THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

EN ÉCOLOGIE FONCTIONNELLE ET ÉCOPHYSIOLOGIE

ÉCOLE DOCTORALE GAIA

UNITÉ DE RECHERCHE MARBEC

IMPORTANCE DE LA DIVERSITÉ FONCTIONNELLE DES POISSONS ET DE SA VARIABILITÉ TEMPORELLE POUR LE FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES MARINS CÔTIERS

PRESENTÉE PAR CAMILLE MAGNEVILLE

LE 20 JUIN 2023

SOUS LA DIRECTION DE SÉBASTIEN VILLÉGER ET THOMAS CLAVERIE

DEVANT LE JURY COMPOSÉ DE :

LAËTITIA BUISSON, MAITRE DE CONFÉRENCE UNIV. PAUL SABATIER, TOULOUSE ..... EXAMINATRICE
THOMAS CLAVERIE, MAITRE DE CONFÉRENCE CUFR MAYOTTE, DEMBENI ..... CO-DIRECTEUR, INVITÉ
PHILIPPE LENFANT, PROFESSEUR UNIV. PERPIGNAN ..... RAPPORTEUR
MAUD MOUCHET, MAITRE DE CONFÉRENCE MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE, PARIS ..... RAPPORTRICE
VALERIANO PARRAVICINI, DIRECTEUR D'ÉTUDE ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES, PERPIGNAN ..... EXAMINATEUR
SÉBASTIEN VILLÉGER, CHARGÉ DE RECHERCHE CNRS, MONTPELLIER ..... DIRECTEUR, INVITÉ
CYRILLE VIOLLE, DIRECTEUR DE RECHERCHE CNRS, MONTPELLIER ..... EXAMINATEUR

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Homme libre, toujours tu chériras la mer !
La mer est ton miroir ; tu contemples ton âme
Dans le déroulement infini de sa lame,
Et ton esprit n'est pas un gouffre moins amer.
Tu te plais à plonger au sein de ton image ;
Tu l'embrasses des yeux et des bras, et ton cœur
Se distrait quelquefois de sa propre rumeur
Au bruit de cette plainte indomptable et sauvage.
Vous êtes tous les deux ténébreux et discrets :
Homme, nul n'a sondé le fond de tes abîmes ;
Ô mer, nul ne connaît tes richesses intimes,
Tant vous êtes jaloux de garder vos secrets !
Et cependant voilà des siècles innombrables
Que vous vous combattez sans pitié ni remord,
Tellement vous aimez le carnage et la mort,
Ô lutteurs éternels, ô frères implacables !

Charles Baudelaire - L'homme et la mer (Les Fleurs du mal)

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier **Maud Mouchet** et **Philippe Lenfant** d'avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse et **Laëtitia Buisson**, **Valeriano Parravicini** et **Cyrille Violle** d'avoir accepté d'en être les examinateurs lors de la soutenance.

Avant toute autre chose, je remercie mon directeur de thèse **Sébastien Villéger**, pour son encadrement sans faille durant ces années : merci pour les multiples réunions et discussions qui ont contribué à rendre ma thèse passionnante et stimulante ! Merci pour ta pédagogie basée sur la bonne humeur et la positivité, pour avoir cru en nos "*masterpieces*" même quand c'était "la m*****", pour m'avoir poussé à croire en mes idées et m'avoir aidé à construire mon regard scientifique. Merci pour ces gaufres du goûter qui rechargeaient les batteries et pour les tisanes à la verveine lors de la soumission de *mFD !* J'espère que nos chemins de chercheurs se croiseront de nouveau et que nous aurons l'occasion de faire de "beaux" schémas colorés au tableau !

Pour sa vision complémentaire dans nos papiers, nos réunions de réflexion sur mon avenir professionnel, sans oublier son aide sur le terrain au son du clairon, je remercie mon co-directeur de thèse **Thomas Claverie**.

C'est avec l'aide de personnes clefs en recherche et en enseignement que j'ai avancé avec volonté dans ma thèse. Je souhaite alors remercier **Nicolas Loiseau** pour avoir supporté ces levers avant le soleil et ces faibles heures de sommeil à Mayotte, avoir contribué à la relecture des papiers apportant de nombreuses idées et m'avoir appuyée dans les réflexions sur la construction de mon futur en recherche. Pour m'avoir aidée et soutenue dans la finalisation du package *mFD*, pour tous ses précieux conseils de code et pour m'avoir donné le virus de la construction des packages, je remercie **Nicolas Casajus**. Pour m'avoir donné le goût de l'enseignement en me donnant l'opportunité de participer à différents types d'enseignements ainsi que pour son aide sur les modèles statistiques, je souhaite remercier **Fabien Leprieur**. Enfin, merci **Sylvain Coq**, **Guillaume Papuga** et **Anne Charpentier** pour m'avoir fait découvrir ce qu'est une équipe d'enseignants dynamiques et à l'écoute des étudiants.

Pour leur regard extérieur qui a apporté des réflexions enrichissantes lors des Comités de Suivi de Thèse, je remercie **Vincent Devictor**, **David Mouillot** et **Valeriano Parravicini** d'avoir suivi les questionnements de ma thèse durant ces quatre années.

Si ma thèse s'est construite, c'est grâce au travail consciencieux de stagiaires de Licence et de Master qui ont passé des jours entiers à identifier des poissons ! Merci à l'équipe de Licence encadrée en première année en distanciel : **Clémence Marconnet**, **Gabrielle Royer**, **Mila Trotier**, **Allan Bengue**, **Léo Vacquier**, **Mykyta Stepansky** et **Rubén Tourier-Broer**. Merci à **Marie-Lou Leréec-le-Bricquir** pour son travail acharné malgré le confinement lors de son stage de M1. Merci à l'équipe de Licence encadrée en deuxième année : **Eve Chapelant**, **Marie Esquerre**, **Méryl Broult**, **Victoria Delannoy**, **Clément Lahoude**, **Hugo Zaccomer** et **Pierre Magneville**. Merci à **Solène Dedieu** pour son travail précis lors de son stage de M1. Enfin, merci à l'équipe encadrée en troisième année : **Alice Navarro**, **Aline Keustermans**, **Capucine Brissaud**, **Eva Durand** et **Mia Lê Quan Phong**.

Mon écosystème de thèse serait bien vide sans l'équipe des doctorants, jeunes chercheurs et maintenant amis. Parce que la bienveillance était le mot clef de notre bureau, merci **Gaël** pour tes blagues, tes imitations fantastiques et tes suggestions musicales de goût ! Merci de m'avoir intégrée à l'équipe du haut lors de mes premiers mois de thèse, d'être un puit sans fin de biblio et pour tous ces pains au chocolat qui m'ont remonté le moral ! Pour ces rires partagés, ces pauses rédactions de mails et ces délicieux gâteaux spécial "dernière ligne droite", merci **Valentine** ! Merci pour ton point de vue de mathématicienne sur nos approches tordues de biologistes, pour nos regards entendus quand ça parlait de taxonomie de poissons (mais on s'améliore !) et pour ta bonne humeur constante tout simplement. Parce que "la vérité soit dite", avoir des débats sans fin sur la signification des mots, des goûts et des couleurs a fait partie de chaque jour de ma thèse et m'a permis d'échapper aux analyses R qui rongeaient mon cerveau, merci **Nacho** d'avoir lancé ces questions ésotériques ! Merci pour les cookies du CROUS que tu as partagés chaque midi avec presque 100% de succès, pour ton amour inconditionnel des pauses et n'oublions pas : *Every day is a school day* ! Pour ces soirées films, ces séances d'escalades, ces discussions du midi et ces pauses du goûter : merci **Adèle**, **Alaia**, **Antoine**, **Clea**, **Jeanne**, **Loïc** et **Raph**! Merci aux nouveaux doctorants,

Anaëlle, Marine, Cyril et Ulysse de prendre la suite des vieux avec passion et bonne humeur ! Merci Juliette pour ces sorties roller et Diana pour avoir sauvé mes rétines quand il faisait trop noir les soirs d'hiver.

Merci à Greg Skouradakis et Thanos Dailianis pour leur accueil chaleureux et leur aide lors de la première campagne de terrain de ma thèse. Merci à Arthur Escalas d'avoir aidé à la pose des caméras en Crète et de nous avoir proposé de superbes week-ends agricoles à la Ferme du Peyrou ! Merci à Franck Ferraton pour le soutien dans l'eau froide et mouvementée lors du passage du Niveau 2, pour les covoiturages et les révisions lors du CAH0B ! Merci à Laure Velez pour m'avoir montré comment utiliser le serveur et ainsi gagner de nombreuses heures d'analyses et pour les délicieux gâteaux ! Merci à Béatrice Bec pour l'apprentissage de la reliure des rapports et pour les discussions sur l'enseignement !

Si ma thèse s'est toujours déroulée avec un fond de positivité, c'est aussi grâce à l'équipe ESE de l'Université Paris Saclay avec laquelle j'ai réalisé mon stage de Master 2 et qui m'a appris à voir le verre à moitié plein plutôt qu'à moitié vide. Je souhaite vous remercier pour les réunions mises en place dans cette équipe qui m'ont appris à célébrer intérieurement les petites victoires et m'ont fait comprendre que coder une ligne de plus, c'est déjà un avancement !

Si la compréhension du fonctionnement des écosystèmes a fait l'objet de ma thèse, c'est que depuis toute petite j'ai été amenée à observer et comprendre la nature qui m'entoure. Je souhaite alors remercier mes parents et ma mamie pour m'avoir fait randonner sur les sentiers de montagne et m'avoir fait découvrir les fonds marins. Merci à mon petit frère pour son soutien, ses questions, nos discussions vidéo régulières et tous ces moments partagés qui se terminaient souvent en rires ! Merci à vous pour la relecture consciencieuse de mon introduction.

Enfin, parce que tu as connu toutes les présentations que j'ai pu faire sur le bout des doigts et que nous avons eu tant d'échanges sur ma thèse qui m'ont aidée à mieux formuler, comprendre et avancer, mille mercis Étienne ! Et je te remercie avant tout pour ta présence à mes côtés, pour me pousser à relativiser et pour tous ces moments passés ensemble qui me donnent le sourire.

Résumé

Les écosystèmes marins côtiers sont de la plus haute importance pour l'Homme au niveau économique, social et culturel et sont fortement impactés par notre activité. Les changements globaux réorganisent les assemblages d'espèces en modifiant leur richesse, leur composition et l'abondance des espèces qui s'y trouvent. Mesurer la diversité fonctionnelle de ces assemblages permet d'évaluer comment les réorganisations impactent le fonctionnement des écosystèmes. Les poissons osseux constituent la majorité de la diversité qu'abritent les écosystèmes côtiers et jouent un rôle clef dans leur fonctionnement. Cette thèse a étudié **comment la diversité fonctionnelle ichtyologique des écosystèmes marins côtiers est impactée par l'activité humaine** en développant **des outils nécessaires pour mieux appréhender le rôle fonctionnel des poissons en prenant en compte la variabilité temporelle de la diversité**.

J'ai tout d'abord coordonné l'écriture d'un package R, appelé *mFD*, regroupant 18 fonctions pour calculer et représenter tous les indices de diversité fonctionnelle de manière reproductible et sûre. J'ai ensuite proposé une nouvelle méthodologie d'observation de la biodiversité marine et de sa variabilité temporelle utilisant un réseau de caméras synchronisées capables de filmer pendant plus de 12 heures une surface standardisée. J'ai ensuite développé de nouvelles métriques pour prendre en compte la variabilité temporelle de l'abondance des espèces, afin de préciser leur rôle fonctionnel. La première, appelée *SmaxN*, permet une estimation de l'abondance de chaque espèce dans un habitat filmé par des caméras synchronisées. J'ai ensuite conceptualisé et testé trois métriques qui caractérisent la rareté temporelle d'une espèce en quantifiant la quantité, la variabilité et la régularité de son abondance au cours du temps.

J'ai utilisé ces méthodologies pour répondre à plusieurs questions en écologie. Je me suis dans un premier temps intéressée aux invasions biologiques et à leur impact sur le fonctionnement des milieux. Dans une zone de la mer Méditerranée où coexistent les deux espèces herbivores natives et les deux espèces herbivores invasives, j'ai montré que l'activité d'herbivorie est dominée par une espèce invasive et une espèce native et que la présence de l'espèce invasive n'impacte pas l'activité d'herbivorie de l'espèce native. Si cette étude a mis en évidence une grande variabilité de l'herbivorie entre et au cours des journées, elle a en parallèle permis de valider l'hypothèse d'une activité d'herbivorie plus intense l'après-midi. Je me suis dans un second temps intéressée aux méthodes de conservation actuelles de la biodiversité marine. J'ai ainsi mesuré l'effet des niveaux de protection des Aires Marines Protégées sur le fonctionnement des milieux. En centrant mon étude sur le récif corallien de Mayotte (Océan Indien), j'ai montré que la corallivorie et l'herbivorie peuvent être plus importantes à de plus faibles niveaux de protection et que les processus d'alimentation étudiés sont très variables à l'échelle inter et intra journalière. En étudiant l'accumulation temporelle des diversités taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique au cours des jours d'échantillonnage, j'ai démontré l'importance de la prise en compte de la variabilité inter et intra journalière qui peut biaiser notre évaluation des mesures de protection de par la présence d'espèces rares temporellement.

Mots clefs: diversité fonctionnelle, variabilité intra et inter journalière, écosystèmes marins côtiers, poissons osseux, aires marines protégées

Summary

Coastal marine ecosystems are of utmost importance to Humans due to their economic, social and cultural values. Yet, they are heavily impacted by our actions which reorganize species assemblages by altering their species richness, their composition and the abundances of species present. Evaluating how these reorganizations affect ecosystem functioning can be achieved by measuring the functional diversity of these assemblages. Most of the coastal marine ecosystem diversity is made by bony fishes which play a crucial role in their functioning. Therefore, this thesis studied **how human activity impacts the fish's functional diversity of coastal marine ecosystems**. To better understand the functional role of fishes, I also **developed new tools for studying the temporal variability of biodiversity**.

I coordinated the development of a R package called *mFD*. It includes 18 functions to compute and plot all functional diversity indices in a reproducible and reliable manner. Then, I proposed a new methodology for observing marine diversity and its temporal variability. It uses a network of synchronized cameras capable of filming a standardized area for over 12 hours. Lastly, I developed new indices to account for the temporal variability of species abundance to better understand their functional role. I developed the *SmaxN* metric which estimates the abundance of each species in a habitat using synchronized cameras. I then conceptualized and tested three metrics characterizing species temporal rarity by quantifying the amount, variability and regularity of its abundance over time.

I used these methodologies to answer several questions in ecology. First, I focused on biological invasions and their impact on ecosystem functioning. In a Mediterranean Sea area where the two native and the two invasive herbivorous species coexist, I demonstrated that the herbivory process was dominated by one invasive and one native species, and that the presence of the invasive species does not impact the herbivory activity of the native species. While this study highlighted a high variability of the herbivory process between and during days, it also validated the hypothesis of a more intense grazing activity in the afternoon. Second, I focused on current marine conservation of marine biodiversity by measuring the effect of the levels of protection in Marine Protected Areas on ecosystem functioning. By studying Mayotte coral reefs (Indian Ocean), I showed that the corallivory and herbivory processes can be more important at lower protection levels, and that feeding activities studied are highly variable on an inter and intraday scale. I finally studied the temporal accumulation of taxonomic, functional and phylogenetic diversities over the sampling days and demonstrated the importance of considering the inter and intraday variability which can bias our evaluation of conservation measures due to the presence of temporally rare species.

Key words: functional diversity, inter and intraday temporal variability, coastal marine ecosystems, bony fishes, marine protected areas

Préambule

Dans ce manuscrit de thèse, la bibliographie relative à chaque article est référencée à la fin de chacun d'entre eux. La bibliographie relative à l'introduction (Chapitre 1), à la discussion (Chapitre 7) et aux préfaces des chapitres est référencée à la fin du manuscrit de thèse.

