as independent explanatory factors in the model. To estimate the relative influence of *human* activities, *biogeography*, and *habitat* on the number of species (S), phylogenetic diversity (PD), and functional diversity (FD) of fish communities, we used boosted regression tree (BRT) models, a machine learning modeling method, which can cope with strongly interacting factors and nonlinear relationships (Supplemental Experimental Procedures).

The five PCoA axes explained between 48% and 81% of the total variance for each category (*human* activities, *biogeography*, and *habitat*). Using PCoA axes as explanatory factors (Supplemental Experimental Procedures), BRTs explained between 39% (FD of butterflyfish) and 62% (S of butterflyfish) of the variance (cross-validation procedure) for the different biodiversity components of fish communities (Table S1, parts a and b). Mean, SD, and range values of S, PD, and FD for both families are provided in Table S2.

*Correspondence: stephanie.dagata@gmail.com

Current Biology Vol 24 No 5
556

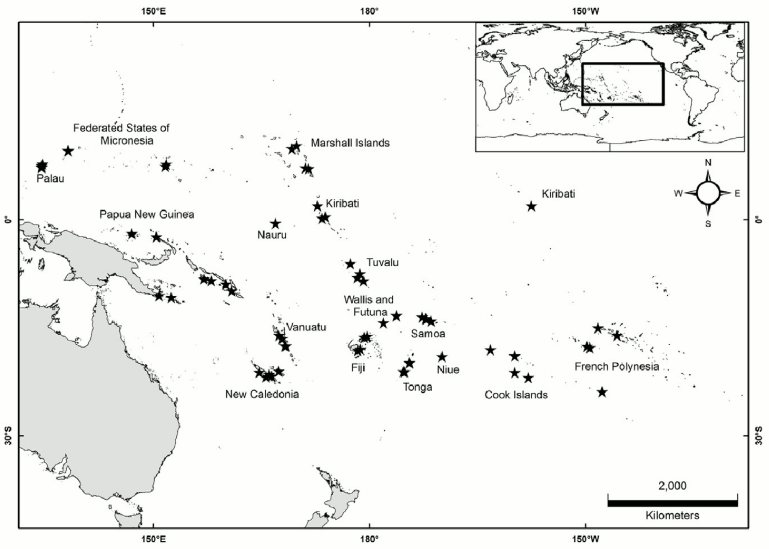


Figure 1. Countries Surveyed in the Pacific

Locations (stars) of the 63 sites surveyed from 2002 to 2009 for fish, *habitat*, *biogeography*, and *human* activities in 17 countries and territories across the southwestern Pacific.

The contributions of PCoA axes for each BRT model were extracted to assess the overall relative influence of each category on each fish biodiversity component (Figure 2). For parrotfishes, phylogenetic, and functional diversity patterns were primarily influenced by *human* activities (PD, 36.3%; FD, 39.2%), whereas species richness patterns were mostly shaped by *biogeography* (49.6%) and *habitat* (36.9%) (Figure 2). Specifically, parrotfish PD and FD were explained by the *human* PCoA axis 1 (PC1), 21.75% and 18.16%, respectively (Figure 2), which is related to population density and whether people derived their livelihoods from the formal-salaried employment sector (Table S3, part a). Human PC2 was the most influential factor of parrotfish FD (21.0%) (Figure 2) and was mainly related to ice being used in fishing activities, the proximity to human population densities of >50 inhabitants/km^2, and the degree to which people derived their livelihoods from fisheries, agriculture, and other sectors (Table S3, part a). Parrotfish species richness was mostly related to *biogeography* PC1 (24.6%), *habitat* PC1 (20.9%), and *habitat* PC2 (16.0%), while *human* PC1 only explained 13.0% of the variance (Figure 2).

In contrast, *biogeographic* and *habitat* categories were the main drivers of the butterflyfish biodiversity components. Biogeography accounted for 36.7% and 61.2% of S and PD variance, respectively, while *habitat* contribution ranged from 38.8% (PD) to 60.6% (FD) (Figure 2). Human activity, however, had no influence on butterflyfish PD and FD and contributed marginally to species richness (11.8%) (Figure 2). Biogeography PC1 contributed to 20.9% (S) and 26.7% (FD) (Figure 2) and was mainly related to the surface of reef in a 300 km buffer (Table S3, part b). Among the *habitat* factors influencing butterflyfish biodiversity components, *habitat* PC1 contributed from 19.3% (FD) to 22.8% (PD) of variation (Figure 2) and was related to mean depth, habitat complexity, strong relief, and outer barrier (Figure S3C). Habitat PC5 explained from 16.0% (PD) to 24.3% (FD) of variation (Figure 2) and was related to live coral cover and substrate heterogeneity (Table S3, part C).

To further explore how human pressure was related to biodiversity patterns on parrotfish, we extracted the "pure" marginal effect of human density after teasing apart the other drivers (*habitat* and *biogeography*; Supplemental Experimental Procedures). To consider potential nonlinear relationships between the three fish biodiversity components and human population density, we tested the null hypothesis of no change of slope (Davies's test) [13] to identify potential thresholds, and we performed breaking point regressions [14] when the null hypothesis was rejected (Statistical Analysis in the Supplemental Experimental Procedures).

The three biodiversity components decreased with increasing population density for parrotfish communities, but at different rates and with different shapes depending on the component (Figure 3). S decreased by 11.7% along the human density gradient, while phylogenetic and functional diversity dropped by 35.8% and 46.6%, respectively. Moreover, we detected nonlinear relationships with significant breaking points for the impact of human density on phylogenetic and functional diversity, while species richness decreased linearly with increasing human density. More precisely, phylogenetic diversity showed a steeper decrease at human population densities over 25 inhabitants/km^2 of coral reef, whereas functional diversity dropped more rapidly for a population density higher than 15 inhabitants/km^2 until it reached a second threshold at 420 inhabitants /km^2 of coral reef, after which functional diversity decreased at an even higher rate (Figure 3; Table 1). An alternative multiple linear regression model was fitted to the population density-functional diversity relationship and revealed only one threshold occurring at 381 inhabitants/km^2 of coral reef (Figure S1).

Discussion

Emerging experimental research in both terrestrial and marine ecosystems is demonstrating the importance of phylogenetic and functional diversity for ecosystem functioning [1, 2, 4–7], yet these aspects of biodiversity may be eroded by anthropogenic activities [15, 16]. Here, we use a large-scale assessment to show that human impacts have the same level of influence as biogeography and habitat on the phylogenetic and functional diversity of heavily targeted parrotfish communities. A key finding from our study is that human activities are inducing a loss of phylogenetic diversity that may alter the capacity for adaptive evolution [17–19] and even the breadth of ecological processes performed by a critically important family of fishes [4]. Indeed, after removing biogeographic and habitat influences, human activities were found to severely reduce parrotfish functional diversity, potentially leading to a loss of critical functional roles necessary for reef ecosystems to persist [20].

Human population density is a key driver of reef fish community structure that embraces many aspects of human

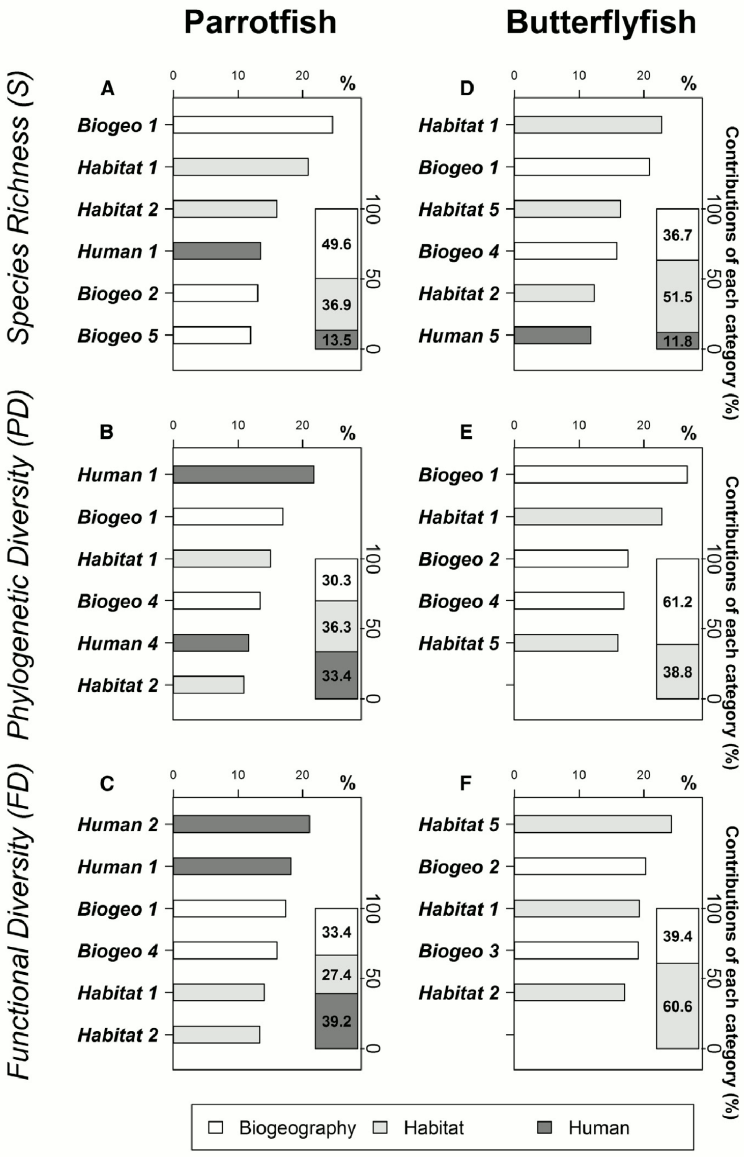


Figure 2. Contributions of Explanatory Factors for All Biodiversity Components

Horizontal bars show the decreasing contributions (in percentage) of PCoA axes (explanatory factors) for each driver category (*biogeography*: "*biogeo*" in white; *habitat*: "*habitat*" in light gray; *human* activity: "*human*" in dark gray) explaining variation in species richness (S), phylogenetic diversity (PD), and functional diversity (FD) for the communities of parrotfish (left) and butterflyfishes (right). Vertical bar plots sum up the contribution (in percentage) of each category of drivers to the variation of biodiversity components for fish communities. The contributions were calculated as the sum of the contributions (in percentage) of PCoA axes (factors) from simplified BRT models retaining only PCoA axes with a significant contribution (Supplemental Experimental Procedures). Values (in percentage) are indicated. See also Figures S2 and S3 and Tables S1, S2, S3, S4, and S5.

activities in coastal areas, including fishing and land use changes that may cause sedimentation and nutrient loading [21]. We find that the link between human density (the main component of the *human* PC1 axis) and phylogenetic and functional diversity of parrotfish is fundamentally nonlinear, with thresholds occurring along the human population gradient. Nonlinear relationships between human pressure and fish biodiversity have been documented previously with, for example, fish biomass [22, 23] and ecosystem functions of large parrotfishes [11]. Additionally, we reveal distinct lags in the response of biodiversity components along the human population gradient. Parrotfish PD exhibits a marked response to human population density above the threshold of approximately 25 inhabitants per km^2. This rapid decline is associated with the loss of a number of low-diversity long-branched lineages, many of which are associated to species of large body size. These species are typically the first impacted by humans, especially where gillnets and spear guns are used [24].

This is the case of the humphead parrotfish (*Bolbometopon muricatum*), one of the most phylogenetically unique and functionally distinct species. This is the world's largest parrotfish and the largest coral predator on reefs, playing an important ecological role by removing an estimated five tons of carbonate annually (approximately half of which is living coral [25]). The humphead parrotfish ranges across the Indo-Pacific, where fishing pressure is low, and can be found in large schools [24, 25]. It has been one of the most heavily harvested species for decades, leading to local extinction in Guam and severe declines elsewhere [24]. In our study, the humphead parrotfish was one of the least common parrotfish, recorded in only 32 out of 1,553 transects.

The most responsive of all diversity components to human population density is parrotfish FD, with two distinct inflections. The first inflection, marking an onset of a steady decline, occurs at human densities of just 15 inhabitants per km^2. This inflection reflects the rapid shift observed in earlier studies of parrotfishes and marks the loss of large-bodied species [11]. Changes in functional capabilities thus offers an early warning of system decline, a pattern that is found herein with shifts in FD marking the first signs of diversity change in response to increasing human population densities.

The responses of PD and FD to human population are more acute than species richness for parrotfishes. Species richness, as a metric of biodiversity, is often used as a benchmark for measuring the status of ecosystems, with high levels being interpreted as a sign of an intact and resilient system [26].

Current Biology Vol 24 No 5
558

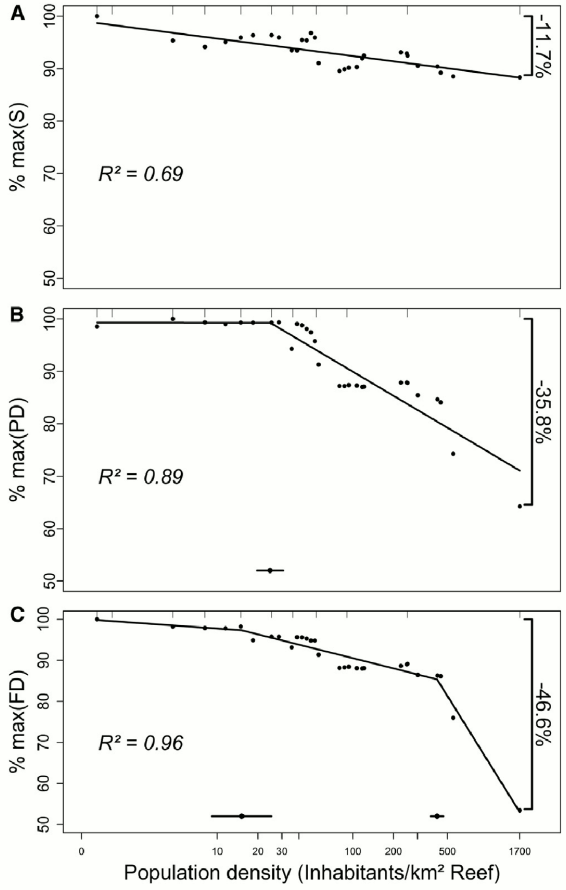


Figure 3. Partial Dependence Plots of Biodiversity Components

(A) Species richness (S), (B) phylogenetic diversity (PD), and (C) functional diversity (FD), for parrotfish communities along the human density gradient. Fitted variations were predicted using biogeography and habitat PCoA axes and population density as predictors in the BRT model. The y axis is the percentage of variation from the maximum value for each biodiversity component. The percentage of the maximum value is independent of the range and the unit of each biodiversity index. Consequently, indices and their declines are therefore comparable, in terms of percentage of loss, from the observed maximum values. Breaking-point estimates and 95% confidence intervals are plotted (see Table 1 for estimates and statistical significance). Rug plots at the top of the plots show the distribution of data, in deciles, of the original variable on the x axis. See also Figures S1, S2, and S3.

Table 1. Estimated Break Points and 95% Confidence Intervals for Species Richness, Phylogenetic Diversity, and Functional Diversity

	Estimated Breaking Point	Confidence Interval (95%)	Estimated Breaking Point (Davies' Test)
S	–	–	25.2 (NS)
PD	24.6	19.7–30.7	24.5 (***)
FD1	15.2	9.3–24.9	21.0 (***)
FD2	422.8	373.5–478.7	380.9 (***)

Estimated breaking points and 95% confidence intervals for the relationship between each biodiversity components of parrotfish (species richness [S], phylogenetic diversity [PD], and functional diversity [FD]) and human density and test for significance using Davies'test for difference in slope. Note that there are two breaking points for FD, indicated by FD1 and FD2. NS, nonsignificant; ***, significant at $p < 0.001$.

Although we need to be careful about generalizing from just two fish families, our results call for caution in this respect because species richness per se, in parrotfishes and butterflyfishes, appears to be less responsive to variation in human densities than its phylogenetic and functional counterparts. This may give a false sense of security, as species richness surveys may indicate stability while the phylogenetic and functional aspects of biodiversity are degrading [27]. This disjunction between species richness and other biodiversity components is particularly marked in the second inflection in FD, which is followed by a precipitous decline. In these circumstances, where human population exceeds 500 people per km^2, there is an extensive loss of functional diversity (over 46%), while species richness loss is just 11%. Parrotfishes thus represent a sensitive indicator of the impacts of human activity on ecosystem structure and function.

In comparison to parrotfishes, phylogenetic and functional diversity of lightly fished butterflyfishes were not related to any of the human activity factors. The contrasting responses between the parrotfishes and the butterflyfishes emphasize the selective nature of human influences on coral reefs and the differential sensitivity of the three biodiversity components. Butterflyfishes show a clear response in all three metrics to environmental features, biogeography, and habitat. In contrast, the three components for parrotfish reveal their differential sensitivities and the overwhelming response of phylogenetic and functional attributes to human population densities. Although probably mediated primarily through fishing activity, other aspects of human activity may be involved [21]. Our study emphasizes the need to consider not only the local and proximal factors such as fishing, but also land use in the watersheds upstream coral reefs [28, 29].

We provide the first empirical evidence, at a large scale, that human pressure has markedly reduced phylogenetic and functional diversity for a critically important fish family (up to 47% for parrotfishes), while it has only marginally impacted the level of species richness (12%). This finding calls for new approaches that will specifically address the influence of phylogenetic and functional diversity in ecosystem functioning with, for example, experiments manipulating species assemblages in controlled designs where species richness and relative abundances would be kept constant while the diversity of lineages and functions would vary according to realistic scenarios under increasing human pressure.

Experimental Procedures

We used a database encompassing 1,553 UVC of fish communities in 63 sites distributed across 17 Pacific island countries and territories (Figure 1). Highly impacted sites close to capitals, as well as small remote villages, have been sampled in each country (generally, four sites per country), providing a range of human density from 1.3 to 1,705 people per km^2 of coral reef.

We selected two contrasting taxa to assess the relative magnitude of drivers shaping fish biodiversity on coral reefs: the butterflyfish (Chaetodontidae), which are seldom exploited and have been used as indicators of coral health [30], and the parrotfish (a clade, Scarini, in the Labridae) [31], which are heavily exploited nearly everywhere in the Pacific. For those two taxa, we used a set of six functional traits (Table S4), a dated molecular phylogeny [31], and the entropy index [32] to estimate the phylogenetic and functional diversity of communities (Supplemental Experimental Procedures). The entropy index reflects not only the phylogenetic and functional composition of communities, but also their structure, by adding species biomass along

branches of phylogenetic trees and functional dendrograms, respectively. Where classical measures of phylogenetic and functional diversity are only sensitive to species gain or loss, the entropy index decreases when, for the same species composition, long branches (rare combinations of traits or unique evolutionary histories) have lower biomass.

To estimate the relative influence of *human* activities, *biogeography*, and *habitat* on the number of species, phylogenetic diversity, and functional diversity of fish communities, we used BRT models, a machine learning modeling method, which can cope with strongly interacting factors and nonlinear relationships (Results and Supplemental Experimental Procedures).

Once one of the most influencing human factor (*human* PC1) and its related human variable have been identified (Table S3, part a; Population Density in the Supplemental Experimental Procedures), we rerun a BRT model by replacing "*human* PC1" by "population density" while using the same set of *biogeographic* and *habitat* factors (Table S1, part c; Statistical Analysis in the Supplemental Experimental Procedures).

The pure effect of population density was then estimated after accounting for the average effects of all other variables in the model [33]. Since the relationship between all fish biodiversity components and human population density is nonlinear, we tested the null hypothesis of no change of slope (Davies's test) [13] to identify potential thresholds and performed breaking point regressions [14] when the hypothesis was not verified (Supplemental Experimental Procedures).

Supplemental Information

Supplemental Information includes Supplemental Experimental Procedures, three figures, and five tables and can be found with this article online at http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2014.01.049.

Acknowledgments

This work was supported by the European Union through funding for the COFish and PROCFish-C programs and by the Secretariat of the Pacific Community (SPC) through technical and administrative assistance. We thank the original designers of these projects, Tim Adams, Pierre Labrosse, and Jocelyne Ferraris, who gave a tremendous input at the beginning of the study in terms of methodology design. We thank all of the team members, in particular Ribanataake Awira, Pierre Boblin, Lindsay Chapman, Emma Kabua, Enelio Liufao, Samasoni Sauni, Melba White, Emmanuel Tardy, and Kim Friedman as well as our attachment participants in the field who provided data, useful discussions, information, and/or helpful comments. The work in the field benefited from the kind cooperation of Heads of Fisheries Services and the assistance of fisheries officers in 17 PICTs who helped with logistical assistance and data gathering. We are indebted to the chiefs and people of all communities for their kind understanding, support, and cooperation in providing assistance and hospitality. This work also benefited of several databases from the GASPAR program financed by French Fondation pour la Recherche en Biodiversité. D.M. was supported by a Marie Curie International Outgoing Fellowship (FISHECO) with agreement number IOF-GA-2009-236316.

Received: September 17, 2013
Revised: November 27, 2013
Accepted: January 22, 2014
Published: February 20, 2014

References

1. Bellwood, D.R., Hughes, T.P., and Hoey, A.S. (2006). Sleeping functional group drives coral-reef recovery. Curr. Biol. *16*, 2434–2439.
2. Cadotte, M.W., Cardinale, B.J., and Oakley, T.H. (2008). Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. Proc. Natl. Acad. Sci. USA *105*, 17012–17017.
3. Gravel, D., Bell, T., Barbera, C., Combe, M., Pommier, T., and Mouquet, N. (2012). Phylogenetic constraints on ecosystem functioning. Nat. Commun. *3*, 1117.
4. Cadotte, M.W. (2013). Experimental evidence that evolutionarily diverse assemblages result in higher productivity. Proc. Natl. Acad. Sci. USA *110*, 8996–9000.
5. Cadotte, M.W., Dinnage, R., and Tilman, D. (2012). Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. Ecology *93*, 223–233.
6. Harmon, L.J., Matthews, B., Des Roches, S., Chase, J.M., Shurin, J.B., and Schluter, D. (2009). Evolutionary diversification in stickleback affects ecosystem functioning. Nature *458*, 1167–1170.
7. Milcu, A., Allan, E., Roscher, C., Jenkins, T., Meyer, S.T., Flynn, D., Bessler, H., Buscot, F., Engels, C., Gubsch, M., et al. (2013). Functionally and phylogenetically diverse plant communities key to soil biota. Ecology *94*, 1878–1885.
8. Witman, J.D., Etter, R.J., and Smith, F. (2004). The relationship between regional and local species diversity in marine benthic communities: a global perspective. Proc. Natl. Acad. Sci. USA *101*, 15664–15669.
9. Safi, K., Cianciaruso, M.V., Loyola, R.D., Brito, D., Armour-Marshall, K., and Diniz-Filho, J.A.F. (2011). Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. *366*, 2536–2544.
10. Nyström, M., Folke, C., and Moberg, F. (2000). Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. Trends Ecol. Evol. *15*, 413–417.
11. Bellwood, D.R., Hoey, A.S., and Hughes, T.P. (2012). Human activity selectively impacts the ecosystem roles of parrotfishes on coral reefs. Proc. Biol. Sci. *279*, 1621–1629.
12. Bonaldo, R.M., and Bellwood, D.R. (2010). Spatial variation in the effects of grazing on epilithic algal turfs on the Great Barrier Reef, Australia. Coral Reefs *30*, 381–390.
13. Davies, R. (1987). Hypothesis testing when a nuisance parameter is present only under the alternative - linear model case. Biometrika *74*, 33–43.
14. Muggeo, V.M.R. (2003). Estimating regression models with unknown break-points. Stat. Med. *22*, 3055–3071.
15. Ernst, R., Linsenmair, K.E., and Rödel, M.-O. (2006). Diversity erosion beyond the species level: Dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. Biol. Conserv. *133*, 143–155.
16. Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M., and DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. Ecol. Lett. *12*, 22–33.
17. Pavoine, S., Love, M.S., and Bonsall, M.B. (2009). Hierarchical partitioning of evolutionary and ecological patterns in the organization of phylogenetically-structured species assemblages: application to rockfish (genus: Sebastes) in the Southern California Bight. Ecol. Lett. *12*, 898–908.
18. Sgrò, C.M., Lowe, A.J., and Hoffmann, A.A. (2011). Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. Evol. Appl. *4*, 326–337.
19. Forest, F., Grenyer, R., Rouget, M., Davies, T.J., Cowling, R.M., Faith, D.P., Balmford, A., Manning, J.C., Procheș, S., van der Bank, M., et al. (2007). Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. Nature *445*, 757–760.
20. Bellwood, D.R., Hughes, T.P., Folke, C., and Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. Nature *429*, 827–833.
21. Mora, C., Aburto-Oropeza, O., Ayala Bocos, A., Ayotte, P.M., Banks, S., Bauman, A.G., Beger, M., Bessudo, S., Booth, D.J., Brokovich, E., et al. (2011). Global human footprint on the linkage between biodiversity and ecosystem functioning in reef fishes. PLoS Biol. *9*, e1000606.
22. McClanahan, T.R., Graham, N.A.J., MacNeil, M.A., Muthiga, N.A., Cinner, J.E., Bruggemann, J.H., and Wilson, S.K. (2011). Critical thresholds and tangible targets for ecosystem-based management of coral reef fisheries. Proc. Natl. Acad. Sci. USA *108*, 17230–17233.
23. Brewer, T.D., Cinner, J.E., Green, A., and Pandolfi, J.M. (2009). Thresholds and multiple scale interaction of environment, resource use, and market proximity on reef fishery resources in the Solomon Islands. Biol. Conserv. *142*, 1797–1807.
24. Bellwood, D.R., and Choat, J.H. (2011). Dangerous demographics: the lack of juvenile humphead parrotfishes *Bolbometopon muricatum* on the Great Barrier Reef. Coral Reefs *30*, 549–554.
25. Hoey, A.S., and Bellwood, D.R. (2008). Cross-shelf variation in the role of parrotfishes on the Great Barrier Reef. Coral Reefs *27*, 37–47.
26. Luck, G.W., Harrington, R., Harrison, P.A., Kremen, C., Berry, P.M., Bugter, R., Dawson, T.P., De Bello, F., Díaz, S., Feld, C.K., et al. (2009). Quantifying the Contribution of organisms to the provision of ecosystem services. Bioscience *59*, 223–235.
27. Villéger, S., Ramos Miranda, J., Flores Hernández, D., and Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. Ecol. Appl. *20*, 1512–1522.

28. Maina, J., de Moel, H., Zinke, J., Madin, J., McClanahan, T., and Vermaat, J.E. (2013). Human deforestation outweighs future climate change impacts of sedimentation on coral reefs. Nat. Commun. *4*, 1986.
29. Wolanski, E., and De'ath, G. (2005). Predicting the impact of present and future human land-use on the Great Barrier Reef. Estuar. Coast. Shelf Sci. *64*, 504–508.
30. Findley, J.S., and Findley, M.T. (2001). Global, regional, and local patterns in species richness and abundance of butterflyfishes. Ecol. Monogr. *71*, 69–91.
31. Cowman, P.F., and Bellwood, D.R. (2011). Coral reefs as drivers of cladogenesis: expanding coral reefs, cryptic extinction events, and the development of biodiversity hotspots. J. Evol. Biol. *24*, 2543–2562.
32. Allen, B., Kon, M., and Bar-Yam, Y. (2009). A new phylogenetic diversity measure generalizing the shannon index and its application to phyllostomid bats. Am. Nat. *174*, 236–243.
33. Elith, J., Leathwick, J.R., and Hastie, T. (2008). A working guide to boosted regression trees. J. Anim. Ecol. *77*, 802–813.

S15. Sandin, S. A., Vermeij, M. J. A., and Hurlbert, A. H. (2008). Island biogeography of Caribbean coral reef fish. Glob. Ecol. Biogeogr. *17*, 770–777.

S16. Mellin, C., Bradshaw, C. J. A., Meekan, M. G., and Caley, M. J. (2010). Environmental and spatial predictors of species richness and abundance in coral reef fishes. Glob. Ecol. Biogeogr. *19*, 212–222.

S17. Treml, E. A., Halpin, P. N., Urban, D. L., and Pratson, L. F. (2007). Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. Landsc. Ecol. *23*, 19–36.

S18. Kool, J. T., Paris, C. B., Barber, P. H., and Cowen, R. K. (2011). Connectivity and the development of population genetic structure in Indo-West Pacific coral reef communities. Glob. Ecol. Biogeogr. *20*, 695–706.

S19. Leis, J. M., Herwerden, L. V. A. N., and Patterson, H. M. (2011). Estimating connectivity in marine fish populations: what works best? Oceanogr. Mar. Biol. An Annu. Rev. *49*, 193–234.

S20. Bellwood, D. R., and Hughes, T. P. (2001). Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. Science *292*, 1532–5.

S21. Bell, J. D., Kronen, M., Vunisea, A., Nash, W. J., Keeble, G., Demmke, A., Pontifex, S., and Andréfouët, S. (2009). Planning the use of fish for food security in the Pacific. Mar. Policy *33*, 64–76.

S22. Klugman, J., Rodríguez, F., and Choi, H.-J. (2011). The HDI 2010: new controversies, old critiques. J. Econ. Inequal. *9*, 249–288.

23. Knudby, A., Brenning, A., and LeDrew, E. (2010). New approaches to modelling fish–habitat relationships. Ecol. Modell. *221*, 503–511.

S24. Chatfield, B. S., Van Niel, K. P., Kendrick, G. A., and Harvey, E. S. (2010). Combining environmental gradients to explain and predict the structure of demersal fish distributions. J. Biogeogr. *37*, 593–605.

S25. Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., and Norberg, J. (2003). Response diversity, ecosystem change, and resilience. Front. Ecol. Environ. *1*, 488–494.

S26. Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., and Holling, C. S. (2011). Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. Rev. Lit. Arts Am. *35*, 557–581.

S27. Graham, M. H. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. Ecology *84*, 2809–2815.

S28. Elith, J., Leathwick, J. R., and Hastie, T. (2008). A working guide to boosted regression trees. J. Anim. Ecol. *77*, 802–813.

S29. Davies, R. (1987). Hypothesis testing when a nuisance parameter is present only under the alternative - linear model case. Biometrika *74*, 33 – 43.

S30. Muggeo, V. M. R. (2003). Estimating regression models with unknown break-points. Stat. Med. *22*, 3055–71.

Supplemental Data

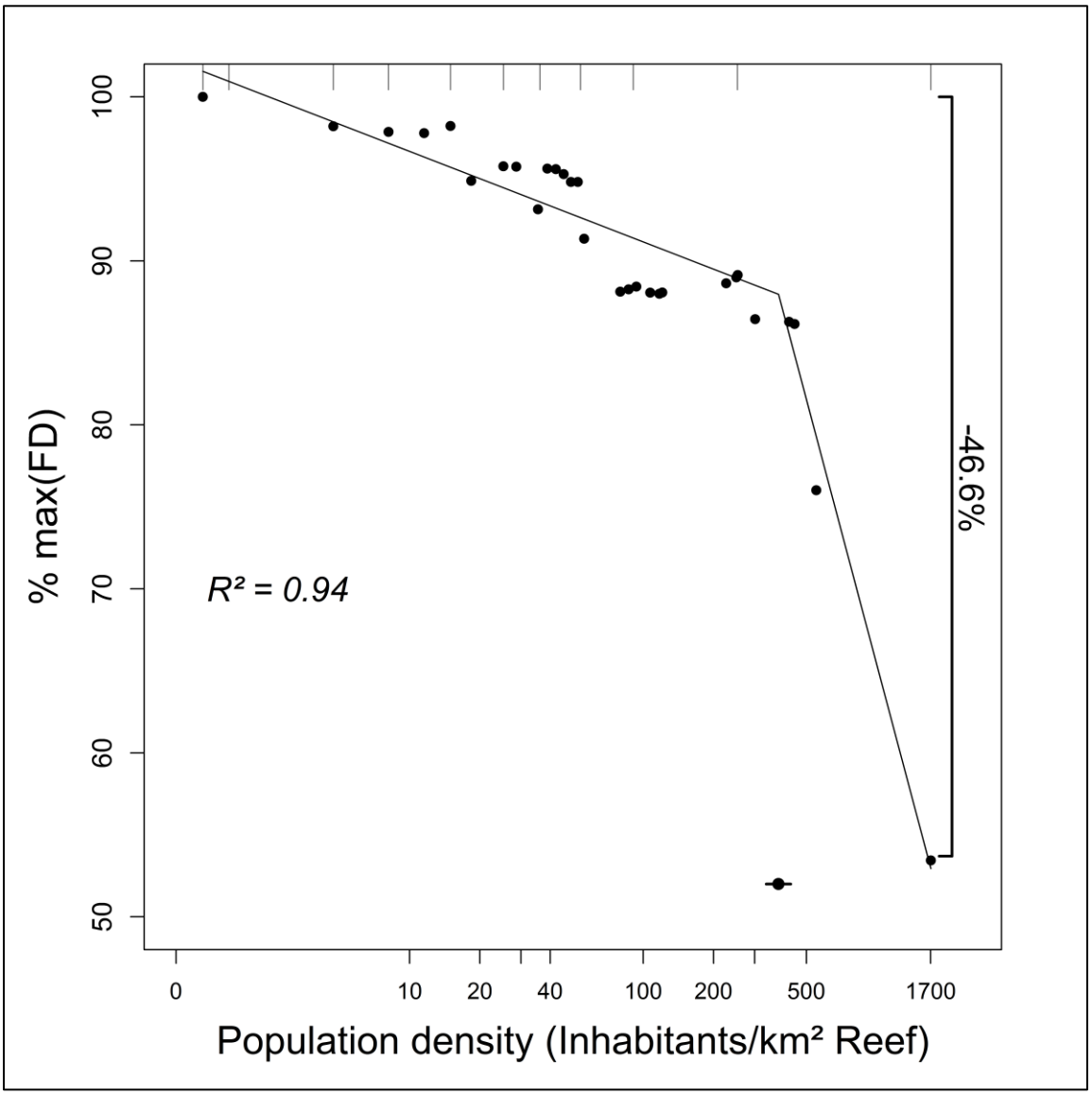


Figure S1 [Related to Figure 3]: Partial dependence plot of FD for parrotfish along population density per km² of coral reef.
Fitted variations of FD of parrotfish for the population density per km² of coral reef (X-axis), one of the most influential factor that predicts FD of using BRT model. Fitted variations were predicted using Biogeography and Habitat PCoA axes and Population density as predictors in the BRT model (Figure 3 d,e,f). Values were predicted for each factor, holding values for all other factors at their mean value for the human density.
Black lines represent the alternative fitted model to Figure 3, considering all sites.
Breaking-point estimates (380.7) and 95% confidence intervals (337.3 - 429.2) are plotted. Davies' test for a change of slope: 380.9 (***) (significant at p-value < 0.001).

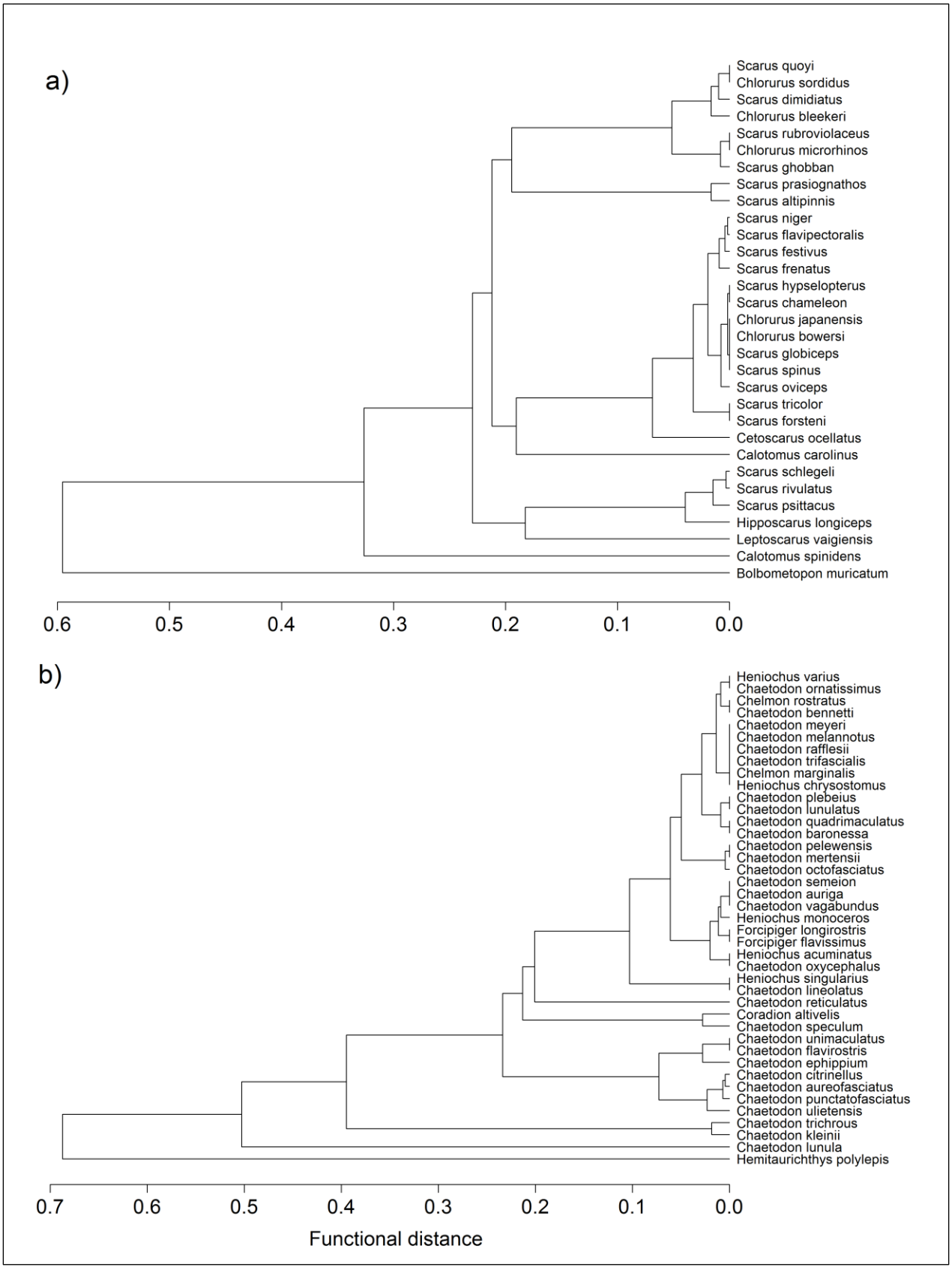


Figure S2 [Related to Figure 2&3]: Functional tree of Parrotfish (31 species) (a) and Butterflyfish (41 species) (b).

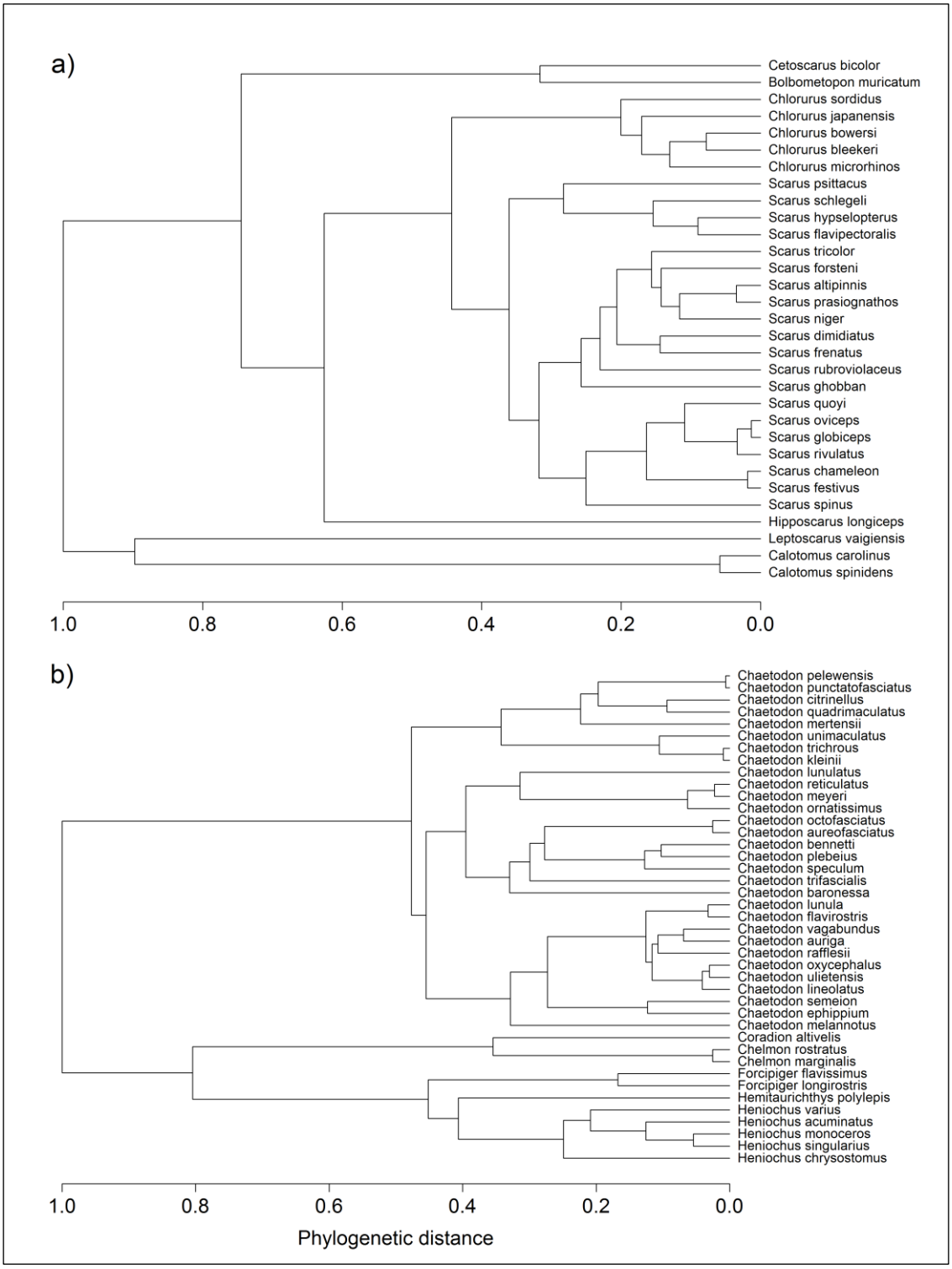


Figure S3 [Related to Figure 2&3]: Phylogenetic tree of Parrotfish (31 species) (a) and Butterflyfish (41 species) (b).

Table S1 [Related to Figure 2]: Parameters and performance of i) simplified BRT models for Parrotfish **(a)** and Butterflyfish **(b)** and ii) simplified BRT models using population density as the only Human variable for Parrotfish **(c)** for Species Richness (S), Phylogenetic Diversity (PD) and Functional Diversity (FD). n is the number of PCoA axes used as explanatory factors after the simplification procedure (see Supplemental Experimental Procedures), lr is the learning rate, tc is the tree complexity, N.trees is the number of optimal trees. CV R^2 is the correlation coefficient from the cross-validation procedure with n folds (nf) equal to 20 and bag fraction (bf). SE CV R^2 is the standard error.

a)	n	lr	tc	N.trees	CV R^2	SE CV R^2	bf	nf
S	6	0.002	10	1650	0.58	0.019	0.7	20
PD	7	0.002	11	2900	0.51	0.019	0.7	20
FD	6	0.004	9	2000	0.54	0.022	0.7	20

b)	n	lr	tc	N.trees	CV R^2	SE CV R^2	bf	nf
S	6	0.004	8	2300	0.62	0.014	0.7	20
PD	5	0.002	11	2900	0.50	0.027	0.7	20
FD	5	0.002	11	1250	0.39	0.014	0.7	20

c)	n	lr	tc	N.trees	CV R^2	SE CV R^2	bf	nf
S	6	0.002	10	3150	0.58	0.017	0.7	20
PD	7	0.002	11	2050	0.49	0.020	0.7	20
FD	6	0.004	9	1600	0.53	0.021	0.7	20

Table S2 [Related to Figure 2]: Mean, Standard deviation (Sd) and range of S, PD and FD for Parrotfish and Butterflyfish.

	Parrotfish			Butterflyfish		
	Mean	Sd	Range	Mean	SD	Range
S	6	2.95	2 - 17	6	2.83	2 – 20
PD	0.74	0.28	0.0042 - 1.3386	0.83	0.38	0.01 - 1.41
FD	0.38	0.15	0.00035 - 0.66989	1.3	0.1	0.69 - 0.77

Table S4 [Related to Figure 2]: Life history traits used to construct functional trees [S6].