Les figures référencées en début de manuscrit de thèse sont celles qui ne sont pas comprises dans les articles.

Table des matières

Chapitre 1 – Introduction générale 6

1 - Biodiversité ichtyologique et fonctionnement des milieux marins côtiers 8
1.1 - Caractéristiques de la biodiversité ichtyologique des milieux marins côtiers 8
1.1.1 - Les facettes de la biodiversité 8
1.1.2 - Répartition spatiale de la biodiversité côtière en poissons 8
1.1.3 - Contributions des poissons au fonctionnement des écosystèmes marins côtiers 11
1.2 - L'Anthropocène : entre pressions et protection 12
1.2.1 - Vers une sixième crise majeure de la biodiversité ? 12
1.2.2 - Les principales menaces agissant sur les écosystèmes marins côtiers 13
1.2.3 - Protéger la biodiversité au niveau des écosystèmes marins côtiers : le cas des Aires Marines Protégées 15
1.3 - Biodiversité et fonctionnement 18
1.3.1 - Liens biodiversité et processus fonctionnels 18
1.3.2 - Importance de l'abondance pour le fonctionnement des écosystèmes 20
1.3.3 - Diversité des approches pour étudier le fonctionnement des écosystèmes marins 22
2 - Variabilité temporelle de la biodiversité 27
2.1 - Variabilités temporelles de la composition des assemblages 27
2.2 - Variabilités temporelles des processus écologiques : exemple de l'herbivorie 30
3 - Méthodes de mesure de la biodiversité et de l'abondance des poissons 31
3.1 - Scaphandre autonome et recensement visuel sous-marin 32
3.2 - Utilisation des caméras : diversité des approches 34
3.3 - Estimer l'abondance d'une espèce mobile sur des données vidéos 36
4 - Objectifs de la thèse 36

Chapitre 2 – Saisir le fonctionnement des écosystèmes : un nouvel outil pour quantifier et illustrer la diversité fonctionnelle et des guides pour l'utiliser 40

Préface 41
Manuscrit A 44
mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity 44

Chapitre 3 – Nouvelle méthodologie basée sur des caméras longue-durées pour mesurer la variabilité temporelle de la biodiversité sous-marine 68

Préface 69
1 - Mise en place d'une nouvelle méthodologie de mesure de la biodiversité marine 70
2 - Campagnes de collecte de données 73
2.1 - Espèces non-natives et impact sur l'activité d'herbivorie : Campagne de terrain en Crète 73
2.2 - Effet du niveau de protection sur le fonctionnement des écosystèmes : Campagne de terrain sur les récifs coralliens de Mayotte 74
3 - Mise en place d'un flux de travail pour analyser les données vidéos 76
3.1 - WAVE : interface web d'annotation 77

3.2 - wavedivR : le lien entre WAVE et l'analyse écologique....79
3.3 - Encadrement de stages....80
4 - Apprendre plus que prévu....82
4.1 – Préface....82
Manuscrit B....86
Behavior of reef fishes during....86
a submarine magnitude 5 earthquake....86
Chapitre 4 – Mieux mesurer l'abondance et la diversité fonctionnelle des espèces mobiles en intégrant leurs variabilités temporelles....94
Préface....95
Manuscrit C....98
A new framework for estimating abundance of animals....98
using a network of cameras....98
Manuscrit D....126
Quantifying the three facets of....126
species abundance temporal variability....126
Chapitre 5 – Effet de la tropicalistaion sur le fonctionnement des écosystème méditerranéen côtier....142
Préface....143
Manuscrit E....144
Long-duration remote underwater videos reveal that grazing by fishes is highly variable through time....144
and dominated by non-indigenous species....144
Chapitre 6 – Effet de la protection sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes marins côtiers....172
Préface....173
Manuscrit F....176
Detecting benefits of protection level on biodiversity facets....176
in a sea of temporal scarcity....176
Manuscrit G....214
Chapitre 7 – Discussion générale et perspectives....244
1. Ecologie fonctionnelle des communautés : vers une intégration des variations intra-spécifique et des approches multi-taxons....245
2. Variabilité des processus fonctionnels au sein d'une journée : comprendre les facteurs qui la dirige....247
3. Quantification de la biodiversité en poissons : vers une utilisation des caméras longue-durée....248
4. Changements globaux et fonctionnement des écosystèmes marins côtiers....251
5. Résumé graphique....254
Appendices....256
Appendice A1: Texte joué lors de la finale régionale Occitanie du Concours "Ma Thèse en 180 secondes"....256
Références....267

Liste des figures et tables

Figure 1. 1 : Distribution globale prédite de la diversité en poissons au niveau des milieux marins côtiers par 250m², d'après la Figure 1 A de (*Edgar et al.*, 2014). Le Triangle de Corail, zone où la richesse spécifique en poisson est maximale, est entouré en vert. 9

Figure 1. 2 : Illustration des huits processus écologiques clefs permettant de comprendre le fonctionnement des récifs coralliens tirée de la Figure 3 de (Brandl, Rasher, et al., 2019). La production de carbonate de calcium formant les squelettes des coraux et l'érosion réalisée par des animaux comme les poissons perroquets (bioérosion), sont deux processus qui modèlent la structure des récifs coralliens. La production de matière organique végétale par la photosynthèse (production primaire) et la consommation de cette matière organique végétale (herbivorie) expliquent quant à elles l'intégration nette de l'énergie lumineuse en énergie utilisable par le système. La production de matière organique animale (production secondaire) et sa consommation (prédation) déterminent les transferts d'énergie dans les chaînes trophiques. Enfin, l'assimilation et le rejet des nutriments dans l'environnement, par l'excrétion d'urine et l'égestion de fèces par exemple, informent sur le stockage et le recyclage des nutriments dans l'écosystème. 11

Figure 1. 3 **:** Evolution des espèces de vertébrés classifiées comme éteinte ou éteinte en milieu naturel par l'UICN (d'après la Figure 1 de (Ceballos et al. 2015)). 13

Figure 1. 4 **:** Impact du changement climatique et des activités humaines sur les écosystèmes côtiers, d'après la Figure 1 de (He & Silliman 2019). Sont représentés la perte d'habitat (1), la surexploitation des ressources (2), le changement climatique (3) et plus particulièrement l'augmentation des températures océaniques (4) et l'acidification des océans (5) ainsi que l'arrivée d'espèces invasives (6). 14

Figure 1. 5 **:** Intensité des activités autorisées dans les Aires Marines Protégées selon leur type et le niveau de protection, d'après la Figure 1 de (Grorud-Colvert et al. 2021). 16

Figure 1. 6 **:** Contribution des espèces et fonctionnement, illustration de l'effet de l'identité de l'espèce, de son abondance et de la redondance fonctionnelle. Adapté de la Figure 1 de (Brandl et al. 2019a). La courbe et les espèces rouges représentent le cas d'une faible redondance fonctionnelle où quelques espèces sont responsables de la majorité de la contribution au fonctionnement. La courbe et les espèces vertes représentent le cas d'une contribution identique entre espèces. 19

Figure 1. 7 **:** Distribution schématique de l'abondance. La zone jaune représente le grand nombre d'espèces ayant un faible nombre d'individus (espèces rares) et la zone orange reflète le faible nombre d'espèces ayant un grand nombre d'individus (espèces communes). 20

Figure 1. 8 **:** Exemple de traits fonctionnels clefs particulièrement utilisés et les processus fonctionnels auxquels ils se rattachent. Sont représentés la taille (A), le régime alimentaire (B), la taille des bancs de poissons (C), la période d'activité (D), la position dans la colonne d'eau (E) et la mobilité (F). 24

Figure 1. 9 : Approches basées sur les traits pour quantifier la diversité fonctionnelle. L'approche basée sur les entités fonctionnelles est représentée en (A), celle basée sur les dendrogrammes en (B) et celle basée sur l'espace fonctionnel est représentée en (C). 26

Figure 1. 10 : Facteurs dirigeant la variation temporelle de présence et/ou l'abondance relative des espèces de poissons. 28

Figure 1. 11 : Biais de perception des tendances lors d'observation sur une courte période. Une tendance linéaire croissante sur une courte période d'observation (en fond bleu) peut faire partie d'une réelle

augmentation de la variable réponse (B), mais aussi d'un cycle (C) de croissance/décroissance de la variable réponse. Adaptée de la Figure 3 de (Wolkovich et al. 2014). 29

Figure 1. 12 : Différentes méthodes de recensement de la biodiversité marine 33

Figure 1. 13 **:** Modélisation de l'évolution de l'abondance de cinq familles de poissons, de la richesse totale et de l'abondance totale après un transect réalisé par un plongeur. Les nombres représentent le temps qu'il faudrait pour revenir aux abondances mesurées sur un premier transect. Tiré de la Figure 2b de (Emslie et al. 2018). 34

Figure 3. 1 **:** Constitution des systèmes caméras développés en condition réelle (gauche) et schéma représentatif de l'intérieur du caisson (droite) 70

Figure 3. 2 **:** Décomposition des tâches journalière de préparation des systèmes vidéo et de récupération des données 72

Figure 3. 3 **:** Localisation et sites d'échantillonnage de la première campagne de terrain 73

Figure 3. 4 **:** Localisation et sites d'échantillonnage de la seconde campagne de terrain 75

Figure 3. 5 **:** Un système caméra "courte-durée" utilisé lors de la campagne à Mayotte 76

Figure 3. 6 **:** Flux de travail permettant de passer de vidéos à des tableaux de présence-absence d'espèces et/ou de comportement 77

Figure 3. 7 : Annotation de deux *Siganus rivulatus* sur la plateforme WAVE 78

Figure 3. 8 **:** Liens entre les fonctions principales du package *wavedivR* utilisé pour créer une matrice de présence-absence. Les quatre tableaux WAVE se réfèrent à ceux décrits plus haut en sortie de WAVE. Les données initiales sont entourées en bleu, les fonctions clefs en rouge et leurs arguments en vert. A côté de chaque étape encadrée est représenté le tableau récupéré. 79

Figure 3. 9 **:** Enregistrement de présence d'espèces ou de comportements particuliers grâce à l'utilisation des caméras longue-durée, illustration de la sérendipité. 83

Figure 7. 1 : Résumé graphique des questionnements de la thèse 254

Table 3.1 : Stages encadrés et lien avec les manuscrits réalisés lors de la thèse et type d'annotation

réalisées 88

Chapitre 1

Introduction générale

La Terre abrite une remarquable diversité d'organismes avec environ 1.5 millions d'espèces décrites (Costello et al., 2012) dont au moins 226 000 dans les océans (Appeltans et al., 2012; Costello et al., 2012). Ces espèces évoluent dans des environnements parfois difficiles d'accès comme les eaux profondes, elles sont pour la plupart de petite taille les rendant compliquées à détecter et pour certaines se ressemblent tellement qu'il est difficile de les différencier visuellement. Les espèces décrites ne représentent donc qu'une petite partie de la biodiversité réellement présente sur Terre : des estimations évoquent plus de 10 millions d'espèces dont deux millions d'espèces marines (Díaz & Malhi, 2022). La science qui étudie les interactions entre ces taxons et celles qu'ils entretiennent avec leur environnement s'appelle l'*écologie*, définie par Ernst Haeckel dès 1866. Les interactions qu'ont les espèces entre elles et avec leur environnement sont les rouages du fonctionnement des systèmes au sein desquels les espèces évoluent. Ces systèmes s'appellent des *écosystèmes* (Tansley, 1935). Ils sont complexes et dynamiques car leurs composants interagissent, créant ainsi des flux de matière et d'énergie (Blair et al., 2000). L'*écologie fonctionnelle* est la composante de l'écologie qui s'intéresse au fonctionnement des écosystèmes et aux rôles des espèces dans ce fonctionnement.

L'action de l'Homme cause un déclin global de la biodiversité à une vitesse bien supérieure au taux d'extinction historique moyen, causant la sixième extinction de masse (Barnosky et al., 2011; Ceballos et al., 2015). Cette crise est due à plusieurs menaces qui agissent en synergie comme le changement climatique, la surexploitation, la pollution, la destruction d'habitat ou encore les invasions biologiques (Bellard et al., 2022). Ce déclin s'accompagne d'une réorganisation des assemblages d'espèces en jouant sur leur abondance et leur richesse et perturbe ainsi le fonctionnement des écosystèmes (Ceballos & Ehrlich, 2002; Gaston & Fuller, 2008). Cependant, à la différence des autres extinctions majeures, l'Homme est à la fois responsable, menacé et capable de mettre un terme à ce déclin (Bellard et al., 2022). Des regroupements internationaux d'organisations gouvernementales, de responsables politiques et de scientifiques ont cherché à définir des cadres globaux pour faire face à cet enjeu majeur. C'est par exemple le cas du Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC), la Plateforme Intergouvernementale Scientifique et Politique sur la Biodiversité et les Services Écosystémiques (IPBES) ou encore la Conférence des Parties sur la Biodiversité (COP) dont

la quinzième réunion a eu lieu en décembre 2022. Dans le document préparatoire à la COP15 fixant les objectifs à suivre d'ici 2030 (Convention on Biological Diversity, 2020), il est relevé l'importance de maintenir le fonctionnement des écosystèmes en plus de fixer des cibles sur les espèces. Cet objectif général définit des problématiques clefs pour l'écologie fonctionnelle : comment les menaces impactent-elles le fonctionnement des écosystèmes ? Les mesures de conservation sont-elles efficaces pour maintenir leur fonctionnement ? Les cibles actuelles cherchent donc à intégrer dans les mesures de conservation et de gestion, une composante de la diversité qui influence le fonctionnement de l'écosystème. Cette composante est appelée *diversité fonctionnelle.*

Ces questionnements généraux sont particulièrement importants au niveau des écosystèmes marins côtiers, fortement impactés par les activités humaines et leurs conséquences directes et indirectes (Crain et al., 2009). À l'interface entre le milieu terrestre et le milieu hauturier, ces écosystèmes reçoivent des nutriments, des sédiments et de l'eau douce venant du milieu terrestre ce qui soutient leur haute productivité (Costanza et al., 1997). Ils sont de la plus haute importance pour l'Homme (Barbier, 2012) au niveau économique, social (Costanza et al., 1997; Martínez et al., 2007) et culturel (Costanza et al., 1997). La zone marine côtière, définie comme la zone allant du trait de côte à l'extrémité du plateau continental à environ 200 mètres de profondeur, regroupe une grande diversité d'écosystèmes comme les récifs tropicaux/tempérés, les herbiers marins ou encore les estuaires. Ils diffèrent dans la complexité de leur structure, leur hydrodynamisme et la composition de leur substrat. Cette thèse se concentre sur deux de ces écosystèmes : les récifs tempérés et les récifs tropicaux. Bien que représentant moins de 10% de la surface des océans, les écosystèmes marins côtiers sont particulièrement riches en espèces (Albouy et al., 2019) et abritent 80% de la biodiversité marine (Reaka-Kudla, 1997). Les poissons osseux constituent la majorité de cette importante diversité avec plus de 460 espèces côtières en Mer Méditerranée (Ben Rais Lasram et al., 2009) et 6 300 espèces au niveau des récifs tropicaux. Ils jouent un rôle clef dans le fonctionnement des écosystèmes marins côtiers car ils contrôlent les réseaux trophiques liant les chaînes alimentaires (Baum & Worm, 2009) et affectent les flux de nutriments en les stockant et les redistribuant (D. Bianchi et al., 2021).

Dans ce chapitre, j'expose dans un premier temps comment la biodiversité ichtyologique (en poissons) contribue au fonctionnement des écosystèmes marins côtiers et de quelle façon cette biodiversité est exposée aux impacts des activités humaines. Dans un second temps, je présente les connaissances sur la variabilité temporelle de la biodiversité ichtyologique, composante essentielle du fonctionnement des écosystèmes dont pourtant certaines échelles, comme la variabilité intra et inter-journalière, restent sous étudiées. Enfin, je fais un état des lieux des méthodes d'études de la

biodiversité marine qui permettent de préciser les rôles des poissons et les défis auxquels ces méthodes doivent faire face.

1 - Biodiversité ichtyologique et fonctionnement des milieux marins côtiers

1.1 - Caractéristiques de la biodiversité ichtyologique des milieux marins côtiers

1.1.1 - Les facettes de la biodiversité

Bien qu'utilisé avant cette date pour désigner le nombre d'espèces présentes dans un environnement, le terme de *biodiversité* apparaît officiellement pour la première fois en 1992 dans la Convention sur la diversité biologique établie au Sommet de la Terre à Rio de Janeiro (Brésil) (Díaz & Malhi, 2022). Ce traité international visant à établir des stratégies de conservation et une utilisation durable et juste de la diversité biologique, définit la biodiversité comme " la variabilité des organismes vivants, terrestres ou aquatiques, et des complexes écologiques auxquels ils appartiennent, comprenant la diversité présente au sein des espèces, entre espèces et au sein des écosystèmes ". La diversité est donc définie à plusieurs échelles allant de la diversité dans la composition génétique au sein d'une espèce, à la diversité des écosystèmes présents sur Terre en passant par la diversité des espèces. La diversité vue à l'échelle des espèces est à la fois celle de leur nombre, mais aussi celle de leurs histoires évolutives et de leurs attributs écologiques. Dans la suite de ce manuscrit le terme *biodiversité* désigne la diversité décrite à l'échelle des assemblages locaux d'espèces.

1.1.2 - Répartition spatiale de la biodiversité côtière en poissons

La biodiversité marine est inégalement répartie à la surface du globe : elle présente une haute diversité spécifique au niveau des tropiques qui diminue lorsque la latitude augmente (Hillebrand, 2004a, 2004b). La biodiversité marine et notamment la richesse spécifique en poissons, est maximale au niveau du Triangle de Corail, une zone à l'ouest de l'océan Pacifique entre l'Australie et le sud-est de l'Asie (Figure 1.1) (Edgar et al., 2014, 2017; Roberts et al., 2002). Afin d'expliquer cette distribution de la diversité, plus d'une trentaine d'hypothèses ont été proposées. Ces hypothèses s'intéressent aux processus évolutifs, écologiques comme les interactions entre espèces ou encore à des caractéristiques physiques comme la température (Edgar et al., 2017). De récentes études suggèrent que la température et l'expansion géographique des espèces seraient les facteurs majeurs expliquant la répartition actuelle de la biodiversité (Edgar et al., 2017; Jablonski et al., 2013; M. McLean et al., 2021).

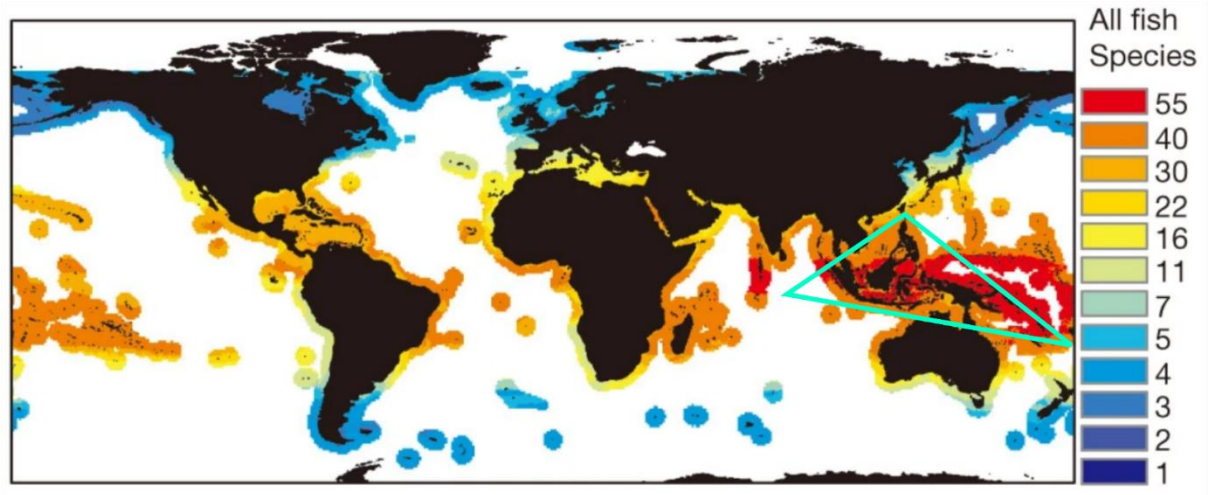


Figure 1. 1 : Distribution globale prédite de la diversité en poissons au niveau des milieux marins côtiers par 250m², d'après la Figure 1 A de *(Edgar et al., 2014)*. Le Triangle de Corail, zone où la richesse spécifique en poissons est maximale, est entouré en vert.

Les récifs coralliens font partie des zones les plus diverses de l'océan. Ils sont qualifiés de " forêts tropicales des océans " car même s'ils ne représentent que 0.2% de leur surface, ils abritent environ 30% des espèces de poissons connues (Morrison et al., 2019). On parle alors de *points chauds* de diversité, c'est-à-dire d'un lieu où la diversité spécifique est particulièrement importante. Principalement présents dans la zone tropicale, le grand nombre d'espèces que contiennent ces récifs est étonnant car les eaux de ces milieux comportent peu de nutriments pourtant essentiels à la vie des espèces : comment tant de diversité et de biomasse peuvent-elles être présentes dans un désert océanique ? Ce questionnement porte le nom de *Paradoxe de Darwin*, puisqu'ayant été initialement formulé par le naturaliste lors de son voyage à bord du *HMS Beagle* en 1836. Ces hautes diversité et productivité des récifs coralliens reposent notamment sur la relation mutualiste à la base du fonctionnement des récifs : celle existant entre les zooxanthelles, de minuscules algues photosynthétiques et les polypes coralliens, des animaux de la famille des cnidaires (méduses). Les algues sont contenues dans les cellules du polype qui leur fournissent protection et les éléments essentiels à la photosynthèse, tandis que les algues produisent de la matière organique à partir de l'énergie lumineuse qui est utilisée par le polype pour sa nutrition. Les coraux (polype corallien + algues zooxanthelles) fondent alors la structure de l'habitat sur lequel tout l'écosystème se base. Si la production de matière organique à partir d'énergie lumineuse (production primaire) sur les récifs coralliens est en partie réalisée par les zooxanthelles, peu de cette production est consommée par les autres espèces. Le deuxième producteur primaire dominant sur les récifs coralliens est la matrice algale

épilithique, aussi appelée *turf*, constituée d'algues eucaryotes et de cyanobactéries. Cette matrice algale a une croissance très rapide et est mangée intensivement par les espèces herbivores du récif. Les espèces herbivores consomment ainsi presque 100% de la production primaire journalière du récif (Carpenter, 1986). Ces espèces, à leur tour, excrètent les nutriments qui sont ensuite absorbés par la matrice algale. Ainsi, si les récifs coralliens sont hautement productifs, leur productivité est presque entièrement consommée au sein de l'écosystème récifal et n'est que très faiblement exportée. L'importante diversité des écosystèmes coralliens s'explique alors en partie par ce recyclage interne au sein même des récifs. Il a par exemple été montré que l'agrégation de poissons sur les sites de repos nocturnes, créée des zones à haute teneur en nutriments de par l'excrétion (urine) et l'égestion (fèces) réalisées par les poissons. Ces nutriments sont ensuite notamment utilisés par les coraux et peuvent alors augmenter leur croissance (Shantz et al., 2015). Les liens constants entre récifs et environnement pélagique permettent aussi d'enrichir les récifs. Les mouvements des larves de poissons vers les récifs sont ainsi une ressource trophique importante au niveau des récifs (Allgeier et al., 2018; Brandl, Tornabene, et al., 2019), contribuant sur certains à plus de la moitié de la biomasse en poissons consommée (Brandl, Tornabene, et al., 2019). Les remontées de phytoplancton au niveau des côtes (Gove et al., 2016) ou encore les excrétions des oiseaux marins (Graham et al., 2018; McCauley et al., 2012) sont aussi des sources essentielles de nutriments qui alimentent le fonctionnement des récifs.

Bien que la zone tropicale concentre une part importante de la diversité spécifique, des points chauds de diversité sont aussi présents en dehors de cette zone. Par exemple, la mer Méditerranée, bien que représentant moins de 1% de la surface des océans (C. N. Bianchi & Morri, 2000), abrite au moins 4% des espèces marines macroscopiques (visibles à l'œil nu) connues dont un quart d'espèces endémiques c'est-à-dire présentes uniquement dans celle-ci. Cette biodiversité impressionnante est notamment due au passé géologique et au climat actuel de cette étendue semi-fermée. Il y a 30 millions d'années, l'océan unique de la Téthys s'est réduit, laissant notamment à l'emplacement actuel de la mer Méditerranée des eaux moins froides qu'ailleurs, comptant alors des taux d'extinctions plus faibles que dans les autres régions océaniques. Après l'ouverture du détroit de Gibraltar il y a cinq millions d'années, la mer Méditerranée a été repeuplée par des espèces venues de l'océan Atlantique tempéré et subtropical. Depuis la fin du 19ème siècle, 17 espèces ont ainsi naturellement étendu leur aire de répartition à travers le détroit de Gibraltar et se sont installées avec succès en Méditerranée (Azzurro et al., 2022). Un deuxième point d'entrée existe depuis l'ouverture du Canal de Suez en 1869 qui conduit aujourd'hui à la majorité des nouvelles arrivées d'espèces (voir Partie 1.3), comptant plus de 100 espèces entrées par ce biais (Golani et al., 2021) et 77 espèces établies depuis son ouverture (Azzurro et al., 2022).

Cependant ces points chauds de diversité sont actuellement menacés par l'activité humaine (*cf* Partie 1.2). Un des enjeux actuels de l'écologie fonctionnelle est alors de comprendre comment la diversité contribue au fonctionnement de ces écosystèmes, particulièrement pour mesurer l'impact qu'une perte de biodiversité native et un gain de biodiversité invasive auraient sur le fonctionnement des systèmes.

1.1.3 - Contributions des poissons au fonctionnement des écosystèmes marins côtiers

Le fonctionnement d'un écosystème est basé sur la réalisation de multiples processus physiques, chimiques et biologiques qui transforment et distribuent entre espèces l'énergie et la matière. Ces *processus fonctionnels* ou *fonctions écologiques* sont maintenus par les espèces présentes dans les écosystèmes. Les étudier permet de mieux comprendre le fonctionnement complexe des écosystèmes. Huit processus clefs ont été définis au niveau des récifs coralliens (Brandl, Rasher, et al., 2019) et sont illustrés dans la Figure 1.2. Si les organismes réalisant ces processus sont divers, les poissons osseux agissent dans chaque couple de processus, témoignant de leur importance dans le fonctionnement des écosystèmes.

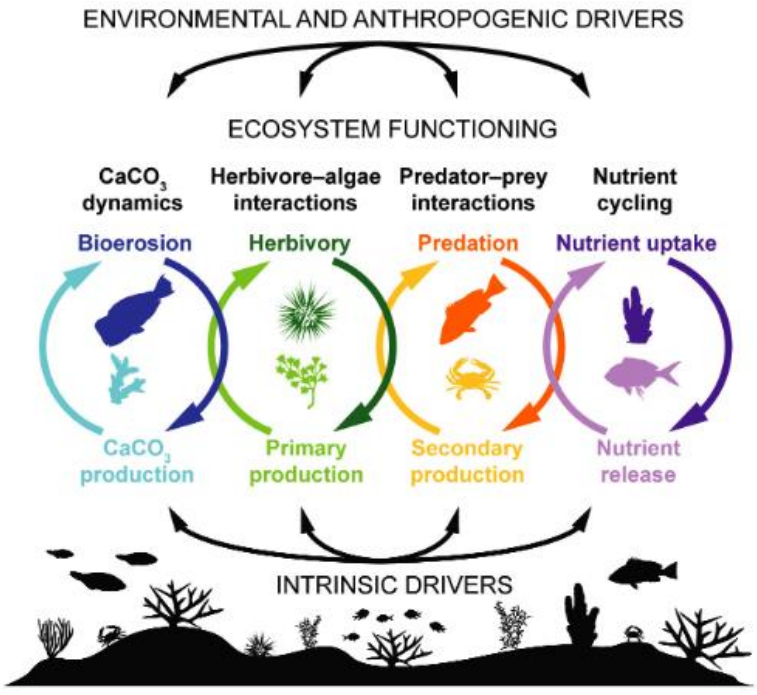


Figure 1. 2 : Illustration des huits processus écologiques clefs permettant de comprendre le fonctionnement des récifs coralliens tirée de la Figure 3 de (Brandl, Rasher, et al., 2019). La production de carbonate de calcium formant les squelettes des coraux et l'érosion réalisée par des animaux comme les poissons perroquets (bioérosion), sont deux processus qui modèlent la structure des récifs coralliens. La production de matière organique végétale par la photosynthèse (production primaire) et la consommation de cette matière organique

végétale (herbivorie) expliquent quant à elles l'intégration nette de l'énergie lumineuse en énergie utilisable par le système. La production de matière organique animale (production secondaire) et sa consommation (prédation) déterminent les transferts d'énergie dans les chaînes trophiques. Enfin, l'assimilation et le rejet des nutriments dans l'environnement, par l'excrétion d'urine et l'égestion de fèces par exemple, informent sur le stockage et le recyclage des nutriments dans l'écosystème.

Si ces processus ont été définis pour les écosystèmes coralliens, ils sont aussi des processus cruciaux au niveau des zones tempérées, sauf pour la calcification qui est propre aux écosystèmes coralliens.

1.2 - L'Anthropocène : entre pressions et protection

1.2.1 - Vers une sixième crise majeure de la biodiversité ?

Si l'histoire de la Terre était écrite dans un livre de 1000 pages, la vie arriverait à la page 185, la sortie des eaux se ferait à la page 916, les dinosaures apparaîtraient à la page 960 et l'histoire d'*Homo sapiens* ne constituerait que les dernières lignes de la dernière page de ce livre (métaphore empruntée au documentaire *Insignificant (Arte)* - Franck Courchamp et Clément Morin). La présence de l'Homme ne représente qu'une part infime de l'histoire de la Terre mais elle a pourtant modifié les flux biogéochimiques qui s'y réalisent. Ces modifications anthropogéniques se lisent tant dans ses couches géologiques (Waters et al., 2016) que dans sa composition atmosphérique (Karl & Trenberth, 2003) et impactent la biodiversité et les écosystèmes dans lesquels celle-ci évolue.

L'impact des activités humaines sur la biodiversité remonte au début de notre histoire. Il y a deux millions d'années, nos ancêtres du genre *Homo* contribuaient déjà au déclin de deux-tiers des espèces carnivores dont ils occupaient la niche écologique en Afrique (Werdelin & Lewis, 2013). Le phénomène d'extinction est normalement balancé par la spéciation (apparition de nouvelles espèces) et l'équilibre spéciation/extinction a varié tout au long de l'histoire de la vie. Cependant, cinq épisodes ont vu des taux d'extinction bien supérieurs au taux d'extinction de fond (compris entre 0.1 et 1 extinction d'espèce pour un million d'espèces par an (Ceballos et al., 2015)). Ces épisodes ont touché plusieurs taxons pendant un temps relativement court à l'échelle géologique, on parle alors d'*extinction de masse de la biodiversité* (Sepkoski, 1986). D'après les archives fossiles, des synergies ont dirigé ces extinctions massives. Il a par exemple été proposé que l'alternance de périodes glaciaires et interglaciaires ainsi que le soulèvement de la chaîne de montagne des Appalaches (actuel nord-est des Etats-Unis) aient transformé la composition atmosphérique et océanique, provoquant une perte de 86% des espèces lors de la crise de l'Ordovicien il y a 433 millions d'années (Barnosky et al., 2011). L'extinction massive ayant eu lieu pendant le Dévonien il y a 359 millions d'années, serait dûe à un

refroidissement global suivi d'un rapide réchauffement lié à la diversification des plantes terrestres qui auraient contribué à une diminution du CO_2 et à une anoxie des eaux océaniques, provoquant un déclin de 75% des espèces (Barnosky et al., 2011). Les crises du Permien (251 millions d'années) et du Triassique (200 millions d'années) qui ont provoqué respectivement un déclin de 96% et 80% des espèces présentes, seraient principalement expliquées par une forte activité volcanique, provoquant notamment une élévation de CO_2 dans l'atmosphère et les océans (Barnosky et al., 2011). Un impact de météorite dans la région du Yucatan, expliquerait quant à lui en partie la crise du Crétacé il y a 65 millions d'années, entraînant une perte de 76% des espèces (Barnosky et al. 2011). Les taux de déclin actuels de la biodiversité ont fortement augmenté depuis l'ère industrielle, avec des taux d'extinction 1000 fois supérieurs au taux d'extinction de fond (Pimm et al. 2014) (Figure 1.3).