Trait	Values	Functional significance
Maximum size	Centimeters (cm)	Metabolic rate, Home range, ingestion production, secondary production [S10]
Diet-class	C: Invertebrates without size distinction C1: Macro-invertebrates C2: Macro-invertebrates and sessile invertebrates (corals, sponges, etc.) H: plant material without distinction (algae, phanerogam, etc.) H1: Macro algae H2: Micro-algae, turf, cyanobacteria D: Detritus, inert organic material P: Nekton (fish, living cephalopods) Z: Plankton	Diet composition, susceptibility to predation [S10]
Home-Range	S: Sedentary M: Mobile W: Wide Range	Feeding type, foraging method, response to predation risk or prey defense [S10]
Activity	N: Nocturnal D: Diurnal B: Both	Susceptibility to predation [S10]
Schooling	S: Solitary P: paired F: Small School M: Medium School L : Large School	Susceptibility to predation [S10]
Level	B: Bottom L: Low above bottom H: High above bottom	Feeding type, foraging method [S10]

Supplemental Experimental Procedures

Methods

Sampling

Reef fish fauna and associated coral reef habitats were surveyed from 2002 to 2009 in 63 sites across the Pacific among 17 territories (Figure 1), spanning ~35° latitude and ~85° longitude. Data were collected along 1553 underwater visual transects, all located in the fishing ground of villages (sites).

The sampling design consisted in 4-6 sites per country and 24 transects per site, with a stratified design among the main geomorphologic structures or reef types present at a given site: 1) sheltered coastal reef, 2) intermediate reef, 3) back-reef (inner/lagoon side of barrier reef) and 4)

outer reef (ocean side of fringing or barrier reefs). For each geomorphologic structure, transects were performed both on the reef flat (3) and slope (3) when feasible. Transects were performed parallel to the reef between 0 to 15 meters depth. Maps from the Millennium Coral Reef Mapping Project satellite images [S1], and in situ observation at dive sites allowed identification of these four geomorphologic structures and calculation of reef areas at each site.

Distance-sampling Underwater Visual Census (D-UVC) [S2] technique was used to survey finfish along 50 meters long transects in selected sites. Briefly, the technique consists in recording fish size and abundance at the species level and the perpendicular distance of each fish or group of fish to the transect line. D-UVC datasets were then truncated at a distance of 5 meters on each side of transects allowing the calculation of abundances, biomasses and diversities over 500 m² transects (2 sides x 5 m width x 50 m long) [S2].

This study focuses on 31 species of Parrotfish (Scarinae) and 41 species of Butterflyfish (Chaetodontidae) that were selected for their documented responsiveness to habitat quality [S3] and human impact (e.g. [S4, 5]). Species lists for each group are listed in Figure S2&S3.

Biodiversity components

Species richness is the number of species per 50x10 meters transects (number of species per 500m²). Biomass (g/m²) was calculated by multiplying fish abundance on each transect by individual weight

($W = aL^b$) with W the weight in g, L the individual fork length (cm), a and b being the weight/length parameters [S6] .

A functional diversity metric based on species diet and feeding behavior was selected. To this aim we retained six functional traits linked to these two aspects: 1) Maximum size, 2) Diet, 3) Home-Range, 4) Position over the reef, 5) Activity, 6) Gregariousness. The details and functional role of each trait are listed in Table S4. The functional traits database has benefited from several decades of observations in the Indo-Pacific ([S6–9], completed by FishBase[3] for 8/31 species for parrotfish and 8/41 species for butterflyfish.

The functional trees (Figure S2) for each species group were built using the six functional traits. The functional traits are both quantitative and qualitative and the Gower distance was used to estimate distances between species pairs in functional trees, one for each group. Because the clustering procedure has an influence on functional diversity estimate [S11], we carried out an optimization procedure to select the tree that minimizes the dissimilarity between the initial

[3] fishbase.org

functional distance matrix between species pairs and the cophenetic distance matrix calculated from the tree [S11].

The phylogenetic trees for parrotfish and butterflyfish (Figure S3) are from [S12]. Briefly, a range of published and unpublished sequence data for the parrotfish and butterflyfish were obtained from GenBank. Gene datasets were then constructed for each group of species and were concatenated into supermatrices for standard phylogenetic analysis [S12].

Biomass Weighted Phylogenetic Diversity (PD) and Functional Diversity (FD) were computed based on the phylogenetic entropy index [S13].

Let A_{ik} be the abundance (number of individuals or biomass) of species i within transect k, the regional pool having a total of S species and K transects. The weight of each transect k is proportional to its relative abundance over all transects:

$$f_{.k} = \frac{\sum_{i=1}^{S} A_{ik}}{\sum_{k=1}^{K}\sum_{i=1}^{S} A_{ik}} \qquad \text{(Eq. 1)}$$

Phylogenetic diversity or “local phylogenetic entropy (within transect k)”, following [S13] is given by:

$$PD_k = H_k = -\sum_{t=1}^{T} l(b_t) \times p_k(b_t) \times \ln\left[p_k(b_t)\right] \qquad \text{(Eq. 2)}$$

where T is a phylogenetic tree for the species regional pool, $l(b_t)$ is the length of a branch b_t, and $p_k(b_t)$ is the local proportion of abundance given by:

$$p_k(b_t) = \frac{\sum_{i=1}^{S_t} A_{ik}}{\sum_{i=1}^{S} A_{ik}} \qquad \text{(Eq. 3)}$$

where S_t is the number of species descending from b_t. In the formulae above, phylogenetic diversity was calculated using fish biomass as the measure of species abundance. As such, the PD index used in this study represents a biomass weighted phylogenetic diversity index (PD).

Original variables

Human variables

Socio-economic data collection was performed at each site using a standard set of questionnaires, which included a household survey (key socioeconomic parameters and consumption patterns), finfish fisheries survey, finfish marketing survey and general information survey (for key informants). Socio-economic surveys were conducted between March 2002 and December 2009 by the same team of two scientists with the help of local attachments. The questionnaires were designed to allow a minimum dataset to be developed for each site with: 1) the community's dependency on marine resources to be characterized, 2) assessment of the community's engagement and the possible impact of finfish and invertebrate harvesting and 3) comparison of socioeconomic information with data collected through finfish resource surveys [S21].

The socio-economic dataset was complemented by demographic data available from a global database (collected from the Socioeconomic Data and Applications Center SEDAC http://sedac.ciesin.columbia.edu). Specifically, human population occurring within a 10-km ("Human 10 km"), 20km ("Human 20 km") and 50km ("Human 50 km") radius of each transect retrieved from the demographic database for the year 2000. These radii included the human population outside the village, thus the potential capitals surrounding the village. The human population in a buffer represents a realistic human pressure by adding a spatial gradient of human population from a highly located (the village) to a regional scale.

In PNG, McClanahan and Cinner (2008) observed that overfishing of the higher value and high trophic-level species occur in areas close to selling market. Thus probable selling markets in each country were located for each site from literature and socio-economic interviews and distances between fishing sites to those markets were then retrieved as the crow flies with Google Earth®.

In addition, economic index at the country level were added.

Gross Domestic Product (GDP) is the total value of all goods and services a nation produces in one year (generally in dollars). The GDP per capita (per person) is often used as a measure of standard of living [S22].

Variables are listed in Table S5a).

Biogeographic variables

Biogeographic factors were included in the models to take into account the geographical extent of the study. Sandin et al (2008) [S15] demonstrated the positive effect of island area which describes both habitat availability and habitat diversity. Inversely, isolation has a negative influence on species richness through the decreasing immigration and increasing extinction rates [S15].

Thus the following metrics were included: Island size (m²), distance to nearest island (km), distance to the nearest group of islands (km) and distance to the nearest continent, retrieved for each site/island (collected from the United Nations Environment Programme (UNEP) Island Directory; http://islands.unep.ch/Tisolat.htm). Island type was characterized by three categories: high island (island without lagoon, which include tectonically uplifted reefs, such as Nauru), low island (island with a large lagoon) and atoll (no island except reef islands which are islands that are created by the accumulation of reef sediments).

Reef area is a measurement of habitat availability and connectivity (e.g. [S15, 16]) and was added in the models. Reef area (km²) in a buffer radius (km) was computed using the Global Distribution of Coral reefs (2010) (collected from the United Nations Environment Programme (UNEP) World Conservation Monitoring Centre www.unep-wcmc.org).

Seven buffers were retained to take into account the ecological and evolutionary scale of connectivity. We used 10km, 20km, 70km [S16], 150km [S17] and 300km buffers [S18, 19] as proxy of ecological connectivity and 600km [S20] and 1000km as proxies for evolutionary connectivity.

Longitude and latitude were recorded for each transect.

Variables are listed in Table S5b).

Habitat variables

The Medium Scale Approach (MSA) was used to record substrate characteristics along transects where finfish were counted by D-UVC. MSA has been developed by [S14] to specifically complement D-UVC surveys. The method consists in recording depth, habitat complexity, and 23 substrate parameters (e.g. % coral cover) within ten 5x5 m quadrats on each side of 50-m transects, for a total of 20 quadrats per transect. Habitat characteristics of each transect are then calculated by averaging over the 20 quadrats each habitat parameter potentially relevant to explain the structure of finfish communities.

Shannon substrate diversity index for coral cover was computed using the percentages of the different shapes (encrusting, massive, digitate, branching, foliose, tabulate) of live coral cover.

Habitability is a semi-qualitative variable between 1 (low) and 4 (high). It is a compromise between relief, coral cover and the complexity. It summarizes the substrate/habitat quality and is assigned by the diver.

Variables are listed in Table S5c).

Statistical analysis

Linear relationships are usually assumed between explanatory and response factors whereas they are often nonlinear and even non-monotonic in nature, including threshold effects [S23–26]. Additionally, interactions between explanatory factors cannot be fully disentangled using traditional modeling methods. This is a failure considering that confounding effects have been largely observed between environmental factors [S27]. Explanatory power of ecological models is thus largely affected, inducing distorted conclusions of studies and leading to inappropriate management decisions [S23].

As an alternative, regression trees have proven to offer higher predictive performances by incorporating with success thresholds and interaction effects (e.g. [S23]). We used Boosted Regression Trees (BRT) to model biodiversity components. This technique minimizes the deviance between predicted and observed data by generating at each step a new tree explaining the residuals from the previous and so until the last tree [S28]

We decided, in agreement with Elith et al (2008) [S28] that a low cross-validation (CV) predictive deviance hence a high correlation coefficient from cross-validation (CV R^2) as well as a sufficient number of trees (N trees) (> 1000) were essential criteria to select a good BRTs model.

To reach this goal, a set of key parameters needed to be determined to run BRTs and to generate an optimal model. Firstly, the learning rate (lr) or shrinkage parameter determines the contribution of each tree to the growing model [S28]. Secondly, the tree complexity (tc) determines the depth of the interactions between factors of each tree [S28]. Those two parameters will determine the optimal number of trees needed to fit the model. Since decreasing lr increases the number of trees required, and increasing tc decreases the number of trees necessary, the optimal number of trees and the minimum deviance results from a trade-off between lr and tc. Consequently, a combination of lr (0.005, 0.004, 0.003, 0.002) and tc (1 to 20) were used to run BRT models for S, PD and FD for each group of species. A 20-fold cross-validation (CV) was performed using a bag fraction (bf) from 0.5 to 0.7 (increment 0.1) and predictive performance was determined using the out-of-bag (OOB) estimate. OOB estimates of error rate are based on bootstrap sampling using a random subset of records (bf) as training data for each iteration. A total of 100 models were run for each biodiversity index and for each group of species.

We chose the optimal combinaison of tc, lr and bf as the one minimizing OOB estimates of error rate with a N tree superior to 1000.

Contributions of each factor (%) are the proportion of each factor selected to split the data among all the trees, weighted by the squared improvement to the model as a result of each split, and averaged over all trees [S28]. The factors with the highest percentage for contribution are the most

important factors contributing to the model. Elith et al. (2008) [S28] suggests that explanatory factors with a relative influence of less than the 5% threshold usually do not improve the prediction capacity of the model and should not be considered.

Once each model has been run and selected relatively to its predictive deviance, a modified simplification procedure inspired by Elith et al (2008) was applied so irrelevant factors were removed objectively from the model [S28].

Usually, removing the factors with the lowest contributions of BRTs did not modify clearly the deviance until reaching a threshold at which the removal of the next less important factor increased significantly the change in CV predictive deviance.

The number of factors to remove was thus determined by a net increase in the change of predictive deviance, determined thanks to breaking points regression which helped to determine the break point of predictive deviance. This simplification procedure was repeated 20 times for each model and the number of factors to be removed with the highest frequency was selected. Then, a new model was run using the simplified set of factors.

Human (19) (Table S5a), Biogeographic (17) (Table S5b) and Habitat (33) (Table S5c) original variables were available to model S, PD and FD. The number of original variables in each category, however, is heterogeneous potentially leading to an overrepresentation of one category (here Habitat) over another. This would bias the overall contribution of each category, which is based on the summed contribution of each original variables for each category. BRT also require independent explanatory variables.

Thus to determine the main contribution of each category of factors independently, we performed Principal Coordinate Analysis (PCoA) to select 5 axes for each category as explanatory factors.

All BRT were conducted in R (R Development Core Team 2011 version R version 2.14.0) using gbm package version 1.6-3.1 and custom code available online [S28].

Characterization of PCoA axes with original variables.

Because qualitative and quantitative original variables were used, scores of each original variable could not be computed to characterize PCoA axes.

The strength of the relationship between original quantitative variables and PCoA axes, using the Pearson correlation coefficient (R), was used to assign a score to each original quantitative variable for each PCoAs axis (Table S3).

The median coordinates for the different modalities of qualitative original variables (with the first and last quartiles (in brackets) were used to define the original qualitative variables characterizing PCoA axes.

Table S3 summarizes (Table S3).

Procedure to extract the marginal effect of population density on biodiversity components of parrotfish

Population density characterizes Human PC1, which is among the most influential PCoA axis (Table S3) for phylogenetic and functional diversity (Figure 2, Table S3).

To assess the pure effect of population density on all three biodiversity components of parrotfish, we rerun BRTs using 1) the set of Habitat and Biogeographic PCoA axes the most influential for each biodiversity component (Figure 2, Table S4) and 2) replacing the Human PC1 by the population density. Since information on population density can be contained in others Human PCs, no others were included in the models.

The marginal effect of Human density on parrotfish's species richness, phylogenetic and functional diversity was estimated after accounting for the average effects of all other variables in the model [S28].

Table S1c) summarizes the performances of the new models.

A broken-line relationship between human density and each biodiversity component for parrotfish were considered. The suitability of this type of model was tested through the null hypothesis of no change in slope with Davies' test for difference-in-slope [S29] as implemented in the Segmented package version 0.2-9.4 and conducted in R (R Development Core Team 2011 version R version 2.14.0.).

For the biodiversity component where significant variation in slope was detected, a broken-line model was applied using the segmented function in the segmented package [S30].

Supplemental References

S1. Andréfouët, S., Muller-karger, F. E., Robinson, J. A., Christine, J., Torres-pulliza, D., Spraggins, S. A., and Murch, B. (2006). Global assessment of modern coral reef extent and diversity for regional science and management applications : a view from space. Coral Reefs *1745*, 1732–1745.

S2. Labrosse, P., Kulbicki, M. and Ferraris, J. (2002). Underwater visual fish census surveys. Proper use and implementation. Reef Resour. Assess. tools. Noumea, New Caledonia Secr. Pacific Community, 54 pp.

S3. Findley, J. S., and Findley, M. T. (2001). Global , regional , and local patterns in species richness and abundance of butterflyfishes. Ecol. Mon *71*, 69–91.

S4. Clua, E., and Legendre, P. (2008). Shifting dominance among Scarid species on reefs representing. Aquat. Living Resour. *348*, 339–348.

S5. Bellwood, D. R., Hoey, A. S., and Hughes, T. P. (2012). Human activity selectively impacts the ecosystem roles of parrotfishes on coral reefs. Proc. Biol. Sci. *279*, 1621–9.

S6. Kulbicki, M., Bozec, Y., Labrosse, P., Letourneur, Y., Mou-tham, G., and Wantiez, L. (2005). Diet composition of carnivorous fishes from coral reef lagoons of New Caledonia. Aquat. Living Resour. *18*, 231–250.

S7. Chabanet, P., Guillemot, N., Kulbicki, M., Vigliola, L., and Sarramegna, S. (2010). Baseline study of the spatio-temporal patterns of reef fish assemblages prior to a major mining project in New Caledonia (South Pacific). Mar. Pollut. Bull. *61*, 598–611.

S8. Kulbicki, M., Cornuet, N., Vigliola, L., Wantiez, L., Moutham, G., and Chabanet, P. (2010). Counting coral reef fishes: Interaction between fish life-history traits and transect design. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. *387*, 15–23.

S9. Kulbicki, M., Mou-tham, G., Vigliola, L., Wantiez, L., Manaldo, E., Labrosse, P., and Letourneur, Y. (2011). Major coral reef fish species of the South pacific with basic information on their biology and ecology. Cris. report. Noumea SPC. 107 pp. + Annex.

S10. O'Gorman, E. J., Yearsley, J. M., Crowe, T. P., Emmerson, M. C., Jacob, U., and Petchey, O. L. (2011). Loss of functionally unique species may gradually undermine ecosystems. Proc. Biol. Sci. *278*, 1886–93.

S11. Mouchet, M., and Mason, N. W. H. (2008). Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. Oikos *117*, 794 – 800.

S12. Cowman, P. F., and Bellwood, D. R. (2011). Coral reefs as drivers of cladogenesis: expanding coral reefs, cryptic extinction events, and the development of biodiversity hotspots. J. Evol. Biol. *24*, 2543–62.

S13. Allen, B., Kon, M., and Bar-Yam, Y. (2009). A new phylogenetic diversity measure generalizing the shannon index and its application to phyllostomid bats. Am. Nat. *174*, 236–243.

S14. Clua, E., Legendre, P., Vigliola, L., Magron, F., Kulbicki, M., Sarramegna, S., Labrosse, P., and Galzin, R. (2006). Medium scale approach (MSA) for improved assessment of coral reef fish habitat. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. *333*, 219–230.

Table S3 [Related to Figure 2]: Relationship between PCOA's axes and Human (a), Biogeography (b) and Habitat(c) quantitative and quantitative variables. Pearson correlation coefficient (R) between PCoA's axes and original quantitative variables were used to define the original quantitative variables characterizing PCoA axes. In the same vein, the median coordinates of PCoA axes for the different modalities of qualitative original variables and the first and last quartiles (in brackets) were used to define the original qualitative variables characterizing PCoA axis. Bold indicates original variables characterizing the PCOA's axes.

	a)		Human 1	Human 2	Human 4	Human 5
HUMAN	Quantitative	**Population density**	**-0,72**	0,23	-0,09	**0,37**
		PC Fresh Fish consumption/year	-0,02	0,14	-0,15	0,16
		PC Invertebrates/year consumption	0,2	-0,31	-0,15	-0,23
		PC Canned fish consumption/year	**-0,37**	0,05	0,16	**-0,62**
		Fishers	-0,7	0,28	-0,12	0,33
		Canoes	-0,26	0,31	-0,53	0,46
		Sailboats	0,02	0,16	0,04	0,24
		Motorboats	-0,39	-0,16	-0,22	0,43
		Finfisher/Reef area	**-0,73**	0,25	-0,02	0,13
		Near 50	0,48	**0,57**	-0,1	0,01
		Near 25	0,54	0,48	-0,19	-0,05
		GDP per Capita($US)	0,28	-0,46	**0,29**	0,17
		% Ice use always	0,03	**-0,77**	-0,28	0,03
		Dist_Closest_Market	0,45	0,18	0	0,13
		People/10k buffer	-0,36	-0,24	0,19	0,03
		People/20k buffer	-0,26	-0,36	0,12	0,1
		People/50k buffer	-0,27	-0,31	0,15	0,2
	Qualitative	**Income**				
		AGR ++	0.011 [-0.031 ,	0.032 [0.023 , 0.065]	NS	NS

		0.033]			
	AGR +++	0.023 [-0.015 , 0.029]	0.035 [0.009 , 0.080]		
	AGR/OTH	**-0.089 [-0.090 , -0.078]**	0.037 [0.036 , 0.043]		
	FISH ++	0.01 [-0.019 , 0.039]	-0.019 [-0.095 , 0.015]		
	FISH +++	0.002 [-0.009 , 0.010]	-0.051 [-0.056 , -0.033]		
	FISH/M	0.041 [-0.035 , 0.085]	**0.029 [-0.012 , 0.109]**		
	FISH/OTH	0.071 [0.053 , 0.080]	0.102 [-0.091 , 0.115]		
	OTH ++	0.085 [0.028 , 0.095]	0.079 [0.058 , 0.086]		
	OTH/M	-0.015 [-0.031 , -0.008]	-0.032 [-0.045 , -0.022]		
	OTH/SAL	0.042 [0.005 , 0.072]	0.017 [-0.039 , 0.029]		
	SAL ++	-0.012 [-0.042 , 0.032]	-0.015 [-0.063, 0.006]		
	SAL +++	**-0.287 [-0.287 , -0.016]**	0.082 [-0.122 , 0.082]		
	SAL/FISH	-0.008 [-0.024 , 0.071]	0.008 [-0.103 , 0.074]		
Fishing					
	GILL	NS	NS	NS	-0.009 [-0.009 , 0.061]
	HAND				-0.0008 [-0.008 , 0.033]
	HAND/GILL				0.049 [0.026 , 0.064]
	HAND/OTH				0.014 [-0.004 , 0.025]

		M				-0.019 [-0.042 , 0.013]	
		OTH				-0.017 [-0.067 , -0.003]	
		SPEAR/GILL				**-0.073 [-0.103 , -0.063]**	
		SPEAR/HAND				-0.027 [-0.038 , 0.010]	
BIOGEOGRAPHY	b)		Biogeo 1	Biogeo 2	Biogeo 3	Biogeo 4	Biogeo 5
	Quantitative	Altitude	-0,52	0,65	-0,09	0,09	0,11
		Area1000km	-0,55	-0,03	-0,01	0,4	-0,31
		Area10km	-0,22	-0,01	0,37	**-0,45**	0,33
		Area150km	-0,82	-0,04	0,42	0,14	-0,08
		Area20km	-0,34	-0,1	0,55	-0,45	0,34
		Area300km	**-0,85**	-0,02	0,28	0,28	-0,04
		Area30km	-0,4	-0,12	**0,64**	-0,43	0,25
		Area600km	-0,77	-0,02	0,08	0,39	-0,18
		Area70km	-0,69	-0,11	0,57	-0,12	-0,1
		Dist_nearest_cont	**0,67**	0,15	0,44	-0,08	-0,11
		DistHotSpot	0,41	**0,65**	0,34	0,33	-0,05
		Island surface	**-0,7**	0,33	-0,07	0,05	0,27
		Latitude	0,18	**-0,84**	-0,11	-0,38	-0,04
		Longitude	-0,56	**-0,68**	-0,34	0,02	0,06
		Nearest_gr_island	0,15	-0,4	0,02	-0,33	0,19
		Nearest_island	-0,32	0,43	-0,03	0,1	**0,68**
	Qualitative	**IslType**					
		atoll	NS	0.075 [-0.028 , 0.145]	**-0.084 [-0.170 , -0.022]**	-0.016 [-0.043 , 0.010]	NS

		high	0.075 [-0.062 , 0.113]	0.043 [0.018 , 0.108]	-0.089 [-0.104 , -0.063]
		low	-0.026 [-0.117 , 0.032]	-0.023 [-0.019 , 0.061]	0.027 [-0.007 , 0.067]

	c)		Habitat 1	Habitat 2	Habitat 3	Habitat 5
HABITAT	Quantitative	% Algae	0,05	-0,29	-0,01	0,31
		% Bleaching coral	-0,06	-0,02	0,02	-0,01
		% Branch	0,06	0,09	0,01	-0,45
		% Dead Coral Debris	0,51	0,12	-0,2	-0,17
		% Dead coral in place	-0,17	-0,05	0,11	-0,01
		% Digitate	-0,21	-0,03	0,15	-0,17
		% Encrusting	-0,57	0,02	0,39	-0,01
		% Encrusting	-0,31	0,21	0,16	-0,18
		% Foliose	-0,16	0,06	-0,09	-0,21
		% Large Boulders	0,04	-0,03	-0,05	0,09
		% Large Macro Algae	0,1	-0,14	-0,02	0,21
		% Live Coral	-0,22	0,14	0,11	**-0,6**
		% Massive	-0,07	-0,01	-0,03	-0,2
		% Mud	0,06	0	-0,13	-0,03
		% Rock	-0,47	-0,24	0,32	0,5
		% Rubble	0,5	0,1	-0,22	-0,1
		% Sand	0,57	0,07	-0,47	0,06
		% Seagrass	0,12	-0,18	-0,07	0
		% Soft Coral	-0,11	0,21	0,06	-0,25
		% Small Boulders	0,15	0	-0,1	0,1
		% Small Macro Algae	0,22	0,07	-0,18	-0,25
		% Soft Benthos	**0,57**	0,07	-0,48	0,06
		% Soft Invertebrates	-0,04	0,26	0,03	-0,29

	% Sponges		0,16	0,21	-0,08	-0,19
	% Tabulate		-0,14	0,11	0,13	-0,27
	% Turf		-0,16	-0,33	0,13	0,44
	Habitability		**-0,56**	0,08	0,1	-0,27
	Mean Depth		**-0,67**	0,34	-0,15	0,07
	Shannon Substrate heterogeneity		0,1	0,17	-0,11	**-0,49**
Qualitative	Coastal		NS	NS	NS	NS
	Reef type					
		back	-0.054 [-0.087 , -0.023]	0.002 [-0.025 , 0.050]	0.0004 [-0.032 , 0.035]	-0.014 [-0.037 , 0.010]
		coastal	-0.015 [-0.051 , 0.009]	**0.048 [0.011 , 0.074]**	**0.057 [0.018 , 0.088]**	**0.030 [0.010 , 0.054]**
		lagoon	-0.045 [-0.074 , -0.014]	**-0.048 [-0.089 , -0.017]**	0.005 [-0.038 , 0.035]	0.002 [-0.025 , 0.027]
		outer	**0.067 [0.039 , 0.089]**	0.006 [-0.019 , 0.039]	**-0.020 [-0.054 , 0.012]**	-0.004 [-0.025 , 0.020]
	Rugosity of the reef		-	-	-	-
		Medium	0.008 [-0.043 , 0.062]	NS	NS	NS
		None	-0.057 [-0.088 , -0.008]			
		Slight	0.007 [-0.037 , 0.047]			
		Strong	**0.038 [-0.018 , 0.079]**			
	Zone					
		Flat	-0.051 [-0.082 , 0.015]	**0.048 [-0.018 , 0.069]**	-0.038 [- 0.060 , -0.007]	NS
		Slope	**0.031 [-0.011 , 0.082]**	-0.002 [-0.074 , 0.011]	**0.025 [0.003 , 0.057]**	

Marine protected areas lag behind wilderness in the conservation of functional roles

Stéphanie D'agata[1,2], David Mouillot[1], Laurent Wantiez[3], Alan Friedlander[4], Michel Kulbicki[5] & Laurent Vigliola[2]

1. ECOSYM, UMR CNRS-UM2 5119, Université Montpellier 2, 34095 Montpellier Cedex, France
2. CoReUs, UR 227, Laboratoire d'Excellence LABEX CORAIL, Institut de Recherche pour le Développement, BP A5, 98848 Nouméa Cedex, New Caledonia
3. Université de Nouvelle Calédonie- Laboratoire « LIVE » – BP R4 – 98851 – Nouméa- Nouvelle Calédonie
4. Univ Hawaii Manoa, Dept Biol, Fisheries Ecol Res Lab, 2538 McCarthy Mall,Edmonson Hall 216, Honolulu, HI 96822 USA
5. Institut de Recherche pour le Développement, Unité de Recherche 227 Biocomplexité des écosystèmes coralliens de l'Indo-Pacifique, LABEX Corail, Laboratoire Arago, BP 44, 66651 Banyuls sur Mer, France

Abstract

Marine Protected Areas (MPAs) represent indisputably the flagship management response to the pervasive human impacts on the world's oceans. However, due to their limited age, size and regulation or their location in regions with deep and long-lasting human footprints, MPAs may fail to provide their full potential benefits and thus appropriate ecological targets for measuring conservation effectiveness. A fair comparison with areas isolated from human activities but located in the same region, while controlling for environmental factors, would reveal the real ecological performance of MPAs with different conservation key features. Here we show that the biomass of apex predators and the breadth of functional roles are significantly higher in fish communities of coral reefs far from the market (>20 hours of travel time) than even in the oldest (38 years old), largest (17,500 ha) and most restricting (no-entry) MPA of New Caledonia (South-Pacific). The release from fish market pressure is dependent of the community aspect, it begins at 7.5 and 12 hours travel for the biomass of herbivores and apex predators, respectively, and at 16.5 hours for the recovery of functional roles. Overall our results suggest that beyond a threshold 20 hours travel, considered as a delimitation for wilderness, ecological values saturate at levels that are neither reached in MPAs nor in traditionally managed areas. More specifically apex predators have 3.5 more biomass in wilderness areas than in the most efficient MPA while some key functional roles (mobile predators) are critically missing in MPAs. We thus demonstrate that wilderness areas

support unique ecological values with no equivalency as one gets closer to human activities even in MPAs cumulating key conservation features. Wilderness areas may serve as benchmarks for management efficiency and act as the last sanctuaries for the most vulnerable functional roles, potentially mitigating their decline.

Keywords

Human impact, functional diversity, wilderness, ecological baseline, protected areas effectiveness, traditionally managed areas, coral reef fish.

Introduction

The establishment of protected areas for cultural and resource purposes is longstanding and universal in the history of humankind [1] with a global cover reaching 12.7% and 7.2% for the terrestrial and marine realm, respectively [2]. Marine Protected Areas (MPAs) are widely recognized as efficient conservation tools supporting more biodiversity and biomass, up to several orders of magnitude, than nearby exploited areas [3] and providing socio-economic benefits, even beyond their boundaries [2,4–6]. However, most MPAs are embedded in regions with deep and long-lasting human footprints or are typically established in response to degradations that have already occurred [7]. Thus, even the best MPAs, those cumulated key features (age, size, restrictions) [3], may not be able to fully restore impacted ecosystems, may not provide their full potential benefits and may thus underestimate conservation targets to measure management effectiveness.

The past, i.e. before any human impact, should then be considered as a baseline for ecosystem comparisons [8,9]. Yet, for some taxa like fish, past data remain limited regarding biomass and some other key aspects like functional diversity that represents the breadth of roles played by species upon which ecosystem functioning depends. As an alternative, the last wilderness areas in the ocean, far from human influences, may provide appropriate baselines[7,10] to assess both MPA restoration effectiveness and degraded ecosystem status. However, wilderness areas, due to their isolation, tend to present particular faunas, habitats and environments that prevent from performing reliable comparative analyses with distant MPAs or exploited areas. Thus the extent to which MPAs offer the same ecological value as wilderness areas remains largely unknown, particularly for critical aspects that regulate the

functioning of coral reef ecosystems such as the biomass of apex predators and herbivores or the level of functional diversity.

New Caledonia (South-Western Pacific) offers a unique opportunity to test whether MPAs reach the same ecological value as wilderness areas since, at a regional scale and for a given species pool, there is (*i*) a strong gradient of human influence from the capital city market of the island (Noumea, 98 000 inhabitants), (*ii*) a high variety of restrictions from traditionally managed areas to old (up to 38 years) and large (up to 175 km²) no-entry MPAs (level VI of IUCN), and (*iii*) an extensive survey (1833 underwater visual transects) of fish faunas on coral reef habitats (Extended Data Fig. 1). Here, we took advantage of this case study to quantify the 'pure' effect of isolation from human pressure, through the travel time from the market [11], on six complementary aspects of fish communities (total biomass, biomass of apex predators and of herbivores, species richness, functional richness and biomass-weighted functional diversity) by teasing apart the influence of natural environmental factors such as biogeography and habitat (see Methods). We then modelled the shape (saturating or not, potential thresholds) of these relationships to delimit wilderness areas if any. Finally, we tested whether MPAs offer the same ecological value as wilderness areas or whether some particular functional roles are lacking.

Results and Discussion

Using 9 explanatory variables (environmental, geographic and travel time from the market), boosted regression tree (BRT) models, able to cope with interactions and non-linear relationships, explained between 56% and 84% of the variance in the six community aspects across the 1626 transects surveyed outside MPAs (Extended Data Table 1). The relative contributions of explanatory variables (Extended Data Fig. 2) revealed that travel time from the market was one of the main drivers for all community aspects, particularly functional richness (44%), i.e. the breadth of fish functional roles (see Methods). This result points out that, in the absence of restriction, the accessibility of coral reefs from the market primarily shapes fish community structure beyond the sole total biomass [11].

Species richness was also determined by live coral cover and depth confirming the importance of habitat characteristics on the diversity of fishes hosted by coral reefs [12–15]. Beyond isolation, the total biomass and that of herbivores were also driven by sea surface

105 temperature in accordance with the metabolic theory that predicts the increase in the
106 metabolic rate of organisms with increasing temperature, especially for herbivores [16,17] .

107 To better examine how isolation shapes fish community structure we extracted the 'pure'
108 marginal effect of travel time from the market on each community aspect and we selected the
109 best model representing each relationship (see Methods). The sigmoid model was
110 consistently selected (Extended Data Table 3) highlighting that all community aspects
111 increased non-linearly with increasing isolation until reaching a saturating plateau after 20
112 hours travel time from the market, considered as a delimitation for wilderness (Fig. 1). Apex
113 predator biomass and functional richness showed the steepest increase (69.3% and 60.6%
114 respectively) along the whole gradient of isolation, i.e. from areas close to the market towards
115 wilderness areas. At the opposite, species richness and biomass-weighted functional diversity
116 were weakly influenced by isolation with an increase of 16.9% and 10.5%, respectively. The
117 inflexion points on the sigmoid curves, marking the maximum increase, varied depending on
118 the community aspect with biomass raising earlier (6.5 hours for total fish biomass) than
119 biodiversity (21.5 hours for fish functional diversity) along the isolation gradient highlighting
120 the strongest vulnerability of the latter aspect than the former to human activities.
121

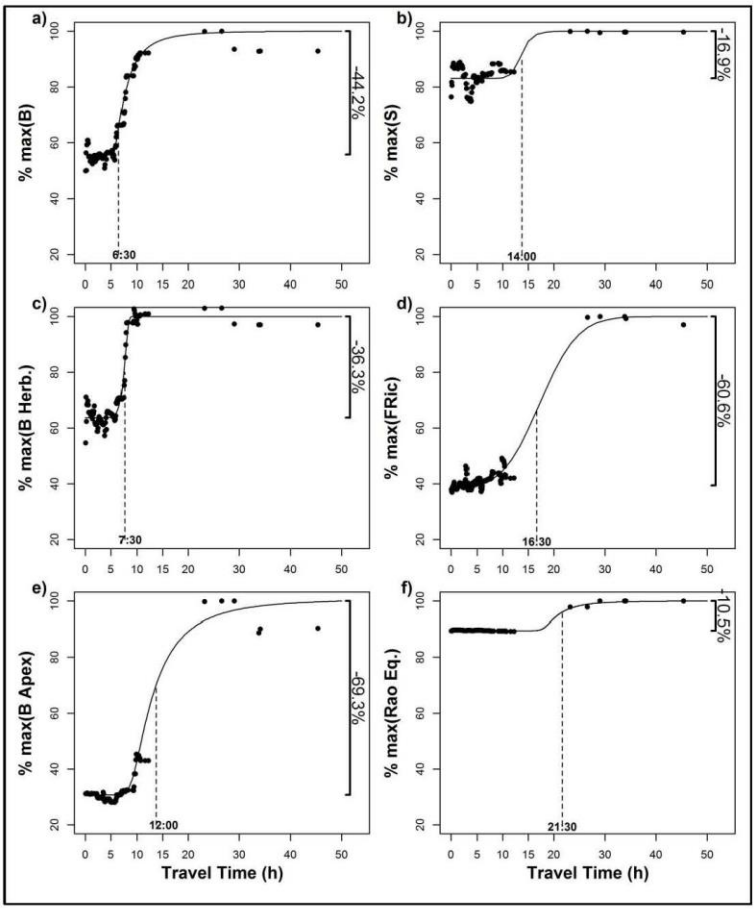


Figure 1. Partial dependence plots for six fish community aspects along a gradient of travel time from the market. a)Total biomass (B), b) Species density (S), c) Herbivores biomass (B Herb.), d) Functional Richness (FRic), e) Apex predators biomass (B APEX) and f) Biomass-weighed functional diversity (Rao Entropy).
Fitted variations were predicted using 9 environmental and human explanatory variables as predictors in the BRT model (see Methods and Extended Table 1). The left y-axis is the percentage of variation from the maximum value for each community aspect. The percentage of the maximum value is independent of the range and the unit of each community aspects and thus comparable between indices. Inflection point estimates (in hour) are indicated with a dotted line.

We then compared the levels of the six fish community aspects among four categories of areas: MPAs, traditionally managed areas, exploited areas (< 3 hours travel) and wilderness areas (> 20 hours travel) (Fig. 2). The different categories had significantly different levels of fish biomass and biodiversity ($p < 0.001$). Pairwise comparisons (Extended Data Table 3) between categories highlighted three groups: one related to exploited areas (red)

characterized by the lowest levels of biodiversity and biomass, one associated to wilderness areas (blue) with the highest levels of biodiversity and biomass, and a third in between (grey) containing traditionally managed areas. The biomass of apex predators presented the most marked difference among categories being 3.5 times larger in wilderness areas (median of 35 g/m² with a maximum of 500 g/m² for one transect) compared to any other area including the most emblematic MPA (38 years old, 17,000 ha, no entry), even when controlling for environmental, habitat and biogeographic variables (Extended Data Fig. 3). Total and herbivore biomasses were also larger in wilderness areas, albeit not significantly different from the best MPA, while functional richness was not significantly different between wilderness and traditionally managed areas. The levels of species richness and functional diversity were very similar between wilderness areas and MPAs or traditional areas. At the opposite side of the gradient the young but large no-take MPA showed similar levels to exploited areas for all community aspects.

The levels of fish biomass and biodiversity within MPAs are classically related to their size age, and restrictions [3,18]. Larger MPAs tend to better protect fish with large home-range while ecological recovery after strict closure to fishing ranges from 10 to 40 years [19,20]. Here the "Yves Merlet" MPA, presenting four, out of five, key features for conservation effectiveness (old, large, enforced and no-take) [3], should be considered as an historical unfished baseline. Yet fish functional richness in Merlet, while being higher than in other MPAs, lags behind the level observed in wilderness areas with some missing key functional groups, one of them being apex predators that reach only 45% of their biomass found in wilderness areas (Fig. 2, c) even after controlling for confounding variables (habitat and environment). The low performance of our youngest but largest MPA shows that 6 years is not sufficient to reach levels of biodiversity and biomass at least significantly larger than in exploited areas. The range of values was very high in traditional areas whatever the community aspect so that they presented a statically comparable performance to MPAs or wilderness areas. This result may correspond to the large range of fishing restrictions and cultural fishing behaviours in traditional areas from small no-take and no-entry zones managed by the tribes to opened taboo areas, so their management efficiency remains hardly comparable to MPAs without deeper investigations.

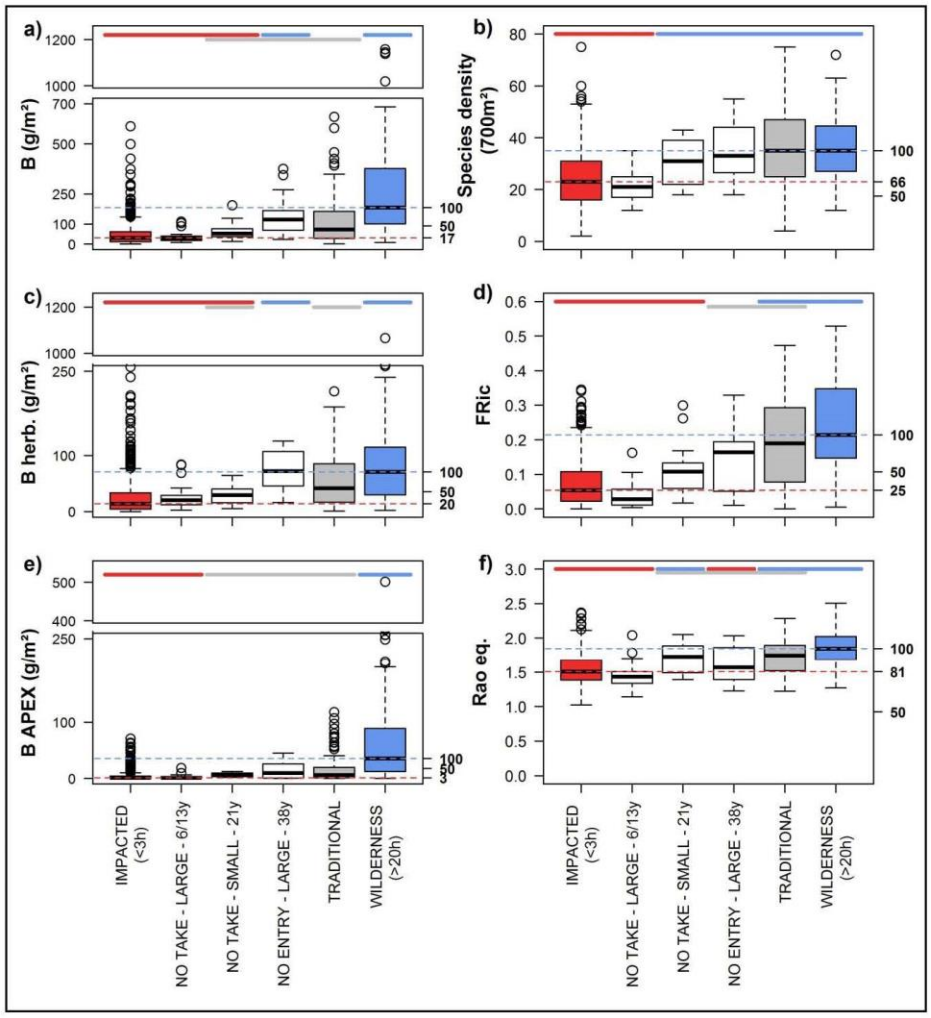


Figure 2. Management effects on six fish community aspects.
Boxplot distributions of a) Total biomass (B), b) Species density (S), c) Herbivores biomass (B Herb.), d) Functional Richness (FRic), e) Apex predators biomass (B APEX) and f) Biomass-weighed functional diversity (Rao Entropy) for fish communities in transects at less than 3 hours from the main market (red), in the large and small no-take MPAs, in the large no-entry MPA, in traditionally managed areas, and located at more than 20h from the main market (Supplemental Data Figure 2). The median values of the wilderness areas (> 20h) for these aspects were considered as benchmarks and were set at the maximum possible value (100%) (right y-axis). Coloured horizontal bars indicate the groups after a post-hoc Kruskal-Wallis test, the red bars indicate locations similar to exploited areas (< 3h), blue bars indicate locations similar to wilderness areas (> 20h) and grey bars indicate locations similar to traditionally managed areas (Extended Data Table 3).

To highlight the extent to which some fish roles are missing in exploited areas and MPAs compared to wilderness areas we built a 2-dimensions functional space to place species

according to their ecological traits (Fig. 3 and Extended Data Fig. 4). Fish communities in wilderness areas filled a larger volume, corresponding to a larger breadth of functional roles, than communities in MPAs or exploited areas. The common volume filled by at least 50% of the communities, representing the breadth of core functions present in a given area, drastically increased (from 10% to 76%) (Extended Data Table 4) with isolation from the market suggesting that many functional roles are consistently missing in most of fish communities, even in MPAs. For instance, mobile apex predators, like carangids, barracudas and tunas, were only frequent in wilderness areas (Fig. 3, d). Then large invertivorous and sedentary apex predators (e.g. large groupers), were frequently occurring only in the large and no entry MPA, traditional and wilderness areas. Conversely, old and large (or traditionally managed) MPAs can promote the same level as wilderness areas for the biomass of other functional groups such herbivores deemed to play an essential role in the prevention of phase shifts from coral to algal dominated states[21,22]. This critical group is however under-represented in smaller or younger MPAs that cannot attain the level of wilderness. Fish biomass in the wilderness areas around New-Caledonia, and particularly that of top predators, is at the same level or higher than those previously reported in the most isolated reefs (Chagos archipelago[10], Hawaian archipelago[23] or Line Islands[24]) supporting the baseline levels reported in our study to assess the performance of MPAs.