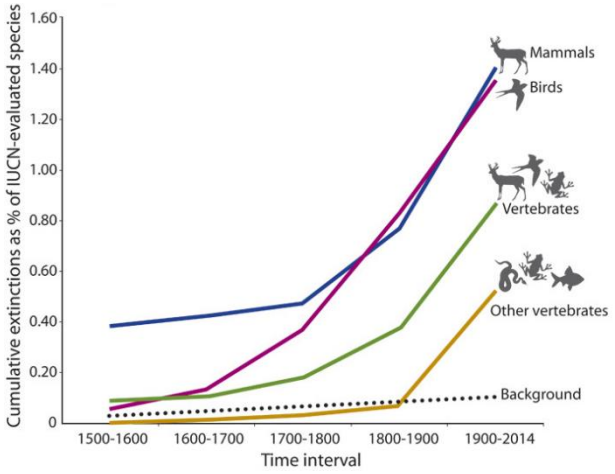


Figure 1. 3 **:** Evolution des espèces de vertébrés classifiées comme éteinte ou éteinte en milieu naturel par l'UICN (d'après la Figure 1 de (Ceballos et al. 2015)).

L'activité humaine est donc à l'origine de taux d'extinctions similaires voire plus importants que les taux d'extinctions des cinq grandes crises majeures, conduisant vers une sixième extinction de masse (Barnosky et al. 2011). Le rétablissement de la biodiversité ne se ferait ensuite pas à des échelles temporelles significatives pour l'espèce humaine puisque les processus de récupération de la biodiversité face à des crises majeures prendraient plusieurs millions d'années (Barnosky et al. 2011; Ceballos & Ehrlich 2018).

Ce déclin de la biodiversité impacte le fonctionnement des écosystèmes et les contributions que la nature apporte à l'Homme et ce à travers plusieurs menaces.

1.2.2 - Les principales menaces agissant sur les écosystèmes marins côtiers

La perte d'habitat (Figure 1.4 - points 1), la surexploitation des ressources (Figure 1.4 - point 2) ou encore le réchauffement climatique (Figure 1.4 - point 3) (Crain et al. 2009), conduisent à une réorganisation des assemblages d'espèces qui impacte le fonctionnement des écosystèmes marins côtiers.

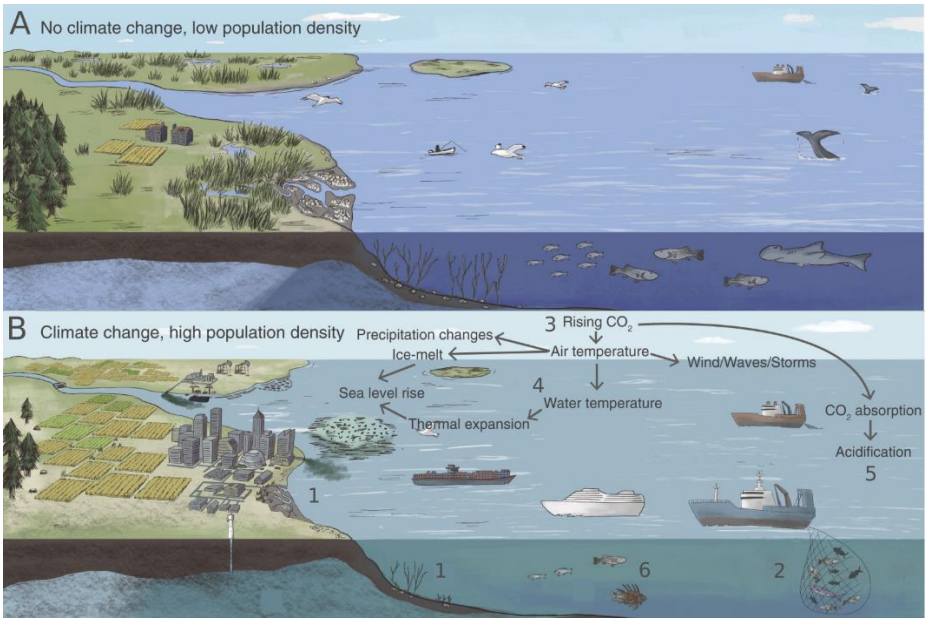


Figure 1. 4 **:** Impact du changement climatique et des activités humaines sur les écosystèmes côtiers, d'après la Figure 1 de (He & Silliman 2019). Sont représentés la perte d'habitat (1), la surexploitation des ressources (2), le changement climatique (3) et plus particulièrement l'augmentation des températures océaniques (4) et l'acidification des océans (5) ainsi que l'arrivée d'espèces invasives (6).

Ces menaces agissent en synergie, ce qui rend les écosystèmes marins côtiers particulièrement vulnérables. On estime par exemple qu'aujourd'hui 30% des stocks de poissons sont exploités au-delà de leur seuil de régénération (Hutchings & Reynolds 2004). Cette exploitation vise les prédateurs supérieurs et encourage à pêcher de plus en plus bas dans les chaînes trophiques (Pauly et al. 1998). La diminution drastique des grands prédateurs et herbivores qui maintiennent notamment la biodiversité des écosystèmes (en régulant la taille des populations de leurs proies), impacte leur fonctionnement. La disparition suite à la surpêche des poissons perroquets de grande taille au niveau des récifs coralliens caribéens a, par exemple, modifié la structure de l'habitat de ces écosystèmes qui montrent une plus grande abondance et richesse d'algues qui diminuent fortement le recrutement des coraux (Shantz et al. 2020). De plus, si les captures de pêche se multiplient sur certains groupes d'espèces, elles exploitent un éventail d'espèces présentant des caractéristiques fonctionnelles de plus en plus diverses (Trindade-Santos et al. 2020). Le changement climatique impacte lui aussi particulièrement les écosystèmes marins côtiers exposés à la montée des eaux en augmentant la température et l'acidité des océans (Figure 1.4 - points 4, 5), en amenant l'installation d'espèces non-

natives venues de zones plus chaudes (Figure 1.4 - point 6) (He & Silliman 2019) et en déplaçant des espèces natives.

Si l'augmentation des températures océaniques entraîne une réorganisation des communautés locales d'espèces, la croissance du commerce international favorise les déplacements d'espèces (Seebens et al. 2017). Lorsque des individus d'une espèce sont transportés en dehors de leur répartition native, l'espèce est considérée comme *introduite* dans l'environnement receveur. L'espèce peut alors s'établir ou non dans ce nouvel environnement, c'est-à-dire que les individus introduits s'y reproduisent et donnent une population viable et reproductrice. L'espèce établie peut ensuite se propager dans l'environnement. Sa présence peut alors impacter socio-écologiquement l'écosystème receveur, l'espèce est alors décrite comme *invasive* (Lewis et al. 2016). Le succès d'établissement d'une espèce introduite et son impact sont régis par de multiples facteurs comme la différence de température entre l'environnement receveur et l'environnement duquel provient l'espèce introduite (Bennett et al. 2021) ou encore la richesse en espèces de la communauté réceptrice puisqu'une plus grande richesse amène à une résistance biotique plus importante face à la venue d'espèces non-natives (Kimbro et al. 2013). Les bassins semi-fermés comme la mer Méditerranée sont particulièrement vulnérables aux invasions biologiques (Ben Rais Lasram et al. 2010). Ainsi, 90 nouvelles espèces non-natives se sont établies en mer Méditerranée au cours du 21ème siècle (Streftaris et al. 2005). La présence d'espèces invasives modifie le fonctionnement des écosystèmes receveurs puisqu'elle entraîne de nouvelles interactions entre espèces. Elle peut alors modifier la structure de l'habitat de l'environnement récipient (Sala et al. 2011; Vergés et al. 2014) et les transferts de matière et d'énergie au sein des chaînes trophiques (Vergés et al. 2019).

Face aux menaces auxquelles font face les écosystèmes marins, des mesures de protection ont été mises en place pour protéger la biodiversité de ces environnements et leur fonctionnement. Les Aires Marines Protégées font partie de ces mesures de conservation.

1.2.3 - Protéger la biodiversité au niveau des écosystèmes marins côtiers : le cas des Aires Marines Protégées

Les Aires Marines Protégées (AMP) sont des zones définies pour protéger la totalité ou une partie de la biodiversité marine en limitant ou interdisant les activités humaines. Cependant les régulations diffèrent dans ces zones et l'intensité des activités autorisées varie, on parle alors de niveaux de protection plus ou moins importants. Grorud-Colvert et al. (2021) proposent ainsi quatre principaux niveaux de protection (Figure 1.5).



Figure 1. 5 **:** Intensité des activités autorisées dans les Aires Marines Protégées selon leur type et le niveau de protection, d'après la Figure 1 de (Grorud-Colvert et al. 2021).

Dans les zones en protection totale (on parle alors de *réserve marine* ou en anglais d'AMP *"no-take"*), seules des activités non-extractives ou culturelles sont permises si leur impact total est faible et des activités telles que l'aquaculture ne sont autorisées que pour la restauration des populations. À l'opposé du gradient de protection, les zones très peu protégées sont exposées à presque toutes les activités à des niveaux modérés ou élevés. Si les Aires Marines Protégées connaissent un véritable essor depuis les années 2000, représentant 2.9% de la surface des océans en 2010 contre 8.1% aujourd'hui, seulement 2.4% sont complètement ou très fortement protégées (Marine Conservation Institute 2023).

Les bénéfices des AMPs sur la biodiversité sont multiples. Il a été montré que de telles zones ont une richesse en espèces, des abondances et des tailles d'individus plus importantes que les zones alentour (Lester et al. 2009; Sala et al. 2013; Sala & Giakoumi 2018; Topor et al. 2019; Grorud-Colvert et al. 2021) particulièrement quand on se concentre sur les espèces pêchées. La présence d'une AMP serait bénéfique aux pêcheries locales de par la dispersion des larves et des individus adultes mais ce résultat reste encore discuté (Cinner & Huchery 2014; Cinner et al. 2014). L'impact des AMPs sur la biodiversité dépend de plusieurs facteurs et il est couramment admis que cinq facteurs relatifs à leur structure régissent son impact (Edgar et al. 2014). Le premier est son **niveau de protection**. Les AMPs ayant une protection complète ou haute ont des impacts positifs sur la biodiversité, tandis que les AMPs peu protégées ne montrent pas de différence par rapport aux zones alentour non protégées (Claudet 2018; Jacquemont et al. 2022). Le deuxième facteur est la **taille** des AMPs : les grandes AMPs

présentent en moyenne une densité d'espèces exploitées plus importante que les zones alentour tandis que cet effet est inexistant pour la plupart des plus petites AMPs (Claudet et al. 2008). L'**âge** d'une AMP est le troisième facteur puisque le rétablissement écologique des populations de poissons est un long processus qui peut prendre plusieurs dizaines d'années (Claudet et al. 2008; Gill et al. 2017). Il existe de plus, un effet synergique entre les AMPs appartenant à un même **réseau**, c'est-à-dire un ensemble de zones entre lesquelles il existe une connectivité des populations existant en leur sein (Grorud-Colvert et al. 2014). La dernière caractéristique principale influençant le succès d'une AMP est sa gouvernance et sa **gestion**. Une étude menée en 2017 comptant 433 AMPs réparties à la surface du globe a montré que 65% d'entre elles n'avaient pas de budget suffisant pour la gestion de base de la zone et 91% ont déclaré ne pas avoir un effectif assez grand pour une gestion correcte de la zone (Gill et al. 2017). Les AMPs possédant ces cinq caractéristiques présentent ainsi plus du double de biomasse de toutes les espèces de poissons exploitées que les zones ne présentant pas ces attributs (Strain et al. 2019).

L'établissement des Aires Marines Protégées est principalement fondé sur la richesse spécifique, protégeant les zones à fort nombre d'espèces ou protégeant des espèces menacées, clef de voûte (dont la disparition pourrait très fortement impacter la structure de l'écosystème) ou encore des espèces présentant une valeur économique ou patrimoniale (Isaac et al. 2007). Cependant, il est aussi important de conserver les fonctions portées par les organismes afin de protéger le fonctionnement des écosystèmes et notamment de faciliter leur résilience (Brodie et al. 2018). La mise en place de réserves marines peut amener au rétablissement du fonctionnement de l'écosystème tel qu'existant avant perturbation humaine (Bonaldo et al. 2017; Topor et al. 2019) en renforçant par exemple les cascades trophiques. L'établissement de douze réserves en mer Méditerranée a ainsi conduit au rétablissement des bancs d'algues qui avaient disparu suite à la surpêche des prédateurs principaux des oursins, conduisant à une multiplication de ces derniers. Après la mise en place des réserves, une fois que la densité des prédateurs d'oursins (*Diplodus sargus* et *Diplodus vulgaris*) a dépassé le seuil de 15 individus par 100m², les populations d'oursins ont fortement diminué ainsi que leur activité d'herbivorie. Les herbiers se sont ainsi de nouveau développés, devenant un habitat pour de nombreuses espèces (Guidetti & Sala 2007). Cependant, si les réserves marines présentent des taux de richesse spécifique semblables à ceux des zones restées sauvages, leur richesse fonctionnelle (c'est-à-dire la richesse des fonctions présentées par les poissons dans ces zones) reste loin derrière les niveaux observés en zone non impactée (D'agata et al., 2016). Il est donc important de protéger l'intégrité des fonctions écologiques clefs. En étudiant cinq fonctions écologiques (excrétion d'azote, de phosphore, production de biomasse, herbivorie et piscivorie), Schiettekatte et al. (2022) ont montré que les fonctions ne peuvent toutes être maximales sur un même récif. De plus, si ces fonctions sont

dominées par un faible nombre d'espèces, l'identité de ces espèces varie en fonction des récifs étudiés. Protéger les fonctions écologiques importantes nécessite donc une approche locale.

1.3 - Biodiversité et fonctionnement

1.3.1 - Liens biodiversité et processus fonctionnels

Dans *L'Origine des Espèces*, Darwin développait déjà l'hypothèse qu'une plus grande diversité d'espèces de plantes dans une prairie amenait à une prairie plus productive (ayant un taux de production de masse de matière vivante plus élevé). Les études de l'effet de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes se sont multipliées dans les années 2000 (Duffy 2009). Ces recherches testant l'hypothèse qu'une plus grande diversité d'espèces conduit à un meilleur fonctionnement du système, ont permis d'en apprendre plus sur les mécanismes sous-tendant cette hypothèse. Ces mécanismes sont complexes mais reposent sur deux principes principaux. Chaque espèce a besoin de ressources énergétiques et organiques pour pouvoir subsister dans son environnement. La coexistence entre espèces est alors basée sur le partitionnement de ces ressources : deux espèces peuvent cohabiter sur le long terme dans un environnement si leurs besoins en ressources sont suffisamment différents (Bazzaz & Catovsky 2001). Des assemblages d'espèces diversifiés auraient alors une plus grande productivité car les espèces sont complémentaires dans leur utilisation des ressources (Tilman et al. 1997; Hooper et al. 2005). C'est ce qu'on appelle le *partitionnement de niche écologique*. Au niveau des récifs coralliens, il a par exemple été mis en évidence que la plupart des poissons herbivores montrent des préférences alimentaires très précises et distinctes des autres, ayant donc une utilisation complémentaire des ressources disponibles (Brandl & Bellwood 2014). Le second principe repose sur la *facilitation fonctionnelle* : une espèce peut avoir un effet positif sur les capacités fonctionnelles d'une autre espèce. L'un des exemples les plus frappants est celui des poissons herbivores se nourrissant des algues présentes sur les coraux bâtisseurs de récifs, empêchant leur prolifération et permettant ainsi la croissance des coraux, eux-mêmes sources de nourriture et d'habitats pour d'autres espèces (Carpenter 1986).