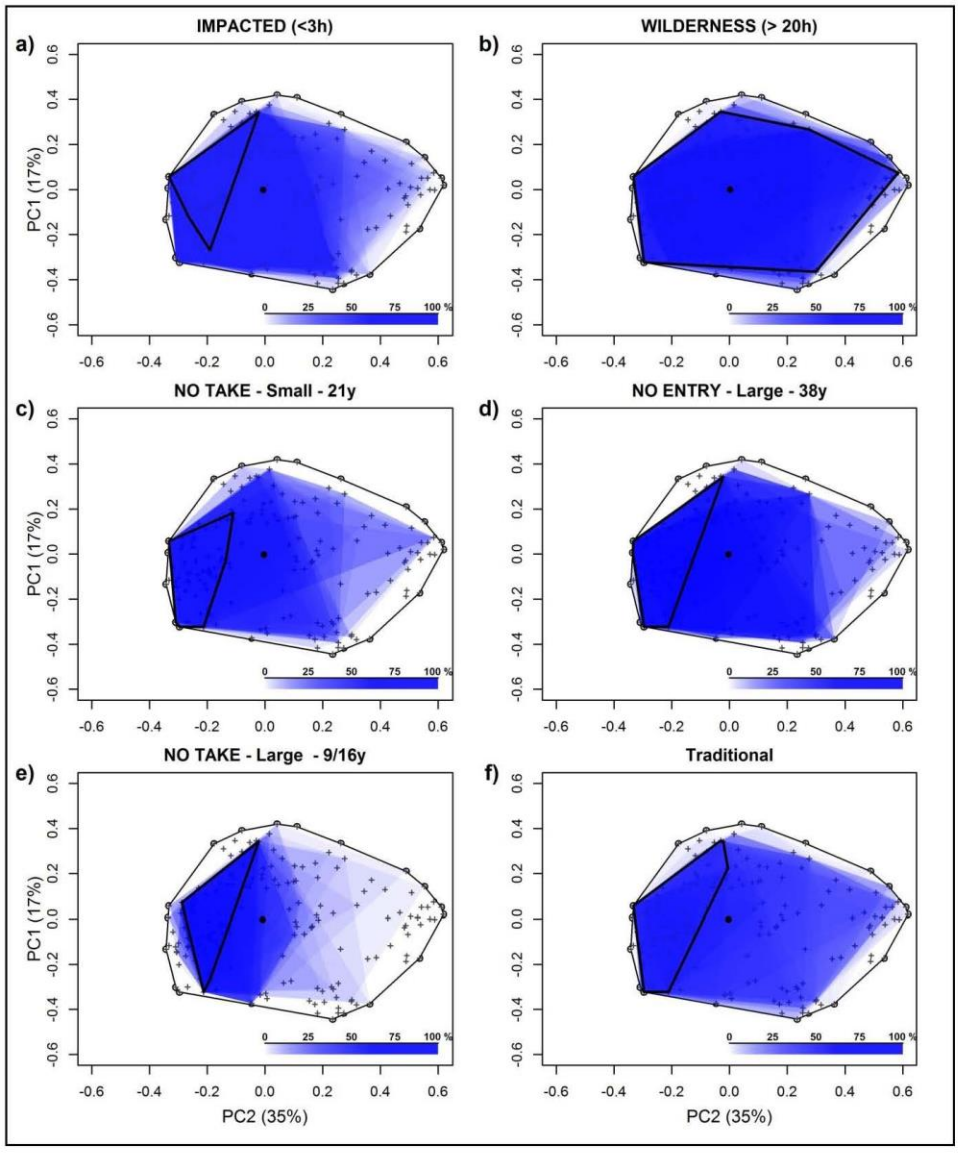


Figure 3. Functional space filled by fish communities in different types of areas. Functional space filled by each fish community in a) areas at less than 3 hours travel time from the market, b) areas at more than 20 hours from the market, c) no-take small MPA, d) no-entry large MPA, e) no-take large MPA and f) traditionally managed areas. The 50% contour lines represent the functional space filled by fish in more than 50% of the communities. The characterization of axes by fish functional traits is given in Extended Data Fig. 5. The percentage of the regional functional volume filled is given in Extended Data Table 4.

The functional approach of fish communities along a gradient of isolation and protection

highlights the nested and complementary efficiency of wilderness and MPAs to conserve the breadth of functional roles played by fishes on coral reefs. Old and large MPAs are enough to sustain high biomass of key groups like herbivores, but wilderness areas are essential to preserve viable populations of large mobile predators that support unique roles in the functioning of marine ecosystems through trophic regulation and nutrient transfer across habitats [25]. The decline of large mobile predators may thus be partly compensated only by wilderness areas through larval dispersal and adult spill over towards fished areas[26]. Wilderness areas cannot be replaced by MPAs whatever their features and should be considered as benchmarks, after controlling for environmental factors, for management efficiency and as sanctuaries for the most vulnerable functional groups.

Methods summary

The reef fish fauna and the associated coral reef habitats were surveyed from 1986 to 2013 across New Caledonia, spanning ~5° latitude and ~9.5° longitude. Data were collected along 1833 underwater visual transects located from highly populated (2135 inhabitants/km²) to isolated and uninhabited sites (0 inhabitants/km²), and in MPAs with different ages (up to 38 years old), sizes (up to 17,500 ha) and closure designs from traditionally managed areas to no-entry MPAs (level VI of IUCN) (Extended Data Fig. 1).

We focused on 352 commercial teleostean fish species (37 families) including 69 apex predator species (trophic level > 4 [27]) (Supplementary Data Table 1). Six community metrics were analyzed, species richness, biomass (3 classes) and two functional diversity metrics, the functional richness (FRic), built from presence-absence of species, and the Rao functional diversity, based on the relative biomass of species. Reef isolation was estimated as the travel time from Noumea considered by far as the major fish market in New Caledonia.

To estimate the relative and the pure effect of isolation on each fish community aspect, we used boosted regression trees (BRT) which can cope with strongly interacting factors and non-linear relationships. We considered environmental (depth, live coral cover, habitat, reef area, sea surface temperature), geographic (longitude) and human variables (travel time to market) that may influence the ecological values of reef fish communities.

To analyse the 'pure' marginal effect of travel time from market on each community aspect, we fitted four models with different shapes (constant, sigmoid, hyperbolic and power) and selected the most parsimonious based on AIC criterion (Extended Data Table 3).

We then compared the levels of biomass and biodiversity among MPAs, traditionally managed areas, and areas located at <3h and at >20h of travel time using the Kruskall-Wallis non-parametric test and its associated post-hoc pair-wise comparisons.

Supplementary Information is available in the online version of the paper

Acknowledgements

This work also benefited of several databases from the GASPAR program financed by French Fondation pour la Recherche en Biodiversité (FRB). D.M. was supported by a Marie Curie International Outgoing Fellowship (FISHECO) with agreement number IOF-GA-2009-236316.

Author Contributions D.M. and L.V conceived the project; S.D., M.K., L.V. and L.W., and many others collected the data; S.D., L.V. and D.M. prepared the figures; S.D. and D.M. drafted the initial manuscript; all authors contributed to analyses and interpretation.

Author Information Reprints and permissions information is available at ww.nature.com/reprints. The authors declare no competing financial interests. Readers are welcome to comment on the online version of the paper. Correspondence and requests for materials should be addressed to S.D. (stephanie.dagata@gmail.com)

METHODS

Study sites. New Caledonia is located in the South Pacific, approximately 1200 km off Eastern Australia, at the southern end of the Melanesian Arc near the Tropic of Capricorn (Extended Data Fig. 1).This archipelago comprises a main high island the "Grande Terre", the Loyalty Islands, and several smaller islands. The "Grande Terre" is by far the largest island. It has an area of 16,642 km² and is elongated northwest–southeast, 450 km in length and 50–70 km wide.

The "Grande Terre" is surrounded by one of the largest barrier reef system in the world (24,000 km²), [28]. At its widest part, the lagoon reaches 50 km. Its depth varies from 25 m (western lagoon) to 40 m (eastern lagoon) with submarine valleys that can reach 80m deep. About 1860 fish species have been listed in the "Grande Terre Group" in the marine biodiversity assessment report [29].

The reefs of New Caledonia cover a total area of 4537 km² and the non-reefs areas (lagoons, terraces, enclosed basins and inlets) 31, 336km² [28].

Most of the human population lives along the shore of the south-west lagoon where Nouméa, the main city (~ 98 000 inhabitants) is located. The population was estimated at the end of 2006 to be about 245,000 (www.isee.nc). New Caledonia is managed on a base of three

administrative provinces and 33 municipalities. Human density is very high around Noumea (2135 inh./km²) compared to the rest of the country (less than 5 inh./km²) with some municipalities with less than 2 inh./km² in the north and east (www.isee.nc).

Coral reef management in New Caledonia. Most marine protected areas (MPA) were located in the southern province at the time of sampling and managed by the southern province administration. The surface of MPAs covered approximately 42, 000 Ha [30].

New Marine protected areas were created in the Northern Province in 2000. There is no MPA in the Loyalties islands. Yet areas along the coast are managed traditionally (taboo areas) by tribes.

Fishing and collection of resources are prohibited in most MPAs (NO-TAKE MPAs), but access is free, except in the "Yves Merlet" MPA which access and use are strictly restricted to scientific research (special authorization needed) (cat. Ia IUCN) [30].

Three MPAs were included in the study (Extended Data Fig. 1)

- A large NO-ENTRY MPA ("Yves Merlet") (38 years old, 17 500Ha)
- A large NO-TAKE MPA ("Aboré") (6/13 years old, 5000/9800 Ha)

  The large no-take MPA has been established in 1988, and two thirds of the MPA were reopen to fishing in July 1995 for a fishing experiment [31]. The opening of the reserve resulted in intense fishing: the first two weeks, 800 boats were observed, the equivalent of one year of frequentation [31]. The whole MPA has been closed to fishing since August 1995. The biomass of piscivores and highly mobile species decreased significantly [31].
- Small NO-TAKE MPAs ("Lagon Sud") (21 years old,< 700 Ha)

  Traditional areas managed by tribes and the conservation measures taken are various and not easily identifiable. For these reasons all the transects of traditionally managed areas were classified into the "Traditional" category.

Survey methodology. The reef fish fauna and the associated coral reef habitats were surveyed from 1986 to 2013 across New Caledonia (Extended Data Fig. 1), spanning ~5° latitude and ~9.5° longitude.

The main geomorphologic structures or reef types present at a given site were sampled: 1) sheltered coastal reef, 2) intermediate reef, 3) back-reef (inner/lagoon side of barrier reef) and 4) outer reef (ocean side of fringing or barrier reefs). For each geomorphologic structure, transects were performed on the reef flat or slope when feasible. Transects were performed

parallel to the depth contour between 0 to 15 meters depth [32]. Overall, 1833 underwater visual transects were selected among the database because they fit habitat requirements of the study. Distance-sampling Underwater Visual Census (D-UVC) [33] technique was used to survey finfish along 50 meters long transects in selected sites. Briefly, this method involved two divers (one for each side of the transect), where each diver recorded the species, abundance, body length and distance perpendicular to the transect line of each fish or group of fish on their side of the transect while swimming slowly down the line [33].

Biodiversity components. The minimum distance at which individuals fish are recorded is potentially influenced by the level of human pressure in the zone (repulsion in exploited sites, attraction in remote sites): for a fixed transect width, the fish density can be underestimated due to repulsion in exploited sites and overestimated in remote sites [34–37].

In remote sites, the median distance at which individuals were observed capped at 4 meters, and even reached 3 meters for the most remote sites. In the meantime, the median distance in closer to market sites could reach 7 meters (Extended Data Fig. 5).

To decrease this bias due to divers attraction and repulsion, D-UVC datasets were then truncated at a distance of 7 meters (rather than the historically 5 meters) on each side of transects and to include ~ 95% of sighted commercial and apex individuals fish and allowing the calculation of abundances, biomasses and diversities over 700 m² transects (2 sides x 7 m width x 50 m long).

Species density was estimated as the number of species per 50x14m transects (number of species per 700m²).

Biomass (g per m²) was calculated by multiplying fish abundance on each transect by individual weight (W = aLb) with W the weight in g, L the individual fork length (cm), a and b being the weight/length parameters [38] .

Species list. Sharks and rays were removed from the main species list due to their specific traits and difficulties to assess their abundance with D-UVC

This study focuses on 352 species of commercial teleosteans fish species (37 families). Apex predators (69 species) were characterized by trophic level > 4 [27]. Trophic levels were retrieved from FishBase® for each species [39]. Herbivores species (89 species) regroup herbivorous-detritivorous (HD), macroalgal herbivores (HM) and invertebrate sessile (IS) feeders.

Fish functional traits. A functional diversity metric based on species diet and feeding behaviour was selected. To this aim we retained six functional traits linked to these two aspects: 1) Maximum size, 2) Diet, 3) Home-Range, 4) Position over the reef, 5) Activity, 6)

Gregariousness [40,41]. Fish size was coded using six ordered categories: 0–7 cm, 7.1–15 cm, 15.1–30 cm, 30.1–50 cm, 50.1–80 cm, and >80 cm. Mobility was coded using three ordered categories: sedentary (including territorial species), mobile within a reef, and mobile between reefs. The period of activity was coded using three ordered categories: diurnal, both diurnal and nocturnal, and nocturnal. Schooling was coded using five ordered categories: solitary, pairing, or living in small (3–20 individuals), medium (20–50 individuals), or large (>50 individuals) groups. Vertical position in the water column was coded using three ordered categories: benthic, bentho-pelagic, and pelagic. Diet was characterized based on main items consumed by each species, which led to seven trophic categories: herbivorous-detritivorous (i.e., fish feeding on turf or filamentous algae and/or undefined organic material), macroalgal herbivorous (i.e., fish eating large fleshy algae and/or seagrass), invertivorous targeting sessile invertebrates (i.e., corals, sponges, ascidians), invertivorous targeting mobile invertebrate (i.e., benthic species such as crustaceans), planktivorous (i.e., fish eating small organisms in the water column), piscivorous (including fish and cephalopods), and omnivorous (i.e., fish for which both vegetal and animal material are important in their diet) [41,42].

Fish functional space. Pairwise functional distances between species were computed using the Gower distance, which allows mixing different types of variables while giving them equal weight [43]. A Principal Coordinates Analysis (PCoA) was then performed using this functional distance matrix and the first four principal axes (PCs) were kept to build a multidimensional functional space [44,45].

Functional diversity. We used two functional diversity indices which are known to be linked to community assembly process [46]:

- Functional Richness (FRic)

Functional Richness (FRic) for each community was measured as the volume inside the convex hull occupied by species in the community within the fish functional space [44,45]. The FRic is computed with presence/absence data and is a non-conservative measure of the range of traits in a community. Indeed, FRic is linked to species density since all species contribute to the functional volume filled by the community, independently of their abundance or biomass [44].

391 - Rao's quadratic entropy [47] (Biomass-weighed functional diversity):

392

393 $$Qa=\sum_{i=1}^{S}\sum_{j=1}^{S} d_{ij}p_i p_j \quad \text{Eq. 1}$$

394

395 where d_{ij} is the functional distance between the i-th and the j-th species (Gower
396 distance) and p_i and p_j are the relative local biomass of the i-th and the j-th species.
397 The Rao entropy measures both functional richness and functional divergence by
398 considering abundance and functional distance between species. The Rao entropy
399 measures the extent of dissimilarity in a community between two randomly chosen
400 species from a community [46,48,49]. The Rao entropy is not trivially linked to species
401 density since the Rao entropy is both dependent on the biomass of species and their
402 functional distinctness which may decrease or increase with the addition of species [50].
403 The Rao entropy is both dependent upon the structure of the population and the
404 functional dissimilarity among species. If a new species entering the community is
405 highly functionally dissimilar but has a low biomass, the Rao entropy will not
406 increase substantially. This is a conservative measure of functional diversity which
407 main ecological assumption is that functional entities with low biomass should not
408 contribute substantially to ecosystem processes whatever their functional traits.
409 We applied the correction proposed by [49] Jost (2007) derived from equivalent
410 numbers:

411

412 $$\text{Rao Eq.} = \frac{1}{1-Qa} \quad \text{Eq. 2}$$

413

414 The equivalent number is the number of maximally functionally distinct species
415 having equal biomass, which produces maximal entropy [48,49].
416 The Rao equivalent number of species is an unbiased measure of the Rao entropy. A
417 significant increase of this index translates the formation of a new group of species
418 functionally distinct and with a large biomass, groups which can be assimilated as
419 functional hubs in the functional space.

420

421 **Explanatory variables**. We examined relationship between the fish biodiversity indices pre-
422 viously described and key environmental and human variables hypothesized to influence the
423 conditions of reef fish communities in New Caledonia at multiple spatial scales.

Environmental variables

- i) Reef area (km²) in a buffer radius (km) (Global Distribution of Coral reefs (2010), collected from the United Nations Environment Programme (UNEP) World Conservation Monitoring Centre (www.unep-wcmc.org) as a measure of habitat availability and connectivity (e.g. [51,52]. Three buffers were retained to take into account the ecological and evolutionary scales of connectivity. We used 3km and 30km buffers [52] as proxy of ecological connectivity, and 600km buffer as proxy of evolutionary connectivity [53].
- ii) Mean depth (m); iii) Live coral cover (%); iv) Biotope (Fringing, Lagoon, inner barrier reef, Outer reef); v) Slope or Flat area to consider habitat stratification and biotope interactions with species [32].
- vi) Longitude and Latitude and vii) weekly average Sea Surface Temperature (SST) (1998-2008 in a 5km pixel) to consider the biogeographic extent and the temperature gradient in the study area (temperature AVHRR (Advanced Very High Resolaution Radiometer); http://oceanwatch.pifsc.noaa.gov/)

Human variables. We also used the relationship between fish biodiversity and minimum travel time to market (hour) as a potential driver of fisheries conditions [11]. The major market in New Caledonia is the capital city Nouméa.

The travel time to Nouméa indicate the proximity of the market and is a proxy for the fish market demand in New Caledonia [54]. In fact, fish retailors drive 4 to 5 hours each week to the North of New Caledonia to collect reef fish (~ 3 tons) and invertebrates from fisherman in local tribes (Pers. Com). Fish and invertebrates are then sold at the Nouméa market and in local supermarkets.

Travel time by road between Nouméa and the closest village from each transect were retrieved using Google APIs application in R (XML and RCurl packages). For islands, the travel time is the travel time of commercial boats if the islands are linked by commercial routes. For transects not located on “La Grande Terre” and more than 50 km away from the first inhabited area, the travel time was computed directly between Nouméa and the transect using the average speed of a fishing boat (10 knots). Travel time between the first inhabited areas and the transects were computed using the average speed of a small boat (15 knots). The total travel time between the transects and Nouméa is the sum of the travel time between the transect and the first inhabited areas, and the travel time between this inhabited area and Nouméa.

We also considered human population and travel time between transects and human

458 communities in a composite human influence index as a potential driver of fish biodiversity.
459 More precisely, we assumed that each transect was influenced by 1) human communities in a
460 50 km radius and 2) Nouméa, the capital and principal market. We constructed a Human
461 Index (HI) for each transect which considered both the travel time between the transect and
462 the populated areas in a 50km radius and its population, in addition with the travel time to
463 Nouméa and its population.
464
465 $$HIi = \left(\sum_{j=1}^{n} \frac{POP_j}{TT_j}\right) + \frac{POP_{Nouméa}}{TT_{Nouméa}} \quad \text{Eq. 3}$$
466
467 with j the ith transect, n the number of populated places in the 50km radius of the i transect,
468 POP the number of inhabitants in the j populated place, TT the travel time between the i
469 transect and the j populated place, POP_{Noumea} the number of inhabitants in Nouméa and
470 $TT_{Nouméa}$ the Travel Time between the transect i and Nouméa. Since the transects were
471 sampled between 1986 to 2013, we rebuilt demography of New Caledonia for four population
472 census (1989, 1996, 2004, 2009) for the main cities and smaller populated places known
473 (villages and tribes) (www.isee.nc). Transects were classified regarding the closest census: i)
474 1989 census: 1986 to 1992, ii) 1996 census: 1995 to 1998, iii) 2004 census: 2001 to 2005, iv)
475 2009 census: 2008 to 2013.
476 **Collinearity between variables**. Collinearity exists between environmental and human
477 variables. To avoid confounding effects in the model, we tested relationships between
478 explanatory variables. The latitude and both human variables were positively linked (Travel
479 Time: R^2=0.47, *p-val<2.2E-16*; HI: R^2 = 0.67, *p-val<2.2E-16*). The latitude was both
480 significantly correlated with the surface of reef in a 600km buffer (R^2 = 0.5604, p-val<2.2E-
481 16) and the sea surface temperature (SST) (R^2 = 0.72, *pval<2.2E-16*). Also a significant
482 negative log-log relationship emerged between the two human variables (R^2 = -0.93, *p-*
483 *val<2.2E-16*). In order to avoid confounding effects of explanatory variables due to their
484 correlation, we kept the sea surface temperature and the travel time to market.
485 Overall, **9 explanatory variables were selected**: i) the mean depth (m), ii) the biotope, iii)
486 whether the transect was performed on the slope or on the flat area of the reef, the surface of
487 reef in a iv) 3km radius, v) 30km radius and vi) 600km radius, vii) the sea surface
488 temperature (°C), viii) the longitude and ix) the travel time (h) to market.
489 **Statistical analysis**.
490 Linear relationships are usually assumed between explanatory and response variables where-

as they are often nonlinear and even non-monotonic in nature, including threshold effects [55–58]. Additionally, interactions between explanatory variables cannot be fully disentangled using traditional modelling methods. This is a failure considering that confounding effects have been largely observed between environmental variables [59]. Explanatory power of ecological models is thus largely affected, inducing distorted conclusions of studies and leading to inappropriate management decisions [55]. As an alternative, regression trees have proven to offer higher predictive performances by incorporating thresholds and interaction effects (e.g. [55])

We used Boosted Regression Trees (BRT) to model the 6 biodiversity components. This technique minimizes the deviance between predicted and observed data by generating at each step a new tree explaining the residuals from the previous and so until the last tree [60]. We decided, in agreement with Elith et al (2008) that a low cross-validation (CV) predictive deviance hence a high correlation coefficient from cross-validation (CV R^2) as well as a sufficient number of trees (N trees) (> 1000) were essential criteria to select a good BRT model.

We then chose the optimal combination of tree complexity (tc), learning rate (lr) and bag fraction (bf) as the one minimizing the out-of-bag (OOB) estimates of error rate with a N tree superior to 1000.

The "no-legislation" model.

For each biodiversity components, a model using the nine explanatory variables and 1626 transects in areas where no management actions whether from tribes or provinces are applied.

Contributions of each explanatory variable (%) are the proportion of each variable selected to split the data among all the trees, weighted by the squared improvement to the model as a result of each split, and averaged over all trees [60]. The variables with the highest percentage contribution are the most important variables contributing to the model. Elith et al. (2008) suggested that explanatory variables with a relative influence of less than the 5% threshold usually do not improve the prediction capacity of the model and should not be considered. We then removed the explanatory variables with less than 5% contributions to the model.

All BRTs were conducted in R (R Development Core Team 2011 version R version 2.15.2) using gbm package version 1.6-3.1 and custom code available online [60].

Human marginal effect. The marginal effect of travel time to market (hours) on fish biodiversity components was estimated after accounting for the average effects of all other variables in the model [60]. The marginal effect gives the expected value of y knowing x.

To characterize the relationship between each ecological metric and human influence, we compared four candidate models: a null model, sigmoid model (five-parameter logistic model

525 [61], hyperbolic model and power model. The Akaike information criterion (AIC) was used to
526 compare models, whereby lower-valued AIC scores provided support for one model over
527 another.
528 The linear model was not selected since the infinite growth of diversity metrics is not realistic
529 with increasing isolation to market since diversities are bounded by regional species pool and
530 the isolation to market cannot increase indefinitely due to the presence of island countries
531 around New Caledonia.
532 ***The "management" model***
533 In order to extract the "pure" effect of management effect on biodiversity components, a new
534 "Management" explanatory variable was constructed using classes of human influence
535 ("<3h", "3h – 5h", "5h – 10h", "10h – 20h", ">20h") and the four type of management ("no-
536 take large MPA", "no-take small MPA", "no-entry large MPA", "Traditional").
537 For each biodiversity component, a model using 8 environmental (habitat and biogeographic
538 explanatory variables) and the categorized "Management" explanatory variable was applied
539 on 1833 transects and the marginal effect of "Management" was estimated after accounting
540 for the average effects of all other variables in the model.
541
542
543
544
545
546
547
548
549
550
551
552
553
554
555
556

557 **References**

558 1. Eagles, P. F. J., Mccool, S. F. & Haynes, C. D. *Sustainable Tourism in Protected Areas*
559 *Guidelines for Planning and Management*. xv + 183pp (2002).

560 2. Bertzky, B. *et al. Protected Planet Report 2012: Tracking progress towards global*
561 *targets for protected areas.* (IUCN, Gland, Switzerland and UNEP-WCMC,
562 Cambridge, UK., 2012).

563 3. Edgar, G. J. *et al.* Global conservation outcomes depend on marine protected areas
564 with five key features. *Nature* **506,** 216–20 (2014).

565 4. Geldmann, J. *et al.* Effectiveness of terrestrial protected areas in reducing habitat loss
566 and population declines. *Biol. Conserv.* **161,** 230–238 (2013).

567 5. Lester, S. *et al.* Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis.
568 *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **384,** 33–46 (2009).

569 6. Harrison, H. B. *et al.* Larval export from marine reserves and the recruitment benefit
570 for fish and fisheries. *Curr. Biol.* **22,** 1023–8 (2012).

571 7. Knowlton, N. & Jackson, J. B. C. Shifting baselines, local impacts, and global change
572 on coral reefs. *PLoS Biol.* **6,** e54 (2008).

573 8. Jackson, J. B. C., Alexander, K. E. & Sala, E. in *Shifting Baselines: The Past and the*
574 *Future of Ocean Fisheries* 13–19 (2011). doi:10.5822/978-1-61091-029-3

575 9. McClanahan, T. R. & Omukoto, J. O. Comparison of modern and historical fish
576 catches (AD 750-1400) to inform goals for marine protected areas and sustainable
577 fisheries. *Conserv. Biol.* **25,** 945–55 (2011).

578 10. Graham, N. A. J. & Mcclanahan, T. R. The Last Call for Marine Wilderness?
579 *Bioscience* **63,** 397–402 (2013).

580 11. Cinner, J. E., Graham, N. a J., Huchery, C. & Macneil, M. A. Global effects of local
581 human population density and distance to markets on the condition of coral reef
582 fisheries. *Conserv. Biol.* **27,** 453–8 (2013).

583 12. Rogers, A., Blanchard, J. L. & Mumby, P. J. Vulnerability of coral reef fisheries to a
584 loss of structural complexity. *Curr. Biol.* **24,** 1000–5 (2014).

585 13. Bellwood, D. R. *et al.* Coral recovery may not herald the return of fishes on damaged
586 coral reefs. *Oecologia* **170,** 567–73 (2012).

587 14. D'agata, S. *et al.* Human-mediated loss of phylogenetic and functional diversity in
588 coral reef fishes. *Curr. Biol.* **24,** 555–60 (2014).

589 15. Parravicini, V. *et al.* Global patterns and predictors of tropical reef fish species
590 richness. *Ecography (Cop.).* **36,** 1254–1262 (2013).

591 16. Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. & West, G. B. Toward a
592 metabolic theory of ecology. *Ecology* **85,** 1771–1789 (2004).

593 17. Ernest, S. K. M. *et al.* Thermodynamic and metabolic effects on the scaling of
594 production and population energy use. *Ecol. Lett.* **6,** 990–995 (2003).

595 18. Claudet, J. *et al.* Marine reserves: size and age do matter. *Ecol. Lett.* **11,** 481–9 (2008).

596 19. McClanahan, T. R., Graham, N. A. J., Calnan, J. M. & MacNeil, M. A. Toward pristine
597 biomass: reef fish recovery in coral reef marine protected areas in Kenya. *Ecol. Appl.*
598 **17,** 1055–67 (2007).

20. Harborne, A. R. *et al.* Tropical coastal habitats as surrogates of fish community structure, grazing, and fisheries value. *Ecol. Appl.* **18,** 1689–701 (2008).

21. Hughes, T. P. *et al.* Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Curr. Biol.* **17,** 360–365 (2007).

22. Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C. & Nyström, M. Confronting the coral reef crisis. *Nature* **429,** 827–833 (2004).

23. Friedlander, A. & DeMartini, E. Contrasts in density, size, and biomass of reef fishes between the northwestern and the main Hawaiian islands: the effects of fishing down apex predators. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **230,** 253–264 (2002).

24. Sandin, S. A. *et al.* Baselines and degradation of coral reefs in the Northern Line Islands. *PLoS One* **3,** e1548 (2008).

25. Ferretti, F., Worm, B., Britten, G. L., Heithaus, M. R. & Lotze, H. K. Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecol. Lett.* **13,** 1055–71 (2010).

26. Almany, G. R., Berumen, M. L., Thorrold, S. R., Planes, S. & Jones, G. P. Local replenishment of coral reef fish populations in a marine reserve. *Science* **316,** 742–4 (2007).

27. Essington, T. E., Beaudreau, A. H. & Wiedenmann, J. Fishing through marine food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **103,** 3171–5 (2006).

28. Andréfouët, S., Cabioch, G., Flamand, B. & Pelletier, B. A reappraisal of the diversity of geomorphological and genetic processes of New Caledonian coral reefs: a synthesis from optical remote sensing, coring and acoustic multibeam observations. *Coral Reefs* **28,** 691–707 (2009).

29. Fricke, R., Kulbicki, M. & Wantiez, L. Checklist of the fishes of New Caledonia, and their distribution in the Southwest Pacific Ocean (Pisces). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkd.* **Serie A,** 341–463 (2011).

30. Wantiez, L. Les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie en 2006 : état des lieux et réseau de suivi. *Rev.Ecol (Terre Vie)* **63,** 55 – 70 (2008).

31. Preuss, B. *et al.* Considering multiple-species attributes to understand better the effects of successive changes in protection status on a coral reef fish assemblage. 170–179 (2009).

32. Andréfouët, S. & Wantiez, L. Characterizing the diversity of coral reef habitats and fish communities found in a UNESCO World Heritage Site: the strategy developed for Lagoons of New Caledonia. *Mar. Pollut. Bull.* **61,** 612–20 (2010).

33. Labrosse, P., Kulbicki, M. and Ferraris, J. Underwater visual fish census surveys. Proper use and implementation. *Reef Resour. Assess. tools. Noumea, New Caledonia Secr. Pacific Community* 54 pp. (2002).

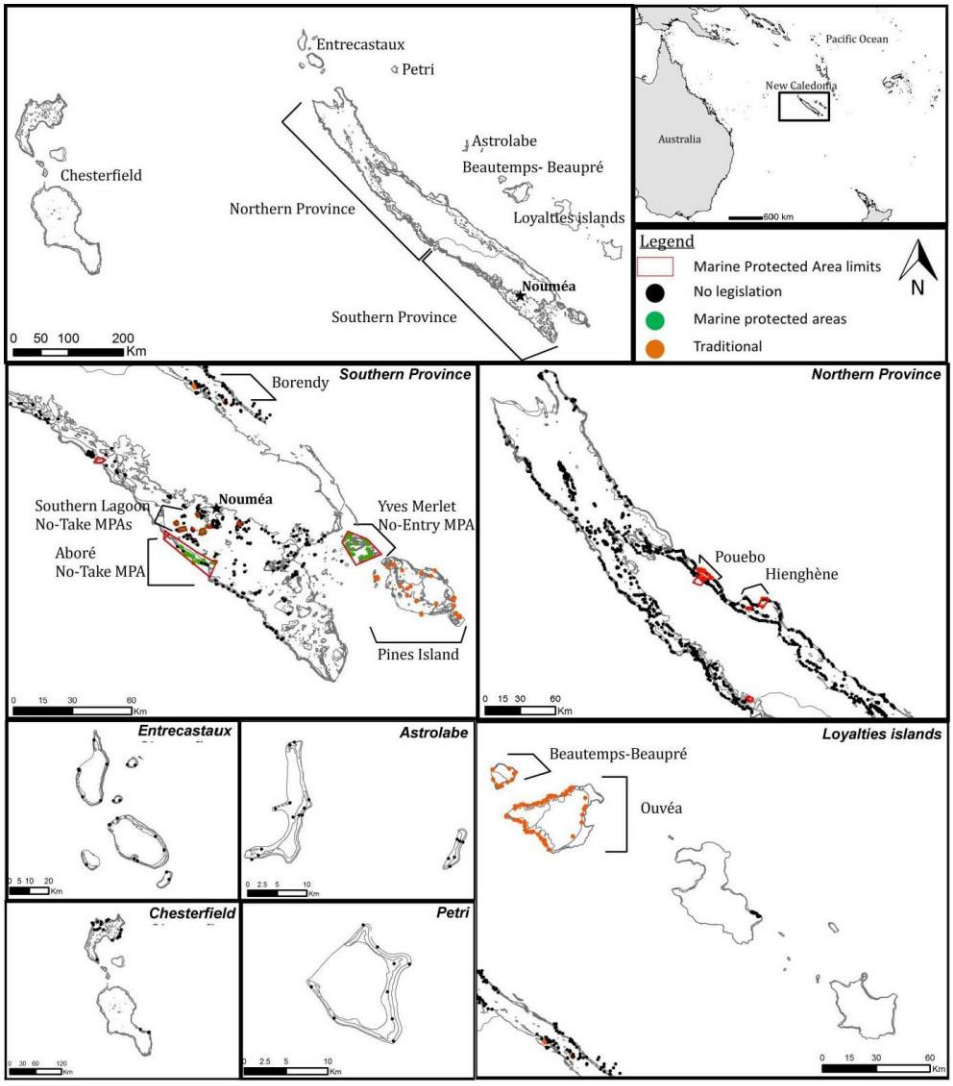
34. Kulbicki, M. How the acquired behaviour of commercial reef fishes may influence the results obtained from visual censuses. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **222,** 11–30 (1998).

35. Willis, T. J., Millar, R. B. & Babcock, R. C. Detection of spatial variability in relative density of fishes - comparison of visual census, angling and, baited underwater video.pdf. 249 – 260 (2000).

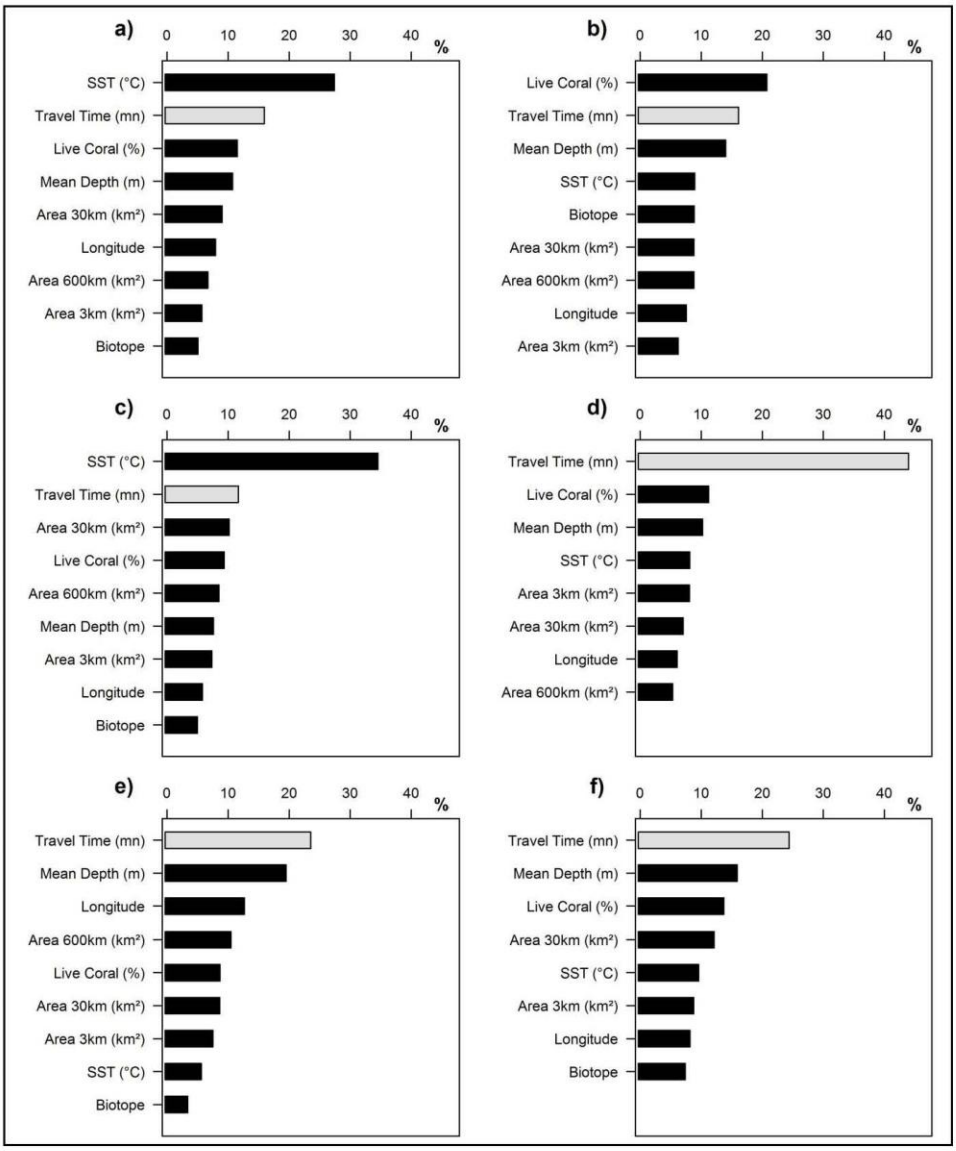
36. McClanahan, T. R. *et al.* Prioritizing key resilience indicators to support coral reef management in a changing climate. *PLoS One* **7,** e42884 (2012).

643 37. MacNeil, M. A. *et al.* Detection heterogeneity in underwater visual-census data. *J. Fish*
644 *Biol.* **73,** 1748–1763 (2008).
645 38. Kulbicki, M. *et al.* Diet composition of carnivorous fishes from coral reef lagoons of
646 New Caledonia. *interactions* **250,** 231–250 (2005).
647 39. Froese, R. & Pauly, D. FishBase. *World Wide Web electronic publication* (2014).
648 40. Kulbicki, M. *et al.* Major coral reef fish species of the South pacific with basic
649 information on their biology and ecology. *Cris. report. Noumea SPC. 107 pp. + Annex.*
650 (2011).
651 41. Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M. & Arias-gonzález, J. E. in
652 (2014). doi:10.1073/pnas.1317625111
653 42. Parravicini, V. *et al.* Global mismatch between species richness and vulnerability of
654 reef fish assemblages. *Ecol. Lett.* **17,** 1101–10 (2014).
655 43. Legendre, P. & Legendre, L. *Numerical Ecology. Developments in Environmental*
656 *Modelling* **20,** 839–853 (Elsevier, 1998).
657 44. Villéger, S., Mason, N. W. H. & Mouillot, D. New multidimensional functional
658 diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* **89,**
659 2290–2301 (2008).
660 45. Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H. & Bellwood, D. R. A
661 functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.*
662 **28,** 167–77 (2013).
663 46. Mason, N. W. H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S. & Dray, S. A guide for using
664 functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological
665 gradients. *J. Veg. Sci.* **24,** 794–806 (2013).
666 47. Botta-Dukát, Z. Rao ' s quadratic entropy as a measure of functional diversity based on
667 multiple traits. *J. Veg. Sci.* **16,** 533–540 (2005).
668 48. De Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C. N., Lepš, J. & Thuiller, W. The partitioning of
669 diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *J. Veg. Sci.* **21,** 992–1000
670 (2010).
671 49. Jost, L. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*
672 **88,** 2427–2439 (2007).
673 50. Mason, N. W. H., MacGillivray, K., Steel, J. B. & Wilson, J. B. An index of functional
674 diversity. 571–578 (2003).
675 51. Sandin, S. A., Vermeij, M. J. A. & Hurlbert, A. H. Island biogeography of Caribbean
676 coral reef fish. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **17,** 770–777 (2008).
677 52. Mellin, C., Bradshaw, C. J. A., Meekan, M. G. & Caley, M. J. Environmental and
678 spatial predictors of species richness and abundance in coral reef fishes. *Glob. Ecol.*
679 *Biogeogr.* **19,** 212–222 (2010).
680 53. Bellwood, D. R. & Hughes, T. P. Regional-scale assembly rules and biodiversity of
681 coral reefs. *Science* **292,** 1532–5 (2001).
682 54. Brewer, T. D., Cinner, J. E., Fisher, R., Green, A. & Wilson, S. K. Market access,
683 population density, and socioeconomic development explain diversity and functional
684 group biomass of coral reef fish assemblages. *Glob. Environ. Chang.* **22,** 399–406
685 (2012).

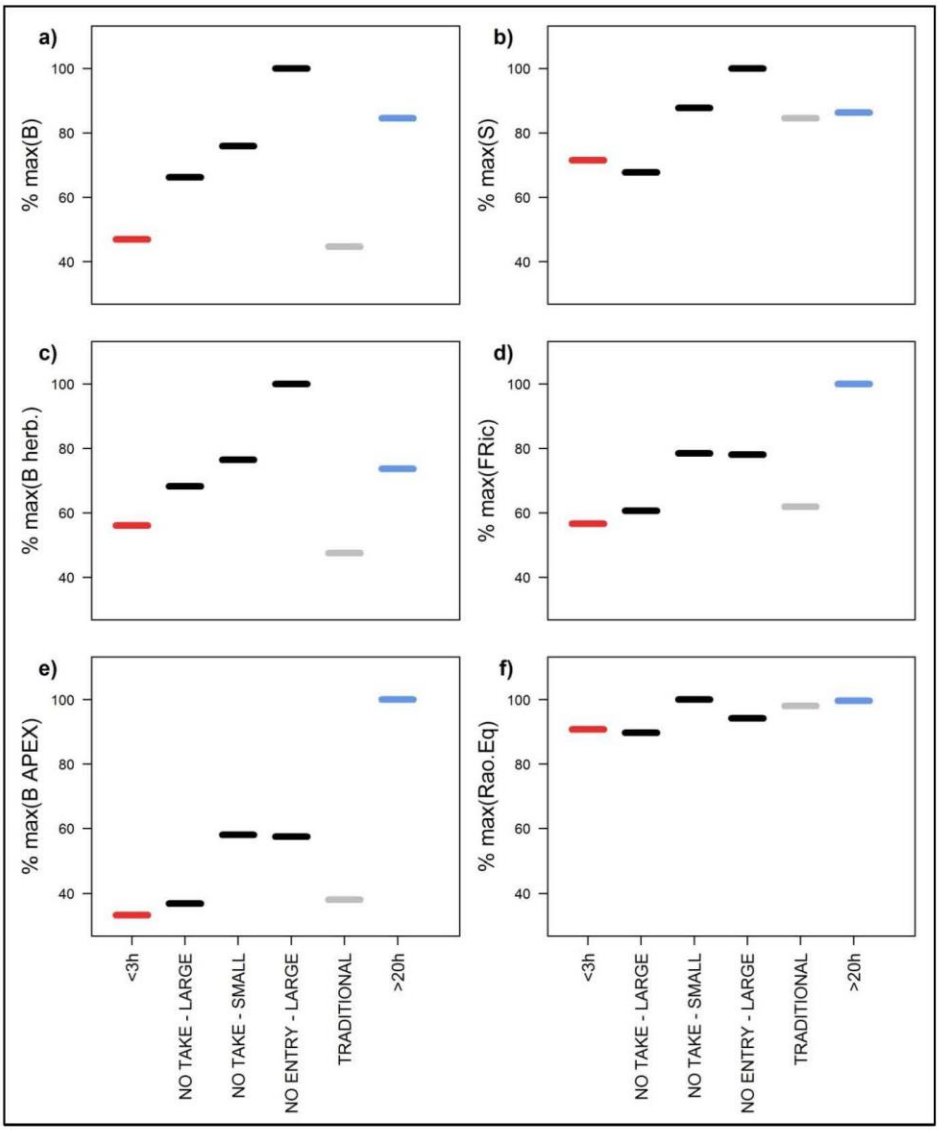
686 55. Knudby, A., Brenning, A. & LeDrew, E. New approaches to modelling fish–habitat
687 relationships. *Ecol. Modell.* **221,** 503–511 (2010).
688 56. Chatfield, B. S., Van Niel, K. P., Kendrick, G. a. & Harvey, E. S. Combining
689 environmental gradients to explain and predict the structure of demersal fish
690 distributions. *J. Biogeogr.* **37,** 593–605 (2010).
691 57. Elmqvist, T. *et al.* Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Front. Ecol.*
692 *Environ.* **1,** 488–494 (2003).
693 58. Folke, C. *et al.* Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem
694 Management. *Rev. Lit. Arts Am.* **35,** 557–581 (2011).
695 59. Graham, M. H. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression.
696 *Ecology* **84,** 2809–2815 (2003).
697 60. Elith, J., Leathwick, J. R. & Hastie, T. A working guide to boosted regression trees. *J.*
698 *Anim. Ecol.* **77,** 802–813 (2008).
699 61. Gottschalk, P. G. & Dunn, J. R. The five-parameter logistic: a characterization and
700 comparison with the four-parameter logistic. *Anal. Biochem.* **343,** 54–65 (2005).
701
702
703
704
705
706
707
708
709
710
711
712
713
714
715



Extended Data Figure 1. Location of study areas in New Caledonia.
Sites were located at the outer reef, back reef, intermediate reef or fringing reef depending on the locations and configurations of the reefs. Reef fishes and habitat were surveyed at each transect. Transect (1833) were performed between 1986 and 2013 in areas without legislation (black dots), in MPAs (green dots) and in traditionally managed areas (orange dots).

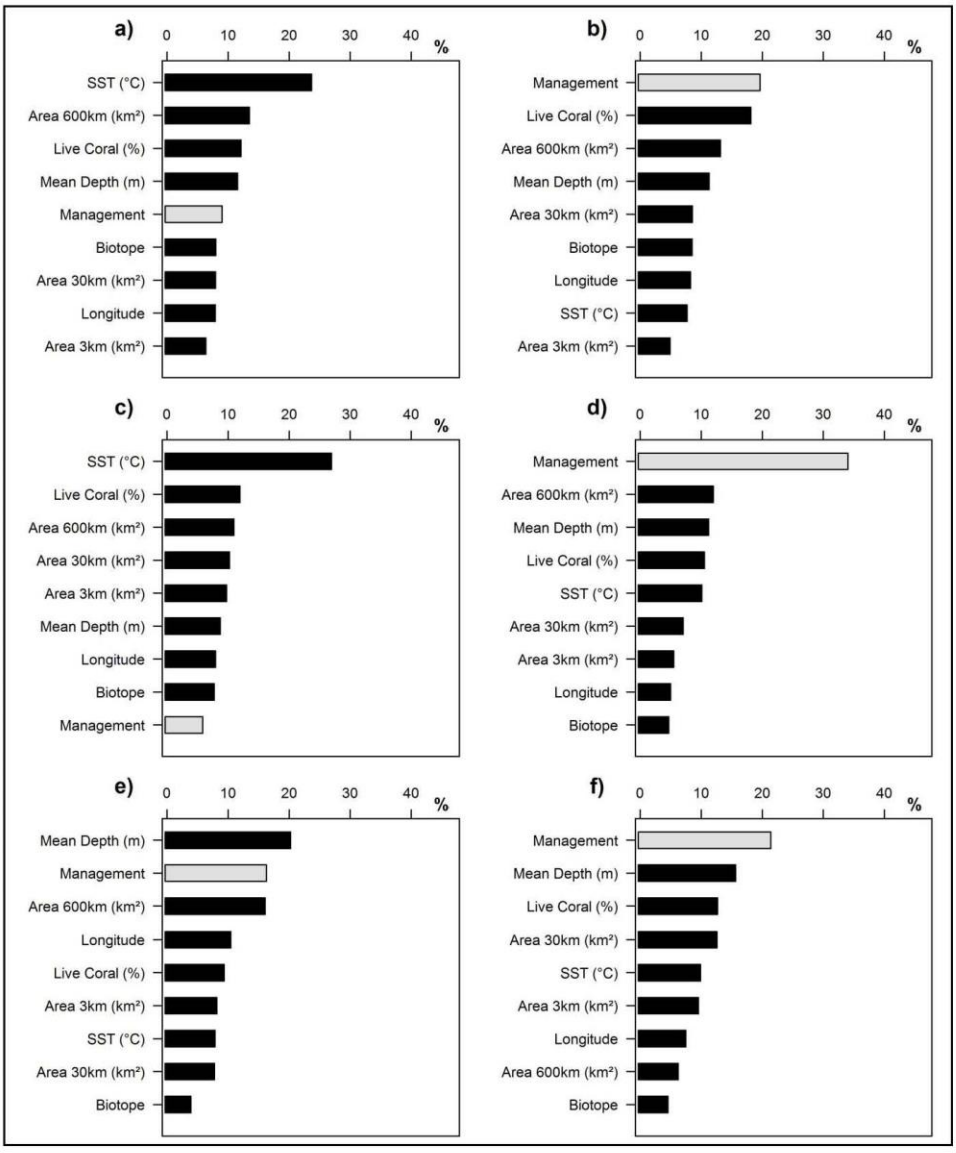


Extended Data Figure 2. Contributions of explanatory variables (%) (no legislation model) The contributions of each explanatory variables from BRTs models is given for a) the Total Biomass (g/m²), b) Species Density (Number of species per transect), c) Herbivores biomass (g/m²), d) Functional Richness (FRic), e) Apex biomass (g/m²) and f) Biomass-weighed functional diversity (Rao Entropy) converted to equivalent number of species. The variable "Travel Time to market (h)" is highlighted in light grey.



731

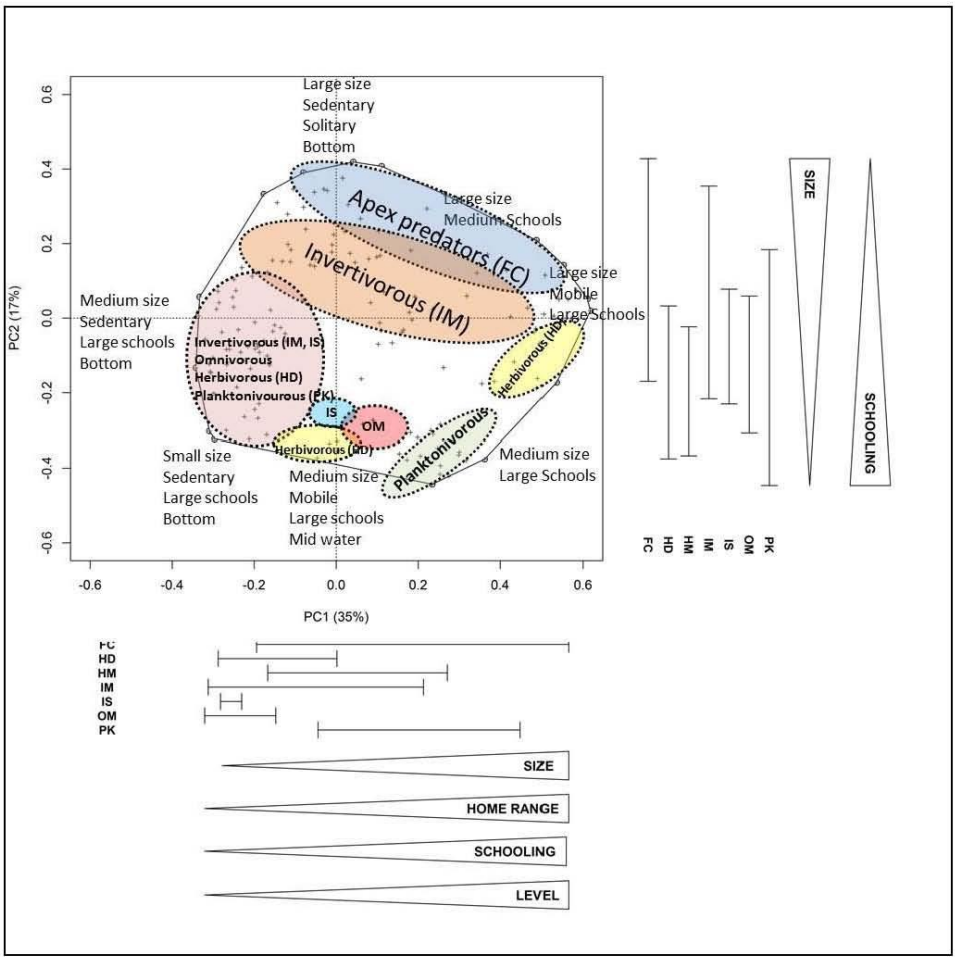
732 **Extended Data Figure 3. Partial dependence plots of biodiversity index with management**.
733 Fitted variations were predicted using 8 environmental explanatory variables and the "management"
734 as the human variables as predictors in the BRT model. The left y-axis is the percentage of variation
735 from the maximum value for each biodiversity index. The percentage of the maximum value is
736 independent of the range and the unit of each biodiversity index and thus comparable between indices.
737 The fitted variations for 6 levels of management are showed: i) the exploited area (red, "< 3h"), ii) the
738 no-take large MPA (black), iii) the no-take small MPA (black), iv) the no-entry large MPA (black), v)
739 the traditionally managed areas (grey) and vi) the wilderness areas (blue, "> 20h)").



740

741 **Extended Data Figure 4. Contributions of explanatory variables (%) for different level of**
742 **management ("Management" model)**
743 The contributions of each explanatory variables from "Management" BRTs models is given for a) the
744 Total Biomass (g/m²), b) Species Density (Number of species per transect), c) Herbivores biomass
745 (g/m²), d) Functional Richness (FRic), e) Apex biomass (g/m²) and f) Biomass-weighted functional
746 diversity (Rao entropy) converted to equivalent number of species. The variable "Management" is
747 highlighted in light grey.

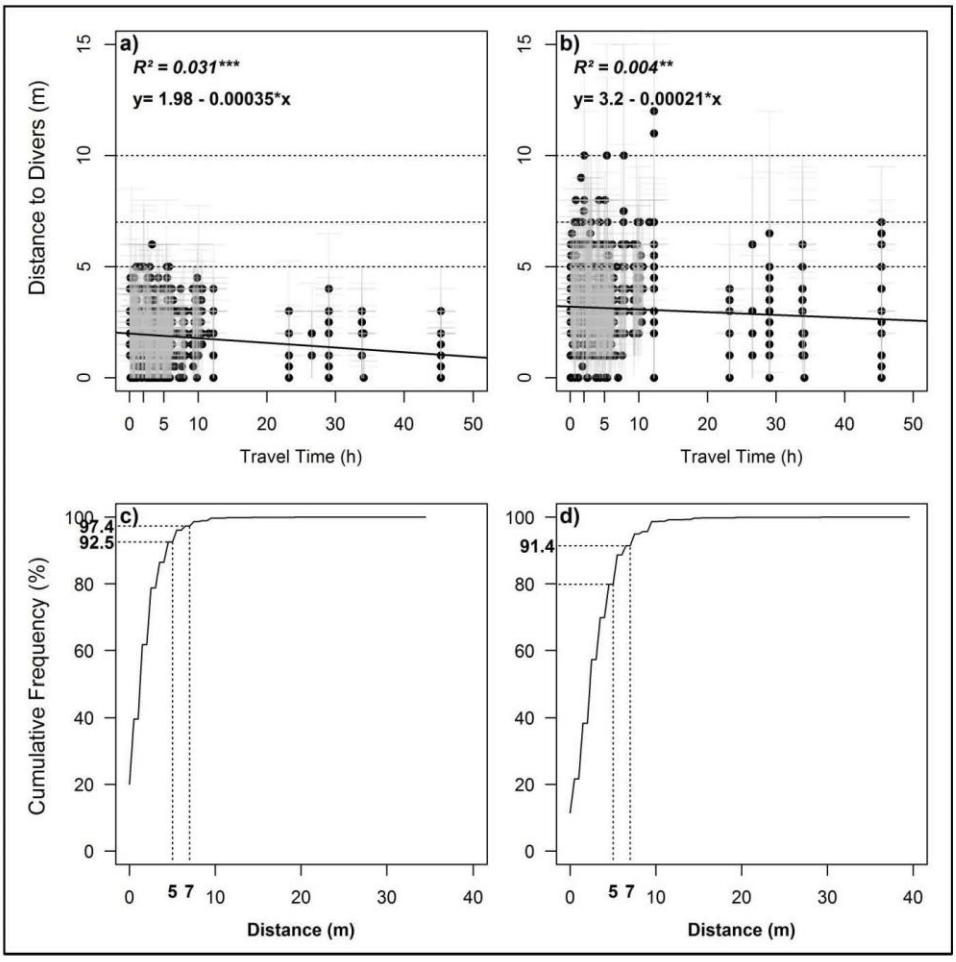
748



Extended Data Figure 5. PCs axes characterisation

Characterization of the functional space with five most important functional trait characterizing PCoA axis 1 and 2: "Size" of fish, "Home-range" or the mobility of fish, 3) "Schooling" or the gregariousness of fish species, 4) "Level" or the vertical position in the water column and 5) the "Diet" with 7 categories (HD: herbivorous-detritivorous, HM:macroalgal herbivorous, IS: invertivorous targeting sessile invertebrates, IM: invertivorous targeting mobile invertebrate, PK: planktivorous, FC: piscivorous, and OM: omnivorous.

The range coordinates of PCoA axes for the different modalities of ordered qualitative functional trait were used to define the trait modalities characterizing PCoA axis. For the "Size", "Home range", "Schooling" and "Level" traits, the larger part of arrows indicate the highest values of the modalities. For the "Diet" trait, the range of the values are indicated for each modality.



Extended Data Figure 6. Estimation of fish distance to divers with travel time (h) and cumulative frequency of fish occurrence.
Linear relationships between the distance of fish individuals to divers (m) and travel time (h) to the main market for a) fish < 20cm and b) fish > 20cm. Grey arrows indicates 25th and 75th percentile. Cumulative frequency of fish individuals occurrence along the travel time to market (h) gradient for c) fish < 20cm and d) fish > 20cm. The percentage of the total number of individuals for 5m and 7m distance to divers are indicated in bold along the left y-axis.
(**: p.value < 0.05, ***: p.value < 0.001).

Extended Data Table 1. Parameters and performance of simplified BRT models.
Parameters and performance of simplified BRT models for Biomass of commercial fish (B), Biomass of apex predators (B APEX) and biomass of herbivores (B HERB.), Species density (S), Rao Equivalent of number of species (Rao Eq.) and Functional Richness (FRic). lr is the learning rate, tc is the tree complexity, N.trees is the number of optimal trees.R^2Tr is the correlation coefficient based on training dataset, R^2CV is the correlation coefficient from the cross-validation procedure with n folds (nf) equal to 20 and bag fraction (bf). SE R^2CV is the standard error.

Index	lr	tc	N.trees	R^2_{Tr}	R^2_{CV}	SE R^2_{CV}	bf
B	0.004	7	2900	0.814	0.676	0.014	0.8
B APEX	0.005	5	1850	0.751	0.634	0.018	0.7
B HERB.	0.005	8	2500	0.843	0.700	0.012	0.7
S	0.004	8	3500	0.841	0.661	0.016	0.7
FRic	0.003	5	1800	0.782	0.611	0.024	0.7
Rao EQ.	0.003	7	1200	0.561	0.396	0.025	0.9

Extended Data Table 2. Model selection results for candidate models
Models in bold have the lowest AIC. The ΔAIC values indicate distance between the top two ranked models. ΔAIC values > 2 indicate substantial support for the lower-values model. For the Biomass ΔAIC values was inferior to 2 then the model with the lowest AIC was selected and the second highest ranked model is shown in Figure S?. The dash indicates that the candidate model could not fit or that the relationship showed a linear relationship toward the right.

INDEX	Constant	Sigmoid	Hyperbolic	Power	ΔAIC
B	-3477.0	**-7039.8**	-4426.1	-4416.1	**2613.7**
B APEX	-3950.4	-6503.6	-4499.5	-4870.5	**1633.1**
B Herb.	-3575.4	**-6578.9**	-4215.8	-3762.3	**2363.1**
S	3890.1	**3629.4**	4490.4	3889.9	**260.5**
FRic	-8681.156	**-10989.5**	-4908.235	-8866.269	**2123.2**
Rao Eq.	-7929.529	**-12630.83**	-8272.521	-7945.571	**4358.3**

Extended Data Table 3. Wilcoxon and non-parametric effect size pairwise comparisons between management levels.
Wilcoxon (W test and p-value) and non-parametric effect size (r) pairwise comparison between 6 level of management: i) exploited area ("< 3h"), ii) the no-take large MPA, iii) the no-take small MPA, iv) the no-entry large MPA, v) the traditionally managed areas and vi) the wilderness areas ("> 20h)".The results of the post-hoc Kruskal-Wallis test are indicated for each community aspects. The non-parametric effect size is the ratio of the z score from the Wilcoxon test divided by the square-root of the number n of transect ($r = z/\sqrt{n}$).

B Herb.

B		<3h	NO TAKE LARGE	NO TAKE SMALL	NO ENTRY LARGE	TRADITIONAL	>20h
		a	a	abc	bc	c	b
<3h	a		W= 10121 p.val > 0.1 r= -0.002	W= 3503 p.val < 0.01 r= -0.108	W= 1667 p.val < 0.001 r= -0.226	W= 20907 p.val < 1E-12 r= -0.285	W= 10020 p.val < 1E-12 r= -0.404
NO TAKE LARGE	a	W= 11461 p.val > 0.1 r= -0.046		W= 270 p.val < 0.05 r= -0.263	W= 101 p.val < 0.001 r= -0.674	W= 1623 p.val < 0.001 r= -0.299	W= 656 p.val < 0.001 r= -0.550
NO TAKE SMALL	ab	W= 7060 p.val < 0.01 r= -0.112	W= 604 p.val < 0.001 r= -0.510		W= 54 p.val < 0.001 r= -0.654	W= 874 p.val= 0.064 r= -0.155	W= 418 p.val < 0.001 r= -0.348
NO ENTRY LARGE	bc	W= 9752 p.val < 0.001 r= -0.214	W= 770 p.val < 0.001 r= -0.757	W= 277 p.val < 0.01 r= -0.502		W= 1629 p.val < 0.05 r= -0.202	W= 1004 p.val > 0.1 r= -0.060
TRADITIONAL	bc	W= 51260 p.val < 1E-12 r= -0.272	W= 4002 p.val < 0.001 r= -0.400	W= 1321 p.val > 0.1 r= -0.131	W= 959 p.val < 0.1 r= -0.164		W= 7997 p.val < 0.001 r= -0.252
>20h	c	W= 51974 p.val<1E-12 r= -0.481	W= 3963 p.val<1E-12 r= -0.706	W= 1540 p.val < 0.001 r= -0.453	W= 1317 p.val < 0.05 r= -0.227	W= 3348 p.val < 0.001 r= -0.406	

S

B APEX		<3h	NO TAKE LARGE	NO TAKE SMALL	NO ENTRY LARGE	TRADITIONAL	>20h
		ab	a	bc	c	c	c
<3h	a		W= 14057.5 p.val < 0.01 r= -0.077	W= 3355.5 p.val < 0.001 r= -0.116	W= 2801.5 p.val < 0.001 r= -0.168	W= 18640 p.val < 1E-12 r= -0.325	W= 13897 p.val < 1E-12 r= -0.323
NO TAKE LARGE	ab	W= 12056 p.val > 0.1 r= -0.031		W= 143 p.val < 0.001 r= -0.511	W= 111 p.val < 0.001 r= -0.609	W= 940 p.val < 0.001 r= -0.489	W= 567.5 p.val < 0.001 r= -0.583
NO TAKE SMALL	cd	W= 8228 p.val < 0.001 r= -0.174	W= 660 p.val < 0.001 r= -0.605		W= 133 p.val < 0.1 r= -0.278	W= 827 p.val= 0.035 r= -0.176	W= 664.5 p.val < 0.05 r= -0.190
NO ENTRY LARGE	bc	W= 8101 p.val < 0.001 r= -0.129	W= 599 p.val < 0.001 r= -0.370	W= 203 p.val > 0.1 r= -0.184		W= 1170.5 p.val > 0.1 r= -0.035	W= 982.5 p.val > 0.1 r= -0.069
TRADITIONAL	cd	W= 51581 p.val < 1E-12 r= -0.278	W= 3894.5 p.val < 0.001 r= -0.373	W= 1181 p.val > 0.1 r= -0.075	W= 1226 p.val > 0.1 r= -0.063		W= 5998.5 p.val > 0.1 r= -0.026
>20h	d	W= 52554.5 p.val< 1E-12 r= -0.494	W= 3883.5 p.val < 1E-12 r= -0.676	W= 1540 p.val= 8.5e-07 r= -0.453	W= 1565 p.val > 0.1 r= -0.378	W= 2734.5 p.val < 1E-12 r= -0.489	

Rao Eq.

FRic		<3h	NO TAKE LARGE	NO TAKE SMALL	NO ENTRY LARGE	TRADITIONAL	>20h
		ab	a	bcd	abc	d	cd
<3h	a		W= 15611 p.val < 0.01 r= -0.127	W= 3075 p.val < 0.01 r= -0.130	W= 4775 p.val < 0.1 r= -0.070	W= 20332 p.val < 1E-12 r= -0.295	W= 11604 p.val < 1E-12 r= -0.371
NO TAKE LARGE	b	W= 8089 p.val < 0.001 r= -0.148		W= 120 p.val < 0.001 r= -0.586	W= 250 p.val < 0.01 r= -0.357	W= 817 p.val < 0.001 r= -0.524	W= 462 p.val < 1E-12 r= -0.622
NO TAKE SMALL	ac	W= 7048 p.val < 0.01 r= -0.123	W= 658 p.val < 0.001 r= -0.643		W= 216 p.val > 0.1 r= -0.030	W= 1050 p.val > 0.1 r= -0.082	W= 623 p.val < 0.05 r= -0.215
NO ENTRY LARGE	cd	W= 8101.5 p.val < 0.001 r= -0.143	W= 706 p.val < 0.001 r= -0.596	W= 208 p.val > 0.1 r= -0.202		W= 963 p.val > 0.1 r= -0.005	W= 580 p.val < 0.01 r= -0.289
TRADITIONAL	cd	W= 54474.5 p.val < 1E-12 r= -0.368	W= 4487 p.val < 1E-12 r= -0.550	W= 1504 p.val < 0.01 r= -0.220	W= 1523 p.val > 0.1 r= -0.005		W= 7742 p.val < 0.001 r= -0.218
>20h	d	W= 50409.5 p.val < 1E-12 r= -0.483	W= 4018 p.val < 1E-12 r= -0.726	W= 1467 p.val < 0.001 r= -0.404	W= 1458 p.val < 0.001 r= -0.312	W= 4906 p.val < 0.01 r= -0.194	

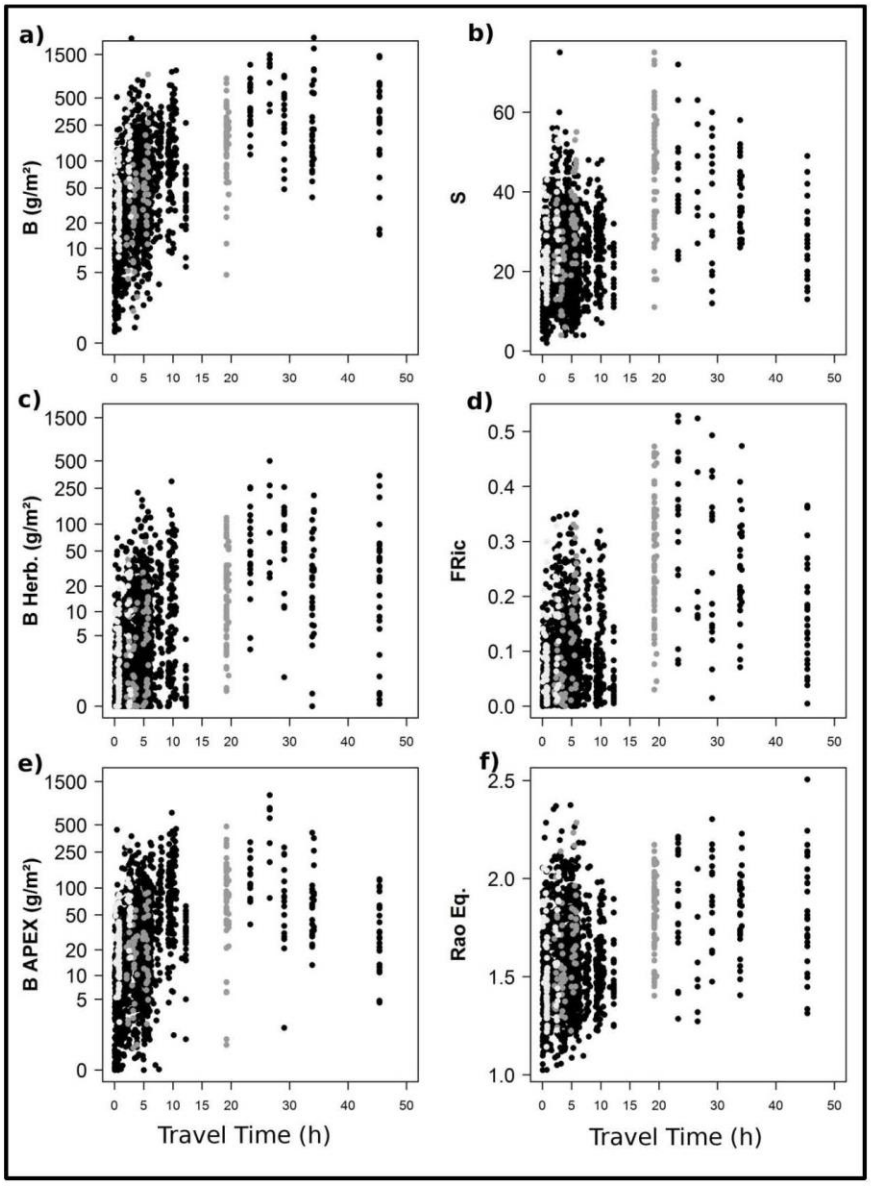
801

802 **Extended Data Table 4. Percentage of regional functional volume**.
803 The percentage of the regional functional volume for 352 commercial reef fish species have
804 been computed as the ratio between the functional volume shared by 50% (and 75%) of the
805 transects divided by the regional functional volume. The functional identity is the mean
806 value of coordinates weighted by biomass for the first (PC1) and second (PC2) principal
807 coordinates axis. n is the number of transect per location.
808

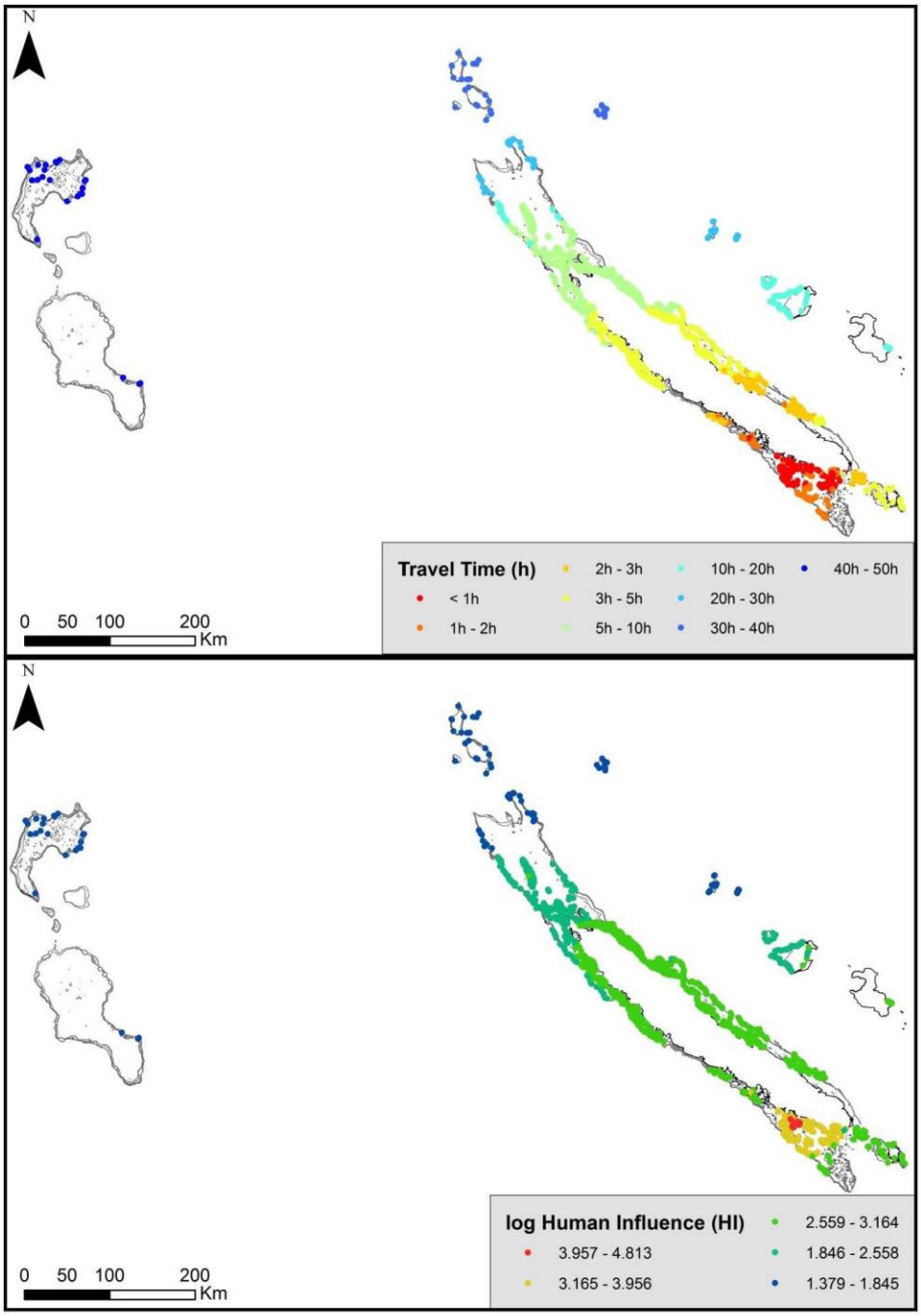
Site	% Regional Functional Volume		n
	50%	75%	
< 3h	12.1	-	360
NO TAKE - LARGE	10.8	1.9	42
NO TAKE - SMALL	12.1	8.2	27
NO ENTRY - LARGE	15.7	6.6	21
TRADITIONAL	18.5	4.0	112
> 20h	76.7	21.5	100

809

Supplementals



Supplemental Data Figure 1. Raw data for each biodiversity components.
Raw relationships between the travel time to market (h) and a) the Total Biomass (g/m²), b) Species Density (Number of species per transect), c) Herbivores biomass (g/m²), d) Functional Richness (FRic), e) Apex biomass (g/m²) and f) Rao functional entropy converted to equivalent number of species



Supplemental Data Figure 2. Gradient of human pressure in New Caledonia.
Travel time to market (h) (top) and Human Influence level (log(HI), bottom) for each transect surveyed.

Supplemental Data Table 1. Parameters and performance of simplified BRT "management" models.

Parameters and performance of simplified BRT "management" models for Biomass of commercial fish (B), Biomass of apex predators (B APEX) and biomass of herbivores (B HERB.), Species density (S), Rao Equivalent of number of species (Rao Eq.) and Functional Richness (FRic). lr is the learning rate, tc is the tree complexity, N.trees is the number of optimal trees.R^2Tr is the correlation coefficient based on training dataset, R^2CV is the correlation coefficient from the cross-validation procedure with n folds (nf) equal to 20 and bag fraction (bf). SE R^2CV is the standard error.

Index	lr	tc	N.trees	R^2_{Tr}	R^2_{CV}	SE R^2_{CV}	bf
B	0.004	7	3200	0.803	0.677	0.014	0.7
B APEX	0.005	5	1950	0.746	0.643	0.016	0.7
B HERB.	0.005	8	2800	0.838	0.702	0.012	0.7
S	0.004	8	4700	0.830	0.707	0.013	0.7
FRic	0.003	5	3900	0.802	0.697	0.019	0.7
Rao EQ.	0.003	7	1800	0.610	0.439	0.021	0.7

Intrinsic functional vulnerability of reef fish faunas across Indo-Pacific wilderness areas

Stéphanie D'agata[1,2], Laurent Vigliola[2], Nicholas A.J. Graham[3], Laurent Wantiez[4], Valeriano Parravicini[5,6], Sébastien Villéger7, Michel Kulbicki[5] & David Mouillot[1]

1. ECOSYM, UMR CNRS-UM2 5119, Université Montpellier 2, 34095 Montpellier Cedex, France
2. CoReUs, UR 227, Laboratoire d'Excellence LABEX CORAIL, Institut de Recherche pour le Développement, BP A5, 98848 Nouméa Cedex, New Caledonia
3. Australian Research Council Centre of Excellence for Coral Reef Studies, James Cook University, Townsville, 4811 Qld, Australia
4. Université de Nouvelle Calédonie- Laboratoire « LIVE » – BP R4 – 98851 – Nouméa-Nouvelle Calédonie
5. Institut de Recherche pour le Développement, Unité de Recherche 227 Biocomplexité des écosystèmes coralliens de l'Indo-Pacifique, LABEX Corail, Laboratoire Arago, BP 44, 66651 Banyuls sur Mer, France
6. Center for Synthesis and Analysis of Biodiversity-Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité Immeuble Henri Poincaré, Domaine du Petit Arbois, 13857 Aix-en-Provence Cedex 3, France

Abstract

Aim. Beyond biodiversity diminution, the loss of ecological functions is certainly a major impact of human disturbances on ecosystems. Quantifying the functional vulnerability of species assemblages is thus an urgent need to fuel conservation strategies toward the long-term persistence of ecosystem functioning and the provision of service. This functional vulnerability relies on (i) the sensitivity of species traits to certain disturbances, (ii) the exposure to those disturbances, and (iii) the level functional redundancy. Yet, the level of intrinsic functional vulnerability, i.e. in absence of external disturbance, is largely unknown while it determines the natural propensity of assemblages to be functionally buffered against species loss and may guide anticipatory conservation actions before disturbance produces predictable effects. Here we assessed the intrinsic functional vulnerability of fish assemblages on coral reefs to fishing pressure.

Location. Four wilderness areas across the Indo-Pacific: Chagos archipelago, New Caledonia, Tonga and French Polynesia.

Methods. Fish data were collected using underwater visual census and averaged for 500m^2 transects. We considered six fish functional traits to define unique combinations of traits for

which we estimated, for each functional entity, the average sensitivity to fishing and its redundancy using the Shannon entropy index that takes into account the number of species and the distribution of abundance among species in each functional entity. Then, the vulnerability of fish combinations of traits was quantified using a multi-decision decision-making (MCDM) framework based on the relative distance to positive and negative ideal solutions of functional sensitivity and functional redundancy.

Results. We found that even in the quasi-absence of disturbance most of fish traits remain highly vulnerable to fishing across the Indo-Pacific with redundancy massively packing into some combinations of traits while leaving most of the others (60%) with no redundancy. Overall, functional sensitivity and functional redundancy are independently distributed across the set of traits (r=0.05). Surprisingly, despite the high turnover of species among the four wilderness areas, we highlighted very consistent patterns of functional vulnerability suggesting the same combinations of fish traits have similar levels of intrinsic redundancy across coral reefs.

Main conclusions. Coral reef fish assemblages are neither in the best scenario of high redundancy of sensitive traits, nor in the worst scenario of sensitive traits systematically left without redundancy. Instead we identified hotspots of functional vulnerability vs. functional insurance, the former providing early warning indicators of potential dramatic effect of fishing disturbance. Our study shows that even wilderness areas cannot fully secure the whole set of ecological processes performed by fishes on coral reefs. Functional vulnerable traits should be included into conservation strategies.

Introduction

Human activities have already induced the collapse of many ecosystems in the world (Vitousek, 1997; Jackson et al., 2001) and, in combination with climate change, have globally triggered major biodiversity diminutions (Worm et al., 2006; Barnosky et al., 2012; Costello et al., 2013; Pimm et al., 2014). Beyond the decline of species, there is growing awareness that the loss of ecological processes (or functions) can be the most critical impact experienced by ecosystems under human disturbances (Bellwood et al., 2004; Hughes et al., 2007; Naeem, 2012). This diversity of ecological processes, which sustains ecosystem functioning, is more closely related to the breadth of functional traits supported by species assemblages than to the

number of species itself (Tilman et al., 1997; Díaz & Cabido, 2001; Flynn et al., 2009). Therefore, identifying assemblages which are functionally vulnerable to human disturbance is a critical issue to mitigate the potential loss of ecological processes and guide conservation strategies towards more comprehensive evaluations that include ecological functions beyond species identity.

However, the concept of vulnerability is still debated since multifaceted. Indeed vulnerability is differently viewed according to the context of application which span from ecology to environmental risk analysis or human hazard quantification (Turner et al., 2003). Despite the variety of conceptual approaches proposed, there is a growing general agreement in defining vulnerability as the combination of: i) *sensitivity* or the intrinsic susceptibility of a system to threats, ii) *exposure* or the level of those threats on a system and iii) *adaptive capacity* or the capacity of the system to prepare for and respond to those threats (Cinner et al., 2012; Foden et al., 2013; Parravicini et al., 2014). By analogy, the "functional vulnerability" of species assemblages may relies on i) *functional sensitivity*, i.e. the extent to which some traits are intrinsically more prone to decline in face of certain threats (Graham et al., 2011), ii) *exposure* or the level of those threats, and iii) *functional redundancy* which represents the adaptive capacity component since functional traits supported by more species are more likely buffered against species loss (Naeem, 1998).

The three facets of vulnerability may be further distinguished into 'intrinsic' or 'extrinsic' properties according to whether they belong to natural systems or represent external agents. In this regard, sensitivity is clearly an intrinsic property of the system while exposure is a pure extrinsic agent to the assemblage. A more fuzzy membership involves the adaptive capacity, which may results from processes both intrinsic and extrinsic to the assemblage. Indeed, when viewed as functional redundancy, adaptive capacity may depends on human threats, often responsible for abundance declines and local extinctions of species (Dulvy et al., 2003; Cardinale et al., 2012; Naeem et al., 2012). In this case, the level of functional redundancy would be based on degraded abundance levels and should be considered as an extrinsically driven facet. However, simply according to the natural characteristics of the species pool and assembly, some traits may intrinsically have a low redundancy even in the complete absence of exposure to external disturbance. This intrinsic functional redundancy is not dependent on any human effect and would define, in combination with functional sensitivity, the natural

104 level of the intrinsic functional vulnerability of species assemblages (i.e. their vulnerability in
105 absence of anthropogenic effects).
106 While understanding the level of functional vulnerability intrinsic to assemblages is crucial
107 for the establishment of anticipatory conservation measures, disentangling the intrinsic vs.
108 extrinsic (or natural vs. anthropogenic) components of adaptive capacity is often impossible
109 since most of ecosystems are under multiple threats (Ellis, 2011). This objective operational
110 constraint discouraged the quantitative delineation of the intrinsic vulnerabilities of
111 assemblages leaving conservation practitioners without the appropriate instruments to
112 understand how much the mitigation of human impact may translates into an increase of
113 ecosystem resilience. In the best scenario the most sensitive traits to a given threat will be
114 naturally supported by many species, and the diversity of processes will be maintained under
115 moderate exposure. In the worst scenario sensitive traits will be naturally not redundant and
116 further impacted by the exposure to external threats.
117
118 Coral reefs are the most diverse marine ecosystem on Earth and would be expected to show
119 low intrinsic functional vulnerability. However, at the scale of biogeographical region,
120 Mouillot et al. (2014) showed that reef fish assemblages have less functional redundancy than
121 expected because most of species tend to pack into few functional traits while leaving the
122 others with low or no redundancy. However the number of species per functional entity,
123 classically used to assess functional redundancy in species assemblages, is only one aspect of
124 functional redundancy. At the scale of interest for local management, the distribution of
125 species abundance among functional traits represents an important aspect (Bellwood et al.,
126 2006) determining vulnerability another important aspect determining vulnerability although it
127 is seldom taken into account in functional redundancy assessments (Johansson et al., 2013).
128 Indeed, whether the most sensitive traits are supported by abundant or scarce species is a
129 critical aspect of functional vulnerability and needs more attention particularly for coral reef
130 fish assemblages that provide substantial proteins supply to millions of people worldwide
131 (Moberg & Folke, 1999; Hughes et al., 2010; Cinner, 2014). Yet the assessment of the
132 intrinsic functional vulnerability of fish assemblages will require information under low levels
133 of human-mediated threats, which is seldom available.
134
135 In this regard, assemblages subjected to conservation measure in marine protected areas
136 (MPAs) are generally used as ecological baselines for ecosystem states (Edgar et al., 2014).
137 However, recent studies show that MPAs might not represent the true ecological baseline

138 since ecosystem degradations typically started before they were implemented (Jackson &
139 Alexander, ; Knowlton & Jackson, 2008; McClanahan & Omukoto, 2011). Hence, wilderness
140 areas, geographically isolated from human influences, may provide ecological baselines for
141 quasi-pristine ecosystem states (Jackson, 2001; Jackson et al., 2001; McClanahan &
142 Omukoto, 2011; Graham & Mcclanahan, 2013) and can be used to assess the level of
143 functional intrinsic vulnerability of fish assemblages on coral reefs.
144
145 Here we used extensive fish surveys on coral reefs in four wilderness areas across the Indo-
146 Pacific to assess the level of functional intrinsic vulnerability to fishing impact and to test
147 whether this functional vulnerability baseline is dependent upon regional species richness and
148 composition.
149
150 **Material and methods**
151
152 **1. Study locations**
153
154 Remote atolls in the Chagos archipelago, New Caledonia, Tonga and French Polynesia were
155 identified along the Indo-Pacific biogeographic gradient, encompassing 130° of longitude
156 (16,000km) (Figure 1).
157 None of the atolls are inhabited. Three locations were sampled in the Chagos archipelago (the
158 Great Chagos Bank, Peros Banhos and Salomon Island) at more than 650km from the first
159 inhabited atolls in the Maldives. Isolated atolls in New Caledonia are located at the north and
160 northeast of the main island (Entrecastaux Archipelago, Astrolabe reefs and Beautemps-
161 Beaupré) between 300 to 600km and at more than 20 hours of boat from the capital Nouméa.
162 The Minerva reefs (North and South) are isolated atolls in Tonga located 500km south of
163 Nuku'alofa, the capital of Tonga. Two atolls at the south of the Tuamotu Archipelago (Paraoa
164 and Ahunui) were sampled, located at approximately 950km from Papeete, the capital of
165 French Polynesia. The Acteons is a group of atolls located between 200 and 500km north of
166 the Gambier Island; six atolls were sampled in the Acteons (Figure 1).
167

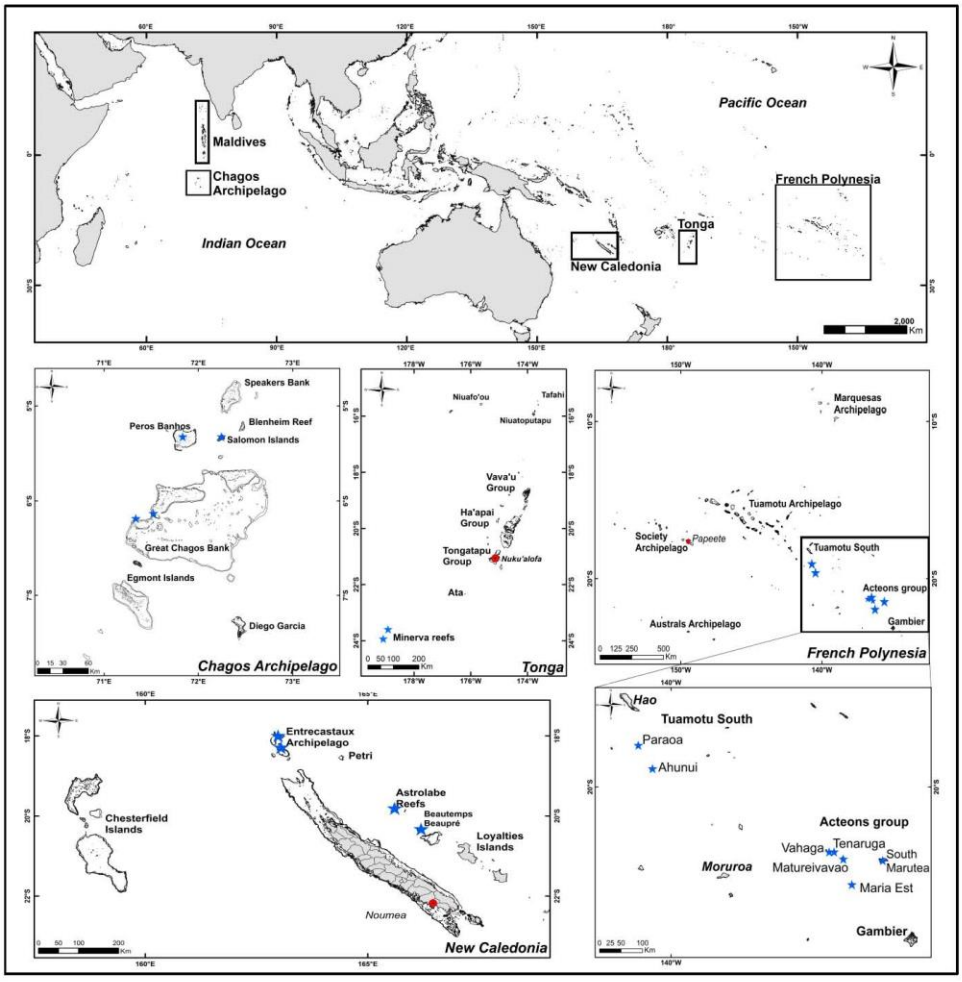


Figure 1.Locations of study areas in the Indo-Pacific.
Transects were located at the outer reefs of remote atolls (blue stars) in Chagos (79 transects), New Caledonia (18 transects), Tonga (13 transects) and French Polynesia (37 transects).