Cependant les espèces ne contribuent pas toutes de la même façon au fonctionnement de l'écosystème. Sur la Grande Barrière de Corail (Australie), l'herbivorie est par exemple majoritairement réalisée par seulement quatre espèces de poissons parmi les 24 espèces d'herbivores présentes (Bennett & Bellwood 2011). De même, la bioérosion mesurée sur neuf récifs de la Grande Barrière de Corail par (Bellwood et al. 2003) est réalisée principalement par une seule espèce de poisson

perroquet, *Bolbometopon muricatum,* parmi les 3000 espèces recensées. Ces exemples de faible *redondance fonctionnelle* montrent que des processus fonctionnels clefs peuvent n'être réalisés que par un faible nombre d'espèces. La relation "biodiversité-fonctionnement" n'est donc pas linéairement croissante. Sur la courbe rouge de la Figure 1.6, on observe ainsi que les trois espèces dominantes (A, B, C) sont responsables de 90% de la fonction écologique étudiée alors que les autres espèces y contribuent peu.

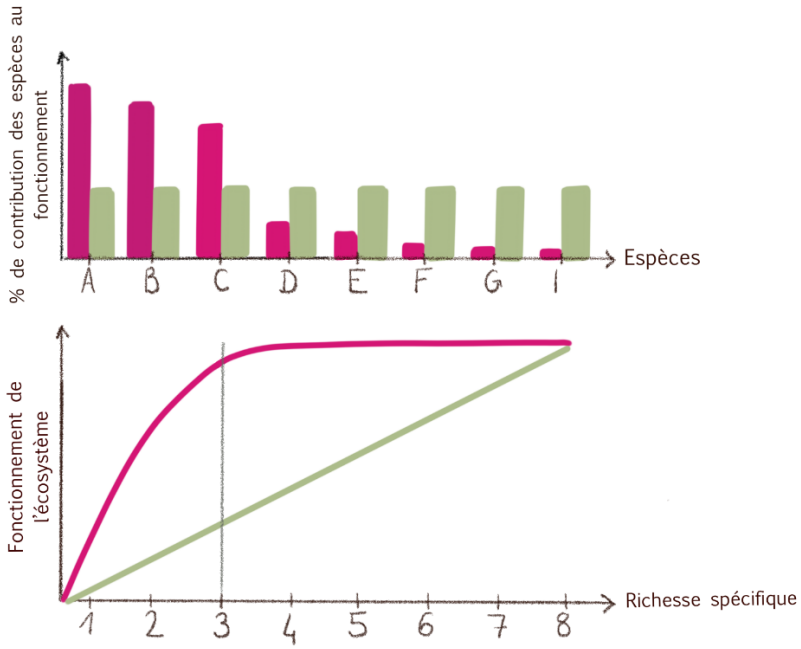


Figure 1. 6 **:** Contribution des espèces et fonctionnement, illustration de l'effet de l'identité de l'espèce, de son abondance et de la redondance fonctionnelle. Adapté de la Figure 1 de (Brandl et al. 2019a). La courbe et les espèces rouges représentent le cas d'une faible redondance fonctionnelle où quelques espèces sont responsables de la majorité de la contribution au fonctionnement. La courbe et les espèces vertes représentent le cas d'une contribution identique entre espèces.

L'identité de ces espèces dominantes change spatialement à l'échelle globale : une espèce ou un groupe d'espèces peuvent être présents sur deux récifs mais dominer un processus fonctionnel donné sur l'un d'eux, tandis qu'un autre groupe d'espèces le domine sur l'autre (Schiettekatte et al. 2022). L'identité des espèces dominantes est aussi dépendante du contexte écologique. Dans une expérience sur la Grande Barrière de Corail, Bellwood et al. (2006a) ont ainsi montré que *Platax pinnatus,* l'espèce permettant de passer d'un récif totalement recouvert par les algues à un récif dominé par les coraux en ingérant les macroalgues dominantes (*Sargassum* sp.), ne faisait pas partie des espèces empêchant quotidiennement la propagation des algues sur les récifs coralliens, même si le processus fonctionnel dans les deux cas reste l'herbivorie. *Platax pinnatus* ne soutient donc pas la résistance du récif c'est-à-dire sa capacité à rester inchangé face à une perturbation (Grimm & Wissel 1997), mais sa résilience,

c’est-à-dire sa capacité à se réorganiser après une perturbation en gardant la même structure et le même fonctionnement (Walker et al. 2004).

Si l’identité des espèces présentes et leurs rôles fonctionnels impactent le fonctionnement d’un écosystème, leur abondance (le nombre d’individus de cette espèce) l’influence aussi.

1.3.2 - Importance de l’abondance pour le fonctionnement des écosystèmes

L’abondance locale d’une espèce représente le nombre total d’individus comptés dans un environnement. Dans la plupart des écosystèmes, la majorité des espèces sont rares (faible abondance relative) et quelques-unes sont dominantes (grande abondance relative) (Figure 1.7). Par exemple, en étudiant les communautés de poissons d’un estuaire, Magurran & Henderson (2003) ont montré que parmi les 80 espèces échantillonnées, seulement trois constituent 70% de l’abondance totale.

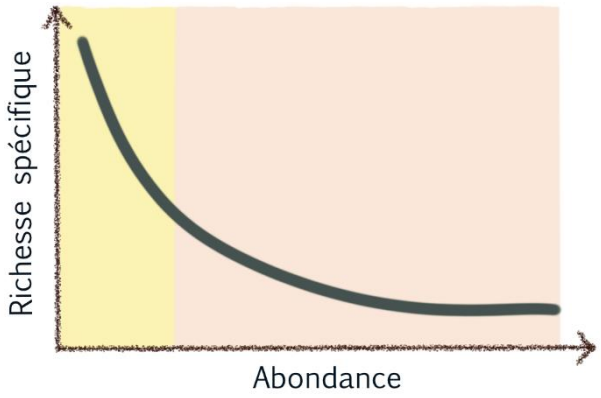


Figure 1. 7 **:** Distribution schématique de l’abondance. La zone jaune représente le grand nombre d’espèces ayant un faible nombre d’individus (espèces rares) et la zone orange reflète le faible nombre d’espèces ayant un grand nombre d’individus (espèces communes).

Une explication à cette importante proportion d’espèces rares repose sur les *niches écologiques* des espèces, c'est-à-dire les conditions biologiques, physiques et chimiques qui sont nécessaires à la persistance de l’espèce (Polechová & Storch 2019). Plus l’espèce est loin du centre de sa niche écologique, moins elle est abondante. En se centrant sur la température qui définit en partie les niches écologiques des espèces, Waldock et al. (2019) ont ainsi montré que l’abondance locale de la majorité des 702 espèces de poissons coralliens étudiées diminue lorsque les espèces s’éloignent de leur température optimale. Les interactions qui existent à travers les mouvements d’individus entre communautés locales peuvent aussi expliquer la prédominance des espèces rares. En effet, une espèce

se développant au sein d'une communauté A peut être présente dans une communauté B mais à la marge de sa niche écologique où elle est vouée à disparaître et donc en faible abondance. Cependant, comme des flux continus d'individus existent entre communautés, cette espèce sera toujours présente dans la communauté B. Si le déplacement des espèces peut expliquer la prédominance des rares, une espèce peut aussi devenir rare en restant dans un même environnement dont les conditions changent. En effet, une espèce spécialiste qui a donc une niche écologique restreinte peut ne plus être adaptée à son environnement lorsque celui-ci change. Une autre explication à ce grand nombre d'espèces rares repose sur la théorie "*Killing the winner"* ("tuer le gagnant" en français) : les espèces abondantes seraient plus sujettes aux infections de pathogènes que les espèces rares, provoquant une réduction de leur abondance (Winter et al. 2010). Être une espèce abondante est donc une situation instable. Cette théorie paraît ainsi expliquer la grande diversité d'espèces de phytoplancton (ensemble de cyanobactéries et de micro-algues qui dérivent au gré des courants) qui ont les mêmes besoins en ressources. Toute espèce qui deviendrait dominante et pourrait ainsi possiblement concurrencer les autres espèces, serait ramenée en plus basse abondance suite à la présence des pathogènes viraux (Fuhrma & Suttle 1993). Ces explications à la prédominance des espèces rares au sein des écosystèmes ne sont que des exemples. Cette prédominance a de multiples explications dépendantes du contexte et des espèces étudiées.

Tout comme la richesse spécifique, l'abondance totale en poissons est plus élevée aux faibles latitudes (Blowes et al. 2017). Cela pourrait être dû à de plus forts taux de diversification à ces latitudes, conduisant à des niches écologiques plus précises et à des abondances plus importantes pour chaque espèce. L'abondance varie aussi en fonction de la complexité de l'habitat définie par la forme des éléments structuraux le constituant, qu'ils soient organiques (par exemple les coraux) ou inorganiques (par exemple les attributs géologiques). Des habitats plus complexes abritent plus d'individus, particulièrement chez les poissons (Graham & Nash 2013). Cela pourrait être dû au fait que les habitats complexes fournissent des refuges face aux prédateurs et que les prédateurs s'accumulent en retour là où les proies sont abondantes ou encore que ces habitats complexes fournissent des conditions de niches diversifiées conduisant à moins de compétition et plus d'individus. Si l'abondance varie spatialement, elle varie aussi temporellement, une composante de variation beaucoup moins étudiée faisant l'objet de la Partie 2 de ce Chapitre.

Pendant longtemps, il a été supposé que les espèces rares n'avaient qu'un impact limité sur l'écosystème de par leur faible abondance dans l'environnement (Grime 1998). Cependant, de récentes études ont montré que certaines espèces rares ont un impact fonctionnel non proportionnel à leur abondance et supportent des fonctions écologiques diverses. Ainsi, une étude sur plus de 800

espèces de poissons coralliens a montré que certaines combinaisons de traits fonctionnels sont portées uniquement par des espèces rares (Mouillot et al. 2013a). Les grands prédateurs marins, devenus rares suite aux actions de l'Homme, présentent par exemple des rôles uniques en contribuant à contrôler les réseaux trophiques et promouvoir la diversité des proies en limitant leur compétition. Ils jouent aussi un rôle important dans le cycle des nutriments et particulièrement leurs transports car ce sont des espèces très mobiles (Hammerschlag et al. 2019). La présence des espèces rares portant des rôles uniques peut alors être essentielle lors d'un changement des conditions environnementales : comme vu précédemment, *Platax pinnatus,* espèce rare sur la Grande Barrière de Corail (Australie), permet la régénération des coraux après un changement à dominance algale (Bellwood et al. 2006a). La perte de ces espèces rares portant des fonctions uniques, rend donc ces fonctions vulnérables et peut avoir d'importantes conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème. Bracken & Low (2012) ont par exemple montré que la perte des espèces rares d'algues et d'invertébrés à la base des chaînes trophiques impacte les niveaux trophiques supérieurs, affectant donc toute la structure et la dynamique des communautés marines.

Il est donc nécessaire de quantifier le rôle des espèces rares et communes dans des processus écologiques pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes.

1.3.3 - Diversité des approches pour étudier le fonctionnement des écosystèmes marins

Il existe aujourd'hui deux grands types d'approches pour étudier les rôles des espèces dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers. Le premier s'appuie sur la quantification directe des processus fonctionnels. L'activité d'herbivorie, processus fondamental pour le transfert d'énergie dans la chaîne trophique, est mesurée à partir de la quantité de matière algale enlevée par les herbivores. Plusieurs méthodes permettent cette mesure. Les **expériences d'exclusion**, mises en place depuis les années 1960 (Connell 1961), permettent de manipuler la présence ou l'absence d'espèces mobiles en utilisant des cages aux maillages plus ou moins fins. Si cette technique permet d'évaluer précisément une quantité de matière algale consommée (matière algale en début d'expérience - matière algale en fin d'expérience), elle ne permet cependant pas de connaître l'identité des espèces consommant les algues. Cette information est notamment apportée par les **recensements sous-marins** (Brock 1954). Pour mettre en place cette méthode et estimer l'activité d'herbivorie, des experts naturalistes suivent des individus et comptent les morsures qu'ils réalisent sur le substrat pendant un certain laps de temps, généralement quelques minutes (Choat & Clements 1993; White et al. 2002; Robinson et al. 2020). En estimant la taille moyenne de la morsure de l'espèce étudiée, il est alors possible d'obtenir

une quantité de matière algale consommée. Les comptages sont soit réalisés directement par le plongeur, soit réalisés par la suite à partir d'images filmées par le plongeur portant une caméra. Si la plupart des recherches qui étudient l'herbivorie utilisent cette technique permettant une collecte rapide des données, il a été montré que la présence des plongeurs peut influencer le comportement des poissons (Radford et al. 2005; Dickens et al. 2011; Emslie et al. 2018) et donc biaiser les estimations réalisées avec cette méthode (*cf* Partie 3 de ce Chapitre). De nouvelles méthodes se basant sur l'utilisation de **caméras à distance** ont donc vu le jour depuis une dizaine d'années. Les caméras peuvent être un appui aux expériences d'exclusion de façon à connaître l'identité des espèces ou filmer une surface standardisée ce qui permet d'estimer l'activité d'herbivorie par unité de surface (Bellwood et al. 2006a; Fox & Bellwood 2008; Longo et al. 2019). Ces méthodes basées sur l'utilisation de caméras permettent de suivre au cours du temps le rôle de tous les individus dans des microhabitats. À l'inverse, les méthodes basées sur les observations directes de comportement permettent de suivre le rôle de quelques individus dans tout l'espace étudié. Ces mesures empiriques de l'activité d'herbivorie sont coûteuses en temps humain (plongeur ou annotateur des vidéos). Certaines études utilisent donc des **estimations à partir de l'abondance des espèces** observée dans l'environnement, en multipliant le nombre d'individus observés par un taux de consommation moyen (parfois par classe de taille) mesuré dans un écosystème similaire. Cependant, il a été montré que l'impact fonctionnel d'une espèce ne peut pas toujours être inféré par sa présence. En effet, des individus vus dans un habitat peuvent ne pas s'y nourrir et seulement le traverser pour rejoindre d'autres environnements (Fox & Bellwood 2008). De plus, l'intensité de l'activité d'herbivorie peut varier suivant les conditions environnementales et donc ne pas être bien prédite par l'abondance des herbivores (Bejarano et al. 2017).

D'autres processus fonctionnels sont plus difficiles à mesurer car "invisibles". C'est par exemple le cas du relargage de nutriment par excrétion. Pour l'estimer empiriquement à l'échelle de l'individu, une première méthode consiste à mettre un individu capturé au préalable dans un volume d'eau de mer filtrée pendant un certain temps (Schaus et al. 1997; Allgeier et al. 2014, 2015) et à mesurer la quantité d'urine excrétée dans l'environnement. Une deuxième méthode, basée sur la modélisation, permet d'estimer les taux d'excrétion à partir de la température, de la taille des individus, de leur régime alimentaire et de leur teneur corporelle en nutriments (Schiettekatte et al 2020).

Cependant, mesurer le fonctionnement des écosystèmes en s'appuyant sur une quantification de ces processus fonctionnels est coûteux et compliqué. Une autre méthode s'est alors développée, permettant d'estimer le fonctionnement d'un écosystème à partir des caractéristiques des espèces.