2. Fish surveys

Fish data were collected using underwater visual census. In New Caledonia, Tonga and French Polynesia, distance-sampling Underwater Visual Census (D-UVC) (Labrosse, P., Kulbicki, M. and Ferraris, 2002) technique was used to survey finfish along 50 meters long transects. Briefly, this method involved two divers each recording species identity, abundance, body length and the distance perpendicular to the transect line (Labrosse, P., Kulbicki, M. and Ferraris, 2002). Transects in New Caledonia (18 transects), Tonga (13) and

181 French Polynesia (37 transects) were then truncated to 10 meters wide transects (10×50m). In
182 Chagos, 5 meters strip transects (2.5×50m) were performed (79 transects).
183
184 To make surveys comparable between the locations, a common surface of 500m² was
185 obtained by randomly aggregating two Chagos transects (250 m²). Accumulation curves for
186 species and functional entities were performed for each location to test for potential biases
187 due to survey techniques and sampled surfaces (Figure S1 in Supplemental).
188
189 Species density and abundance were computed for 500m² transects and averaged for each
190 location. Only outer reef of atolls were considered in the study to avoid any confounding
191 effect related to habitat and island type.
192
193 **3. Functional diversity within and across locations**
194
195 Sharks and rays were removed from the main species list due to their specific traits and
196 difficulties to assess their abundance with D-UVC (Ward-Paige et al., 2010). This study focused
197 on 424 species of commercial teleostean fish species belonging to 35 families.
198
199 To estimate functional diversity we retained six functional traits related to major ecological
200 processes involving fish species: 1) Maximum body size, 2) Diet, 3) Home-Range, 4) Position
201 over the reef, 5) Activity, 6) Gregariousness (Kulbicki et al., 2011; Mouillot et al., 2014).
202 Fish size was coded using six ordered categories: 0–7 cm, 7.1–15 cm, 15.1–30 cm, 30.1–50
203 cm, 50.1–80 cm, and >80 cm. Mobility was coded using three ordered categories: sedentary
204 (including territorial species), mobile within a reef, and mobile between reefs. The period of
205 activity was coded using three ordered categories: diurnal, both diurnal and nocturnal, and
206 nocturnal. Schooling was coded using five ordered categories: solitary, pairing, or living in
207 small (3–20 individuals), medium (20–50 individuals), or large (>50 individuals) groups.
208 Position in the water column was coded using three ordered categories: benthic, bentho-
209 pelagic, and pelagic. Diet was characterized based on main items consumed by each species,
210 which led to seven trophic categories: herbivorous-detritivorous (i.e., fish feeding on turf or
211 filamentous algae and/or undefined organic material), macroalgal herbivorous (i.e., fish eating
212 large fleshy algae and/or seagrass), invertivorous targeting sessile invertebrates (i.e., corals,
213 sponges, ascidians), invertivorous targeting mobile invertebrate (i.e., benthic species such as
214 crustaceans), planktivorous (i.e., fish eating small organisms in the water column),

piscivorous (including fish and cephalopods), and omnivorous (i.e., fish for which both vegetal and animal material are important in their diet) (Mouillot et al., 2014; Parravicini et al., 2014).

This set of functional traits and their respective numbers of categories yielded a total number of 159 unique combinations of traits defining functional entities (FE).

To depict a functional space where functional entities and subsequent functional vulnerability facets will be represented we calculated pairwise distances between FEs using the Gower distance, which allows mixing different types of variables while giving them equal weight (Legendre & Legendre, 1998). A Principal Coordinates Analysis (PCoA) was then performed to translate the distance matrix into multidimensional a functional space and retaining the four principal axes (PCs) explaining 64% of the variance (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013).

Functional Richness (FRic) for each fish assemblage (location) was then measured as the volume inside the convex hull occupied by species within the functional space (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013).

The variations of species and functional composition among fish assemblages (taxonomic and functional beta diversity) along the Indo-Pacific gradient were assessed using the β diversity partitioning framework of (Baselga, 2010, 2012) based on the Jaccard dissimilarity index β_{jac} (Eq. 1):

$$\beta_{jac} = \frac{b+c}{a+b+c} \qquad \text{Eq. 1}$$

where, a is the number of species in both locations A and B, b is the number of species present in location A but not in location B, and c is the number of species present in location B but not in location A.

To distinguish between the species replacement and nestedness components of β-diversity, we decomposed the pairwise Jaccard's dissimilarity index (Eq. 1) into two additive components (Baselga, 2010, 2012). The replacement component of the Jaccard's dissimilarity index (β_{jtu},

Eq. 2) describes species replacement without the influence of richness difference between locations. This index is formulated as follows:

$$\beta_{jtu} = \frac{2\min(b,c)}{a+2\min(b,c)} \qquad \text{Eq. 2}$$

where a, b, c are the same as in Eq. 1.

The nestedness component of the Jaccard's dissimilarity index (β_{jne}, Eq. 3) is the difference between β_{jac} and β_{jtu}. This index accounts for the fraction of dissimilarity due to richness difference and is formulated as follows:

$$\beta_{jne} = \frac{\max(b,c)-\min(b,c)}{a+b+c} \times \frac{a}{a+2\min(b,c)} \qquad \text{Eq. 3}$$

where a, b, c are the same as in Eq. 1 and 2. The first term in Eq. 3 expresses a measure of richness difference, whereas the second term corresponds to the dissimilarity version of β_{jtu} that is independent of richness difference (1 - β_{jtu}, Baselga, 2010).

The functional β-diversity between communities of each location was decomposed into functional turnover and functional nestedness-resultant components following the framework of Baselga (2012) (Villéger et al., 2011, 2013).

The R functions required to compute the β taxonomic and functional diversity and its components are available in the "betapart" package for the R (R 2.15.2, R development Core Team, 2012) statistical and programming environment (http://CRAN.R-project.org/paclkages=betapart).

4. Functional vulnerability

According to our definition (see Introduction) the estimation requires knowledge about sensitivity and adaptive capacity where the latter is represented by functional redundancy. The sensitivity of each fish species to fishing impact were extracted from (Cheung et al., 2005). This sensitivity indicator uses a fuzzy logic expert system to take into account eight life history characteristics that make fish species more or less sensitive to fisheries. The indicator

has good predictive power (Cheung et al., 2005) and has been widely recognized as a comprehensive and suitable indicator of fish sensitivity to fishing (Reynolds et al., 2005). The sensitivity to fishing of each FE was then obtained by averaging the sensitivity of all species belonging to the given FE.

The level redundancy for each functional entity was assessed using: (i) the number of species composing each functional entity at each location (FR_S) and (ii) the number of individuals in each functional entity at each location (FR_{ab}).

The mean abundance per 500m² of a species i at each locations was calculated according to the formula:

$$\overline{ab}_i = \frac{\sum_{i=1}^{N} n_i}{N} \qquad \text{Eq. 4}$$

where, N is the number of transects per site and n_i is the number of individuals of the species i. Then FR_{ab} was obtained as follows:

$$FR_{ab} = \sum_{i=1}^{S} \overline{ab}_i \qquad \text{Eq. 5}$$

with $\overline{ab}_i$ representing the mean abundance of the species i per location and S is the number of species per FE.

To account for both species abundance and the number of species in each FE we used the Shannon entropy index $FR_{Shannon}$ with the rational that a given FE will have more redundancy if represented by many abundant species. Conversely, FE will have low redundancy if represented by few rare species. Accordingly, $FR_{Shannon}$ for each functional entity was computed as:

$$FR_{shannon} = -\sum_{i=1}^{S} p_i \ln p_i \qquad \text{(Eq. 6)}$$

$$\text{with } p_i = \frac{\overline{ab}_i}{\sum_{i=1}^{S} \overline{ab}_i} \qquad \text{(Eq. 7)}$$

where, p_i is the individuals' proportion of the species i in the FE, and S is the number of species per FE.

We applied the correction proposed by (Jost, 2006) derived from equivalent number of species:

$$FR_{shannon_EQ} = \exp(FR_{shannon})$$

The equivalent number of species is an unbiased measure of the Shannon entropy obeying to the Hill's "doubling" property which ensures that the diversity index doubles with the level of diversity, conversely to non-linear diversity index which behave counterintuitively (Hill, 1973).

The probability density of $FR_{Shannon_EQ}$ within the functional space was estimated using the kernel method with a gaussian estimation (Worton, 1995). The smoothing parameter h was estimated using the *ad hoc* method, which is the optimum h value obtained for the normal distribution (Worton, 1995)

$$h = \sigma n^{-\frac{1}{6}} \qquad \text{Eq. 8}$$

where, n is the number of FEs, and σ^2 being the estimated variance for x and y coordinates.

$$\sigma = 0.5(\sigma_x^2 + \sigma_y^2) \qquad \text{Eq. 9}$$

The functions required to compute the kernel density estimation are available in the "adehabitatHR" package for the R (R 2.15.2, R development Core Team, 2012) statistical and programming environment (http://CRAN.R-project.org/packages=adehabitatHR).

We ultimately assessed the variation in the intrinsic functional vulnerability across the functional space by computing functional vulnerability of each FE for each location. The vulnerability of FE is high when the mean sensitivity of species belonging to this FE is high and when the redundancy ($FR_{Shannon_EQ}$) is low (Cinner et al., 2013; Parravicini et al., 2014).

Quantitatively, the vulnerability of fish FEs to fishing was assessed using a framework based on a multi-decision decision-making (MCDM) and TOPSIS method (Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution;(Parravicini et al., 2014). Applied to our specific case, this technique ranks FEs according to their relative distance to the positive and the negative ideal solutions, which represent the conditions obtained when the criteria have extreme values (Parravicini et al., 2014). The positive ideal solution (A^+) corresponds to the conditions where sensitivity to threats is minimized and redundancy is maximized (Figure 2). Inversely, the negative ideal solution (A^-) corresponds to the conditions where sensitivity to threats is maximized and redundancy is minimized.

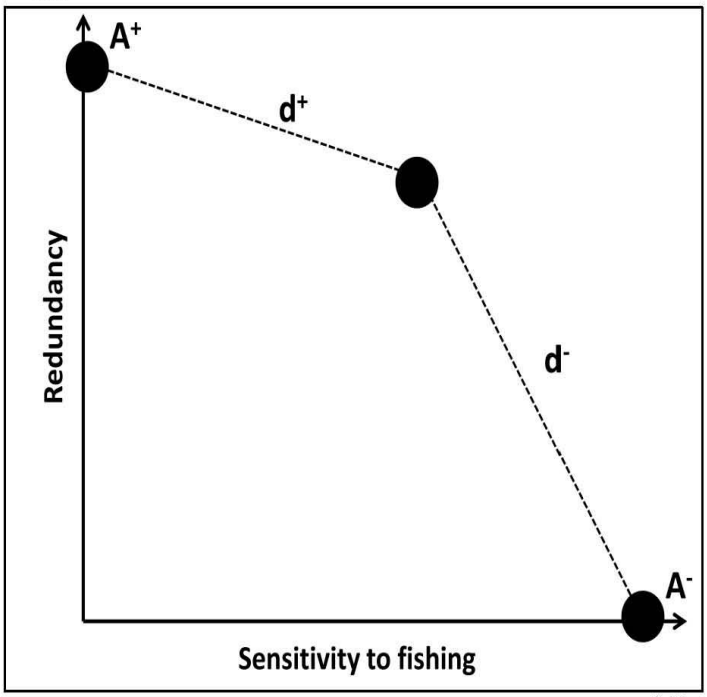


Figure 2: Conceptual plot exemplifying the multicriteria method employed for the quantification of vulnerability based on the sensitivity to fishing and redundancy within reef fish assemblages. The vulnerability of the focal functional entity is quantified as its relative distance to the positive ideal solution A^+ and the negative ideal solution A^-, where A^+ represents an ideal assemblage with minimum vulnerability (i.e. minimum sensitivity to fishing and maximum redundancy) and A^- represents a full negative scenario with maximum sensitivity to fishing and minimum redundancy. Vulnerability (V) is then numerically expressed as $V = d^+ / (d^+ + d^-)$.

Functional vulnerability was expressed as the relative distance to the positive ideal solution according to Eq. 10:

$$V_i = \frac{d^+}{d^- + d^+} \qquad \text{Eq. 10}$$

where, V_i is the vulnerability of the functional entity, d^+ is the distance to A^+ and d^- the distance to A^- in the Euclidean space. The vulnerability index ranges from 0 if the criteria

385 scores correspond to A^+ and to 1 when the criteria scores correspond to A^- (Parravicini et al.,
386 2014).
387
388 Functional sensitivity, redundancy and vulnerability were then mapped in the functional space
389 for each location and their matching was estimated with the Pearson coefficient of correlation.
390
391 **Results**
392
393 **1. Functional diversity of fish assemblages within and across locations**
394
395 The species and FE accumulation curves (Figure S1 in Supplementals) saturated with area in
396 Chagos despite the comparatively lower sampling surface suggesting that a marginal amount
397 of species and FE were missed on smaller transects. We thus combined data from all locations
398 in the same analyses.
399 In total, 424 species filled 159 functional entities. 37% of total FEs were common to the four
400 locations whereas only 10% of the species were shared (Figure 3). The maximum number of
401 species and FEs were found in New Caledonia, encompassing more than 65% of the species
402 pool and 80% of FEs recorded in the four locations. At the opposite, Tonga showed the
403 minimum number of species (37%) and FE (55%) (Figure3). Also, New Caledonia had both
404 the highest number of unique species (91, 21.5% of the total species pool) and the highest
405 number of unique functional entities (21, 13.2% of the functional entities pool) whereas
406 Tonga had the lowest number of unique species (12, 2.8% of the total species pool) and the
407 lowest number of the unique functional entities (4, 2.5% of the functional entities pool).
408

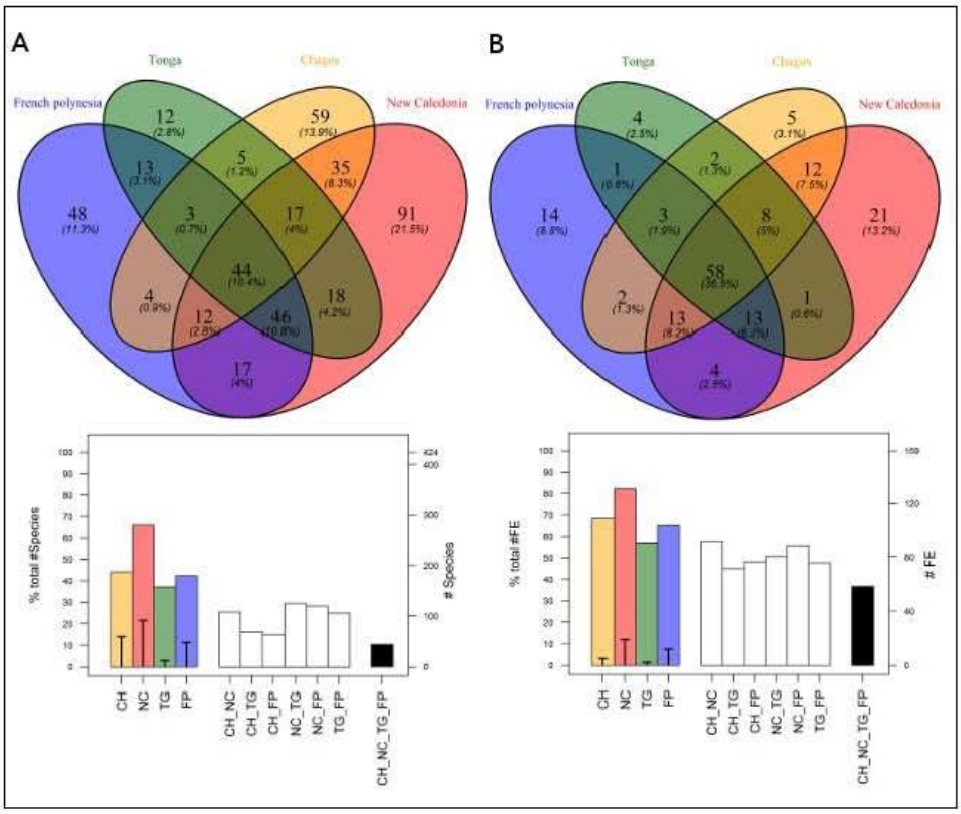


Figure 3. Sharing of species and functional entities between locations.
Venn's diagram (top) for the number of species (A) and the number of functional entities (B) for Chagos (orange), New Caledonia (red), Tonga (green) and French Polynesia (blue).
Percentages indicate the proportion of species and functional entities compared to the total of each location. Histograms (bottom) show the proportion (left-axis) and the number of species (A) or functional entities (B) (right-axis) for each location (color bars), the proportion of unique species (A) or functional entities (B) in each location (black segments on colored bars), the number of species (A) or functional entities (B) for each pair of location, and the number of species (A) or functional entities (B) common to for the four locations.

The functional volume filled in each location (FRic) ranged from 70% of the global functional volume (Tonga) to 92% (New Caledonia) (Figure4). This result is consistent with the weak level of β-functional diversity between locations ranging from 0.14 to 0.27, whereas the taxonomic β-diversity was higher ranging between 0.52 and 0.79 (Figure S2 and Table S1 in Supplementals).

The highest level of taxonomic and functional β-nestedness occurred between New Caledonia and Tonga (respectively 0.22 and 0.21) demonstrating that both taxonomic and functional diversity in Tonga are a subset of that observed in New Caledonia (Figure S2 in

Supplementals). On the contrary, the lowest taxonomic and functional β-nestedness occurred between Chagos and French Polynesia (respectively 0.009 and 0.037), indicating that the difference in taxonomic and functional diversity between Chagos and French Polynesia are due to true replacement of species and FEs (Figure S2 in Supplementals).

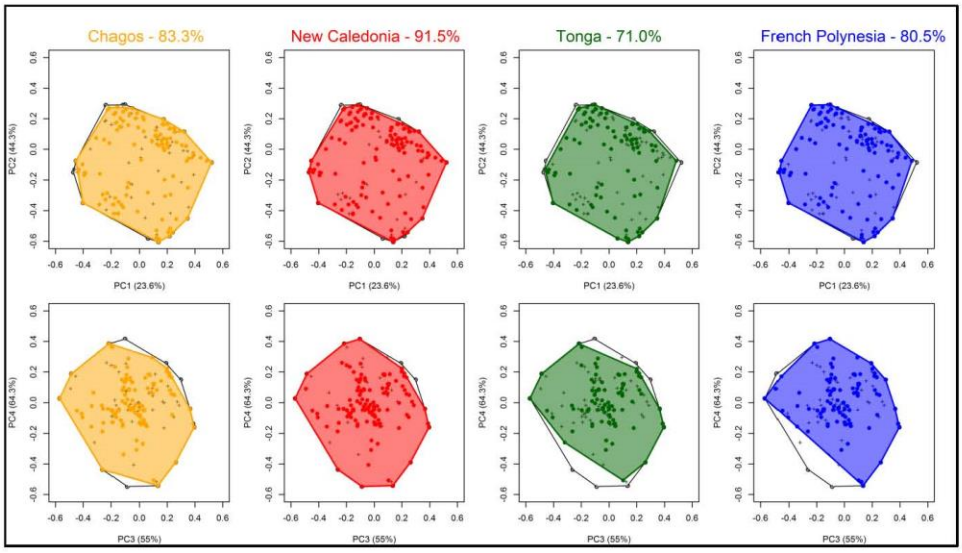


Figure 4.Functional diversity of fish faunas for the four locations.
The distribution of functional entities is represented in the same functional space where axes are PC1-PC2 and PC3-PC4 axes,respectively, from a Principal Coordinate Analysis performed on a Gower distance based on fish functional traits (*Material and Methods*). The global convex hull, corresponding to the pool of 424 species split in 159 functional entities is in gray. The colored areas show the functional volume filled by each fauna in Chagos, New Caledonia, Tonga and French Polynesia. Colored circles represent functional entities occurring in each fauna. Grey crosses are functional entities absent in the faunas. The percent of the global functional volume that is filled by the fish faunas ofeach location is given just after name of the location.

2. Functional redundancy distribution

The redundancy of FEs was assessed using the Shannon Entropy index which measures the distribution of abundance among species within each FE. In each location, more than 60% of the FEs were filled by only one species and 12% to 20% of the FEs were filled by only 2 species (Figure5), showing that the majority of FEs are weakly insured.

The maximum number of species per FE (15) was found in New Caledonia, whereas it reached 8-9speciesonly in Chagos, Tonga and French Polynesia (Figure5).

The Shannon Entropy index reached on average 1.82 equivalent numbers of species (± 2.26) and ranged from 1 to 18for the four locations, the maximum being observed in New Caledonia. This index showed large variations among FEs despite a similar number of species suggesting that beyond the number of species, the distribution of abundance also shape functional redundancy (Figure5). For example, in New Caledonia the Shannon entropy for FEs with 9 species ranged from 7 to 14 implying that FEs with the lowest values are dominated (in abundance) by few species, and inversely for FEs with the highest Shannon entropy values.

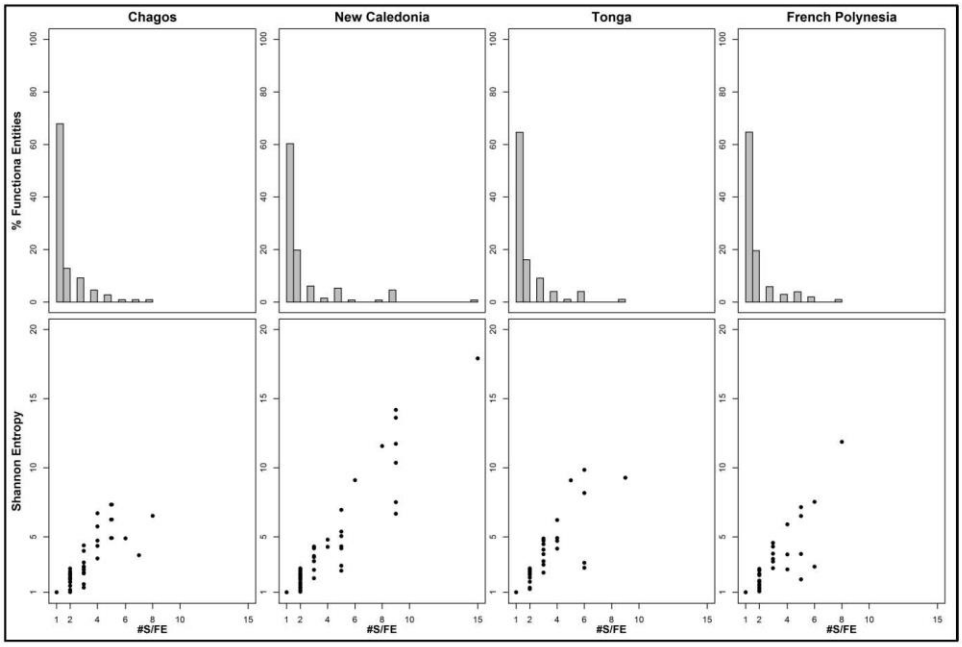


Figure 5.The levels of redundancy in terms of species richness and Shannon entropy across functional entities.
Distribution of functional entities (in percentage) along a gradient of functional redundancy in terms of number of species by functional entity in each location (top).
Relationship between the number of species per functional entity and the Shannon entropy (equivalent number of species, Material and Methods) for each functional entity and each location (bottom).

Mapping the variation of Shannon entropy across the functional space showed a highly heterogeneous distribution of functional redundancy for each location with the highest values consistently packed into some parts of the functional space (Figure 6,a &Figure S3 in Supplementals) while leaving the rest of the space with low or no redundancy.

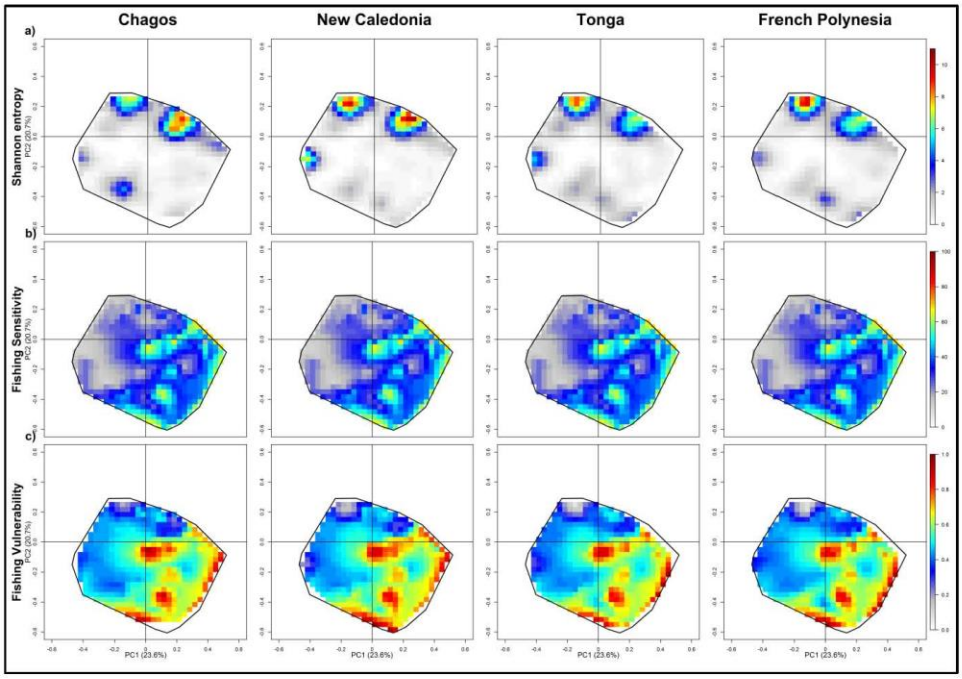


Figure 6.Mappingof redundancy, sensitivity and vulnerability in the functional space.
The top row (a) shows the distribution of the Shannon entropy, measuring the level of functional redundancy in functional entities, across the functional space for each location.
The middle row (b) shows the distribution of sensitivity to fishing across the functional space while the bottom row (c) is the distribution of vulnerability to fishing in this space.

The extreme top left hotspot of functional redundancy (Figure 6) was filled by sedentary small to medium size detritivorous, invertivorous, planktonivorous and omnivorous feeders (e.g. Acanthurids, Pomacentrids, Chaetodontids) (Figure 6,a&Figure S4 in Supplementals). The top right centre of redundancy (Figure 6) was characterized by small to medium size invertivorous feeders (mobile preys) belonging to genera such as *Cheilinus sp.*, *Anampses sp.*, *Bodianus sp.* and *Halichoeres sp.* (Labrids), *Plecthorinchus sp.* (Haemulidae) and *Balistapus sp.* (Balistoides) as well as medium size omnivorous feeders of genus *Scarus sp.* (Scaridae) (Figure 6,a&Figure S4 in Supplementals).

Another functional redundancy hotspot, more marked in New Caledonia, was located at the left extreme side of the functional space (Figure 6) and was characterized by small, sedentary and large schools planktonivorous species belonging mainly to the Pomacentrids family (*Chromis sp.*, *Pomacentrus sp.* , *Amblyglyphidodon sp.*,), the Pteleotrids and one genus of the Labrid family (*Cirrhilabrus sp.*) (Figure 6,a & Figure S4 in Supplementals). A high diversity

of species per FE was observed in Chagos with medium size, large schools planktonivorous of the Casionidae family (bottom left) (Figure 6,a & Figure S4 in Supplementals).

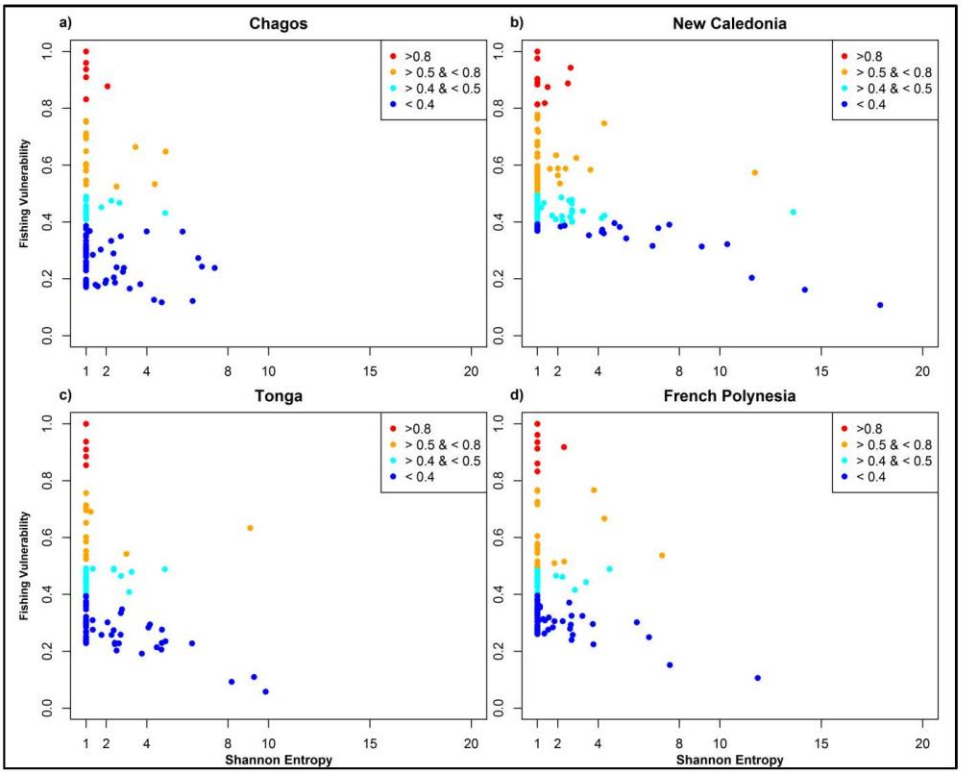
3. Functional sensitivity distribution

The FEs most sensitive to fishing impact were located in the right side of the functional space (Figure 6) and represented medium size and large apex predators both solitary and sedentary such as groupers (Epinephelidae - top right) and mureins (Muraenidae – top right) as well as mobile and medium size schooling species such as the Bluefin trevally (*Caranx melampygus*) or the barracuda (*Sphyraena barracuda*) (bottom right) (Figure 6,b&Figure S4 in Supplementals). Also, large invertivorous feeding on mobile preys such as large labrids (*Cheilinusundulatus* and *Coris sp.*), large Tetraodontids (*Arothron sp.*), Balistoids (*Balistoides sp., Pseudobalistes sp.*) and Haemulids (*Plecthorinchus sp.)* located in the upper right side of the functional space showed a high sensitivity to fishing (Figure 6,b).

At the centre of the functional space we observed an increase of fishing sensitivity due to the presence of two large, mobile and medium size schooling species one constituting alone a unique FE, the Humphead parrotfish (*Bolbometopon muricatum*), an invertebrate sessile feeder, and the Humpback unicornfish (*Naso brachycentron*), a macroalgae feeder (Figure 6,b&Figure S4 in Supplementals). At the right side of this hotspot of sensitivity, a second hotspot was characterized by the Bicolor parrotfish (*Cetoscarus ocellatus*), the largest detritivorous fish species and the Bluespineunicornfish (*Naso unicornis*), a macroalgae feeder, both being the only species in their respective FEs.

4. Functional vulnerability distribution

The variation in fishing vulnerability was partly driven by sensitivity (mean Pearson coefficient across locations of 0.91) with apex predators, large invertivorous (sessile and mobile), detritivorous and planktonivrious being highly vulnerable to fishing in the four locations. Overall, the vulnerability of FEs decreased with increasing species diversity (Figure 7). The most vulnerable FEs ($V > 0.8$, Figure 7) were represented by only one species whereas the least vulnerable FEs ($V < 0.4$) are the most species rich, with the largest values of Shannon entropy (Figure7).



527

528 **Figure 7. Relationship between functional vulnerability and functional redundancy**
529 **(Shannon Entropy) for each location.**
530 Functional vulnerability is classified in four categories, from the highest (> 0.8, red) to the lowest
531 (<0.4, blue)in each plot a) Chagos, b) New Caledonia, c) Tonga and d) French Polynesia.
532

533 Conversely, the high diversity of small to medium size detritivorous, omnivorous,
534 invertivorous and planktonivorous species in some FEs, contributing to a high functional
535 redundancy, counterbalanced (mean Pearson coefficient across locations of -0.5) their high
536 sensitivity to fishing making them less vulnerable (Figure 6,c). Overall, the variation in
537 functional sensitivity and redundancy across the functional space are independently
538 distributed (mean Pearson coefficient across locations of 0.05).

539

540 Variation in redundancy and vulnerability across the functional space depicted by the 3rd and
541 4th axes of PCoA are showed in Figure S5.

542

543

544

545 **Discussion**

546

547 Assessing the vulnerability of compositional units in systems under multiple pressures has
548 become an important tool to prevent or mitigate future dis-functioning (e.g.(Turner et al.,
549 2003). The vulnerability of ecosystems and the diversity of species they support is
550 experiencing a growing interest given the current rates of biodiversity loss (Barnosky et al.,
551 2012). There is indeed an urgent need to determine which species are more likely to undergo
552 marked population decline in a near future to better focus conservation efforts. The recent
553 availability of large datasets on threats, protection, species biological traits, and species
554 geographic ranges help us to make predictions that can fuel conservation initiatives in a
555 rapidly changing world (Pearson et al., 2014) and can guide the design of protected areas
556 (Coll et al., 2012). However, the ecological assessment of vulnerability is almost exclusively
557 performed at the species level while the functioning of the biosphere primarily depends on the
558 diversity of processes and thus traits present in species assemblages (e.g.(Naeem et al., 2012;
559 Norkko et al., 2013). Moreover, the level of intrinsic functional vulnerability, i.e. that of
560 assemblages without exposure, is largely unknown while it may constitute a baseline
561 information for understanding the potential gain in adaptive capacity deriving from impact
562 mitigation or. Here we filled this gap by assessing the intrinsic functional vulnerability of fish
563 assemblages to fishing in some of the most isolated coral reef ecosystems across the Indo-
564 Pacific.

565

566 We found that even in the quasi-absence of fishing most of functional entities remain highly
567 vulnerable in each wilderness area since species diversity and thus redundancy
568 overwhelmingly pack into a small set of FEs while leaving most of the FEs with no insurance.
569 Surprisingly, despite the high turnover of species among the four locations, we highlighted
570 very consistent patterns of functional vulnerability suggesting the same combinations of fish
571 traits have similar levels of intrinsic redundancy across coral reefs. For example this is true
572 for small and sedentary invertivorous (e.g. *Pseudocheilinus sp.* and *Parracirrhites sp.*) a, both
573 present in the Indian and Pacific oceans with similar redundancies.

574

575 For fish communities on coral reefs we are neither in the best scenario nor in the worst
576 scenario since functional sensitivity and functional redundancy are independently distributed
577 among the combinations of traits. Redundancy is not systematically compensating the
578 sensitivity of some traits while the most sensitive traits are not systematically left without

579 redundancy. This is more a case-by-case scenario where hotspots of functional vulnerability
580 vs. functional insurance can be identified. Vulnerability can provide early warning signals of
581 fishing pressure since the processes performed by vulnerable traits are likely to be the first to
582 decline even in the presence of low disturbance. Redundancy can instead depict the core of
583 processes that may persist even under high levels of pressure since highly buffered against
584 local species extinction. Our study shows that even wilderness areas cannot fully secure the
585 whole set of ecological processes performed by fishes on coral reefs.
586
587 In a sustainable management perspective that aims to preserve the functioning of coral reefs
588 while allowing fishing activities we should adopt a tailored fishing effort towards species
589 located in the hotspots of intrinsic functional insurance while limiting the catch of species
590 belonging to the most vulnerable FE. This potential strategy needs also to be adapted to a
591 multiple stressor scenario according the specificity of species co-tolerance. For instance, the
592 sensitivity of species to climate change and habitat degradation is negatively related to the
593 sensitivity to fishing on coral reefs (Graham et al., 2011). Our quantitative framework has the
594 potential to identify those cumulated hotspots of functional vulnerability that concentrate the
595 traits and ecological processes more prone to local diminution. To better anticipate and
596 mitigate the loss of such functional vulnerability hotspots our study calls for a new generation
597 of experiments manipulating communities with different levels of intrinsic vulnerability to
598 know the extent to which the provision of ecosystem services is insured.
599
600 Our study is complementary to previous macroecological investigations showing the
601 inhomogeneous distribution of redundancy across FEs (Mouillot et al., 2014; Parravicini et
602 al., 2014) and attest that the same pattern translates at the local scale and considering species
603 abundance. This result is not trivial since even non-redundant FEs may be insured if species
604 are widespread, abundant and weakly sensitive to threats. Here we took species abundance
605 into account, through the estimation of Shannon entropy, to realistically assess the level of
606 functional vulnerability. We reached the conclusion that the high reef fish biodiversity does
607 not buffer coral reef assemblages against functional diversity loss. This result is consistent
608 with the observations that marine ecosystem functions and services scale positively and not
609 saturate with the level of species and FE richness within local assemblages (Danovaro et al.,
610 2008; Mora et al., 2011).
611 Our study attests than even in the quasi-absence of pressure, both taxonomic diversity and
612 abundance is heterogeneously distributed in the functional space and does not particularly

concentrate in the most sensitive parts. In the same way geographic ranges and key traits are accounted for by conservation initiative we propose the introduction of the intrinsic vulnerability of traits. In our view, future protected areas should take place into areas where such vulnerable traits tend to occur in order to secure them from potential threats. More generally functional vulnerability may be part of the next generation of conservation planning algorithms.

630 **References**

631 Barnosky A.D., Hadly E.A., Bascompte J., Berlow E.L., Brown J.H., Fortelius M., Getz
632 W.M., Harte J., Hastings A., Marquet P.A., Martinez N.D., Mooers A., Roopnarine P.,
633 Vermeij G., Williams J.W., Gillespie R., Kitzes J., Marshall C., Matzke N., Mindell
634 D.P., Revilla E., & Smith A.B. (2012) Approaching a state shift in Earth's biosphere.
635 *Nature*, **486**, 52–8.

636 Baselga A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity.
637 *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 134–143.

638 Baselga A. (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from
639 nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 1223–1232.

640 Bellwood D.R., Hughes T.P., Folke C., & Nyström M. (2004) Confronting the coral reef
641 crisis. *Nature*, **429**, 827–833.

642 Bellwood D.R., Hughes T.P., & Hoey A.S. (2006) Sleeping functional group drives coral-reef
643 recovery. *Current biology : CB*, **16**, 2434–9.

644 Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A., Hooper D.U., Perrings C., Venail P., Narwani A.,
645 Mace G.M., Tilman D., Wardle D. a., Kinzig A.P., Daily G.C., Loreau M., Grace J.B.,
646 Larigauderie A., Srivastava D.S., & Naeem S. (2012) Biodiversity loss and its impact on
647 humanity. *Nature*, **486**, 59–67.

648 Cheung W.W.L., Pitcher T.J., & Pauly D. (2005) A fuzzy logic expert system to estimate
649 intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing. *Biological Conservation*,
650 **124**, 97–111.

651 Cinner J. (2014) Coral reef livelihoods. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, **7**,
652 65–71.

653 Cinner J.E., Huchery C., Darling E.S., Humphries A.T., Graham N. a J., Hicks C.C., Marshall
654 N., & McClanahan T.R. (2013) Evaluating social and ecological vulnerability of coral
655 reef fisheries to climate change. *PloS one*, **8**, e74321.

656 Cinner J.E., McClanahan T.R., Graham N. a. J., Daw T.M., Maina J., Stead S.M., Wamukota
657 a., Brown K., & Bodin Ö. (2012) Vulnerability of coastal communities to key impacts of
658 climate change on coral reef fisheries. *Global Environmental Change*, **22**, 12–20.

659 Coll M., Piroddi C., Albouy C., Ben Rais Lasram F., Cheung W.W.L., Christensen V.,
660 Karpouzi V.S., Guilhaumon F., Mouillot D., Paleczny M., Palomares M.L., Steenbeek J.,
661 Trujillo P., Watson R., & Pauly D. (2012) The Mediterranean Sea under siege: spatial
662 overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves. *Global*
663 *Ecology and Biogeography*, **21**, 465–480.

664 Costello M.J., May R.M., & Stork N.E. (2013) Can we name Earth's species before they go
665 extinct? *Science (New York, N.Y.)*, **339**, 413–6.

666 Danovaro R., Gambi C., Dell'Anno A., Corinaldesi C., Fraschetti S., Vanreusel A., Vincx M.,
667 & Gooday A.J. (2008) Exponential decline of deep-sea ecosystem functioning linked to
668 benthic biodiversity loss. *Current biology : CB*, **18**, 1–8.

669 Díaz S. & Cabido M. (2001) Vive la différence : plant functional diversity matters to
670 ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646–655.

671 Dulvy N.K., Sadovy Y., & Reynolds J.D. (2003) Extinction vulnerability in marine
672 populations. *Fish and Fisheries*, **4**, 25–64.

673 Edgar G.J., Stuart-Smith R.D., Willis T.J., Kininmonth S., Baker S.C., Banks S., Barrett N.S.,
674 Becerro M. a, Bernard A.T.F., Berkhout J., Buxton C.D., Campbell S.J., Cooper A.T.,
675 Davey M., Edgar S.C., Försterra G., Galván D.E., Irigoyen A.J., Kushner D.J., Moura R.,
676 Parnell P.E., Shears N.T., Soler G., Strain E.M. a, & Thomson R.J. (2014) Global
677 conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*,
678 **506**, 216–20.

679 Ellis E.C. (2011) Anthropogenic transformation of the terrestrial biosphere. *Philosophical*
680 *transactions. Series A, Mathematical, physical, and engineering sciences*, **369**, 1010–35.

681 Flynn D.F.B., Gogol-Prokurat M., Nogeire T., Molinari N., Richers B.T., Lin B.B., Simpson
682 N., Mayfield M.M., & DeClerck F. (2009) Loss of functional diversity under land use
683 intensification across multiple taxa. *Ecology letters*, **12**, 22–33.

684 Foden W.B., Butchart S.H.M., Stuart S.N., Vié J.-C., Akçakaya H.R., Angulo A., DeVantier
685 L.M., Gutsche A., Turak E., Cao L., Donner S.D., Katariya V., Bernard R., Holland R. a,
686 Hughes A.F., O'Hanlon S.E., Garnett S.T., Sekercioğlu C.H., & Mace G.M. (2013)
687 Identifying the world's most climate change vulnerable species: a systematic trait-based
688 assessment of all birds, amphibians and corals. *PloS one*, **8**, e65427.

689 Graham N. a. J., Chabanet P., Evans R.D., Jennings S., Letourneur Y., Aaron MacNeil M.,
690 McClanahan T.R., Öhman M.C., Polunin N.V.C., & Wilson S.K. (2011) Extinction
691 vulnerability of coral reef fishes. *Ecology Letters*, no–no.

692 Graham N.A.J. & Mcclanahan T.R. (2013) The Last Call for Marine Wilderness? *BioScience*,
693 **63**, 397–402.

694 Hill M.. (1973) Diversity and eveness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, **54**,
695 427–432.

696 Hughes T.P., Graham N.A.J., Jackson J.B.C., Mumby P.J., & Steneck R.S. (2010) Rising to
697 the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**,
698 633–642.

699 Hughes T.P., Rodrigues M.J., Bellwood D.R., Ceccarelli D., Hoegh-Guldberg O., McCook L.,
700 Moltschaniwskyj N., Pratchett M.S., Steneck R.S., & Willis B. (2007) Phase shifts,
701 herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current biology : CB*, **17**,
702 360–365.

703 Jackson J.B. (2001) What was natural in the coastal oceans? *Proceedings of the National*
704 *Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 5411–8.

705 Jackson J.B., Kirby M.X., Berger W.H., Bjorndal K. a, Botsford L.W., Bourque B.J.,
706 Bradbury R.H., Cooke R., Erlandson J., Estes J. a, Hughes T.P., Kidwell S., Lange C.B.,
707 Lenihan H.S., Pandolfi J.M., Peterson C.H., Steneck R.S., Tegner M.J., & Warner R.R.
708 (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*
709 *(New York, N.Y.)*, **293**, 629–637.

710 Jackson J.B.C. & Alexander K.E. Introduction : The Importance of Shifting Baselines. 1–7.

711 Johansson C.L., van de Leemput I.A., Depczynski M., Hoey A.S., & Bellwood D.R. (2013)
712 Key herbivores reveal limited functional redundancy on inshore coral reefs. *Coral Reefs*,
713 **32**, 963–972.

714 Jost L. (2006) Entropy and diversity. *Oikos*, **113**, 363–375.

715 Knowlton N. & Jackson J.B.C. (2008) Shifting baselines, local impacts, and global change on
716 coral reefs. *PLoS biology*, **6**, e54.

717 Kulbicki M., Mou-tham G., Vigliola L., Wantiez L., Manaldo E., Labrosse P., & Letourneur
718 Y. (2011) Major coral reef fish species of the South pacific with basic information on
719 their biology and ecology. *CRISP-IRD report. Noumea SPC. 107 pp. + Annexes*, .

720 Labrosse, P., Kulbicki, M. and Ferraris J. (2002) Underwater visual fish census surveys.
721 Proper use and implementation. *Reef resource assessment tools. Noumea, New*
722 *Caledonia: Secretaria of the Pacific Community*, 54 pp.

723 Legendre P. & Legendre L. (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier,

724 McClanahan T.R. & Omukoto J.O. (2011) Comparison of modern and historical fish catches
725 (AD 750-1400) to inform goals for marine protected areas and sustainable fisheries.
726 *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology*, **25**, 945–55.

727 Moberg F. & Folke C. (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems.
728 *Ecological Economics*, **29**, 215–233.

729 Mora C., Aburto-Oropeza O., Ayala Bocos A., Ayotte P.M., Banks S., Bauman A.G., Beger
730 M., Bessudo S., Booth D.J., Brokovich E., Brooks A., Chabanet P., Cinner J.E., Cortés
731 J., Cruz-Motta J.J., Cupul Magaña A., Demartini E.E., Edgar G.J., Feary D. a., Ferse
732 S.C. a., Friedlander A.M., Gaston K.J., Gough C., Graham N. a. J., Green A., Guzman
733 H., Hardt M., Kulbicki M., Letourneur Y., López Pérez A., Loreau M., Loya Y.,
734 Martinez C., Mascareñas-Osorio I., Morove T., Nadon M.-O., Nakamura Y., Paredes G.,
735 Polunin N.V.C., Pratchett M.S., Reyes Bonilla H., Rivera F., Sala E., Sandin S. a., Soler
736 G., Stuart-Smith R., Tessier E., Tittensor D.P., Tupper M., Usseglio P., Vigliola L.,
737 Wantiez L., Williams I., Wilson S.K., & Zapata F. a. (2011) Global Human Footprint on
738 the Linkage between Biodiversity and Ecosystem Functioning in Reef Fishes. *PLoS*
739 *Biology*, **9**, e1000606.

740 Mouillot D., Graham N.A.J., Villéger S., Mason N.W.H., & Bellwood D.R. (2013) A
741 functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology &*
742 *evolution*, **28**, 167–77.

743 Mouillot D., Villéger S., Parravicini V., Kulbicki M., & Arias-gonzález J.E. (2014)
744 Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on
745 tropical reefs.

746 Naeem S. (1998) Species Redundancy and Ecosystem Reliability. *Conservation Biology*, **12**,
747 39–45.

748 Naeem S. (2012) Ecological consequences of declining biodiversity: A biodiversity-
749 ecosystem function (BEF) framework for marine systems. *Marine Biodiversity and*
750 *Ecosystem Functioning Frameworks, methodologies, and Integration* (ed. by M. Solan,
751 R.J. Aspden, and D.M. Paterson), pp. 256. Oxford University Press,

752 Naeem S., Duffy J.E., & Zavaleta E. (2012) The Functions of Biological Diversity in an Age
753 of Extinction. *Science*, **336**, 1401–1406.

754 Norkko A., Villnäs A., Norkko J., Valanko S., & Pilditch C. (2013) Size matters: implications
755 of the loss of large individuals for ecosystem function. *Scientific reports*, **3**, 2646.

756 Parravicini V., Villéger S., McClanahan T.R., Arias-González J.E., Bellwood D.R., Belmaker
757 J., Chabanet P., Floeter S.R., Friedlander A.M., Guilhaumon F., Vigliola L., Kulbicki
758 M., & Mouillot D. (2014) Global mismatch between species richness and vulnerability
759 of reef fish assemblages. *Ecology letters*, **17**, 1101–10.

760 Pearson R.G., Stanton J.C., Shoemaker K.T., Aiello-Lammens M.E., Ersts P.J., Horning N.,
761 Fordham D. a., Raxworthy C.J., Ryu H.Y., McNees J., & Akçakaya H.R. (2014) Life
762 history and spatial traits predict extinction risk due to climate change. *Nature Climate*
763 *Change*, **4**, 217–221.

764 Pimm S.L., Jenkins C.N., Abell R., Brooks T.M., Gittleman J.L., Joppa L.N., Raven P.H.,
765 Roberts C.M., & Sexton J.O. (2014) The biodiversity of species and their rates of
766 extinction, distribution, and protection. *Science (New York, N.Y.)*, **344**, 1246752.

767 Reynolds J.D., Dulvy N.K., Goodwin N.B., & Hutchings J.A. (2005) Biology of extinction
768 risk in marine fishes. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **272**, 2337–
769 44.

770 Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M., & Siemann E. (1997) The Influence of
771 Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*, **277**, 1300–
772 1302.

773 Turner B.L., Kasperson R.E., Matson P.A., McCarthy J.J., Corell R.W., Christensen L.,
774 Eckley N., Kasperson J.X., Luers A., Martello M.L., Polsky C., Pulsipher A., & Schiller
775 A. (2003) A framework for vulnerability analysis in sustainability science. *Proceedings*
776 *of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**, 8074–9.

777 Villéger S., Grenouillet G., & Brosse S. (2013) Decomposing functional β-diversity reveals
778 that low functional β-diversity is driven by low functional turnover in European fish
779 assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 671–681.

780 Villéger S., Mason N.W.H., & Mouillot D. (2008) New multidimensional functional diversity
781 indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**, 2290–2301.

782 Villéger S., Novack-Gottshall P.M., & Mouillot D. (2011) The multidimensionality of the
783 niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological
784 time. *Ecology letters*, **14**, 561–8.

785 Vitousek P.M. (1997) Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, **277**, 494–499.

786 Ward-Paige C., Mills Flemming J., & Lotze H.K. (2010) Overestimating fish counts by non-
787 instantaneous visual censuses: consequences for population and community descriptions.
788 *PloS one*, **5**, e11722.

789 Worm B., Barbier E.B., Beaumont N., Duffy J.E., Folke C., Halpern B.S., Jackson J.B.C.,
790 Lotze H.K., Micheli F., Palumbi S.R., Sala E., Selkoe K. a, Stachowicz J.J., & Watson
791 R. (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science (New York,*
792 *N.Y.)*, **314**, 787–90.

793 Worton B.J. (1995) Using Monte Carlo Simulation to Evaluate Kernel-Based Home Range
794 Estimators. *The Journal of Wildlife Management*, **59**, 794.

Supplementals

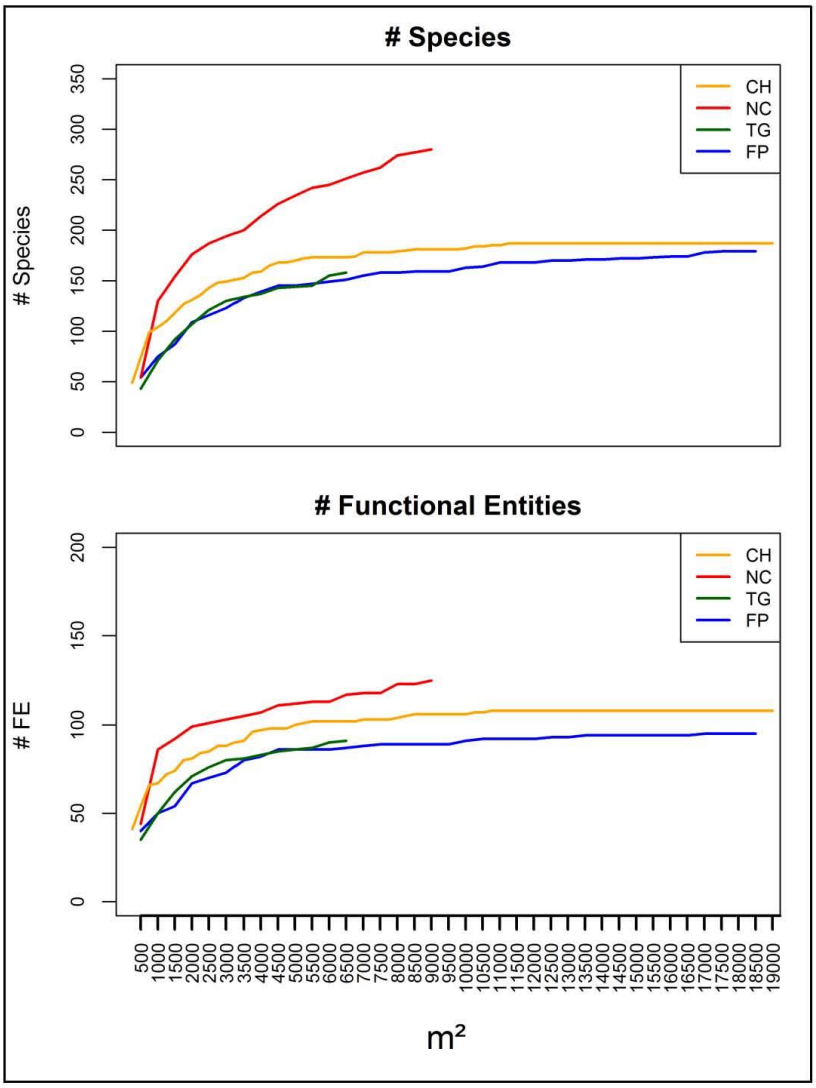


Figure S1. Accumulation curves for species and functional entities richness
Accumulation curves for species richness (top) and functional entities (bottom) for each of the four locations (Chagos, orange; New Caledonia, Red; Tonga, green; French Polynesia, blue) along transects (x-axis, m²).

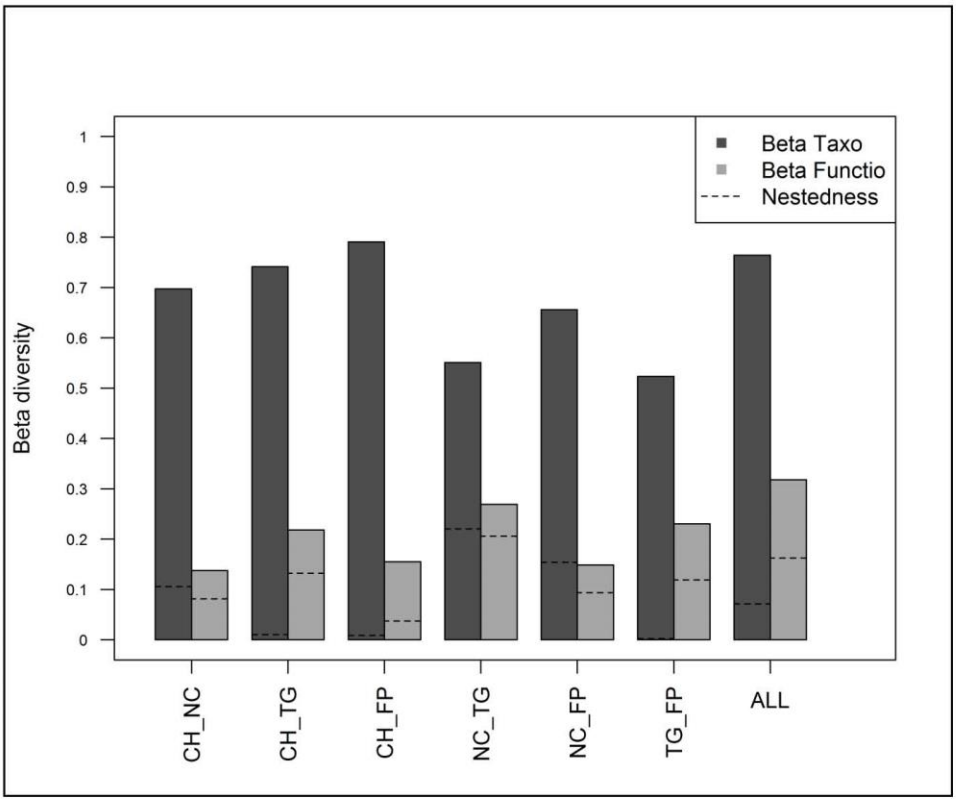


Figure S2. Pairwise taxonomic and functional beta diversity.
The beta taxonomic and functional diversity were computed using the partitioning framework of Baselga (2010) which discriminate the nestedness and replacement components of beta diversity. The replacement component implies that species are replaced by others, whereas the nestedness component induces the loss or gain of species from a larger species pool.
A large nestedness component implies than the species pool is a subsample of the regional species pool, whereas a large replacement component is due to species turnover. See Table S1 for values.

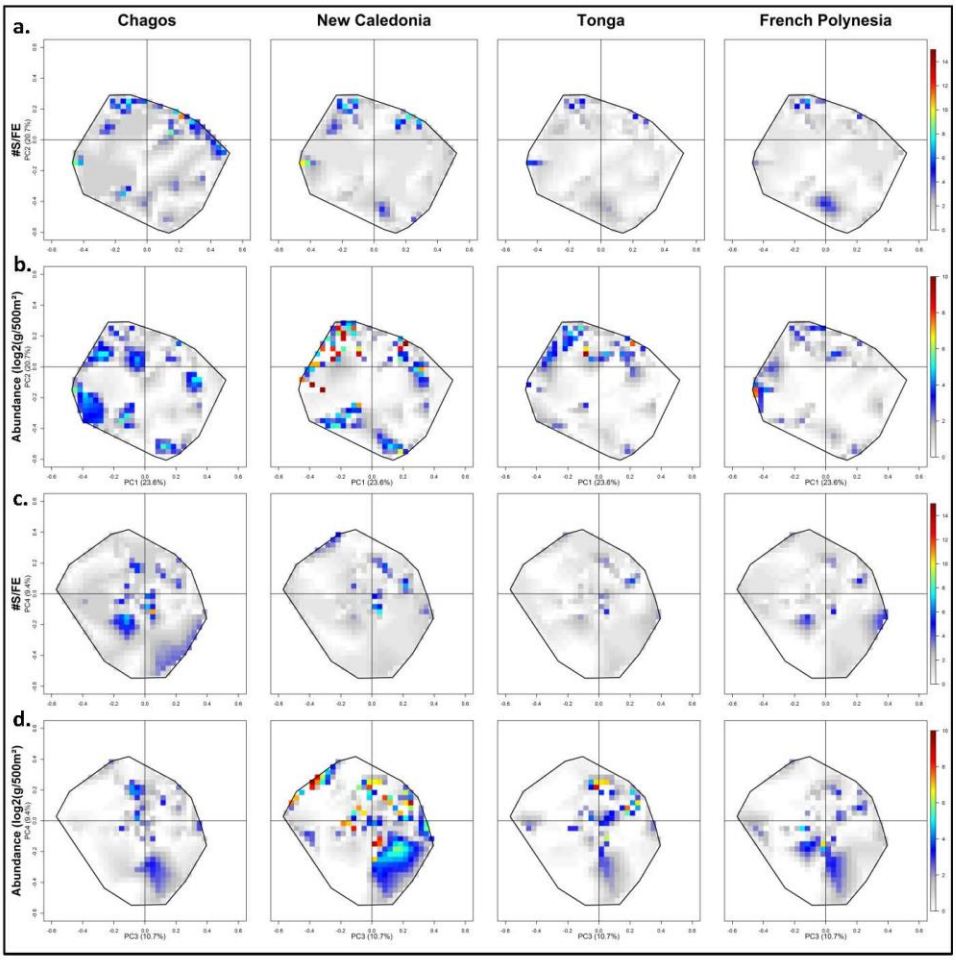


Figure S3. Lapping of functional redundancy in the functional space.
(a) shows the distribution of the number of species per functional entities in the PC1-PC2 functional plane and (c) in the PC3-PC4 functional place.
(b) shows the distribution of the number of individuals per functional entities in the PC1-PC2 functional plane and (d) in the PC3-PC4 functional place.

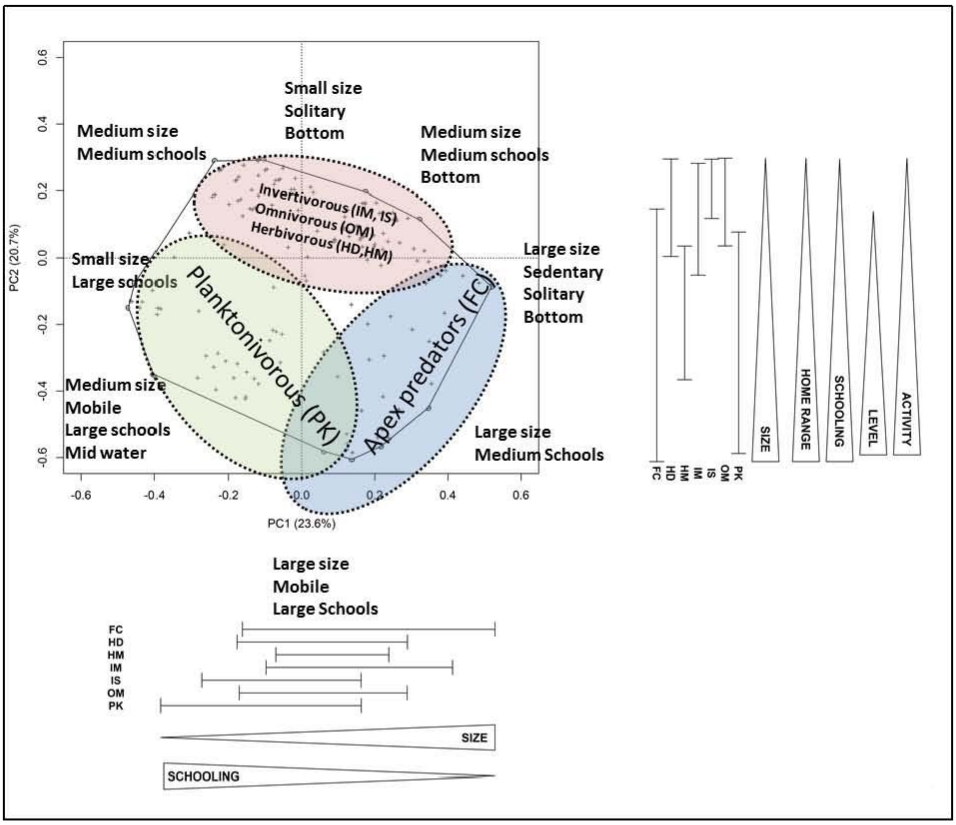


Figure S4. PCs axes characterization

Characterization of the functional space with six most important functional trait characterizing PCoA axis 1 and 2: 1) "Size" of fish, 2) "Home-range" or the mobility of fish, 3) "Schooling" or the gregariousness of fish species, 4) "Level" or the vertical position in the water column and 5) the "Diet" with 7 categories (HD: herbivorous-detritivorous, HM:macroalgal herbivorous, IS: invertivorous targeting sessile invertebrates, IM: invertivorous targeting mobile invertebrate, PK: planktivorous, FC: piscivorous, and OM: omnivorous and 6) the "Activity" (diurnal or nocturnal).

The range coordinates of PCoA axes for the different modalities of ordered qualitative functional trait were used to define the trait modalities characterizing PCoA axis. For the "Size", "Home range", "Schooling", "Level" and "Activity" traits, the larger part of arrows indicate the highest values of the modalities. For the "Diet" trait, the range of the values is indicated for each modality.

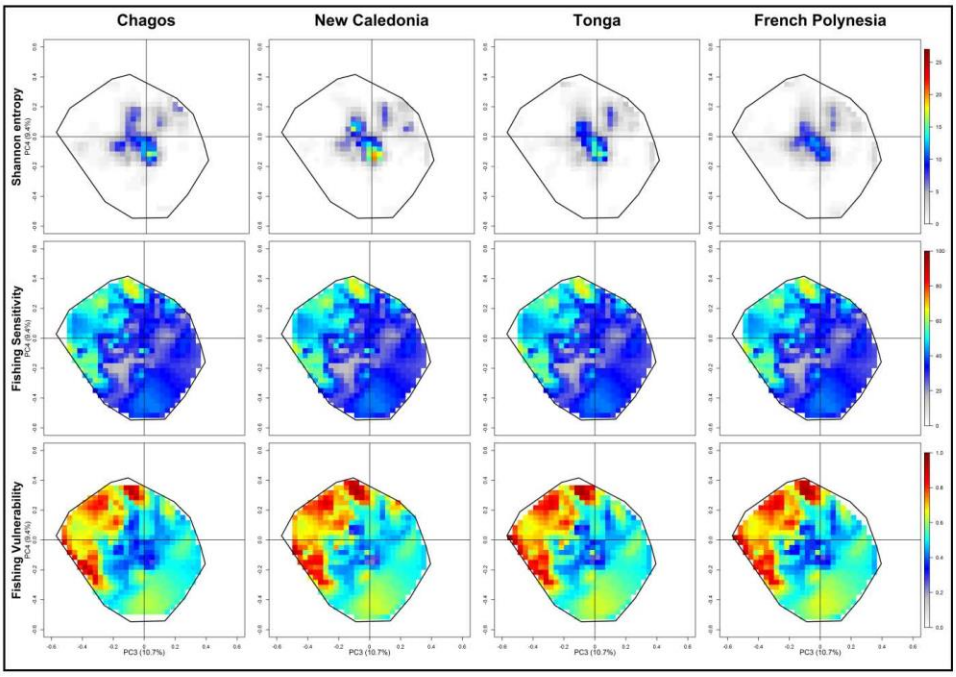


Figure S5. Mapping of redundancy, sensitivity and vulnerability in the functional space in the PC3-PC4 functional place.
The top row (a) shows the distribution of the Shannon entropy, measuring the level of functional redundancy in functional entities, across the functional space for each location. The middle row (b) shows the distribution of sensitivity to fishing across the functional space while the bottom row (c) is the distribution of vulnerability to fishing in this space.

Table S1. Beta Taxonomic (Dark Grey) and Functional (Light Grey) diversity (Jaccard dissimilarity) between each site.

	Chagos	New Caledonia	Tonga	French Polynesia
Chagos	-	0.14	0.22	0.15
New Caledonia	0.70	-	0.27	0.15
Tonga	0.74	0.55	-	0.23
French Polynesia	0.79	0.66	0.52	-

Research

Ecography 36: 001–009, 2013
doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00291.x
© 2013 The Authors. Ecography © 2013 Nordic Society Oikos
Subject Editor: Thierry Oberdorff. Accepted 21 March 2013

Global patterns and predictors of tropical reef fish species richness

V. Parravicini, M. Kulbicki, D. R. Bellwood, A. M. Friedlander, J. E. Arias-Gonzalez, P. Chabanet, S. R. Floeter, R. Myers, L. Vigliola, S. D'Agata and D. Mouillot

V. Parravicini, (valeriano.parravicini@ird.fr) and M. Kulbicki, IRD, Inst. de Recherche pour le Développement, UR 227 CoReUs, LABEX Corail, Laboratoire Arago, BP 44, FR-66651, Banyuls/mer, France. VP also at: CESAB-FRB, Immeuble Henri Poincaré, Domaine du Petit Arbois, FR-13857, Aix-en-Provence cedex 3, France. – D. R. Bellwood, School of Marine and Tropical Biology, James Cook Univ., Townsville, QLD 4811, Australia. DRB also at: Australian Research Council, Center of Excellence for Coral Reef Studies, James Cook Univ., Townsville, QLD 4811, Australia. – A. M. Friedlander, Hawaii Cooperative Fishery Research Unit and Univ. of Hawaii at Manoa, Honolulu, HI, USA. – J. E. Arias-Gonzalez, Laboratorio de Ecología de Ecosistemas de Arrecifes Coralinos, Depto de Recursos del Mar, Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Inst. Politécnico Nacional, Unidad Mérida, Antigua Carretera a Progreso Km. 73 Cordemex, Mérida, Yucatán, 97310 Mexico. – P. Chabanet, IRD, Inst. de Recherche pour le Développement, UR 227 CoReUs, LABEX Corail, BP 50172, CS 41095, FR-97495 Ste Clotilde cedex, Reunion Island, France. – S. R. Floeter, Depto de Ecologia e Zoologia, Univ. Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina 88010-970, Brazil. – R. Myers, Seaclicks – Coral Graphics, 9273 Silent Oak Circle, Wellington, FL 33411, USA. – L. Vigliola and S. D'Agata, IRD, Inst. de Recherche pour le Développement, UR 227 CoReUs, LABEX Corail, BP A5 – 98848 Nouméa Cedex, New Caledonia. SD also at: Laboratoire Ecologie des Systèmes Marins Côtiers UMR 5119, CNRS, IRD, IFREMER, UM2, UM1, cc 093, Place E. Bataillon, FR-34095, Montpellier Cedex 5, France. – D. Mouillot, Australian Research Council, Center of Excellence for Coral Reef Studies, James Cook Univ., Townsville, QLD 4811, Australia. DM also at: Laboratoire Ecologie des Systèmes Marins Côtiers UMR 5119, CNRS, IRD, IFREMER, UM2, UM1, cc 093, Place E. Bataillon, FR-34095, Montpellier Cedex 5, France.

In the marine realm, the tropics host an extraordinary diversity of taxa but the drivers underlying the global distribution of marine organisms are still under scrutiny and we still lack an accurate global predictive model. Using a spatial database for 6336 tropical reef fishes, we attempted to predict species richness according to geometric, biogeographical and environmental explanatory variables. In particular, we aimed to evaluate and disentangle the predictive performances of temperature, habitat area, connectivity, mid-domain effect and biogeographical region on reef fish species richness. We used boosted regression trees, a flexible machine-learning technique, to build our predictive model and structural equation modeling to test for potential 'mediation effects' among predictors. Our model proved to be accurate, explaining 80% of the total deviance in fish richness using a cross-validated procedure. Coral reef area and biogeographical region were the primary predictors of reef fish species richness, followed by coast length, connectivity, mid-domain effect and sea surface temperature, with interactions between the region and other predictors. Important indirect effects of water temperature on reef fish richness, mediated by coral reef area, were also identified. The relationship between environmental predictors and species richness varied markedly among biogeographical regions. Our analysis revealed that a few easily accessible variables can accurately predict reef fish species richness. They also highlight concerns regarding ongoing environmental declines, with region-specific responses to variation in environmental conditions predicting a variable response to anthropogenic impacts.

Understanding the mechanisms generating and maintaining the global distribution of species richness is one of the major goals of biogeography and ecology (Gaston 2000), but we still lack conclusive evidence to separate processes from patterns (Hawkins et al. 2003). Although mechanisms are not well understood, strong relationships between species richness and environmental or geographical variables have been identified at large scales. Indeed, in the marine realm, recurrent predictors of species richness are consistently sea surface temperature, habitat area, and the mid-domain effect (Bellwood et al. 2005, Tittensor et al. 2010). This suggests that, even if understanding mechanisms producing vs. maintaining variation in species richness remains challenging, it is possible to identify, contrast and disentangle those factors that best explain current-day large-scale patterns (Hawkins et al. 2003, Jetz and Fine 2012).

In the marine realm, the tropics host an extraordinary diversity of taxa upon which ecosystem goods and services depend (Worm et al. 2006). Tropical coastal zones, however, are presently in severe decline (Bellwood et al. 2004, Knowlton and Jackson 2008). Human pressures and global environmental changes are inducing local biodiversity erosion which may imperil ecosystem functioning (Bellwood et al. 2012). Identifying and ranking environmental or

ECOG_A_000291.INDD 1 4/9/2013 12:45:59 PM

geographical variables maintaining species richness is thus critical to addressing the worldwide biodiversity crisis.

Here we built a predictive model of reef fish species richness at a global scale and we disentangled the relative contribution of environmental (i.e. temperature, habitat area, connectivity) and geographical variables (i.e. mid-domain effect, biogeographical region) in explaining observed global diversity patterns. Previous works on reef fishes focused on the Indo-Pacific (Bellwood et al. 2005) or Tropical Eastern Pacific (Mora and Robertson 2005). These studies identified habitat area (Bellwood and Hughes 2001), the mid-domain effect (Connolly et al. 2003), connectivity to the Indo-Australian Archipelago (IAA; Mora et al. 2003), and a combination of mid-domain effect and habitat area (Bellwood et al. 2005) as the main predictors of reef fish richness. The mid-domain effect considers the spatial variation of species richness as due to bounding constraints (Colwell and Hurtt 1994). If the geographical ranges of species are randomly placed within a bounded domain, the resultant richness gradient will form a peak in the middle of the domain (i.e. the mid-domain). Following Stehli, Wells, Potts and Rosen (reviewed by Bellwood et al. 2012) we propose a connectivity hypothesis that postulates that areas with low geographical distances between habitat patches will sustain comparatively higher species richness as it allows for potentially more interconnected meta-communities. At smaller scales, this hypothesis is supported by experimental evidences documenting higher fish species richness along continuous reefs than in isolated reef patches (Belmaker et al. 2011). The area hypothesis predicts that the greater the habitat area, the higher the number of species that can be maintained (Gray 2001). Finally, the energy hypothesis predicts that higher temperature supports high species richness through its effects on the biochemical kinetics of metabolism (Allen et al. 2002).

Although major predictors of reef fish richness have been identified, a more complex scenario emerges when attempting to disentangle their relative influence at a global scale. Different oceanic basins have markedly different evolutionary histories (Floeter et al. 2008, Cowman and Bellwood 2013). The Indo-Pacific region, where most previous research was focused, shows a unique pattern of variation in species richness which is markedly different from that observed in the Atlantic Ocean. In the Indo-Pacific, species richness declines nearly uniformly with increasing distance from the IAA, which is close to the mid-domain of the region (Bellwood et al. 2012). In contrast, the biodiversity hotspot in the Atlantic Ocean (i.e. the Caribbean) is distant from the mid-domain and comparatively less connected to surrounding areas because of several biogeographical barriers (Luiz et al. 2012).

Contrary to the pattern observed in the tropical Indo-Pacific (Bellwood et al. 2005), at a broader latitudinal scale in the Atlantic Ocean, Macpherson (2002) found a major role of temperature and a negligible effect of area in explaining the distribution of species richness for several marine taxa, including fishes. Complex interactions between environmental, geographic and historical variables may thus blur the patterns and weaken the predictive power of models at a global scale.

To overcome these constraints and to provide a robust predictive model of fish species richness in the tropics, we accounted for the biogeographical region in our analysis. Our goal is to test whether an accurate predictive model can be proposed for reef fishes at global scale based on geometric, biogeographical and environmental factors and accounting for their interactions. After construction of the predictive model, we then used structural equation models to further explain the complex pathways between explanatory factors and fish richness.

Methods

Fish species lists

We obtained estimates of reef fish species richness at 163 locations worldwide (Fig. 1). We examined almost 500 references and extracted information from published works, regional checklists, monographs on specific families or genera, and reports (Supplementary material Appendix 1). We restricted data collection to the oceans portion showing a minimum monthly sea surface temperature (hereafter SST) of 17°C. Although the present study focused on the tropics, whose SST limit is usually set at 20°C, we decided to use a broader definition of 'tropical' oceans, thereby including locations where species of tropical affinity are present. The inclusion of those locations between 17°C and 20°C broadens

Figure 1. Geographical position of the 163 locations (black circles) for which information on the presence–absence of tropical reef-associated fish was available. Dotted lines indicates known physical or physiological barriers considered as boundaries of the domains. Stars represents the position of the mid-domains. EPB: Eastern Pacific Barrier; MAB: Mid-Atlantic Barrier; AOB: Amazon-Orinoco Barrier.

ECOG_A_000291.INDD 2 4/9/2013 12:46:00 PM

the range of variables, potentially increasing the accuracy of our predictive model. Overall, we obtained information on the distribution of 6336 reef fishes from 37 locations in the Atlantic Ocean, 39 in the Indian Ocean, 70 in the Pacific Ocean, and 17 in the Tropical Eastern Pacific.

Explanatory variables

Explanatory variables were selected according to several hypotheses explaining the variation in species richness based on previous works and general ecological theories. In particular, we considered the following hypotheses: 1) energy; 2) area; 3) mid-domain (hereafter MD) effect and 4) connectivity.

Estimates for each explanatory variable were obtained for each location using two geographical definitions of location. First, according to maps and descriptions in the original literature used to estimate species richness, we defined for each location, the area of the shelf (sea-bottom down to 200 m depth) to which the species list pertained. The shelf was defined using SRTM30_PLUS bathymetry (Shuttle Radar Topography Mission) available at <http://topex.ucsd.edu/WWW_html/srtm30_plus.html>. In this way, we obtained polygons of different size according to the locations, which were later used for the extraction of explanatory variables from raster and vector spatial files. Second, we estimated explanatory variables within a standard radius of 600 km around each location. The 600 km radius was chosen because it was already successfully employed by previous research conducted in the Indo-Pacific (Bellwood et al. 2005) and encompasses the probable larval dispersal envelope of reef fishes (Swearer et al. 2002). All spatial analyses were conducted using a global equal area Behrmann projection with the prime meridian set at 145° longitude.

For the energy hypothesis, we evaluated SST (i.e. minimum, mean, maximum and the range of annual values of sea surface temperature). This information was obtained from the Bio-ORACLE database at a resolution of 5 arcmin (Tyberghein et al. 2012) available at <www.oracle.ugent.be>. SST estimates were based on monthly mean values from 2002 to 2009.

For the area hypothesis we considered the total coral reef area (km^2), the shelf area (km^2) and the coast length (km). Shelf area was considered as a relevant proxy of the historical habitat availability as it provides an approximate estimate of the coastal waters during the Pleistocene low sea level stands (Bellwood et al. 2005). Coast length was used as an estimate of the present extent of coastline used by shallow water reef fish. Both coast length and shelf area were obtained using SRTM30_PLUS bathymetry (Shuttle Radar Topography Mission). Estimates of coral reef area were obtained from data based on the Coral Reef Millennium Census project (Andréfouët et al. 2006) and available at: <http://data.unep-wcmc.org/>.

The potential effect of MD on species richness was also considered. Typically it is assessed using null-models based on resampling of species with defined geographical ranges (Currie and Kerr 2008). However, there is a substantial lack of agreement on the most appropriate null-model and this approach does not easily account for multiple predictors in the same analysis. Thus, we implemented the approach developed by Bellwood et al. (2005) calculating the distance from the MD relative to the domain size (i.e. the normalised distance to the MD) for each location. We operatively defined the domains as those areas within well-known physical or physiological barriers that are rarely crossed by reef fishes. We defined five such domains in all (Fig. 1). In the Indo-Pacific we considered the area from the western Indian Ocean to Easter Island and Salas y Gómez as separated from the Tropical Eastern Pacific by the East Pacific Barrier (Robertson et al. 2004, Robertson and Cramer 2009). In the Atlantic Ocean, we considered two distinct domains along the west coast, respectively separated by the Amazon River barrier and one domain in the east coast, east and west coasts of the Atlantic being separated by the Mid-Atlantic Barrier (Luiz et al. 2012).

In order to account for the connectivity hypothesis, connectivity was defined as the relative proximity of each location to patches of reef fish habitat. Connectivity estimates were calculated using a nearest neighbour approach, which is typically employed in ecological research (Moilanen and Nieminen 2002). In particular, using a Behrmann projection, the world was divided into cells (200 × 200 km at the equator) from which only cells containing reef fish habitat (i.e. coast or coral reef) were retained. These cells represent habitat patches and for each location we computed the inverse of the mean distance from the location to the 10 nearest patches. We arbitrarily used 10 nearest neighbours instead of 1 in order to limit the strong dependency of the variable to a single neighbour, which may not always be highly connected to the most proximate reefs because of current flows (Mora et al. 2012). Finally, we considered the different evolutionary histories characterising each biogeographical region (Cowman and Bellwood 2013). We therefore included a 'region' factor as a predictor variable. We used four biogeographical regions: the Atlantic Ocean, Indian Ocean, and Pacific Ocean and the Tropical Eastern Pacific.

Data analysis

In order to build a predictive model for global patterns of species richness for tropical reef fishes we implemented boosted regression trees (hereafter BRT, Friedman 2001). BRT differ from traditional regression methods that produce a single 'best' model in that they combine large numbers of simple trees to optimize predictive performance (Elith et al. 2008). This approach was preferred over linear or additive models for two main reasons: 1) BRT can handle complex relationships and interactions among predictor variables that were expected to emerge at a global scale; 2) BRT are considered as a robust technique which can handle outliers and non-linearity (Friedman 2001, Elith et al. 2008). Although BRT were also considered relatively robust to collinearity among predictor variables, it has been recently shown that removing collinearity from explanatory variables showing a Pearson correlation coefficient higher than |0.7| is a desirable practice also with techniques based on boosting (Dormann et al. 2012).

After testing for collinearity between explanatory variables, we decided to remove maximum SST, minimum SST and the extent of the continental shelf (Supplementary

ECOG_A_000291.INDD 3 4/9/2013 12:46:00 PM

material Appendix 2). Regarding SST estimates, high collinearity was detected between mean SST and minimum or maximum SST, thus suggesting that mean SST alone contains most of information about temperature extremes. In addition, we detected collinearity between shelf area and coast length and we decided to remove the shelf area from further analyses because previous research evidenced a negligible role of this variable on reef fish richness (Bellwood et al. 2005).

BRT were fitted using the gbm library in R (Ridgeway 2007) with additional functions provided by Elith et al. (2008). This technique allows for the specification of four main parameters: bag fraction (*bf*), learning rate (*lr*), tree complexity (*tc*) and the number of trees (*nt*). *bf* is the proportion of samples used at each step, *lr* is the contribution of each fitted tree to the final model, *tc* is the number of nodes of each fitted tree determining the extent to which statistical interactions were fitted, and *nt* represents the number of trees corresponding to the number of boosting iterations. Optimal setting of the parameters was chosen using 5-fold cross validation (CV). The procedure provides a parsimonious estimate, CV–D^2 (i.e. the cross validated proportion of the deviance explained), representing the expected performance of the model when fitted to new data (Elith et al. 2008). Using CV, we explored different combinations of the parameters to be set and retained the model showing the highest CV–D^2 (Supplementary material Appendix 3).

We also explored the possibility of eliminating non-informative predictor variables to select the most parsimonious model. This simplification process uses CV procedure, progressively simplifying the model fitted to each fold, and using the average CV errors to decide which and how many variables can be removed from the original model without decreasing its performance (see Appendix 2 in Elith et al. 2008 for details on the simplification procedure).

The relative influence of predictor variables in BRT models was evaluated with the contribution to model fit attributable to each predictor, averaged across all the trees fitted (Friedman 2001). In order to account for uncertainty around these estimates, the relative influence of each explanatory variable was calculated on 1000 bootstrap replicates of the original dataset in order to compute 95% confidence intervals. Similarly, we evaluated the accuracy of our predictive model calculating and mapping 95% confidence intervals of model predictions at each location.

We also identified the most important interactions between each pair of predictors (Elith et al. 2008). The effect of the most important predictors on fish richness was visualized by means of partial dependence plots, obtained by plotting predicted values in relation to major variables, while maintaining other variables constant.

As BRT cannot provide a simple way to depict model structure (i.e. no equation) and outputs, we illustrated BRT by plotting the first regression tree fitted by the technique.

In addition to BRT, which was used with the main goal of building a predictive model, structural equation models (SEM) were employed to disentangle direct vs indirect effects of explanatory variables on fish richness by evaluating many causal paths. SEM thus quantifies the relative direct and indirect contributions of predictors by incorporating partial regression models in order to disentangle pure variable effects (Mitchell 1992). This analysis was conducted because ecological relationships between our predictor variables may blur direct relationships. Thus, disentangling the existence of 'mediation effects' on fish richness may allow for a better understanding of their interactions.

The modeling process in SEM requires the a priori specification of pathways considering the relationships between variables. In this study, we specified the conceptual model based on hypothesized mechanisms expected to operate in tropical reef systems. First, we included all the direct relationships between explanatory variables and reef fish richness. Second, we introduced hypothesized relationships between pairs of explanatory variables, largely based on previous knowledge and general ecological theory. A potential effect of temperature-related variables on coral reef area was included in the model as temperature is known to be a limiting factor for coral reef development and also relates to the aragonite saturation (Kleypas et al. 1999).

Moreover we hypothesized an effect of the region on several variables. In particular, we hypothesized a region effect on coral reef area, because coral reef area is asymmetrically distributed across regions (Bellwood et al. 2005). Similarly, we considered a regional effect on connectivity, as the Pacific, Indian and Atlantic Oceans differ markedly in their history of connectivity (Cowman and Bellwood 2013). Other potential effects of regions, namely on temperature and MD effect were excluded because we forcedly considered the same temperature range in each region and the metric used to measure the MD influence was a priori standardized according to the domain size.

SEM was fitted using the 'lavaan' library in R using the Bollen–Stine bootstrapping technique which is adequate when fitting SEMs on variables not showing normal distribution (Rosseel 2012).

Spatial autocorrelation is a fundamental property of biogeographical data, with nearby locations are more related than distant ones. However, the autocorrelation of model residuals is a direct evidence that some unmeasured variables are missing to explain the spatial structure in the data (Hawkins et al. 2007, Hawkins 2012). We thus tested for spatial autocorrelation in the residuals of the final models (both BRT and SEM) by computing Moran's I index for different spatial lags. Moran's I correlograms were computed using 5 classes of distance-based neighbors defined by increasing the spatial lag by 500 km, from 2500 km (i.e. the minimum distance needed for having at least one neighbor for each location) to 5000 km which represents the largest spatial gap between islands (Victor and Wellington 2000). The analysis was conducted using the 'spdep' package in R (Bivand et al. 2013). Spatial patterns of the residuals were also mapped in order to highlight locations where overestimation or underestimation of reef fish richness occurred.

Results

The highest values of reef fish richness were disproportionally found in the Indo-Pacific, and especially in the IAA (Table 1; Fig. 2) with 2016 species in the Philippines. From the IAA, richness tends to decrease almost regularly both eastward and westward. An exception to this regular pattern occurred in the western Indian Ocean where species richness between

ECOG_A_000291.INDD 4 4/9/2013 12:46:00 PM

Table 1. Species and genera richness in each of the four regions (right part of the table) and species and genera in common for each pair of regions (left part of the table). Grey cells represent information at genus level while white ones are referred to species level.

	Atlantic	Indian	Pacific	TEP	Species richness	Genera richness
Atlantic		159	148	161	1186	372
Indian	84		678	137	3236	809
Pacific	74	2383		142	3919	815
TEP	65	103	120		634	281

Madagascar and Mauritius rises to approximately half the IAA with more than 950 species. The Atlantic Ocean and the Tropical Eastern Pacific (hereafter TEP) showed a comparatively lower richness in reef fishes. The richest area in the TEP was Panama with 330 species, while the richest area of the Atlantic Ocean was located between Cuba and the Virgin Islands with 461 species.

The final models obtained using either locations defined as polygons of varying size or standard areas within a 600 km radius yielded almost identical results. Therefore, we report only the results obtained using polygons of varying sizes for each location because they better reflect the basis of our fish data, while the results obtained using standard areas are reported in Supplementary material Appendix 4.

The final model accounted for all seven predictor variables, none of which was removed by the simplification procedure. Their relative influences are in descending order: coral reef area, region, coast length, connectivity, normalized distance to the MD, mean SST and SST range (Fig. 4). Area predictors (i.e. coral reef area and coast length) showed a more or less complex positive asymptotic relationship with species richness (Fig. 5). A positive relationship with fish richness was found for the mean SST and connectivity as well. The relationship between fish richness and the distance from MD was instead negative and the SST range was linked to fish richness by a complex hump-shaped relationship.

The final BRT model showed a high predictive performance, explaining 80% of the total deviance using a cross-validated procedure. The relationship between observed and predicted species richness was remarkably high ($R^2 = 0.95$ for a regression of slope 1 and 0 intercept, Fig. 3). In addition, uncertainty around predictions was extremely low, generally being $< 2\%$ of the observed richness at a given location (see maps in Supplementary material Appendix 5).

Interaction between predictors played an important role. BRTs considering interactions between predictors performed much better than simpler BRTs (Supplementary material Appendix 6). Region, in particular, was the most 'interacting' variable and had relatively strong interactions especially with coral reef area, distance from MD, and coast length, thus highlighting that these factors have different effects in each region (Supplementary material Appendix 6, Fig. 5). In general individual effects in the Atlantic Ocean and TEP appeared to be less pronounced than in the Pacific and Indian oceans. This is partially due to an 'intercept' effect, since the diversity of the Indian and Pacific oceans is much higher than that of the other regions.