Un organisme vivant peut être assimilé à une machine, dont l'examen des parties qui le constituent permet de comprendre son fonctionnement (Duffy 2021). En écologie fonctionnelle, ces

parties, appelées *traits*, représentent toute caractéristique de l'organisme, qu'elle soit morphologique (par exemple sa taille), biochimique (par exemple son contenu en lipides), physiologique (par exemple son taux métabolique *ie* un proxy de la vitesse à laquelle son corps dépense de l'énergie) ou encore comportementale (par exemple son régime alimentaire). On définit plus précisément un *trait fonctionnel* comme une caractéristique qui affecte la croissance, la reproduction ou la survie d'un organisme (Violle et al. 2007). À la différence d'une machine, les traits fonctionnels que porte un organisme sont façonnés au cours du temps par son environnement par les mécanismes de *plasticité phénotypique* (adaptation permanente d'un organisme aux facteurs environnementaux) et/ou d'*évolution* (adaptation d'une espèce au cours des générations). Ces traits retracent alors l'utilisation et l'impact possible de l'organisme sur l'environnement. Des espèces de poissons différentes dans des endroits différents du globe mais présentes dans des environnements similaires ont ainsi des traits similaires (McLean et al. 2021). Le rôle écologique potentiel d'une espèce peut alors être décrit en étudiant les traits fonctionnels qu'elle porte, la positionnant dans le fonctionnement de l'écosystème (Brandl et al. 2019a). Il est important de souligner ici que l'étude des traits fonctionnels ne permet pas de savoir comment l'espèce impacte réellement le système (sa niche écologique *réalisée*) mais permet de comprendre son impact potentiel (sa niche écologique *fondamentale*). Ainsi, si une espèce est présente dans un habitat, il n'est pas dit qu'elle y délivre le rôle défini par ses traits.

Il existe plusieurs traits pour caractériser chaque fonction et les fonctions sont multiples. Pour étudier la diversité fonctionnelle par cette approche, il est alors nécessaire de choisir des traits fonctionnels qui ont du sens et d'identifier ceux qui sont les plus importants pour le fonctionnement de l'écosystème (Villéger et al. 2017; Bellwood et al. 2019) (Figure 1.8).

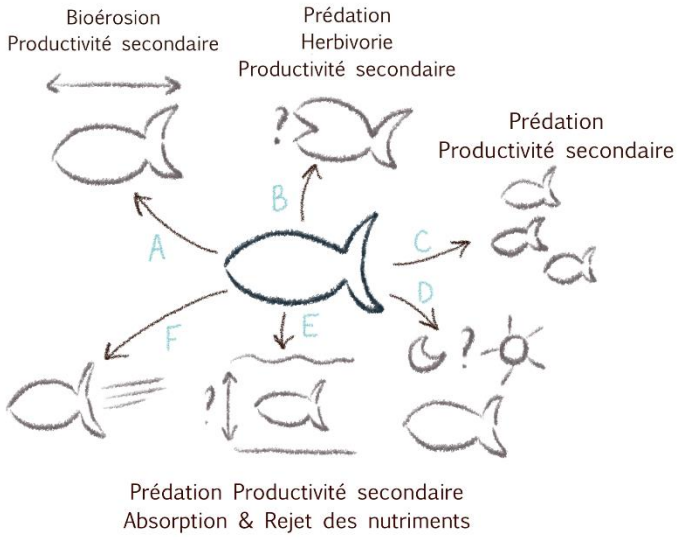


Figure 1. 8 **:** Exemple de traits fonctionnels clefs particulièrement utilisés et les processus fonctionnels auxquels ils se rattachent. Sont représentés la taille (A), le régime alimentaire (B), la taille des bancs de poissons (C), la période d'activité (D), la position dans la colonne d'eau (E) et la mobilité (F).

La taille (Figure 1.8 - A), par exemple, impacte presque tous les paramètres physiologiques et comportementaux des espèces. Il a notamment été montré que la taille influence le taux de croissance des espèces avec de plus forts taux de croissance pour les espèces de petite taille (Morais & Bellwood 2018), ou que le processus de bioérosion varie en fonction de la taille des individus, avec une plus forte bioérosion réalisée par les plus grands individus (Bonaldo et al. 2014). On parle de relation d'*allométrie* pour caractériser toute relation entre la taille et un paramètre physiologique ou comportemental de l'organisme. Le régime alimentaire (Figure 1.8 - B) est souvent utilisé car il reflète le processus d'acquisition de la nourriture et est directement lié à l'herbivorie, la prédation et la production secondaire. Le mouvement des poissons entre habitats contraignant les interactions entre proies et prédateurs et le relargage des nutriments dans l'environnement, sont quant à eux caractérisés par la mobilité des espèces (espèce sédentaire/mobile/très mobile), la position dans la colonne d'eau (espèce se déplaçant sur le substrat/ au-dessus du substrat/pélagique) ou encore la période d'activité (espèce diurne/nocturne/diurne et nocturne) (Figure 1.8 - D, E, F). Enfin, la taille des bancs de poissons (Figure 1.8 - C) est souvent utilisée car considérée comme une défense contre le prédateur et donc une contrainte pour les interactions proies-prédateurs ou encore comme un reflet de l'impact de l'espèce car si celle-ci est grégaire son impact local peut être très important. Allant de pair avec l'approche du fonctionnement basé sur les traits, ces dernières décennies ont vu se développer des bases de données regroupant des valeurs de traits pour des milliers d'espèces issues de revues bibliographiques ou de mesures. Par exemple, la base de données du consortium CESAB GASPAR regroupe des données de traits (régime alimentaire, taille, mobilité, taille du banc et position dans la colonne d'eau) pour environ 40% des espèces marines connues (Quimbayo et al. 2021; Parravicini et al. 2021).

Les premières approches basées sur les traits ont défini des groupes rassemblant des espèces ayant des traits similaires. On appelle ces groupes, des *groupes fonctionnels* ou *entités fonctionnelles* et ils contiennent donc des espèces aux rôles écologiques semblables (Figure 1.9 - A). Mais les réponses des espèces aux processus écologiques suivent généralement un gradient continu plutôt que des réponses catégorisées. Aussi, rassembler les espèces en entités fonctionnelles peut être vu comme une perte d'information.

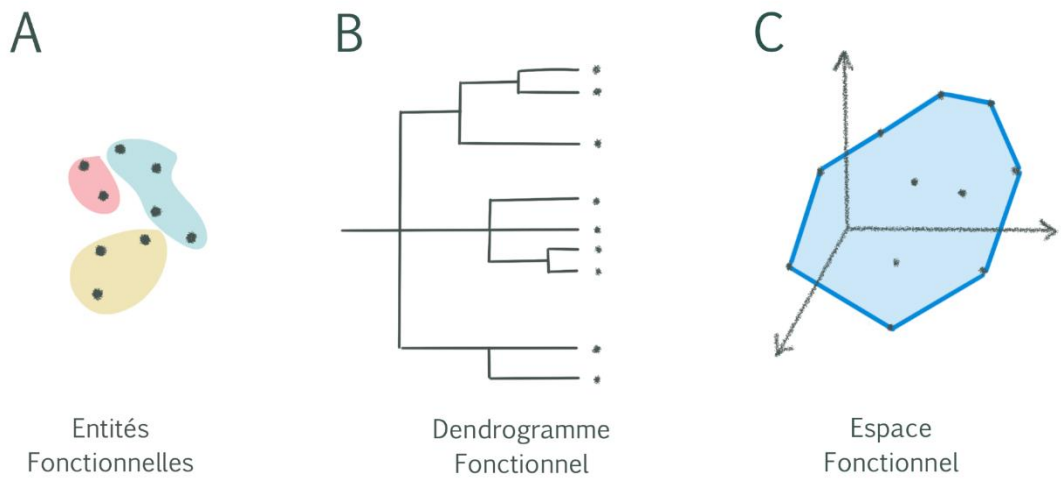


Figure 1. 9 : Approches basées sur les traits pour quantifier la diversité fonctionnelle. L'approche basée sur les entités fonctionnelles est représentée en (A), celle basée sur les dendrogrammes en (B) et celle basée sur l'espace fonctionnel est représentée en (C).

Les espèces peuvent aussi être assemblées dans un *dendrogramme fonctionnel*, c'est-à-dire un arbre dont les espèces sont les feuilles et dont la longueur des branches et la proximité des espèces sur l'arbre reflètent la similarité fonctionnelle des espèces entre elles (Petchey & Gaston 2002) (Figure 1.9 - B). La diversité fonctionnelle est calculée comme la somme des longueurs des branches reliant les espèces présentes dans l'assemblage (Petchey & Gaston 2002). Cependant, il a été montré qu'un dendrogramme fonctionnel ne reflète pas correctement les similarités et dissimilarités fonctionnelles entre espèces (Maire et al. 2015) : une autre approche pour mesurer la diversité fonctionnelle est de construire un espace fonctionnel où les axes représentent les traits ou une combinaison de traits (Villéger et al. 2008) (Figure 1.9 - C). La diversité fonctionnelle d'un assemblage, définie comme la distribution des espèces, de leur abondance ou de leur biomasse dans cet espace, est alors quantifiée par plusieurs indices complémentaires (Villéger et al., 2008 ; Mouillot, Graham, et al., 2013; Villéger et al. 2013; Bellwood, Wainwright, et al., 2006; Cornwell et al., 2006; Garnier et al., 2004; Laliberté & Legendre, 2010; Weiher et al., 1998). On peut ainsi par exemple quantifier la richesse des assemblages, la position de l'espèce moyenne dans l'espace fonctionnel, la proximité moyenne aux autres espèces ou encore la régularité et la distribution de l'abondance des espèces dans l'espace fonctionnel. La richesse fonctionnelle (FRic) d'un site représente par exemple la proportion du volume de l'espace multidimensionnel occupé par les espèces du site étudié (Cornwell et al. 2006; Villéger et al. 2008). L'identité fonctionnelle (FIde), elle, calcule la position moyenne des espèces sur chaque axe définissant l'espace (Garnier et al. 2004; Mouillot et al. 2013b). Ces indices sont de plus en plus utilisés en écologie des communautés (Mouillot et al. 2013b), en écologie fonctionnelle (Díaz & Cabido 2001; McLean et al. 2019), en biologie de l'invasion (Renault et al. 2022) ou en biogéographie fonctionnelle, la science

qui étudie la répartition géographique des caractéristiques fonctionnelles (Violle et al. 2014). Cependant, aucun outil actuel ne permet de calculer la plupart de ces indices en séparant les étapes indépendantes de construction de l'espace, de mesure de sa qualité puis enfin de calcul des indices voire de leur illustration. Il est donc nécessaire de proposer à la communauté scientifique utilisant cette approche un guide et un outil permettant de quantifier et d'illustrer les métriques de diversité fonctionnelle en suivant une trame reproductible.

Cette approche de la diversité fonctionnelle basée sur les traits a été utilisée dans le monde marin à de nombreuses échelles, allant d'études locales au développement de la biogéographie fonctionnelle (McLean et al. 2021). Elle a notamment permis d'étudier l'impact des changements globaux sur le fonctionnement des écosystèmes. Il a par exemple été montré que même dans les écosystèmes les plus diversifiés comme les récifs tropicaux, une perte de diversité spécifique pourrait fortement impacter le fonctionnement des écosystèmes car ceux-ci ne présentent que peu de redondance fonctionnelle (peu d'espèces réalisant le même rôle) (Mouillot et al. 2014). La vulnérabilité des traits fonctionnels face à la pêche a été étudiée, montrant que des équipements de pêche différents ciblent des traits fonctionnels particuliers (Mbaru et al. 2020) et que 50% des prises réalisées ciblent les mêmes entités fonctionnelles. Ce type d'approche peut alors permettre de mettre en place des solutions de gestion ciblant des combinaisons de traits particulières. Par cette approche, l'effet de la protection sur le fonctionnement des écosystèmes a aussi été étudié. Il a notamment été montré qu'il manque dans les réserves marines actuelles (pour rappel : Aires Marines Protégées où aucune activité n'est autorisée) des groupes fonctionnels clefs présents dans les zones encore sauvages. Dans ces réserves, la biomasse des prédateurs supérieurs tels que les carangues, est par exemple réduite de plus de moitié par rapport aux zones sauvages. Cependant ces réserves conservent la biomasse d'autres groupes fonctionnels comme les herbivores lesquels jouent un rôle essentiel dans le maintien des récifs coralliens (D'agata et al. 2016).

Si les mesures actuelles des effets des niveaux de protection sur la biodiversité sont de plus en plus nombreuses, les stratégies d'échantillonnage ne prennent pas en compte la variabilité temporelle de la diversité à de courtes échelles. Cependant cette variabilité temporelle peut influencer notre perception des effets réserves.

2 - Variabilité temporelle de la biodiversité

2.1 - Variabilités temporelles de la composition des assemblages

La plupart des études se centrant sur la variation temporelle de la biodiversité, l'étudie à l'échelle des **années** ou des **saisons**. À ces échelles, les activités humaines directes telles que la pêche (Myers & Worm 2003; Hutchings & Reynolds 2004) ou indirectes telles que le changement climatique (Clark et al. 2020), font varier la richesse en espèces et/ou les abondances relatives entre espèces. Cependant, la richesse spécifique et l'abondance des espèces varient aussi sous l'influence de l'environnement dans lequel ces espèces évoluent et de leurs cycles biologiques. Ainsi, des **perturbations environnementales ponctuelles** telles que les vagues de chaleurs (Garpe et al. 2006) ou encore les ouragans (Lamy et al. 2015), peuvent entraîner des changements dans la composition des assemblages d'espèces (Figure 1.10).

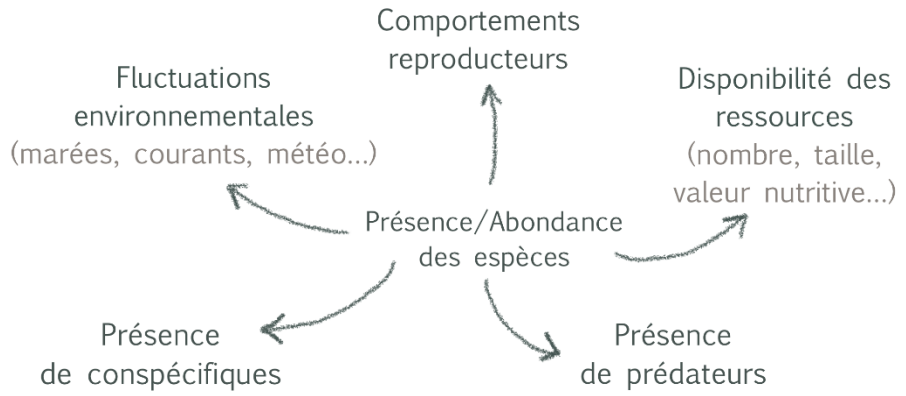


Figure 1. 10 : Facteurs dirigeant la variation temporelle de présence et/ou l'abondance relative des espèces de poissons.

Les variations à l'échelle des années et des saisons peuvent aussi être **cycliques** et reliées à la **dynamique des océans**. C'est par exemple le cas des variations dûes aux oscillations des températures de surface et de la structure thermique verticale de l'océan Pacifique, notamment au niveau des côtes péruviennes et chiliennes. Ce phénomène alternant des phases de réchauffement (El Niño) et de refroidissement (La Niña) des eaux de surface, montre des oscillations sur une période de trois à sept ans (Lehodey et al. 2006). Ces oscillations affectent la biomasse en phytoplancton, impactant la chaîne alimentaire mais aussi la migration des espèces de poissons (Lehodey et al. 2006). Les variations temporelles à l'échelle des saisons ou des mois peuvent aussi être dûes à des **comportements reproducteurs** (Figure 1.10) créant des agrégations plus ou moins importantes de conspécifiques au cours du temps (Robinson et al. 2008; Bijoux et al. 2013). Ces rassemblements attirent alors des espèces prédatrices, comme c'est le cas des rassemblements de 250 à 700 individus de requins gris de récif (*Carcharhinus amblyrhynchos*) autour des agrégations de reproduction des mérous camouflages

(*Epinephelus polyphekadion*) dans la passe de Fakarava (Archipel des Tuamotu en Polynésie Française) (Mourier et al. 2016).

La variabilité à de plus courtes échelles temporelles telles que les échelles intra et inter journalières peut représenter jusqu'à 20% de la variabilité temporelle observée sur un site (McClanahan et al. 2007). Il est alors crucial de prendre en compte cette variabilité à courte échelle temporelle lors de l'estimation de la diversité aux plus grandes échelles. En effet, les tendances observées pendant une courte période d'observation (Figure 1.11 - A) peuvent être validées (Figure 1.11 - B) ou invalidées si la période d'observation devient plus longue (Figure 1.11 - C). Par exemple, si la stratégie d'observation est de quantifier la diversité sur des périodes de deux heures, une fois par mois pendant plusieurs mois, il est possible que les tendances observées pendant ces deux heures ne reflètent pas les tendances journalières réelles de la diversité sur les sites étudiés.

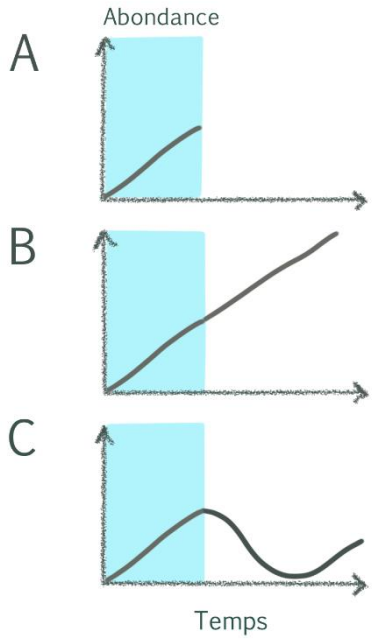


Figure 1. 11 : Biais de perception des tendances lors d'observation sur une courte période. Une tendance linéaire croissante sur une courte période d'observation (en fond bleu) peut faire partie d'une réelle augmentation de la variable réponse (B), mais aussi d'un cycle (C) de croissance/décroissance de la variable réponse. Adaptée de la Figure 3 de (Wolkovich et al. 2014).

Cette variabilité considérable de l'abondance locale s'explique en partie par la **mobilité des poissons**. Cette mobilité peut être verticale (entre strates de profondeur) ou horizontale (à une même profondeur). Elle peut être expliquée par plusieurs processus comme la recherche de nourriture, la température de l'eau, la présence de conspécifiques ou de prédateurs ou encore par la physiologie de l'espèce (Bacheler et al. 2021). Une variation dans la composition des assemblages de poissons est

observée **entre le jour et la nuit**, ce qui est principalement dû à une différence dans l'utilisation des habitats. Ainsi, la plupart des espèces migrent horizontalement sur différentes zones d'un récif dont certaines fournissent de la nourriture le jour et d'autres, des abris contre les prédateurs la nuit (Bellwood 1995; Ferguson et al. 2013). Des espèces migrent aussi verticalement entre le jour et la nuit : c'est le cas des mâles de la petite roussette (*Scyliorhinus canicula*) qui se déplacent la nuit dans des zones chaudes et peu profondes pour chasser et qui s'éloignent dans des zones plus froides et profondes en journée pour se reposer et digérer (Sims et al. 2006). L'aube et le crépuscule sont donc des périodes clefs où les assemblages d'espèces changent, passant des espèces diurnes aux espèces nocturnes. Ces périodes présentent alors souvent une haute richesse spécifique (Luise Bach & Smith 2021). S'il est maintenant connu que les assemblages de poissons observés sur un même site de jour ou de nuit sont différents et portent des caractéristiques fonctionnelles distinctes (Myers et al. 2016), les variabilités **inter et intra journalières** restent peu étudiées. Il a été observé des résultats opposés : certaines études témoignent d'une évolution dans la composition des assemblages au cours d'une même journée (Colton & Alevizon 1981; Rooker & Dennis 1991; Birt et al. 2012; Myers et al. 2016) et entre jours (Birt et al. 2012), tandis que d'autres études n'en observent aucune (Colton & Alevizon 1981; Rooker & Dennis 1991; Santos et al. 2002; Willis et al. 2006; Luise Bach & Smith 2021). Cette variabilité peut être plus ou moins importante en fonction des espèces étudiées : les espèces sédentaires ou territoriales montrent par exemple une variabilité plus faible que les espèces très mobiles (Luise Bach & Smith 2021). La variabilité intra journalière est liée à des facteurs environnementaux, notamment les **marées** (Thompson & Mapstone 2002). La marée haute favorise l'accès aux zones peu profondes où se trouvent des **opportunités d'alimentation** et apporte d'importantes concentrations de ressources planctoniques par le biais des courants (Willis et al. 2006). Les consommateurs primaires et secondaires pourraient alors se déplacer en fonction de ces ressources trophiques comme c'est le cas des espèces planctivores (Kingsford & MacDiarmid 1988).

2.2 - Variabilités temporelles des processus écologiques : exemple de l'herbivorie

L'activité d'herbivorie varie au cours d'une **année** et au cours des **saisons**. Il a été montré en milieu tempéré et tropical, qu'elle était plus importante l'été que l'hiver pour une même biomasse d'herbivores présents (Tomas et al. 2005; Lefèvre & Bellwood 2011; Holzer et al. 2013; Scott et al. 2021). Cette variabilité pourrait être dûe à un changement dans les assemblages d'algues disponibles aux espèces herbivores (Lefèvre & Bellwood 2011). L'identité des espèces dominant cette activité peut aussi varier au cours de l'année, chaque espèce ne dominant l'activité que sur une certaine période. En introduisant des plants de *Sargassum spp.* (macroalgue commune sur la Grande Barrière de Corail)

et en quantifiant l'activité réalisée sur ces plants, (Lefèvre & Bellwood 2011) ont montré que si certaines espèces ont un rôle uniforme sur l'année, les autres concentrent leur activité soit sur les périodes froides, soit sur les périodes chaudes.

Une différence dans l'activité d'herbivorie **au sein d'une journée** témoignant d'une plus forte activité l'après-midi que le matin a été référencée pour plus de 20 espèces de poissons coralliens (White et al. 2002). Ces résultats concordent avec l'*hypothèse de l'alimentation diurne* (appelée *diel feeding hypothesis* en anglais) émise par (Taborsky & Limberger 1980) qui suggère que cette plus haute activité est dûe à une meilleure **qualité nutritive des algues**. Cette hypothèse repose sur trois postulats : 1) les concentrations de nutriments compris dans les algues varient à l'échelle d'une journée, 2) ces fluctuations ont une signification nutritive et 3) ces fluctuations peuvent être ressenties par le poisson (White et al. 2002). (White et al. 2002) ont validé les deux premières hypothèses. Ils ont montré que la photosynthèse produit un glucide appelé *floridoside* dont la concentration est maximale à midi, moment où 70% de la photosynthèse journalière est réalisée. Pendant la suite de la journée, ce composé est principalement utilisé dans la synthèse de l'amidon, digestible par les poissons. La valeur nutritive des algues augmente jusqu'à midi, reste constante pendant l'après-midi grâce à une utilisation continue du floridoside (collecté dans la matinée) pour synthétiser l'amidon, puis diminue en fin d'après-midi. D'autres facteurs modèlent l'activité d'herbivorie comme la **présence de prédateurs**. Les herbivores peuvent ainsi diminuer leur activité d'alimentation après avoir vu un prédateur (Catano et al. 2017) ou senti des indices chimiques libérés par la mort d'un conspécifique (Shapiro Goldberg et al. 2021). De plus, l'impact de la présence du prédateur varie à l'échelle d'une journée, avec une influence sur l'activité d'herbivorie plus forte au milieu de la journée et au crépuscule qu'à l'aube (Catano et al. 2017).

Les rôles fonctionnels des espèces ne sont pas uniformes dans le temps. Si la variation de leurs intensités à de courtes échelles temporelles reste sous étudiée et que les résultats ne sont pas consensuels, il est nécessaire d'en tenir compte lors de leur quantification.

3 - Méthodes de mesure de la biodiversité et de l'abondance des poissons

Les méthodes utilisées pour quantifier la biodiversité évoluent, passant de techniques d'échantillonnage réalisées en tuant les individus telles que la pêche au filet ou encore l'utilisation de poison, à des techniques non létales pour la biodiversité. Les développements technologiques ont permis le développement de ces dernières. Ainsi le développement des systèmes de sonar a par exemple favorisé l'émergence de suivis hydroacoustiques qui reposent sur l'émission et la réception

d'une onde réfléchie par des bancs de poissons (Murphy & Jenkins 2010). Les progrès dans les méthodes de séquençage ont, eux, permis l'utilisation de l'ADN présent dans l'environnement comme marqueur des espèces qui s'y trouvent (Ficetola et al. 2008). De même, l'accessibilité croissante à la technologie a contribué à la construction de grandes bases de données d'observations naturalistes réalisées par le grand public (Fraisl et al. 2022). Nous nous intéresserons ici aux méthodes visuelles qui se basent sur la quantification directe de la biodiversité.

3.1 - Scaphandre autonome et recensement visuel sous-marin

L'invention par Jacques-Yves Cousteau et Emile Gagnan du scaphandre autonome date des années 1940. Cette invention a ouvert la voie à l'exploration des océans et c'est en partie grâce aux films du Commandant Cousteau que le grand public a découvert les fonds marins. Pour quantifier la biodiversité marine, les scientifiques s'emparent alors de cette invention qui remplace progressivement des pratiques peu respectueuses de l'environnement marin comme la pêche à la roténone (molécule organique inhibitrice de la chaîne respiratoire). L'utilisation d'un scaphandre autonome pour recenser la biodiversité marine permet aussi de quantifier l'habitat dans lequel les espèces évoluent à la différence des méthodes de recensement basées sur les captures de pêche qui, de plus, ne contiennent des informations que sur les espèces ciblées par la pêche (Figure 1.12 - A). Pour quantifier la diversité spécifique, l'abondance des espèces ainsi que parfois la taille des individus recensés (Edgar et al. 2004), plusieurs méthodes de *recensement visuel sous-marin* (appelé *underwater visual census* en anglais, abrégé en **UVC** dans la suite du texte) sont utilisées depuis les années 1950 (Brock 1954) (Figure 1.12 - B) .

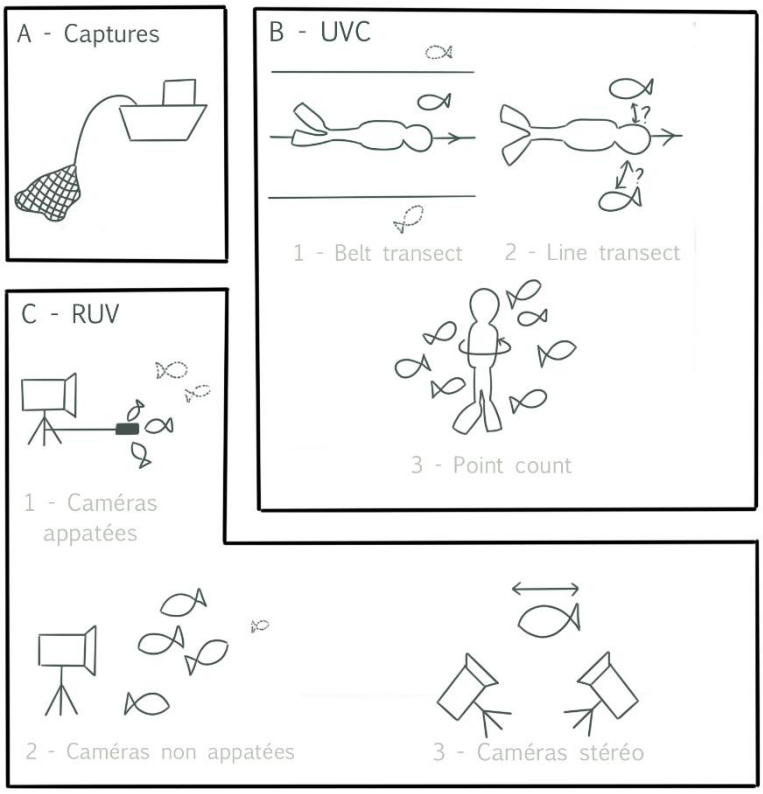


Figure 1. 12 : Différentes méthodes de recensement de la biodiversité marine

La méthode d'UVC la plus utilisée se base sur la réalisation de *transects* qui sont des observations en mouvement d'un ou deux plongeurs sur une longueur prédéfinie (par exemple 50m pour le programme *Reef Life Survey*). Les plongeurs peuvent compter et identifier les individus sur une certaine largeur autour de la ligne directrice de leur avancée (par exemple 5m pour pour le programme *Reef Life Survey*), on parle alors de *belt transects* (Figure 1.12 - B - 1). Ils peuvent aussi compter tous les individus recensés depuis leur position en estimant la distance à laquelle les individus se trouvent, on parle alors de *line transects* (Figure 1.12 - B - 2) (Murphy & Jenkins 2010). Ces méthodes sont particulièrement efficaces pour le recensement d'espèces sédentaires visibles qui ne montrent pas de changement de comportement en présence du plongeur (Murphy & Jenkins 2010). Ce sont aujourd'hui les techniques les plus communes pour recenser les assemblages de poissons (Caldwell et al. 2016). Elles sont ainsi au cœur de nombreux programmes de conservation (Murphy & Jenkins 2010; Edgar & Stuart-Smith 2014) et de gestion des stocks pêchés (Labrosse et al. 2002). Cependant, la présence du plongeur peut impacter le comportement des poissons et ainsi affecter les espèces recensées. Au-delà de la vision du plongeur (Dickens et al. 2011), les bulles libérées par le scaphandre émettent des sons dans les fréquences auxquelles l'audition des poissons est la plus sensible. Ces sons peuvent être entendus jusqu'à 200m du scaphandre (Radford et al. 2005) ce qui contribuent à éloigner ou attirer certaines espèces des plongeurs. La présence d'un plongeur peut ainsi diminuer de 44% le nombre

d'individus comptés (Dearden et al. 2010) par rapport à des méthodes moins intrusives telles que la pose de caméras. Cependant, les espèces ne sont pas impactées pareillement face au plongeur. Certaines d'entre elles sont plus "timides" comme les *Acanthuridae* (poissons chirurgiens et licornes), les *Lethrinidae* (poissons capitaines), les *Scaridae* (poissons perroquets) et les *Siganidae* (poissons lapins) (Kulbicki 1998; Emslie et al. 2018). D'autres ne semblent pas ou peu changer leur comportement, comme les *Chaetodontidae* (poissons papillons) (Kulbicki 1998; Emslie et al. 2018) ou certaines espèces non pêchées dans la zone d'étude (Kulbicki 1998). De plus, afin que les plongeurs suivent une ligne directrice lors de leur recensement, une corde est déposée au sol avant le transect ce qui peut impacter la richesse spécifique et l'abondance des espèces. En modélisant le temps qu'il faudrait pour que l'abondance de plusieurs familles de poissons revienne au niveau pré-perturbation par le plongeur, il a ainsi été montré que certaines espèces ne revenaient pas en plus de 20h aux niveaux initiaux (Emslie et al. 2018). C'est par exemple le cas des *Serranidae* (mérous) (Figure 1.13), montrant qu'un recensement effectué après le passage d'un premier plongeur conduit à une sous-estimation de nombre d'individus. Pour les autres familles recensées, il faut entre 3h30 et 14h30 pour que les niveaux d'abondance reviennent aux états initiaux.