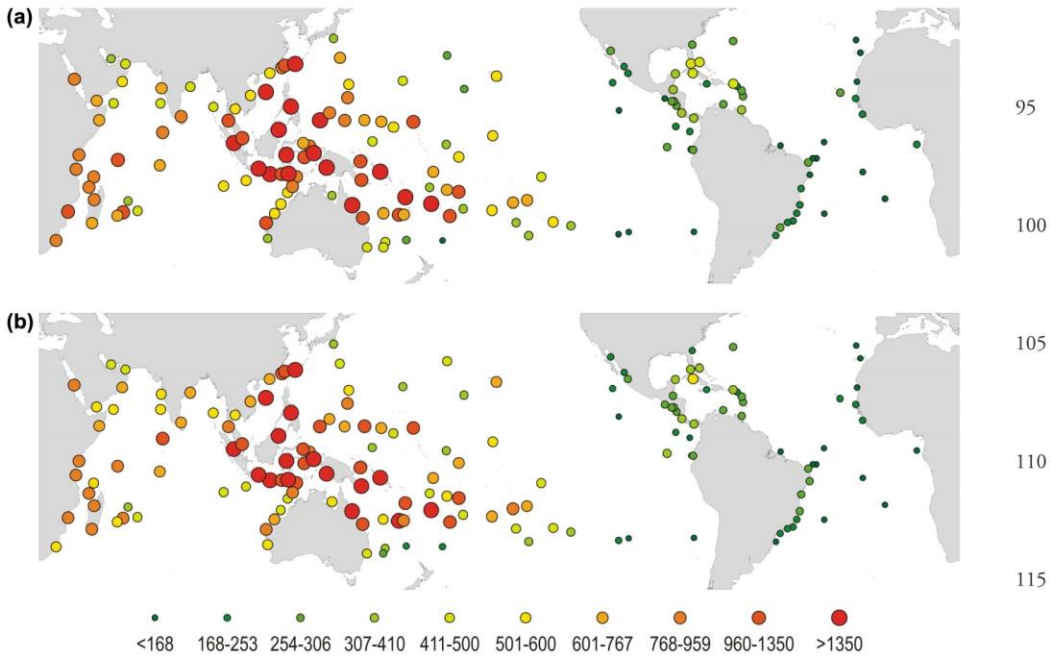


Figure 2. (a) Map of the observed richness of reef-associated fishes; (b) map of the richness of reef-associated fishes predicted by the BRT model. Colors and circle size represent 10 richness classes indentified based on the observed richness. The same scheme was later applied on the map of predicted richness.

ECOG_A_000291.INDD 5 4/9/2013 12:46:01 PM

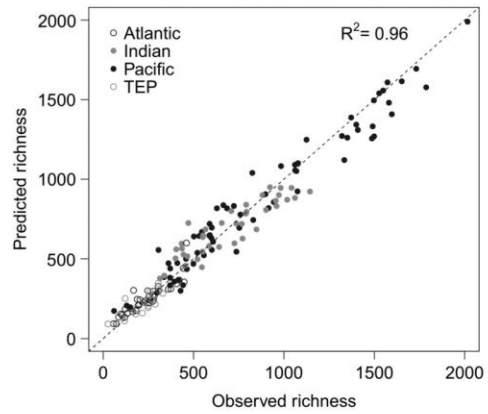


Figure 3. Relationship between observed species richness at each location and species richness predicted by the BRT model. Empty black circles: Atlantic Ocean; empty grey circles: Tropical Eastern Pacific (TEP); filled black circles: Pacific Ocean; filled grey circles: Indian Ocean.

The tests for detecting spatial autocorrelation in the residuals were not significant for all the spatial lags considered (at 1st lag: Moran's I = 0.0528, p = 0.068, Supplementary material Appendix 7), indicating that a spatial structure in overestimation or underestimation of species richness was not found.

The structural equation model was highly significant ($\chi^2 = 214$, DF = 12, $p < 0.0001$) and explained 54% of the total variation in fish richness. However, we detected significant spatial autocorrelation in SEM residuals (at 1st lag: Moran's I = 0.1708, $p < 0.0001$, Supplementary material Appendix 7). Since the violation of spatial independence tends to inflate type I errors (Legendre 1993), we limited the interpretation of the SEM model to the path coefficients, without reporting information on the significance of the effects (Kissling et al. 2008). SEM results were generally consistent with the results obtained with the BRT, particularly the ranking of direct predictor effects (Fig. 6). Path coefficients highlighted that region played mainly a direct role on species richness; its effect on coral reef and connectivity was comparatively lower. In contrast, mean SST showed a strong positive indirect effect on species richness, mediated by coral reef area.

Discussion

We analyzed the relative contribution of a range of variables in explaining current-day tropical reef fish richness at a global scale. Our analysis revealed the potential for biogeographical history to interact with present environmental variables to shape the distribution of reef fish richness. Environmental predictors, in fact, showed different effects according to the biogeographical region. This has been previously documented for terrestrial environments, where the role of present environmental variables has been shown to differentially shape amphibians richness in different biogeographical realms (Buckley and Jetz 2007). Likewise, with deeper insights into evolutionary history, Jetz and Fine (2012) demonstrate how jointly considering historical and contemporary environmental predictors accounts for more than 80% of the variation in the diversity of terrestrial vertebrates at a global scale.

The analysis of interaction strength between explanatory variables highlighted that the region (used here as a proxy of evolutionary history) established strong interactions, especially with the MD effect, coral reef area, coast length and SST range. The effect of evolutionary and biogeographical history on reef fish distribution patterns has been documented worldwide (Floeter et al. 2008, Bellwood et al. 2012, Cowman and Bellwood 2013) and has underpinned major shifts in species richness distribution during the past 50 million yr (Renema et al. 2008). Our results and the interactions detected between region and other predictors

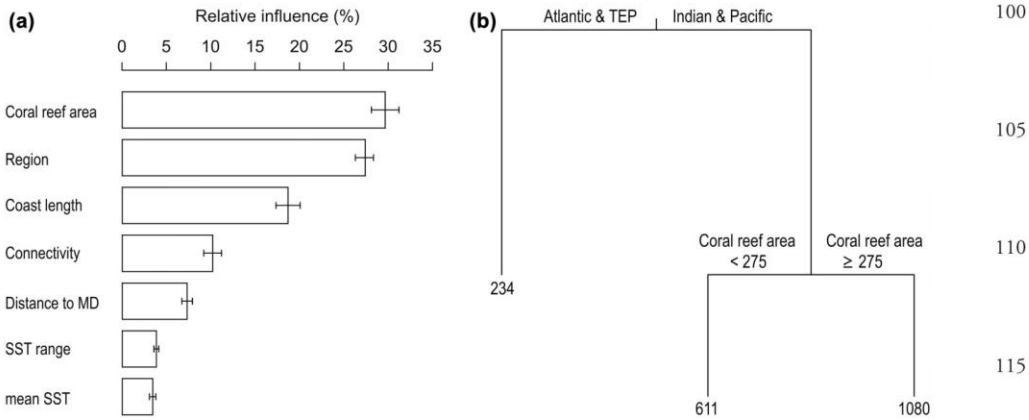


Figure 4. (a) Relative influence of the predictor variables as ranked by the final BRT model. Error bars represent 95% confidence intervals obtained from 1000 bootstrap samples of the original dataset. (b) First tree fitted by the BRT. The end points of the tree (nodes) represent mutually exclusive combinations of independent variables. At each node, a mean estimate of the dependent variable is calculated from the data points falling within that node. The final BRT model contains 1700 trees.

ECOG_A_000291.INDD 6 4/9/2013 12:46:02 PM

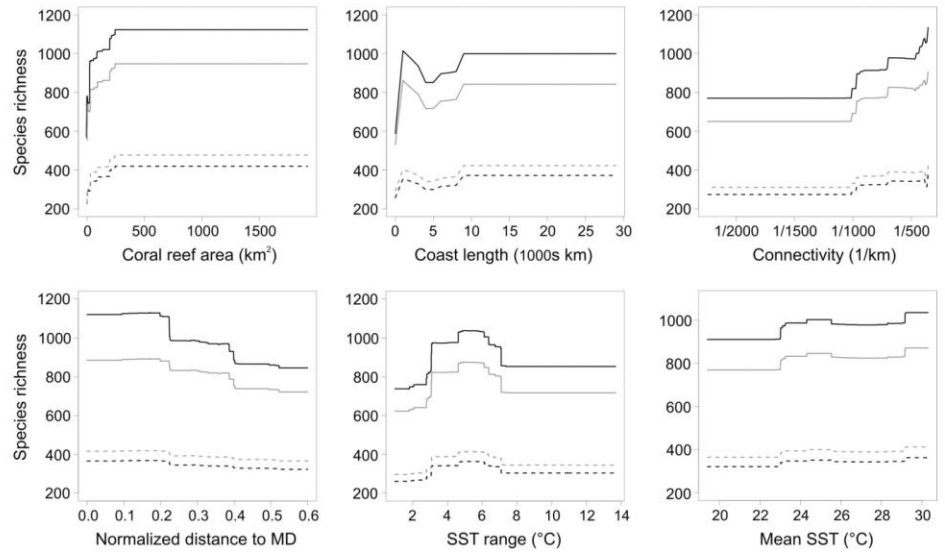


Figure 5. BRT model predictions of reef-associated fish richness according to several explanatory variables for the different regions. Values for predictors other than those on the x-axis are held constant at their mean. Black lines: Pacific Ocean; grey lines: Indian Ocean; dotted black lines: Atlantic Ocean; dotted grey lines: Tropical Eastern Pacific.

are consistent with the hypothesis that a combined effect of phylogenetic and biogeographical histories, and present environmental characteristics is likely to shape the present geographical pattern of reef fish richness. In this regard, it is worth mentioning that the relative importance of variables obtained with the BRT model includes most of their interactions. This also explains the higher influence of the region factor recorded by BRT compared to SEM models. While BRT accounts for interactions between predictors but not for mediation effects, SEM does the opposite and their results should be seen as complementary. The spatial autocorrelation detected in SEM residuals but not in BRT residuals is likely due to the higher predictive performance of the latter models which show a low proportion of unexplained variation.

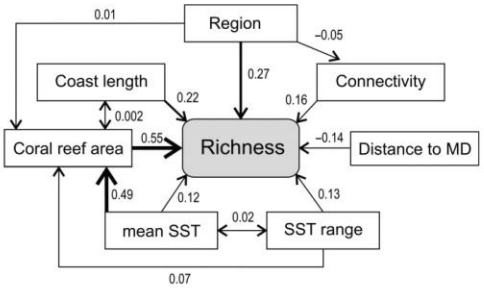


Figure 6. Results of the structural equation model performed to assess direct and indirect effects of explanatory variables on reef fish species richness. Numbers represent standardized path coefficients. Arrows thickness is proportional to path coefficients. Since we detected spatial autocorrelation for SEM residuals potentially inflating type I error, we reported all the path coefficients without considering p-values.

Besides history, our analyses evidence a primary role of area variables and, in particular, of coral reef area. This is in agreement with the findings of Bellwood et al. (2005), who identified coral reef area and MD effect as the key variables explaining most variation in reef fish diversity patterns across the Indo-Pacific. However, contrary to their analyses, we detect only a minor role of the MD effect. This is, at least in part, due to the global scale of our work, embracing five separate domains, whereas Bellwood et al. (2005) focused on the Indo-Pacific domain. Partial dependence plots confirm an important role of the MD in the Pacific Ocean while its effect is less influential in the Indian Ocean and especially in the TEP and the Atlantic Ocean (Fig. 5). The comparatively lower influence of the MD effect in the Indian Ocean is likely due to the high richness of the south-west coast of the basin reaching a fish species richness almost half that of the IAA. This secondary hotspot has already been documented to be the cause of a main deviation from the null expectation depicted by the sole MD effect (Connolly et al. 2003). Despite the high number of species that the Indian Ocean shares with the Pacific, our findings suggest that the Indian Ocean may act, at least in part, as a separate domain. The negligible role of the MD effect in the Atlantic Ocean, is probably due to an asymmetric distribution of shallow water or reefal habitats, low diversity faunas, limited biogeographical gradients and geographical extents, and extensive low latitude extinction (O'Dea et al. 2007, Floeter et al. 2008).

Our analyses also evidence an important role of connectivity, especially in the Indian and Pacific Oceans. This result is highly consistent with Cowman and Bellwood (2013) who highlight the evolutionary role of dispersal from the IAA

ECOG_A_000291.INDD 7 4/9/2013 12:46:03 PM

in the development of Indian and Pacific Ocean reef fish faunas. Our results are also in agreement with the findings of Mora et al.(2003) who explained the low richness characterizing isolated Pacific islands as the result of a filtering from the IAA (cf. the center of origin hypothesis; Bellwood et al. 2012). Similarly, although working at smaller scales, Sandin et al. (2008) report an important role of connectivity on species richness in the Caribbean.

Our results highlighted a limited influence of SST related variables. This is in agreement with previous research conducted in the Indo-Pacific (Bellwood et al. 2005), but in contrast with other studies conducted in the Atlantic Ocean or at a global scale (Macpherson 2002, Tittensor et al. 2010). This is probably due to the extent of the latter works which explored a broader latitudinal gradient, including multiple taxa in temperate and polar environments. From this perspective, the relationship between species richness and temperature may be not linear, thereby exerting a significant role at the interface between cold-temperate and tropical waters, but a minor effect once tropical temperatures (i.e. higher than 17°C in our case) are reached.

Structural equation models provided further insight into the way the predictors of species richness may interact. In this regard, we expected history to play mainly indirectly on reef fish richness, most isolated islands and coral reefs being asymmetrically located in the Pacific Ocean. Our results, however, suggest that the region factor has a major direct effect on species richness and help to disentangle the relationship between fish richness and the other predictors for different regions. SST, instead, has a major indirect role on reef fish richness mediated by coral reef area. This partially clarifies the minor role of temperature on reef species richness documented by previous research (Bellwood et al. 2005) and from the BRT models in the present work. Coral reef development is known to be severely limited by SST (Kleypas et al. 1999) and, according to the results obtained by SEM, its effect on fish richness may be interpreted as linked to habitat provision more than to the energy hypothesis itself.

One of the most striking results was the among-region variation in the response of fish diversity to environmental variables. Previous work has reported variation among major marine groups in their response to environmental variables. Macroalgae, for example, have been reported to be more susceptible than fishes to SST (Kerswell 2006). Variation within a taxon is, in some ways, counterintuitive. One may expect fishes to react to temperature in a similar manner, regardless of the region. The observed variation among regions, however, may have both methodological and historical explanations. In terms of methodology, the regions vary greatly in the magnitude of the gradients observed. For example, the area of reef habitat in the Pacific (within 600 km radius areas) varies from 0 km^2 (e.g. Sala Y Gomez) to $>$ 10 000 km^2 (Great Barrier Reef), while in the TEP it ranges from 0 km^2 to about 100 km^2 (Costa Rica), as the entire TEP has $<$200 km^2 of reef area. Thus the gradients, and the capacity of fishes to respond, are region-specific.

Historically, the various regions have experienced markedly different evolutionary histories. The Indian and Pacific Oceans have experienced extended periods of connectivity, and within these oceans reef fish lineages have exhibited expansion and dispersal (Cowman and Bellwood 2013). In contrast, the geographically restricted Caribbean, Atlantic and TEP have had a long history of isolation, with the resultant extinction of marine taxa and limited diversification within the remaining fish lineages (Bellwood and Wainwright 2002, O'Dea et al. 2007, Cowman and Bellwood 2013). This evolutionary filtering of the fish faunas may, at least in part, help explain why Caribbean fish assemblages have much stronger associations with non-reef habitats (rocky reefs, mangroves, seagrasses etc) than their Indo-Pacific counterparts (Bellwood and Wainwright 2002, Barnes et al. 2012); because they had to survive during periods with limited reef area. It may also explain why the composition of Caribbean and TEP reef fish faunas have a stronger resemblance to those of non-tropical coastal faunas, such as that of New Zealand, rather than low-latitude coral reef assemblages (Bellwood and Wainwright 2002). It is this history that may explain, at least in part, the limited response of TEP and Atlantic fish faunas to reef area, temperature or other reef-associated variables.

Our results have important implications in terms of reef fish conservation. Coral reef area was the most influential variable according to both BRT and SEM analyses. However coral reefs are presently at risk and under multiple human pressures, including climate change, habitat destruction, pollution, overfishing, and ocean acidification (Pandolfi et al. 2011) leading to the reduction of live coral cover and suitable habitat. In addition, our findings show an important positive effect of mean SST on reef fish richness, mediated by coral reef area. Anthropogenic climate change has already triggered profound responses of coral reefs due to increasing temperature and positive thermal peaks that have resulted in massive die-off of coral species and a significant decrease of coral cover worldwide (Goreau et al. 2000) and their associated fishes (Wilson et al. 2006). Human pressure is thus acting on the main predictors of reef fish species richness both directly by local impacts, and indirectly by global warming. Given the strong interactions identified, our results suggest that different regions will respond differently to ongoing anthropogenic pressures.

Our work demonstrates that a few and readily available variables are sufficient to accurately predict the pattern of variation in reef fish species richness at global scale. We found a very strong relationship between observed and predicted fish species richness and low uncertainty around prediction estimates. The high proportion of cross-validated deviance highlights the applicability of our model to new locations, thereby representing an important tool for attempting filling the gaps in those areas where information on fish species richness is still unavailable or inaccessible.

Acknowledgements – This work was part of the GASPAR program in CESAB, funded by FRB (Foundation for Research on Biodiversity). DRB was supported by the Australian Research Council. DM was supported by a Marie Curie International Outgoing Fellowship (FISHECO) with agreement number IOF-GA-2009-236316. We are thankful to Mariana Bender (Univ. Federal do Paraná) and Derek Tittensor (UNEP-WCMC) for useful suggestions on early versions of the manuscript. Thanks are due also to Camilo Mora (Univ. of Hawaii) for sharing ideas about reef fish species richness, to Serge Andréfouët (IRD) for his help on the management of spatial information regarding coral reefs and to Doug Hoese (Australian Museum) for his help in collecting information on reef fish species richness around Australia.

ECOG_A_000291.INDD 8 4/9/2013 12:46:03 PM

References

Allen, A. P. et al. 2002. global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. – Science 297: 1545–1548.

Andréfouët, S. et al. 2006. Global assessment of modern coral reef extent and diversity for regional science and management applications: a view from space. – Proceedings of the International Coral Reef Symposium.

Barnes, L. et al. 2012. The use of clear-water non-estuarine mangroves by reef fishes on the Great Barrier Reef. – Mar. Biol. 159: 211–220.

Bellwood, D. R. and Hughes, T. P. 2001. Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. – Science 292: 1532–1534.

Bellwood, D. R. et al. 2004. Confronting the coral reef crisis. – Nature 429: 827–833.

Bellwood, D. R. et al. 2005. Environmental and geometric constraints on Indo-Pacific coral reef biodiversity. – Ecol. Lett. 8: 643–651.

Bellwood, D. R. et al. 2012. Biodiversity hotspots, evolution and coral reef biogeography: a review. – In: Gower, D. et al. (eds), Biotic evolution and environmental change in southeast Asia. Cambridge Univ. Press, pp. 2–32.

Belmaker, J. et al. 2011. The influence of connectivity on richness and temporal variation of reef fishes. – Landscape Ecol. 76: 113–133.

Bivand, R. et al. 2013. spdep: spatial dependence: weighting schemes, statistics and models. – R package ver. 0.5-56, < http://CRAN.R-project.org/package = spdep>.

Buckley, L. B. and Jetz, W. 2007. Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. – Proc. Biol. Sci. 274: 1167–1173.

Connolly, S. R. et al. 2003. Indo-Pacific biodiversity of coral reefs: deviations from a mid-domain model. – Ecology 84: 2178–2190.

Cowman, P. F. and Bellwood, D. R. 2013. The historical biogeography of coral reef fishes: global patterns of origination and dispersal. – J. Biogeogr 40: 209–224.

Currie, D. J. and Kerr, J. T. 2008. Tests of the mid-domain hypothesis: a review of the evidence of the mid-domain. – Ecol. Monogr. 78: 3–18.

Dormann, C. F. et al. 2012. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. – Ecography 35: 1–20.

Elith, J. et al. 2008. A working guide to boosted regression trees. – J. Anim. Ecol. 77: 802–813.

Floeter, S. R. et al. 2008. Atlantic reef fish biogeography and evolution. – J. Biogeogr. 35: 22–47.

Friedman, J. H. 2001. Greedy function approximation: a gradient boosting machine. – Ann. Stat. 29: 1189–1232.

Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. – Nature 405: 220–227.

Goreau, T. et al. 2000. Conservation of coral reefs after the 1998 global bleaching event. – Conserv. Biol. 14: 5–15.

Gray, J. S. 2001. Marine diversity: the paradigms in patterns of species richness examined. – Sci. Mar. 65: 41–56.

Hawkins, B. A. 2012. Eight (and a half) deadly sins of spatial analysis. – J. Biogeogr. 39: 1–9.

Hawkins, B. A. et al. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. – Ecology 84: 3105–3117.

Hawkins, B. A. et al. 2007. Red herrings revisited: spatial autocorrelation and parameter estimation in geographical ecology. – Ecography 30: 375–384.

Jetz, W. and Fine. P. V. A. 2012. Global gradients in vertebrate diversity predicted by historical area-productivity dynamics and contemporary environment. – PLoS Biol. 10: e1001292.

Kerswell, A.P. 2006. Global biodiversity patterns of benthic marine algae. – Ecology 87: 2479–2488.

Kissling, W. D. et al. 2008. Spatial patterns of woody plant and bird diversity: functional relationships or environmental effects? – Global Ecol. Biogeogr. 17: 327–339.

Kleypas, J. A. et al. 1999. Environmental limits to coral reef development: where do we draw. – Am. Zool. 159: 146–159.

Knowlton, N. and Jackson, J. B. C. 2008. Shifting baselines, local impacts, and global change on coral reefs. – PLoS Biol. 6: e54.

Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? – Ecology 74: 1659–1673.

Luiz, O. J. et al. 2012. Ecological traits influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. – Proc. Biol. Sci. 279: 1033–1040.

Macpherson, E. 2002. Large-scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean. – Proc. Biol. Sci. 269: 1715–1720.

Mitchell, R. J. 1992. Testing evolutionary equation modelling path analysis and structural equation modelling. – Funct. Ecol. 6: 123–129.

Moilanen, A. and Nieminen, M. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. – Ecology 83: 1131–1145.

Mora, C. and Robertson, D. R. 2005. Causes of latitudinal gradient in species richness: a test with fishes of the Tropical Eastern Pacific. – Ecology 86: 1771–1782.

Mora, C. et al. 2003. Patterns and processes in reef fish diversity. – Nature 421: 933–936.

Mora, C. et al. 2012. High connectivity among habitats precludes the relationship between dispersal and range size in tropical reef fishes. – Ecography 35: 89–96.

O'Dea, A. et al. 2007. Environmental change preceded Caribbean extinction by 2 million years. – Proc. Natl Acad. Sci. USA 104: 5501–5506.

Pandolfi, J. M. et al. 2011. Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. – Science 333: 418–22.

Renema, W. et al. 2008. Hopping hotspots: global shifts in marine biodiversity. – Science 321: 654–657.

Ridgeway, G. 2007. gbm: generalized boosted regression models. – R package ver. 1.6-3, <http://cran.r-project.org/web/packages/gbm.pdf>.

Robertson, D. R. and Cramer, K. L. 2009. Shore fishes and biogeographic subdivisions of the Tropical Eastern Pacific. – Mar. Ecol. Prog. Ser. 380: 1–17.

Robertson, D. R. et al. 2004. Tropical transpacific shore fishes. – Pac. Sci. 58: 507–565.

Rosseel, Y. 2012. lavaan: an R package for structural equation modeling. – J. Stat. Softw. 48: 1–36.

Sandin, S. et al. 2008. Island biogeography of Caribbean coral reef fish. – Global Ecol. Biogeogr. 17: 770–777.

Swearer, S. E. et al. 2002. Evidence of self-recruitment in demersal marine populations. – Bull. Mar. Sci. 70: 251–271.

Tittensor, D. P. et al. 2010. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. – Nature 466: 1098–1101.

Tyberghein, L. et al. 2012. Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. – Global Ecol. Biogeogr. 21: 272–281.

Victor, B. C. and Wellington, G. M. 2000. Endemism and the pelagic larval duration of reef fishes in the eastern Pacific Ocean. – Mar. Ecol. Prog. Ser. 205: 241–248.

Wilson, S. K. et al. 2006. Multiple disturbances and the global degradation of coral reefs: are reef fishes at risk or resilient? – Global Change Biol. 12: 2220–2234.

Worm, B. et al. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. – Science 314: 787–90.

Supplementary material (Appendix ECOG-00291 at <www.oikosoffice.lu.se/appendix>). Appendix 1–7.

ECOG_A_000291.INDD 9 4/9/2013 12:46:03 PM

Références bibliographiques

Ackerman J.L. & Bellwood D.R. (2000) Reef fish assemblages : a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Marine Ecology Progress Series*, **206**, 227–237.

Agardy T., di Sciara G.N., & Christie P. (2011) Mind the gap: Addressing the shortcomings of marine protected areas through large scale marine spatial planning. *Marine Policy*, **35**, 226–232.

Ainsworth C.H. & Mumby P.J. (2014) Coral-algal phase shifts alter fish communities and reduce fisheries production. *Global change biology*, .

Albouy C., Guilhaumon F., Araújo M.B., Mouillot D., & Leprieur F. (2012) Combining projected changes in species richness and composition reveals climate change impacts on coastal Mediterranean fish assemblages. *Global Change Biology*, **18**, 2995–3003.

Allen A.P., Brown J.H., & Gillooly J.F. (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science (New York, N.Y.)*, **297**, 1545–8.

Allen B., Kon M., & Bar-Yam Y. (2009) A new phylogenetic diversity measure generalizing the shannon index and its application to phyllostomid bats. *The American naturalist*, **174**, 236–243.

Allen G.R. (2008) Conservation hotspots of biodiversity and endemism for Indo-Pacific coral reef fishes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **556**, 541–556.

Almany G.R., Berumen M.L., Thorrold S.R., Planes S., & Jones G.P. (2007) Local replenishment of coral reef fish populations in a marine reserve. *Science (New York, N.Y.)*, **316**, 742–4.

Alvarez-Filip L., Dulvy N.K., Gill J.A., Côté I.M., & Watkinson A.R. (2009) Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 3019–3025.

Andersen T., Carstensen J., Hernández-García E., & Duarte C.M. (2009) Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. *Trends in ecology & evolution*, **24**, 49–57.

Andréfouët S., Muller-karger F.E., Robinson J.A., Christine J., Torres-pulliza D., Spraggins S.A., & Murch B. (2006) Global assessment of modern coral reef extent and diversity for regional science and management applications : a view from space. *Coral Reefs*, **1745**, 1732–1745.

Baker A.C., Glynn P.W., & Riegl B. (2008) Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **80**, 435–471.

Bascompte J., Melián C.J., & Sala E. (2005) Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 5443–7.

Bell J.D., Kronen M., Vunisea A., Nash W.J., Keeble G., Demmke A., Pontifex S., & Andréfouët S. (2009) Planning the use of fish for food security in the Pacific. *Marine Policy*, **33**, 64–76.

Bell J.J. (2008) The functional roles of marine sponges. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **79**, 341–353.

De Bello F., Lavergne S., Meynard C.N., Lepš J., & Thuiller W. (2010) The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science*, **21**, 992–1000.

Bellwood D.R. & Choat J.H. (2011) Dangerous demographics: the lack of juvenile humphead parrotfishes Bolbometopon muricatum on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, **30**, 549–554.

Bellwood D.R., Hoey A.S., & Hughes T.P. (2011) Human activity selectively impacts the ecosystem roles of parrotfishes on coral reefs. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **279**, 1621–9.

Bellwood D.R., Hoey A.S., & Hughes T.P. (2012) Human activity selectively impacts the ecosystem roles of parrotfishes on coral reefs. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **279**, 1621–9.

Bellwood D.R. & Hughes T.P. (2001) Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science (New York, N.Y.)*, **292**, 1532–5.

Bellwood D.R., Hughes T.P., Connolly S.R., & Tanner J. (2005) Environmental and geometric constraints on Indo-Pacific coral reef biodiversity. *Ecology Letters*, **8**, 643–651.

Bellwood D.R., Hughes T.P., Folke C., & Nyström M. (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature*, **429**, 827–833.

Bellwood D.R., Hughes T.P., & Hoey A.S. (2006a) Sleeping functional group drives coral-reef recovery. *Current biology : CB*, **16**, 2434–9.

Bellwood D.R., Wainwright P.C., Fulton C.J., & Hoey a S. (2006b) Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **273**, 101–107.

Berkes F., Hughes T.P., Steneck R.S., Wilson J.A., Bellwood D.R., Crona B., Folke C., Gunderson L.H., Leslie H.M., Norberg J., Nyström M., Olsson P., Osterblom H., Scheffer M., & Worm B. (2006) Ecology. Globalization, roving bandits, and marine resources. *Science (New York, N.Y.)*, **311**, 1557–8.

Bertzky B., Corrigan C., Kernsey J., Kenney S., Ravilious C., Besançon C., & Burgess N.D. (2012) *Protected Planet Report 2012: Tracking progress towards global targets for protected areas.* IUCN, Gland, Switzerland and UNEP-WCMC, Cambridge, UK.,

Boero F. & Bonsdorff E. (2007) A conceptual framework for marine biodiversity and ecosystem functioning. *Marine Ecology*, **28**, 134–145.

Bonaldo R.M. & Bellwood D.R. (2010) Spatial variation in the effects of grazing on epilithic algal turfs on the Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs*, **30**, 381–390.

Boyle K.S. & Horn M.H. (2006) Comparison of feeding guild structure and ecomorphology of intertidal fish assemblages from central California and central Chile. *Marine ecology. Progress series*, **319**, 65–84.

Brewer T.D., Cinner J.E., Fisher R., Green A., & Wilson S.K. (2012) Market access, population density, and socioeconomic development explain diversity and functional group biomass of coral reef fish assemblages. *Global Environmental Change*, **22**, 399–406.

Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M., & West G.B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.

Buckland S.. (2001) *Introduction to Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations.*

Burkepile D.E., Allgeier J.E., Shantz A.A., Pritchard C.E., Lemoine N.P., Bhatti L.H., & Layman C.A. (2013) Nutrient supply from fishes facilitates macroalgae and suppresses corals in a Caribbean coral reef ecosystem. *Scientific reports*, **3**, 1493.

Cadotte M.W. (2013) Experimental evidence that evolutionarily diverse assemblages result in higher productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110**, 8996–9000.

Cadotte M.W., Cardinale B.J., & Oakley T.H. (2008) Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 17012 – 17017.

Cadotte M.W., Cavender-Bares J., Tilman D., & Oakley T.H. (2009) Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PloS one*, **4**, e5695.

Cadotte M.W., Jonathan Davies T., Regetz J., Kembel S.W., Cleland E., & Oakley T.H. (2010) Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology letters*, **13**, 96–105.

Cappo M., Harvey E., & Shortis M. (2006) Counting and measuring fish with baited video techniques - an overview. *Engineering and Technology*, 101–114.

Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A., Hooper D.U., Perrings C., Venail P., Narwani A., Mace G.M., Tilman D., Wardle D. a., Kinzig A.P., Daily G.C., Loreau M., Grace J.B., Larigauderie

A., Srivastava D.S., & Naeem S. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486**, 59–67.

Castro A.L.F. & Rosa R.S. (2005) Use of natural marks on population estimates of the nurse shark,Ginglymostoma cirratum, at Atol das Rocas Biological Reserve, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, **72**, 213–221.

Chabanet P., Guillemot N., Kulbicki M., Vigliola L., & Sarramegna S. (2010) Baseline study of the spatio-temporal patterns of reef fish assemblages prior to a major mining project in New Caledonia (South Pacific). *Marine pollution bulletin*, **61**, 598–611.

Chatfield B.S., Van Niel K.P., Kendrick G. a., & Harvey E.S. (2010) Combining environmental gradients to explain and predict the structure of demersal fish distributions. *Journal of Biogeography*, **37**, 593–605.

Cheal A.J., Wilson S.K., Emslie M.J., Dolman A.M., & Sweatman H. (2008) Responses of reef fish communities to coral declines on the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*, .

Cheung W.W.L., Pitcher T.J., & Pauly D. (2005) A fuzzy logic expert system to estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing. *Biological Conservation*, **124**, 97–111.

Chillo V. & Ojeda R.A. (2012) Mammal functional diversity loss under human-induced disturbances in arid lands. *Journal of Arid Environments*, **87**, 95–102.

Cinner J.E. (2011) Social-ecological traps in reef fisheries. *Global Environmental Change*, **21**, 835–839.

Cinner J.E. (2014) Coral reef livelihoods. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, **7**, 65–71.

Cinner J.E., Daw T., & McClanahan T.R. (2009a) Socioeconomic factors that affect artisanal fishers' readiness to exit a declining fishery. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology*, **23**, 124–30.

Cinner J.E., Graham N. a J., Huchery C., & Macneil M.A. (2013) Global effects of local human population density and distance to markets on the condition of coral reef fisheries. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology*, **27**, 453–8.

Cinner J.E., McClanahan T.R., Daw T.M., Graham N. a J., Maina J., Wilson S.K., & Hughes T.P. (2009b) Linking social and ecological systems to sustain coral reef fisheries. *Current biology : CB*, **19**, 206–12.

Cinner J.E., McClanahan T.R., Graham N. a. J., Daw T.M., Maina J., Stead S.M., Wamukota a., Brown K., & Bodin Ö. (2012) Vulnerability of coastal communities to key impacts of climate change on coral reef fisheries. *Global Environmental Change*, **22**, 12–20.

Claudet J., Osenberg C.W., Benedetti-Cecchi L., Domenici P., García-Charton J.-A., Pérez-Ruzafa A., Badalamenti F., Bayle-Sempere J., Brito A., Bulleri F., Culioli J.-M., Dimech M.,

Falcón J.M., Guala I., Milazzo M., Sánchez-Meca J., Somerfield P.J., Stobart B., Vandeperre F., Valle C., & Planes S. (2008) Marine reserves: size and age do matter. *Ecology letters*, **11**, 481–9.

Claudet J., Osenberg C.W., Domenici P., Badalamenti F., Milazzo M., Falcón J.M., Bertocci I., Benedetti-Cecchi L., García-Charton J. a, Goñi R., Borg J. a, Forcada a, De Lucia G. a, Perez-Ruzafa a, Afonso P., Brito a, Guala I., Le Diréach L., Sanchez-Jerez P., Somerfield P.J., & Planes S. (2010) Marine reserves: fish life history and ecological traits matter. *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, **20**, 830–839.

Clua E. & Legendre P. (2008) Shifting dominance among Scarid species on reefs representing. *Aquatic Living Resources*, **348**, 339–348.

Clua E., Legendre P., Vigliola L., Magron F., Kulbicki M., Sarramegna S., Labrosse P., & Galzin R. (2006) Medium scale approach (MSA) for improved assessment of coral reef fish habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **333**, 219–230.

Colvocoresses J. & Acosta A. (2007) A large-scale field comparison of strip transect and stationary point count methods for conducting length-based underwater visual surveys of reef fish populations. *Fisheries Research*, **85**, 130–141.

Colwell R.K. & Lees D.C. (2000) The mid-domain effect : geometric species richness. *Trends in Cell Biology*, **15**, 70–76.

Connolly S.R., Bellwood D.R., Hughes T.P., Biodiversity C.R., & Biology M. (2003) Indo-Pacific Biodiversity of Coral Reefs: Deviations From a Mid-Domain Model. *Ecology*, **84**, 2178–2190.

Costa G.C. (2009) Predator size, prey size, and dietary niche breadth relationships in marine predators. *Ecology*, **90**, 2014–2019.

Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R. V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P., & van den Belt M. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387**, 253–260.

Cote I.M., Mosqueira I., & Reynolds J.D. (2001) Effects of marine reserve characteristics on the protection of fish populations: a meta-analysis. *Journal of Fish Biology*, **59**, 178–189.

Cowman P.F. & Bellwood D.R. (2011) Coral reefs as drivers of cladogenesis: expanding coral reefs, cryptic extinction events, and the development of biodiversity hotspots. *Journal of evolutionary biology*, **24**, 2543–62.

D'agata S., Mouillot D., Kulbicki M., Andréfouët S., Bellwood D.R., Cinner J.E., Cowman P.F., Kronen M., Pinca S., & Vigliola L. (2014) Human-mediated loss of phylogenetic and functional diversity in coral reef fishes. *Current biology : CB*, **24**, 555–60.

Danovaro R., Gambi C., Dell'Anno A., Corinaldesi C., Fraschetti S., Vanreusel A., Vincx M., & Gooday A.J. (2008) Exponential decline of deep-sea ecosystem functioning linked to benthic biodiversity loss. *Current biology : CB*, **18**, 1–8.

Davies R. (1987) Hypothesis testing when a nuisance parameter is present only under the alternative - linear model case. *Biometrika*, **74**, 33 – 43.

Dayton P.K., Sala E., Tegner M.J., & Thrush S. (2000) Marine reserves: parks, baselines, and fishery enhancement. *Bulletin of Marine Science*, **66**, 617–634.

DeMartini E., Friedlander A., Sandin S., & Sala E. (2008) Differences in fish-assemblage structure between fished and unfished atolls in the northern Line Islands, central Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, **365**, 199–215.

Depczynski M. & Bellwood D.R. (2003) The role of cryptobenthic reef fishes in coral reef trophodynamics. *Marine Ecology Progress Series*, **256**, 183–191.

Diamond J. (2005) *Effondrement Comment les sociétés décident de leur disparition ou de leur survie.* Gallimard,

Díaz S. & Cabido M. (2001) Vive la différence : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646–655.

Dickens L.C., Goatley C.H.R., Tanner J.K., & Bellwood D.R. (2011) Quantifying relative diver effects in underwater visual censuses. *PloS one*, **6**, e18965.

Doak D.F., Bigger D., Harding E.K., Marvier M.A., O'Malley R.E., & Thomson D. (1998) The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American naturalist*, **151**, 264–76.

Dodds P.S., Rothman D.H., & Weitz J.S. (2001) Re-examination of the "3/4-law" of metabolism. *Journal of theoretical biology*, **209**, 9–27.

Dulvy N.K., Freckleton R.P., & Polunin N.V.C. (2004) Coral reef cascades and the indirect effects of predator removal by exploitation. *Ecology Letters*, **7**, 410–416.

Dulvy N.K., Sadovy Y., & Reynolds J.D. (2003) Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries*, **4**, 25–64.

Eagles P.F.J., Mccool S.F., & Haynes C.D. (2002) *Sustainable Tourism in Protected Areas Guidelines for Planning and Management.*

Edgar G.J., Stuart-Smith R.D., Willis T.J., Kininmonth S., Baker S.C., Banks S., Barrett N.S., Becerro M. a, Bernard A.T.F., Berkhout J., Buxton C.D., Campbell S.J., Cooper A.T., Davey M., Edgar S.C., Försterra G., Galván D.E., Irigoyen A.J., Kushner D.J., Moura R., Parnell P.E., Shears N.T., Soler G., Strain E.M. a, & Thomson R.J. (2014) Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*, **506**, 216–20.

Elith J., Leathwick J.R., & Hastie T. (2008) A working guide to boosted regression trees. *The Journal of animal ecology*, **77**, 802–813.

Elmqvist T., Folke C., Nyström M., Peterson G., Bengtsson J., Walker B., & Norberg J. (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **1**, 488–494.

Emslie M.J., Cheal A.J., & Johns K.A. (2014) Retention of Habitat Complexity Minimizes Disassembly of Reef Fish Communities following Disturbance: A Large-Scale Natural Experiment. *PloS one*, **9**, e105384.

English S., Wilkinson C., & Baker V. (1997) Available at: http://www.reefbase.org/resource_center/publication/main.aspx?refid=11300.

Ernest S.K.M., Enquist B.J., Brown J.H., Charnov E.L., Gillooly J.F., Savage V.M., White E.P., Smith F.A., Hadly E.A., Haskell J.P., Lyons S.K., Maurer B.A., Niklas K.J., & Tiffney B. (2003) Thermodynamic and metabolic effects on the scaling of production and population energy use. *Ecology Letters*, **6**, 990–995.

Ernst R., Linsenmair K.E., & Rödel M.-O. (2006) Diversity erosion beyond the species level: Dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, **133**, 143–155.

Estes J. a, Terborgh J., Brashares J.S., Power M.E., Berger J., Bond W.J., Carpenter S.R., Essington T.E., Holt R.D., Jackson J.B.C., Marquis R.J., Oksanen L., Oksanen T., Paine R.T., Pikitch E.K., Ripple W.J., Sandin S. a, Scheffer M., Schoener T.W., Shurin J.B., Sinclair A.R.E., Soulé M.E., Virtanen R., & Wardle D. a (2011) Trophic downgrading of planet Earth. *Science (New York, N.Y.)*, **333**, 301–6.

Findley J.S. & Findley M.T. (2001) Global, regional, and local patterns in species richness and abundance of butterflyfishes. *Ecological Mon*, **71**, 69–91.

Flynn D.F.B., Gogol-Prokurat M., Nogeire T., Molinari N., Richers B.T., Lin B.B., Simpson N., Mayfield M.M., & DeClerck F. (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters*, **12**, 22–33.

Flynn D.F.B., Mirotchnick N., Jain M., Palmer M.I., & Naeem S. (2011) Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity--ecosystem-function relationships. *Ecology*, **92**, 1573–81.

Foden W.B., Butchart S.H.M., Stuart S.N., Vié J.-C., Akçakaya H.R., Angulo A., DeVantier L.M., Gutsche A., Turak E., Cao L., Donner S.D., Katariya V., Bernard R., Holland R. a, Hughes A.F., O'Hanlon S.E., Garnett S.T., Sekercioğlu C.H., & Mace G.M. (2013) Identifying the world's most climate change vulnerable species: a systematic trait-based assessment of all birds, amphibians and corals. *PloS one*, **8**, e65427.

Folke C., Carpenter S., Walker B., Scheffer M., Elmqvist T., Gunderson L., & Holling C.S. (2011) Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Review Literature And Arts Of The Americas*, **35**, 557–581.

Forest F., Grenyer R., Rouget M., Davies T.J., Cowling R.M., Faith D.P., Balmford A., Manning J.C., Procheş S., Van der Bank M., Reeves G., Hedderson T. a J., & Savolainen V. (2007) Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, **445**, 757–60.

Forsythe J.W. & Hanlon R.T. (1997) Foraging and associated behavior by Octopus cyanea Gray, 1849 on a coral atoll, French Polynesia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **209**, 15–31.

Foster S.A. (1985) Group foraging by a coral reef fish: a mechanism for gaining access to defended resources. *Animal Behaviour*, **33**, 782–792.

Fox H.E., Mascia M.B., Basurto X., Costa A., Glew L., Heinemann D., Karrer L.B., Lester S.E., Lombana A. V., Pomeroy R.S., Recchia C.A., Roberts C.M., Sanchirico J.N., Pet-Soede L., & White A.T. (2012) Reexamining the science of marine protected areas: linking knowledge to action. *Conservation Letters*, **5**, 1–10.

Fox R.J. & Bellwood D.R. (2011) Unconstrained by the clock? Plasticity of diel activity rhythm in a tropical reef fish, Siganus lineatus. *Functional Ecology*, **25**, 1096–1105.

Friedlander A. & DeMartini E. (2002) Contrasts in density, size, and biomass of reef fishes between the northwestern and the main Hawaiian islands: the effects of fishing down apex predators. *Marine Ecology Progress Series*, **230**, 253–264.

Friedlander A., Sandin S., DeMartini E., & Sala E. (2010) Spatial patterns of the structure of reef fish assemblages at a pristine atoll in the central Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, **410**, 219–231.

Froese R. & Pauly D. (2014)

Gaston K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–7.

Gaston K.J. (2004) Quick guide Latitudinal gradient in species richness. *Current Biology*, **17**, R574–R574.

Geange S., Stier A., & Shima J. (2013) Competitive hierarchies among three species of juvenile coral reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, **472**, 239–248.

Geldmann J., Barnes M., Coad L., Craigie I.D., Hockings M., & Burgess N.D. (2013) Effectiveness of terrestrial protected areas in reducing habitat loss and population declines. *Biological Conservation*, **161**, 230–238.

Gell F.R. & Roberts C.M. (2002) *The Fisheries Effects of Marine Reserves and Fishery Closures.* WWF-US, 1250 24th Street, NW, Washington, DC 20037, USA, .

De Goeij J.M., van Oevelen D., Vermeij M.J.A., Osinga R., Middelburg J.J., de Goeij A.F.P.M., & Admiraal W. (2013) Surviving in a marine desert: the sponge loop retains resources within coral reefs. *Science (New York, N.Y.)*, **342**, 108–10.

Gower J.C. (1971) A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, **27**, 857 – 74.

Graham M.H. (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, **84**, 2809–2815.

Graham N. a J., Wilson S.K., Jennings S., Polunin N.V.C., Bijoux J.P., & Robinson J. (2006) Dynamic fragility of oceanic coral reef ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 8425–8429.

Graham N. a. J., Chabanet P., Evans R.D., Jennings S., Letourneur Y., Aaron MacNeil M., McClanahan T.R., Öhman M.C., Polunin N.V.C., & Wilson S.K. (2011a) Extinction vulnerability of coral reef fishes. *Ecology Letters*, no–no.

Graham N.A., Bellwood D.R., Cinner J.E., Hughes T.P., Norström A. V, & Nyström M. (2013) Managing resilience to reverse phase shifts in coral reefs. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **11**, 541–548.

Graham N.A.J. (2014) Habitat complexity: coral structural loss leads to fisheries declines. *Current biology : CB*, **24**, R359–61.

Graham N.A.J., Ainsworth T.D., Andrew H., Joshua E., Freitas D.M.D.E., Foret S., & Good T. (2011b) From Microbes To People: Tractable Benefits of No-Take Areas For Coral Reefs. *Earth*, 105–136.

Graham N.A.J. & Mcclanahan T.R. (2013) The Last Call for Marine Wilderness? *BioScience*, **63**, 397–402.

Groffman P.M., Baron J.S., Blett T., Gold A.J., Goodman I., Gunderson L.H., Levinson B.M., Palmer M.A., Paerl H.W., Peterson G.D., Poff N.L., Rejeski D.W., Reynolds J.F., Turner M.G., Weathers K.C., & Wiens J. (2006) Ecological Thresholds: The Key to Successful Environmental Management or an Important Concept with No Practical Application? *Ecosystems*, **9**, 1–13.

Guidetti P. (2002) The importance of experimental design in detecting the effects of protection measures on fish in Mediterranean MPAs. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **12**, 619–634.

Halpern B.S. & Warner R.R. (2003) Matching marine reserve design to reserve objectives. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **270**, 1871–8.

Harley C.D.G., Randall Hughes A., Hultgren K.M., Miner B.G., Sorte C.J.B., Thornber C.S., Rodriguez L.F., Tomanek L., & Williams S.L. (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology letters*, **9**, 228–41.

Harnik P.G., Lotze H.K., Anderson S.C., Finkel Z. V, Finnegan S., Lindberg D.R., Liow L.H., Lockwood R., McClain C.R., McGuire J.L., O'Dea A., Pandolfi J.M., Simpson C., & Tittensor D.P. (2012) Extinctions in ancient and modern seas. *Trends in ecology & evolution*, **27**, 608–17.

Harrison H.B., Williamson D.H., Evans R.D., Almany G.R., Thorrold S.R., Russ G.R., Feldheim K. a, van Herwerden L., Planes S., Srinivasan M., Berumen M.L., & Jones G.P. (2012) Larval export from marine reserves and the recruitment benefit for fish and fisheries. *Current biology : CB*, **22**, 1023–8.

Harrison S. & Cornell H. (2008) Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology letters*, **11**, 969–79.

Helfman G.S. (1993) *The Behaviour of Teleost Fishes 2nd Ed.* Chapman & Hall, London,

Hoare D.J., Krause J., Peuhkuri N., & Godin J.-G.J. (2000) Body size and shoaling in fish. *Journal of Fish Biology*, **57**, 1351–1366.

Hoegh-Guldberg O. & Bruno J.F. (2010) The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science (New York, N.Y.)*, **328**, 1523–8.

Hoey A.S. & Bellwood D.R. (2011) Suppression of herbivory by macroalgal density: a critical feedback on coral reefs? *Ecology letters*, **14**, 267–73.

Holmlund C.M. & Hammer M. (1999) Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological Economics*, **29**, 253–268.

Huggett A.J. (2005) The concept and utility of "ecological thresholds" in biodiversity conservation. *Biological Conservation*, **124**, 301–310.

Hughes T.P., Bellwood D.R., Folke C., Steneck R.S., & Wilson J. (2005) New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, **20**, 380–386.

Hughes T.P., Graham N.A.J., Jackson J.B.C., Mumby P.J., & Steneck R.S. (2010) Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 633–642.

Hughes T.P., Rodrigues M.J., Bellwood D.R., Ceccarelli D., Hoegh-Guldberg O., McCook L., Moltschaniwskyj N., Pratchett M.S., Steneck R.S., & Willis B. (2007) Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current biology : CB*, **17**, 360–365.

Ineich I., Bonnet X., Brischoux F., Kulbicki M., Séret B., & Shine R. (2006) Anguilliform fishes and sea kraits: neglected predators in coral-reef ecosystems. *Marine Biology*, **151**, 793–802.

Jackson J.B. (2001) What was natural in the coastal oceans? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 5411–8.

Jackson J.B., Kirby M.X., Berger W.H., Bjorndal K. a, Botsford L.W., Bourque B.J., Bradbury R.H., Cooke R., Erlandson J., Estes J. a, Hughes T.P., Kidwell S., Lange C.B., Lenihan H.S., Pandolfi J.M., Peterson C.H., Steneck R.S., Tegner M.J., & Warner R.R. (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science (New York, N.Y.)*, **293**, 629–637.

Jackson J.B.C. & Alexander K.E. Introduction : The Importance of Shifting Baselines. 1–7.

Jackson J.B.C., Alexander K.E., & Sala E. (2011) A Shoreline Remembrance. *Shifting Baselines: The Past and the Future of Ocean Fisheries* pp. 13–19.

Jollit I., Léopold M., Guillemot N., David G., Chabanet P., Lebigre J.M., & Ferraris J. (2010) Geographical aspects of informal reef fishery systems in New Caledonia. *Marine pollution bulletin*, **61**, 585–97.

Jost L. (2006) Entropy and diversity. *Oikos*, **113**, 363–375.

Jost L. (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, **88**, 2427–2439.

Keil P., Dziock F., & Storch D. (2008) Geographical patterns of hoverfly (Diptera, Syrphidae) functional groups in Europe: inconsistency in environmental correlates and latitudinal trends. *Ecological Entomology*, 748–757.

Kittinger J.N., Pandolfi J.M., Blodgett J.H., Hunt T.L., Jiang H., Mcclenachan L.E., Schultz J.K., & Wilcox B.A. (2011) Historical Reconstruction Reveals Recovery in Hawaiian Coral Reefs. **6**, .

Klugman J., Rodríguez F., & Choi H.-J. (2011) The HDI 2010: new controversies, old critiques. *The Journal of Economic Inequality*, **9**, 249–288.

Knowlton N. & Jackson J.B.C. (2008) Shifting baselines, local impacts, and global change on coral reefs. *PLoS biology*, **6**, e54.

Knudby A., Brenning A., & LeDrew E. (2010) New approaches to modelling fish–habitat relationships. *Ecological Modelling*, **221**, 503–511.

Kool J.T., Paris C.B., Barber P.H., & Cowen R.K. (2011) Connectivity and the development of population genetic structure in Indo-West Pacific coral reef communities. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 695–706.

Kotta J. & Witman J.D. (2009) Regional-Scale Patterns. *Marine Hard Bottom Communities Patterns, Dynamics, Diversity, and Change* (ed. by M. Wahl), pp. 89 – 99. Springer Berlin Heidelberg,

Kulbicki M. (1998) How the acquired behaviour of commercial reef fishes may influence the results obtained from visual censuses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **222**, 11–30.

Kulbicki M., Audran N., Boblin P., Labrosse P., & Letourneur Y. (1996) Évaluation des ressources en poissons démersaux commerciaux des lagons de la Province Nord de la Nouvel ! e-Calédonie. Résultats des campagnes d 'échantillonnage de la zone nord. 118.

Kulbicki M., Bozec Y., Labrosse P., Letourneur Y., Mou-tham G., & Wantiez L. (2005) Diet composition of carnivorous fishes from coral reef lagoons of New Caledonia. *interactions*, **250**, 231–250.

Kulbicki M., Cornuet N., Vigliola L., Wantiez L., Moutham G., & Chabanet P. (2010) Counting coral reef fishes: Interaction between fish life-history traits and transect design. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **387**, 15–23.

Kulbicki M., Mou-tham G., Vigliola L., Wantiez L., Manaldo E., Labrosse P., & Letourneur Y. (2011) Major coral reef fish species of the South pacific with basic information on their biology and ecology. *CRISP-IRD report. Noumea SPC. 107 pp. + Annexes*, .

Kuznets S. (1955) Economic Growth and Income Inequality. *American Economic Review*, **45**, 1–28.

Labrosse, P., Kulbicki, M. and Ferraris J. (2002) Underwater visual fish census surveys. Proper use and implementation. *Reef resource assessment tools. Noumea, New Caledonia: Secretaria of the Pacific Community*, 54 pp.

Ledlie M.H., Graham N.A.J., Bythell J.C., Wilson S.K., Jennings S., Polunin N.V.C., & Hardcastle J. (2007) Phase shifts and the role of herbivory in the resilience of coral reefs. *Coral Reefs*, **26**, 641–653.

Leis J.M., Herwerden L.V.A.N., & Patterson H.M. (2011) Estimating connectivity in marine fish populations: what works best? *Oceanography and Marine Biology: An Annual review*, **49**, 193–234.

Lesser M.P. (2006) Benthic–pelagic coupling on coral reefs: Feeding and growth of Caribbean sponges. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **328**, 277–288.

Lester S., Halpern B., Grorud-Colvert K., Lubchenco J., Ruttenberg B., Gaines S., Airamé S., & Warner R. (2009) Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Marine Ecology Progress Series*, **384**, 33–46.

Lindfield S.J., Harvey E.S., McIlwain J.L., & Halford A.R. (2014) Silent fish surveys: bubble-free diving highlights inaccuracies associated with SCUBA-based surveys in heavily fished areas. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, n/a–n/a.

Loreau M. & Hector a (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, **412**, 72–6.

Luck G.W. (2005) An introduction to ecological thresholds. *Biological Conservation*, **124**, 299–300.

MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967) *The theory of island biogeography.* Princeton University Press,

MacNeil M.A., Graham N.A.J., Conroy M.J., Fonnesbeck C.J., Polunin N.V.C., Rushton S.P., Chabanet P., & McClanahan T.R. (2008) Detection heterogeneity in underwater visual-census data. *Journal of Fish Biology*, **73**, 1748–1763.

Macpherson E. (2002) Large-scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **269**, 1715–20.

Maherali H. & Klironomos J.N. (2007) Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science (New York, N.Y.)*, **316**, 1746–8.

Mason N.W.H., de Bello F., Mouillot D., Pavoine S., & Dray S. (2013) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 794–806.

Mason N.W.H., MacGillivray K., Steel J.B., & Wilson J.B. (2003) An index of functional diversity. 571–578.

McClanahan T., Graham N., Wilson S., Letourneur Y., & Fisher R. (2009) Effects of fisheries closure size, age, and history of compliance on coral reef fish communities in the western Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, **396**, 99–109.

McClanahan T.R., Graham N.A., & Darling E.S. (2014) Coral reefs in a crystal ball: predicting the future from the vulnerability of corals and reef fishes to multiple stressors. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, **7**, 59–64.

McClanahan T.R., Graham N.A.J., Calnan J.M., & MacNeil M.A. (2007) Toward pristine biomass: reef fish recovery in coral reef marine protected areas in Kenya. *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, **17**, 1055–67.

Mcclanahan T.R., Graham N.A.J., Macneil M.A., Muthiga N.A., & Cinner J.E. (2011) Critical thresholds and tangible targets for ecosystem-based management of coral reef fisheries. *October*, **108**, 17230 – 17233.

McClanahan T.R. & Omukoto J.O. (2011) Comparison of modern and historical fish catches (AD 750-1400) to inform goals for marine protected areas and sustainable fisheries. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology*, **25**, 945–55.

Mellin C., Bradshaw C.J.A., Meekan M.G., & Caley M.J. (2010) Environmental and spatial predictors of species richness and abundance in coral reef fishes. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 212–222.

Meyer J.L. & Schultz E.T. (1985) Migrating haemulid fishes as a source of nutrients and organic matter on coral reefs. *Limnology and Oceanography*, **30**, 146–156.

Moberg F. & Folke C. (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, **29**, 215–233.

Mokany K., Ash J., & Roxburgh S. (2008) Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, **96**, 884–893.

Mora C., Aburto-Oropeza O., Ayala Bocos A., Ayotte P.M., Banks S., Bauman A.G., Beger M., Bessudo S., Booth D.J., Brokovich E., Brooks A., Chabanet P., Cinner J.E., Cortés J., Cruz-Motta J.J., Cupul Magaña A., Demartini E.E., Edgar G.J., Feary D. a., Ferse S.C. a., Friedlander A.M., Gaston K.J., Gough C., Graham N. a. J., Green A., Guzman H., Hardt M., Kulbicki M., Letourneur Y., López Pérez A., Loreau M., Loya Y., Martinez C., Mascareñas-Osorio I., Morove T., Nadon M.-O., Nakamura Y., Paredes G., Polunin N.V.C., Pratchett

M.S., Reyes Bonilla H., Rivera F., Sala E., Sandin S. a., Soler G., Stuart-Smith R., Tessier E., Tittensor D.P., Tupper M., Usseglio P., Vigliola L., Wantiez L., Williams I., Wilson S.K., & Zapata F. a. (2011) Global Human Footprint on the Linkage between Biodiversity and Ecosystem Functioning in Reef Fishes. *PLoS Biology*, **9**, e1000606.

Mouchet M. & Mason N.W.H. (2008) Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos*, **117**, 794 – 800.

Mouillot D., Graham N.A.J., Villéger S., Mason N.W.H., & Bellwood D.R. (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*, **28**, 167–77.

Mouillot D., Villéger S., Parravicini V., Kulbicki M., & Arias-gonzález J.E. (2014) Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs.

Mouillot D., Villéger S., Scherer-Lorenzen M., & Mason N.W.H. (2011) Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. *PLoS ONE*, **6**, e17476.

Muggeo V.M.R. (2003) Estimating regression models with unknown break-points. *Statistics in medicine*, **22**, 3055–71.

Mumby P., Steneck R., Edwards A., Ferrari R., Coleman R., Harborne A., & Gibson J. (2012) Fishing down a Caribbean food web relaxes trophic cascades. *Marine Ecology Progress Series*, **445**, 13–24.

Mumby P.J. (2006) The impact of exploiting grazers (Scaridae) on the dynamics of Caribbean coral reefs. *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, **16**, 747–69.

Mumby P.J., Hastings A., & Edwards H.J. (2007) Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature*, **450**, 98–101.

Munday P.L. & Jones G.P. (1998) The ecological implications of small body size among coral reef fishes. *Oceanography and Marine Biology: An Annual review*, **36**, 373–411.

Myers R. a, Baum J.K., Shepherd T.D., Powers S.P., & Peterson C.H. (2007) Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science (New York, N.Y.)*, **315**, 1846–50.

Nadon M.O., Baum J.K., Williams I.D., Mcpherson J.M., Zgliczynski B.J., Richards B.L., Schroeder R.E., & Brainard R.E. (2012) Re-creating missing population baselines for Pacific reef sharks. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology*, **26**, 493–503.

Naeem S. (1998) Species Redundancy and Ecosystem Reliability. *Conservation Biology*, **12**, 39–45.

Naeem S. (2012) Ecological consequences of declining biodiversity: A biodiversity-ecosystem function (BEF) framework for marine systems. *Marine Biodiversity and Ecosystem Functioning Frameworks, methodologies, and Integration* (ed. by M. Solan, R.J. Aspden, and D.M. Paterson), pp. 256. Oxford University Press,

Naeem S., Duffy J.E., & Zavaleta E. (2012) The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction. *Science*, **336**, 1401–1406.

Naeem S. & Li S. (1997) Biodiversity enhances ecosystem reliability. **390**, 507–509.

Naeem S., Thompson L.J., Lawler S.P., Lawton J.H., & Woodfin R.M. (1994) Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**, 734–737.

Nagelkerken I., Dorenbosh M., Verberk W.C.E.P., Cocheret de la Morinière E., & van der Velde G. (2000) Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a Caribbean bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. *Marine Ecology Progress Series*, **194**, 55–64.

Norman M.D. & Jones G.P. (1984) Determinants of territory size in the pomacentrid reef fish, Parma victoriae. *Oecologia*, **61**, 60–69.

Nyström M., Folke C., & Moberg F. (2000) Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, **15**, 413–417.

O'Gorman E.J., Yearsley J.M., Crowe T.P., Emmerson M.C., Jacob U., & Petchey O.L. (2011) Loss of functionally unique species may gradually undermine ecosystems. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **278**, 1886–93.

Pacala S. & Kinzig A.P. (2001) Introduction to Theory and the Common. *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions* (ed. by A.P. Kinzig, S. Pacala, and D. Tilman), pp. 169 – 74. Princeton University Press,

Pala C. (2013) Giant marine reserves pose vast challenges. *Science (New York, N.Y.)*, **339**, 640–1.

Parravicini V., Kulbicki M., Bellwood D.R., Friedlander A.M., Arias-Gonzalez J.E., Chabanet P., Floeter S.R., Myers R., Vigliola L., D'Agata S., & Mouillot D. (2013) Global patterns and predictors of tropical reef fish species richness. *Ecography*, **36**, 1254–1262.

Parravicini V., Villéger S., McClanahan T.R., Arias-González J.E., Bellwood D.R., Belmaker J., Chabanet P., Floeter S.R., Friedlander A.M., Guilhaumon F., Vigliola L., Kulbicki M., & Mouillot D. (2014) Global mismatch between species richness and vulnerability of reef fish assemblages. *Ecology letters*, **17**, 1101–10.

Pauly D. (1995) Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in ecology & evolution*, **10**, 430.

Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R., & Torres F. (1998) Fishing down marine food webs. *Science (New York, N.Y.)*, **279**, 860–863.

Pauly D., Christensen V., Guénette S., Pitcher T.J., Sumaila U.R., Walters C.J., Watson R.A., & Zeller D. (2002) in world fisheries. *Group*, **418**, 689–695.

Pavoine S., Love M.S., & Bonsall M.B. (2009) Hierarchical partitioning of evolutionary and ecological patterns in the organization of phylogenetically-structured species assemblages: application to rockfish (genus: Sebastes) in the Southern California Bight. *Ecology Letters*, **12**, 898–908.

Petchey O.L., Eklöf A., Borrvall C., & Ebenman B. (2008) Trophically unique species are vulnerable to cascading extinction. *The American naturalist*, **171**, 568–79.

Petchey O.L. & Gaston K.J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, **9**, 741–58.

Pimm S.L. (1991) *The balance of nature?* University of Chigago Press, Chagago,

Pimm S.L., Jenkins C.N., Abell R., Brooks T.M., Gittleman J.L., Joppa L.N., Raven P.H., Roberts C.M., & Sexton J.O. (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science (New York, N.Y.)*, **344**, 1246752.

Pinnegar J.K. & Engelhard G.H. (2007) The "shifting baseline" phenomenon: a global perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **18**, 1–16.

Pollnac R., Christie P., Cinner J.E., Dalton T., Daw T.M., Forrester G.E., Graham N. a J., & McClanahan T.R. (2010) Marine reserves as linked social-ecological systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 18262–5.

Pratchett M.S. (2007) Dietary Selection By Coral-Feeding Butterflyfishes (Chaetodontidae) On The Great Barrier Reef, Australia. *The Raffles Bulletin Of Zoology*, 171–176.

Preuss B., Pelletier D., Wantiez L., Letourneur Y., Ferraris J., & Kulbicki M. (2009) Considering multiple-species attributes to understand better the effects of successive changes in protection status on a coral reef fish assemblage. 170–179.

Purvis a, Gittleman J.L., Cowlishaw G., & Mace G.M. (2000) Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **267**, 1947–52.

Quinn G.P. & Keough M.J. (2002) *Experimental Design and Data Analysis for Biologists.* Cambridge University Press,

Reynolds J.D., Dulvy N.K., Goodwin N.B., & Hutchings J.A. (2005) Biology of extinction risk in marine fishes. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **272**, 2337–44.

Ritchie E.G. & Johnson C.N. (2009) Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology letters*, **12**, 982–98.

Robbins W.D., Hisano M., Connolly S.R., & Choat J.H. (2006) Ongoing collapse of coral-reef shark populations. *Current biology : CB*, **16**, 2314–9.

Roberts C.M. (2007) *The Unnatural History of the Sea.*

Robertson D.R., Sweatman H.P.A., Fletcher E.A., & Cleland M.G. (1976) Schooling as a Mechanism for Circumventing the Territoriality of Competitors. *Ecology*, **57**, 1208.

Rogers A., Blanchard J.L., & Mumby P.J. (2014) Vulnerability of coral reef fisheries to a loss of structural complexity. *Current biology : CB*, **24**, 1000–5.

Rolland J., Cadotte M.W., Davies J., Devictor V., Lavergne S., Mouquet N., Pavoine S., Rodrigues A., Thuiller W., Turcati L., Winter M., Zupan L., Jabot F., & Morlon H. (2011) Using phylogenies in conservation: new perspectives. *Biology letters*, **8**, 692 – 694.

Rosenfeld J.S. (2002) Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, **98**, 156–162.

Roy K., Jablonski D., & Valentine J.W. (2000) Dissecting latitudinal diversity gradients: functional groups and clades of marine bivalves. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **267**, 293–9.

Sale P.F. (1991) *The ecology of fishes on coral reefs.* Academic Press, San Diego,

Sale P.F., Agardy T., Ainsworth C.H., Feist B.E., Bell J.D., Christie P., Hoegh-Guldberg O., Mumby P.J., Feary D.A., Saunders M.I., Daw T.M., Foale S.J., Levin P.S., Lindeman K.C., Lorenzen K., Pomeroy R.S., Allison E.H., Bradbury R.H., Corrin J., Edwards A.J., Obura D.O., Sadovy de Mitcheson Y.J., Samoilys M.A., & Sheppard C.R.C. (2014) Transforming management of tropical coastal seas to cope with challenges of the 21st century. *Marine pollution bulletin*, **85**, 8–23.

Sandin S.A., Smith J.E., Demartini E.E., Dinsdale E.A., Donner S.D., Friedlander A.M., Konotchick T., Malay M., Maragos J.E., Obura D., Pantos O., Paulay G., Richie M., Rohwer F., Schroeder R.E., Walsh S., Jackson J.B.C., Knowlton N., & Sala E. (2008a) Baselines and degradation of coral reefs in the Northern Line Islands. *PloS one*, **3**, e1548.

Sandin S.A., Vermeij M.J.A., & Hurlbert A.H. (2008b) Island biogeography of Caribbean coral reef fish. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 770–777.

Schaus M.H. & Vanni M.J. (2000) Effects of gizzard shad on phytoplancton and nutrient dynamics: Role of sediment feeding and fish size. *Ecology*, **81**, 1701–1719.

Schmitt E., Sluka R., & Sullivan-Sealey K. (2002) Evaluating the use of roving diver and transect surveys to assess the coral reef fish assemblage off southeastern Hispaniola. *Coral Reefs*, **21**, 216–223.

Selig E.R. & Bruno J.F. (2010) A global analysis of the effectiveness of marine protected areas in preventing coral loss. *PloS one*, **5**, e9278.

Sgrò C.M., Lowe A.J., & Hoffmann A. a. (2011) Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evolutionary Applications*, **4**, 326–337.

Sinclair A.R.E. (1998) Natural protected regulation areas as of ecosystems in ecological baselines. *Wildlife Society Bulletin*, **26**, 399–409.

Srivastava D.S., Cadotte M.W., MacDonald a. A.M., Marushia R.G., & Mirotchnick N. (2012) Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, **15**, n/a–n/a.

Stella J.S., Pratchett M.S., Hutchings P.A., & Jones G.P. (2011) Coral-associated invertebrates: diversity, ecological importance and vulnerability to disturbance. *Oceanography and Marine Biology: An Annual review*, **49**, 43 – 104.

Steneck R.S. (2009) Marine conservation: moving beyond malthus. *Current biology : CB*, **19**, R117–9.

Steneck R.S. & Sala E. (2002) CH A P T E R 7 Large Marine Carnivores : Trophic Cascades and Top-Down Controls in Coastal Ecosystems Past and Present. .

Stevenson C., Katz L.S., Micheli F., Block B., Heiman K.W., Perle C., Weng K., Dunbar R., & Witting J. (2006) High apex predator biomass on remote Pacific islands. *Coral Reefs*, **26**, 47–51.

Stier A.C., Geange S.W., & Bolker B.M. (2013) Predator density and competition modify the benefits of group formation in a shoaling reef fish. *Oikos*, **122**, 171–178.

Thuiller W., Lavergne S., Roquet C., Boulangeat I., Lafourcade B., & Araujo M.B. (2011) Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature*, **470**, 531–4.

Tilman D. & Downing J.A. (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**, 363–365.

Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M., & Siemann E. (1997) The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*, **277**, 1300–1302.

Tilman D., Lehman C.L., & Bristow C.E. (1998) Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *The American naturalist*, **151**, 277–82.

Tilman D., Wedin D., & Knops J. (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, **379**, 718–720.

Tittensor D.P., Mora C., Jetz W., Lotze H.K., Ricard D., Berghe E. Vanden, & Worm B. (2010) Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*, **466**, 1098–1101.

Trebilco R., Baum J.K., Salomon A.K., & Dulvy N.K. (2013) Ecosystem ecology: size-based constraints on the pyramids of life. *Trends in ecology & evolution*, **28**, 423–31.

Treml E.A., Halpin P.N., Urban D.L., & Pratson L.F. (2007) Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. *Landscape Ecology*, **23**, 19–36.

Vanni M.J. (2002) Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 341–370.

Villéger S., Mason N.W.H., & Mouillot D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**, 2290–2301.

Villéger S., Ramos Miranda J., Flores Hernández D., & Mouillot D. (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, **20**, 1512–1522.

Violle C., Navas M., Vile D., Kazakou E., & Fortunel C. (2007) Let the concept of trait be functional ! *Oikos*, 882–892.

Vitousek P.M. (1997) Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, **277**, 494–499.

Wantiez L. (2008) Communautés biologiques et habitats coralliens de la réserve Merlet - État initial -. .

Ward P. & Myers R.A. (2008) Shifts in open ocean fish communities coinciding with the commencement of commercial fishing. *Ecology*, **86**, 835 – 847.

Ward-Paige C. a, Mora C., Lotze H.K., Pattengill-Semmens C., McClenachan L., Arias-Castro E., & Myers R. a (2010) Large-scale absence of sharks on reefs in the greater-Caribbean: a footprint of human pressures. *PloS one*, **5**, e11968.

Watson R.A. & Quinn T.J. (1997) Performance of transect and point count underwater visual census methods. *Ecological Modelling*, **104**, 103–112.

Wiens J.J. & Graham C.H. (2005) Niche conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 519–539.

Wild C., Huettel M., Klueter A., & Kremb S.G. (2004a) Coral mucus functions as an energy carrier and particle trap in the reef ecosystem. **428**, 66–70.

Wild C., Huettel M., Klueter A., Kremb S.G., Rasheed M.Y.M., & Jørgensen B.B. (2004b) Coral mucus functions as an energy carrier and particle trap in the reef ecosystem. *Nature*, **428**, 66–70.

Wilson S.K., Fisher R., Pratchett M.S., Graham N. a J., Dulvy N.K., Turner R. a, Cakacaka a, & Polunin N.V.C. (2010) Habitat degradation and fishing effects on the size structure of coral reef fish communities. *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, **20**, 442–51.

Witman J.D. (2013) Are regional effects on local diversity more important in marine than in terrestrial communities? *Oikos*, **122**, 301–305.

Woodward G., Ebenman B., Emmerson M., Montoya J.M., Olesen J.M., Valido A., & Warren P.H. (2005) Body size in ecological networks. *Trends in ecology & evolution*, **20**, 402–9.

Yachi S. & Loreau M. (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment : The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **96**, 1463–1468.

Annexes

Annexe 1

Listes d'espèces "**Commerciale**" et "**Totale**"

p265- 268

Annexe 2

Exemple de fiche tribu

p269

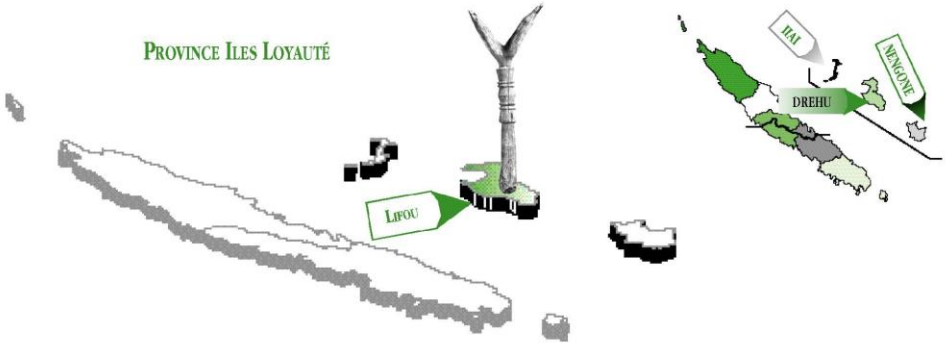
Family	Genus	TOTAL (recensés)		M1	M2	M3
		Non-commercial	Commercial			
Acanthuridae	Acanthurus		✓			
Acanthuridae	Ctenochaetus		✓			
Acanthuridae	Naso		✓			
Acanthuridae	Paracanthurus		✓			
Acanthuridae	Zebrasoma		✓			
Apogonidae	Cheilodipterus	✓				
Aulostomidae	Aulostomus		✓			
Balistidae	Balistapus		✓			
Balistidae	Balistoides		✓			
Balistidae	Melichthys		✓			
Balistidae	Odonus		✓			
Balistidae	Pseudobalistes		✓			
Balistidae	Rhinecanthus		✓			
Balistidae	Sufflamen		✓			
Balistidae	Xanthichthys		✓			
Belonidae	Tylosorus		✓			
Bleniidae	Cirripectes	✓				
Bleniidae	Exallis	✓				
Bleniidae	Plagiotremus	✓				
Caesionidae	Caesio		✓			
Caesionidae	Pterocaesio		✓			
Carangidae	Alectis		✓			
Carangidae	Atule		✓			
Carangidae	Carangoides		✓			
Carangidae	Caranx		✓			
Carangidae	Elagatis		✓			
Carangidae	Gnathanodon		✓			
Carangidae	Pseudocaranx		✓			
Carangidae	Scomberoides		✓			
Carangidae	Trachinotus		✓			
Carcharhinidae	Carcharhinus		✓			
Carcharhinidae	Negaprion		✓			
Carcharhinidae	Triaenodon		✓			
Chaetodontidae	Chaetodon		✓			
Chaetodontidae	Forcipiger		✓			
Chaetodontidae	Hemitaurichthys		✓			
Chaetodontidae	Heniochus		✓			
Chanidae	Chanos		✓			
Cirrhitidae	Amblycirrhitus	✓				
Cirrhitidae	Cirrhitichthys	✓				
Cirrhitidae	Cirrhitus	✓				
Cirrhitidae	Neocirrhites	✓				
Cirrhitidae	Paracirrhites	✓				
Dasyatidae	Dasyatis		✓			
Dasyatidae	Taeniura		✓			

Family	Genus	TOTAL (recensés)		M1	M2	M3
		Non-commercial	Commercial			
Diodontidae	Diodon		✓			
Echeneidae	Echeneis		✓			
Ephippidae	Platax		✓			
Fistulariidae	Fistularia		✓			
Ginglymostomatidae	Nebrius		✓			
Gobiidae	Amblygobius	✓				
Gobiidae	Valenciennea	✓				
Haemulidae	Diagramma		✓			
Haemulidae	Plectorhinchus		✓			
Haemulidae	Pomadasys		✓			
Holocentridae	Myripristis		✓			
Holocentridae	Neoniphon		✓			
Holocentridae	Sargocentron		✓			
Kyphosidae	Kyphosus		✓			
Labridae	Anampses	✓				
Labridae	Bodianus		✓			
Labridae	Cheilinus		✓			
Labridae	Choerodon		✓			
Labridae	Cirrhilabrus	✓				
Labridae	Coris		✓			
Labridae	Epibulus		✓			
Labridae	Gomphosus		✓			
Labridae	Halichoeres	✓				
Labridae	Hemigymnus		✓			
Labridae	Hologymnosus	✓				
Labridae	Labrichthys	✓				
Labridae	Labropsis	✓				
Labridae	Macropharyngodon	✓				
Labridae	Oxycheilinus		✓			
Labridae	Pseudocheilinus	✓				
Labridae	Pseudodax	✓				
Labridae	Pseudojuloides	✓				
Labridae	Stethojulis	✓				
Labridae	Thalassoma	✓				
Lethrinidae	Gnathodentex		✓			
Lethrinidae	Gymnocranius		✓			
Lethrinidae	Lethrinus		✓			
Lethrinidae	Monotaxis		✓			
Lutjanidae	Aphareus		✓			
Lutjanidae	Aprion		✓			
Lutjanidae	Lutjanus		✓			
Lutjanidae	Macolor		✓			
Lutjanidae	Symphorus		✓			
Malacanthidae	Malacanthus		✓			

Family	Genus	TOTAL (recensés)		M1	M2	M3
		Non-commercial	Commercial			
Monacanthidae	Aluterus		✓			
Monacanthidae	Amanses		✓			
Monacanthidae	Cantherhines		✓			
Monacanthidae	Oxymonacanthus	✓				
Monacanthidae	Pervagor		✓			
Mugilidae	Upeneus		✓			
Mugilidae	Valamugil		✓			
Mullidae	Mulloidichthys		✓			
Mullidae	Parupeneus		✓			
Muraenidae	Gymnothorax		✓			
Myliobatidae	Aetobatus		✓			
Myliobatidae	Mobula		✓			
Nemipteridae	Pentapodus	✓				
Nemipteridae	Scolopsis		✓			
Ostraciidae	Ostracion		✓			
Pempheridae	Pempheris		✓			
Pinguipedidae	Parapercis	✓				
Pomacanthidae	Apolemichthys	✓				
Pomacanthidae	Centropyge		✓			
Pomacanthidae	Genicanthus		✓			
Pomacanthidae	Pomacanthus	✓				
Pomacanthidae	Pygoplites	✓				
Pomacentridae	Abudefduf	✓				
Pomacentridae	Amblyglyphidodon	✓				
Pomacentridae	Amphiprion	✓				
Pomacentridae	Cheiloprion	✓				
Pomacentridae	Chromis	✓				
Pomacentridae	Chrysiptera	✓				
Pomacentridae	Dascyllus	✓				
Pomacentridae	Lepidozygus	✓				
Pomacentridae	Neoglyphidodon	✓				
Pomacentridae	Plectroglyphidodon	✓				
Pomacentridae	Pomacentrus	✓				
Pomacentridae	Pomachromis	✓				
Pomacentridae	Stegastes	✓				
Priacanthidae	Priacanthus		✓			
Ptereleotridae	Nemateleotris	✓				
Ptereleotridae	Ptereleotris	✓				
Scaridae	Bolbometopon		✓			
Scaridae	Calotomus		✓			
Scaridae	Cetoscarus		✓			
Scaridae	Chlorurus		✓			
Scaridae	Hipposcarus		✓			
Scaridae	Leptoscarus		✓			
Scaridae	Scarus		✓			

Family	Genus	TOTAL (recensés)		M1	M2	M3
		Non-commercial	Commercial			
Scombridae	Euthynnus		✓			
Scombridae	Grammatorcynus		✓			
Scombridae	Gymnosarda		✓			
Scombridae	Rastrelliger		✓			
Scombridae	Sarda		✓			
Scombridae	Scomberomorus		✓			
Scorpenidae	Pterois		✓			
Serranidae	Aethaloperca		✓			
Serranidae	Anyperodon		✓			
Serranidae	Cephalopholis		✓			
Serranidae	Cromileptes		✓			
Serranidae	Diploprion		✓			
Serranidae	Epinephelus		✓			
Serranidae	Gracila		✓			
Serranidae	Luzonichthys		✓			
Serranidae	Plectropomus		✓			
Serranidae	Pseudanthias	✓				
Serranidae	Serranocirrhitus	✓				
Serranidae	Variola		✓			
Siganidae	Siganus		✓			
Sparidae	Acanthopagrus		✓			
Sphyraenidae	Sphyraena		✓			
Sphyrnidae	Sphyrna		✓			
Stegostomatidae	Stegostoma		✓			
Synodontidae	Synodus	✓				
Tetraodontidae	Arothron		✓			
Tetraodontidae	Canthigaster		✓			
Zanclidae	Zanclus		✓			

AIRE COUTUMIÈRE DREHU



DÉMOGRAPHIE

Personnes résidant dans une tribu de l'aire

	1989	1996
App. à une tribu de l'aire	8 043	9 297
App. à une tribu autre aire	310	162
Autres	201	324
Total	**8 554**	**9 783**

Personnes déclarant appartenir à une tribu de l'aire mais n'y résidant pas

1989	1996
6 261	**7 833**

Âge

(ans)	Hommes Résidents	Hommes Non-résidents	Femmes Résidents	Femmes Non-résidents
0 - 5	847	516	764	453
6 - 10	745	394	660	442
11 - 15	594	413	587	409
16 - 20	407	530	402	566
21 - 40	1 390	1 234	1 395	1 344
41 - 60	624	590	672	641
61 et +	288	112	408	189
Total	**4 895**	**3 789**	**4 888**	**4 044**

Âge moyen	Résidents	Non-résidents	Global
	24,5	25,0	**24,7**

Diplôme le plus élevé

(14 ans ou plus)	Hommes Résidents	Hommes Non-résidents	Femmes Résidents	Femmes Non-résidents
Aucun diplôme	1 620	948	2 125	1 310
Certificat d'études primaires	271	289	177	309
BEPC/brevet élémen./brevet collèges	369	526	333	555
CAP, BEP	474	642	328	514
Baccalauréat général	51	74	56	99
Baccalauréat techno. ou professionnel	41	82	30	101
Diplôme universitaire (Bac + 2)	37	43	24	20
Diplôme universitaire (Bac +3 et plus)	77	43	31	9
Total	**2 940**	**2 647**	**3 104**	**2 917**

État matrimonial légal

	Hommes Résidents	Hommes Non-résidents	Femmes Résidents	Femmes Non-résidents
Célibataire	3 400	2 706	3 055	2 754
Marié(e), remarié(e)	1 395	1 027	1 432	1 027
Veuf, veuve	55	33	386	232
Divorcé(e)	45	23	15	31
Total	**4 895**	**3 789**	**4 888**	**4 044**

Langue française

(14 ans ou plus)	Résidents	Non-résidents
Parler le français	5 571	5 497
Lire le français	5 426	5 400
Écrire le français	5 332	5 350

Ménages résidant

	1989	1996
Nombre	1 568	1 865
Taille moyenne	5,5	5,2

Niveau d'étude atteint

(14 ans ou plus)	Hommes Résidents	Hommes Non-résidents	Femmes Résidents	Femmes Non-résidents
Pas de scolarisation	304	110	607	276
Primaire	756	558	863	756
Secondaire, de la 6ème à la 3ème	1 156	968	1 052	901
Secondaire, après la 3ème	577	878	506	894
Université ou grande école	147	133	76	90
Total	**2 940**	**2 647**	**3 104**	**2 917**

EMPLOI

Situation d'activité

(14 ans ou plus)	Actifs occupés	Chômeurs	Militaires du contingent	Élèves, étudiants	Retraités	Autres	Total
Hommes							
Résidents	908	693	24	455	224	636	**2 940**
Non-résidents	1 380	323	41	638	150	115	**2 647**
Femmes							
Résidents	540	447	0	433	65	1 619	**3 104**
Non-résidents	1 133	347	0	659	121	657	**2 917**

ÉQUIPEMENT DES RÉSIDENCES PRINCIPALES

Mode d'éclairage

Réseau général	1 380
Lampe à pétrole	382
Groupe électrogène	67
Cellule photovoltaïque	32
Autre	4

Équipement ménager

Eau courante	1 802
Wc	431
Automobile	893
Baignoire ou douche	1 088

AIRE DREHU

Président : Evanès BOULA

1er Vice-Président : Pierre ZEOULA

2ème Vice-Président : Paul SIHAZE

Membres : Kaloié GOPE-FENEPEJ
Siwan QËNENÖJ
Wadawa HNACEMA
Franck WAHUZUE

Secrétaire général : Marcel KAZO

Résumé. Au-delà de la perte de richesse spécifique, les activités humaines entraînent probablement la diminution de la diversité phylogénétique et fonctionnelle portée par les espèces dans les communautés. Comprendre les effets des activités humaines sur l'ensemble des facettes de la biodiversité liées au fonctionnement des écosystèmes et évaluer les outils de conservation de ces facettes restent des enjeux majeurs de l'écologie notamment en milieu marin.
Les objectifs de la thèse sont donc i) d'évaluer les impacts humaines sur la diversité des lignées phylogénétiques et des fonctions au sein des communautés de poissons coralliens indépendamment des facteurs environnementaux naturels, ii) d'évaluer la capacité des aires marines protégées à conserver efficacement ces facettes et à produire des valeurs de références pour la gestion des écosystèmes et iii) de mesurer la vulnérabilité fonctionnelle intrinsèque, sans pression humaine, des communautés de poissons..
Pour cela nous avons dû échantillonner des sites très isolés des populations humaines à travers l'Indopacifique et nous avons utilisé des modèles permettant de prendre en compte les effets de seuil et les interactions pour extraire les effets 'purs' liés à l'homme.
Dans un premier temps, nous montrons, à l'échelle du Pacifique sud-ouest, que le nombre d'espèces des poissons perroquets diminue linéairement mais uniquement de 12% le long d'un gradient d'impact humain alors que les diversités phylogénétique et fonctionnelle diminuent de 36% et de 47%, respectivement, avec de forts effets de seuil.
Dans un deuxième temps, en considérant un gradient d'impact humain et une large gamme d'aires marines protégées (AMPs) en Nouvelle-Calédonie, nous démontrons que les sites très isolés des activités humaines (>20 heures de temps de trajet depuis Nouméa la capitale régionale) possèdent des communautés de poissons avec une plus forte diversité fonctionnelle et biomasses de prédateurs apicaux que la plus grande et plus ancienne AMP intégrale.
Finalement, en considérant quatre sites isolés des activités humaines à travers l'Indo-Pacifique, nous avons révélé que la diversité des fonctions portées par les poissons est très vulnérable, 60% n'étant portées que par une espèce, même sans impact humain.
Nos travaux montrent la très forte vulnérabilité aux activités humaines des facettes fonctionnelles et phylogénétiques de la biodiversité, avec un manque de capacité des AMPs à restaurer l'ensemble des rôles fonctionnels des poissons et une redondance très limitée pour ces fonctions même dans les sites les plus isolés.

Mots clés : impact humain, diversité fonctionnelle, diversité phylogénétique, sites isolés, aires marines protégées, références, vulnérabilité intrinsèque, récif corallien

Abstract. Beyond species loss, human activity may cause the decrease of phylogenetic and functional diversity carried by species. One of the major issue, particularly in marine ecology, is to understand the effects of human activities on all aspects biodiversity related to ecosystem functioning and assess conservation tools.
The objectives of the thesis are i) to assess human impacts on the diversity of phylogenetic lineages and functions within the coral reef fish communities regardless of natural environmental factors, ii) to evaluate the ability of marine protected areas to conserve these facets efficiently and produce baselines values for ecosystem management and iii) to measure the intrinsic functional vulnerability, without human pressure, of fish communities.
For this we had sampled very remote sites across the Indo-Pacific and we used statistical tools that take into account thresholds effects and interactions to extract the marginal effect of human activities.
First, we show that across the South West Pacific, parrotfish species richness decreases linearly but only of 12% along a gradient of human impact while the phylogenetic and functional diversity decrease of 36% and 47%, respectively, with strong threshold effects.
Secondly, considering the human impact gradient and a wide range of marine protected areas (MPAs) in New Caledonia, we demonstrate that very remote sites from human activities (> 20 hours of travel time from Noumea, the regional capital) have greater fish functional diversity and biomass of apex predators than the largest and oldest MPA.
Finally, considering four remote sites across the Indo-Pacific, we have found that the diversity of functions carried by fish communities is very vulnerable, showing that 60% of functions were only worn by one species, even without human impact.
Our work shows that the functional and phylogenetic aspects of biodiversity are highly vulnerable to human activities, with a lack of ability of MPAs to restore all of the functional roles of fish and a very limited redundancy for these functions even in the most isolated locations.

Keywords: human impact, functional and phylogenetic diversity, isolated sites, marine protected areas, baselines, intrinsic vulnerability, coral reef ecosystem