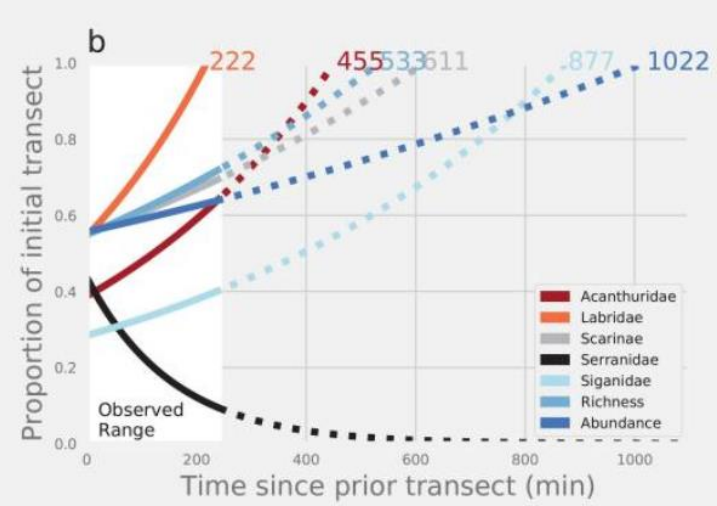


Figure 1. 13 **:** Modélisation de l'évolution de l'abondance de cinq familles de poissons, de la richesse totale et de l'abondance totale après un transect réalisé par un plongeur. Les nombres représentent le temps qu'il faudrait pour revenir aux abondances mesurées sur un premier transect. Tirée de la Figure 2b de (Emslie et al. 2018).

D'autres méthodes d'UVC existent bien que moins utilisées. C'est par exemple le cas des comptages ponctuels (*Points counts* en anglais - Figure 1.12 - 2 - C) pour lesquels un plongeur statique recense les individus dans la colonne d'eau entre le substrat et la surface sur 360° autour de lui pendant un temps d'environ 10-15 minutes (Murphy & Jenkins 2010). Cette méthode est seulement efficace pour recenser les espèces mobiles et visibles (Murphy & Jenkins 2010).

3.2 - Utilisation des caméras : diversité des approches

Face aux biais des approches plongeurs, de nouvelles méthodes reposant sur l'utilisation de caméras ont émergées dans les années 1950 et connaissent un véritable essor depuis une dizaine d'années (Mallet & Pelletier 2014) (Figure 1.12 - C). Les caméras peuvent être utilisées lors de transect plongeur pour estimer *a posteriori* la diversité spécifique et l'abondance des espèces et elles ont l'avantage d'être plus rapides dans la réalisation de l'approche et de conserver un enregistrement permanent de la biodiversité (Murphy & Jenkins 2010). L'intérêt principal de ce type d'approches réside dans le fait qu'elles peuvent être réalisées sans plongeur ce qui limite les changements de comportements, permet d'explorer des environnements plus profonds où les plongeurs ne peuvent rester longtemps voire où ils ne peuvent aller et permet d'étudier des comportements d'espèces tels que la recherche de nourriture (*cf* Partie 1.1.3) (Cappo et al. 2003; Mallet & Pelletier 2014). Les caméras sous-marines à distance (appelées en anglais *Remote Underwater Videos*, abrégées **RUV** dans la suite du texte) peuvent être utilisées avec un **appât** (*baited remote underwater videos* - Figure 1.12 - C - 1)) constitué par exemple de sardines hachées. Les poissons, principalement prédateurs et charognards, sont alors attirés par l'appât. Si la richesse spécifique et l'abondance estimées par cette méthode sont plus importantes qu'avec l'utilisation de caméras n'utilisant pas d'appât (Watson et al. 2005; Harvey et al. 2007), la portée et l'attractivité de l'appât sont très variables en fonction des conditions environnementales et des espèces (Harvey et al. 2007; Bernard & Götz 2012). De plus, la présence de prédateurs peut entraîner la fuite de certains types d'individus ou certaines espèces. Par exemple, dans les herbiers, les juvéniles de poissons s'abritent lorsque la carangue franche (*Caranx ruber*) est présente (Zarco-Perello & Enríquez 2019). Bien que n'attirant pas les espèces prédatrices rares qui ne seront alors peut-être pas recensées, l'utilisation de RUV sans appât (Figure 1.12 - C - 2) permet alors de quantifier la biodiversité marine en limitant la perturbation du milieu. Dans leurs premières utilisations, ces systèmes de caméras n'étaient pas autonomes et restaient liés à une source d'énergie ce qui rendait leur utilisation complexe (Barnes 1952; Lafond et al. 1961). Des systèmes autonomes se sont ensuite développés, mais les temps d'enregistrement restent pour la plupart inférieurs à 2h (mais voir : (Birt et al. 2012; Harvey et al. 2012; Chabanet et al. 2012; Myers et al. 2016; Tebbett et al. 2020; Nunes et al. 2020; Luise Bach & Smith 2021)). L'utilisation de systèmes de caméras *stéréo* (Figure 1.12 - C - 3) permet, après une synchronisation précise avec une grille de calibration, d'estimer la taille des individus présents en utilisant des logiciels adaptés (*EventMeasures* par exemple). L'amélioration de ce type de systèmes a permis d'atteindre une précision de mesure des tailles d'environ 0.2 ± 0.4 mm (Harvey et al. 2002). Plusieurs caméras peuvent aussi être positionnées le long d'une ligne dans un même habitat pour augmenter la probabilité de détection des espèces (Widmer et al. 2019). Cependant, si ce type d'approche permet d'observer simultanément des communautés proches,

aucun horodatage des caméras n'avait jusqu'alors été réalisé pour synchroniser les images filmées par chaque caméra.

De plus grandes diversités spécifiques et de plus hautes abondances ont été obtenues en utilisant les caméras à distance par rapport aux recensements visuels sous-marins (Dearden et al. 2010; Zarco-Perello & Enríquez 2019). Les différences entre ces deux méthodes sont particulièrement importantes dans des écosystèmes comme les herbiers où les recensements perturbent fortement le milieu (recherche dans la canopée d'algues) (Zarco-Perello & Enríquez 2019). Cependant, le temps nécessaire pour analyser les vidéos issues des enregistrements est très important (Mallet & Pelletier 2014). Il est donc crucial de comprendre comment la biodiversité s'accumule au cours d'une journée et entre différents jours afin de saisir quels compromis peuvent-être faits sur la durée et la fréquence de l'échantillonnage vidéo.

3.3 - Estimer l'abondance d'une espèce mobile sur des données vidéos

Il est important de quantifier l'abondance des espèces dans un milieu car elle soutient des caractéristiques écosystémiques clefs telles que la disponibilité en ressources (Liu et al. 2021), les interactions biotiques (Boulangeat et al. 2012) et les capacités de colonisation (Verberk 2011). Mais son estimation est compliquée. Dans le milieu terrestre, les approches caméras qui minimisent l'impact humain sont utilisées pour compter l'abondance d'espèces dont les caractéristiques physiques permettent de distinguer les individus (loups, tigres …). Dans le milieu marin, les poissons ne sont pas distinguables individuellement (sauf rares exceptions) et il n'est donc pas possible de différencier le passage d'un individu plusieurs fois devant une caméra du passage unique de plusieurs individus devant la même caméra. L'indice le plus utilisé pour estimer l'abondance sur des données vidéos est donc le nombre maximal d'individus vus simultanément. Cet indice est appelé le *maxN* (Ellis & De Martini 1995). Des simulations ont cependant montré qu'il est conservateur c'est-à-dire qu'il sous-estime potentiellement la taille des populations de poissons (Schobernd et al. 2014).

4 - Objectifs de la thèse

Mon travail de thèse a consisté à améliorer notre compréhension du fonctionnement des écosystèmes marins côtiers en y intégrant la variabilité temporelle intra et inter journalière de la diversité et de processus fonctionnels clefs. Je me suis intéressée plus particulièrement à la dynamique fonctionnelle des communautés ichtyologiques en me centrant sur deux types d'écosystèmes

particulièrement menacés par l'activité humaine : les écosystèmes récifaux coralliens en milieu tropical et les écosystèmes méditerranéens en milieu tempéré.

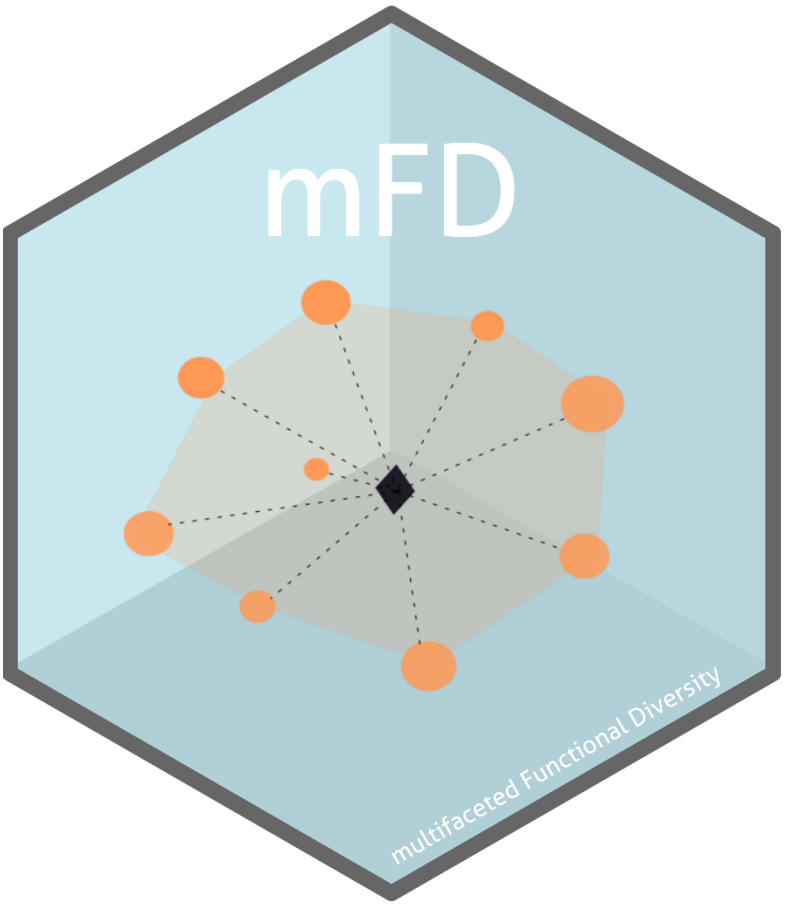
Dans un premier temps, je présente un **outil** pour mieux **quantifier et illustrer** la **diversité fonctionnelle (Chapitre 2)**, composante de la diversité dont l'étude est essentielle pour saisir le fonctionnement des milieux. Je propose ensuite une **nouvelle méthode basée sur l'utilisation de caméras sous-marines** pour étudier la **variabilité temporelle** de la biodiversité des poissons **(Chapitre 3)**. Enfin, j'expose deux études sur une composante majeure du fonctionnement des écosystèmes, la variabilité temporelle de l'abondance : en utilisant un réseau de caméras synchronisées, je présente une **nouvelle méthodologie et métrique pour estimer l'abondance d'espèces mobiles** ; puis je précise le rôle fonctionnel des espèces mobiles en associant la notion de **rareté temporelle** à la rareté des traits **(Chapitre 4)**.

Une fois ces verrous méthodologiques levés, je m'intéresse à deux questions écologiques majeures appliquant les avancées méthodologiques proposées en amont :

- **Comment les espèces invasives modifient-elles les processus fonctionnels réalisés par les espèces natives ? (Chapitre 5)** en me centrant plus particulièrement sur l'activité d'herbivorie réalisée par les espèces natives et invasives en Méditerranée.
- **Comment les Aires Marines Protégées bénéficient-elles aux assemblages ichtyologiques et à leurs fonctions écologiques ? (Chapitre 6)** en intégrant l'effet de la variabilité temporelle sur la perception de l'efficacité des mesures de conservation des trois facettes de la biodiversité et des activités d'alimentation (herbivorie, invertivorie, corallivorie) qui régissent les flux de nutriments dans les écosystèmes, structurent les habitats et régulent les densités d'espèces.

Chapitre 2

Saisir le fonctionnement des écosystèmes : un nouvel outil pour quantifier et illustrer la diversité fonctionnelle
et des guides pour l'utiliser



Logo du package R *mFD* - Conception Camille Magneville

Préface

R est un langage de programmation gratuit et libre de droits dont l'utilisation ne cesse d'augmenter en écologie (Lai et al. 2019). Il propose un environnement de plus en plus complet, contenant des outils spécifiques pour réaliser différents types d'analyses. Ces outils s'appellent des *packages* : ce sont des collections organisées de fonctions (portions de code informatique qui accomplissent une tâche) permettant de réaliser des analyses spécifiques. Aujourd'hui, l'environnement de R compte presque 20 000 *packages* (au 22/02/2023) (https://cran.r-project.org/web/packages/). Les ressources d'utilisation du langage R sont diverses et comprennent de nombreux ouvrages et une communauté en ligne réactive (par exemple à travers le forum *Stack Overflow*, divers sites internet ciblés sur des utilisations particulières comme https://r-charts.com/ qui présente les divers types de graphiques réalisables sous R et le code associé). C'est notamment au travers du développement croissant de ces *packages* que R est de plus en plus utilisé en écologie. L'étude de (Lai et al. 2019) a montré que sur les 60 000 papiers publiés dans diverses revues scientifiques en écologie étudiés entre 2008 et 2017, 11.4% utilisaient R pour les analyses en 2008 contre 58% en 2017.

Étudier les caractéristiques fonctionnelles des espèces est indispensable pour comprendre comment celles-ci contribuent au fonctionnement des écosystèmes (Díaz & Cabido 2001; McLean et al. 2019) et comment les activités humaines et les perturbations environnementales les impactent (Mouillot et al. 2013a; Trindade-Santos et al. 2020). La *diversité fonctionnelle* est la composante de la diversité qui étudie ces caractéristiques. Elle regroupe plusieurs facettes complémentaires (Weiher et al. 1998; Garnier et al. 2004; Cornwell et al. 2006; Bellwood et al. 2006; Villéger et al. 2008; Laliberté & Legendre 2010; Mouchet et al. 2010; Mouillot et al. 2013b) mesurées chacune par un indice. Pour calculer ces indices en utilisant l'approche multidimensionnelle (*cf* Chapitre 1 - 1.3.3), il existe deux étapes préliminaires. Il s'agit dans un premier temps de calculer les distances entre espèces basées sur les combinaisons de traits que les espèces portent. Dans un second temps, il est nécessaire de construire un espace multidimensionnel dans lequel les indices sont calculés par la suite. Ces deux étapes nécessitent de réaliser des choix en fonction des types de traits utilisés et concernant l'espace fonctionnel dans lequel travailler. De façon à pouvoir comprendre, relire et réaliser de nouveau ces analyses, il est aujourd'hui important de réaliser ces calculs à travers un flux de travail propre et reproductible liant les données brutes initiales aux analyses finales et sorties graphiques et numériques. Cette reproductibilité est facilitée sous R par l'utilisation des *packages*. Parmi la multitude de *packages* disponibles aux écologues, le calcul des indices fonctionnels est disséminé dans certains d'entre eux, comme les packages *dbFD*, *betapart*, *BAT* et *hypervolume* (Laliberté & Legendre 2010;

Baselga & Orme 2012; Laliberté et al. 2014; Cardoso et al. 2015; Blonder et al. 2018; Baselga et al. 2023). D'autres indices sont calculés dans des scripts contenus sur des sites internet personnels ou dans le matériel complémentaire de manuscrits (Mouillot et al. 2014; Maire et al. 2015; Chao & Ricotta 2019). Cependant aucun outil regroupant la totalité des indices n'existait. De plus, les deux étapes préliminaires sont parfois réunies dans une seule et même fonction ce qui peut conduire à une mauvaise compréhension des résultats obtenus et limiter la reproductibilité des analyses.

C'est pourquoi j'ai coordonné et contribué à l'écriture du *package* R *mFD* qui rassemble dans un seul et même outil 18 fonctions permettant le calcul reproductible de 16 indices de diversité fonctionnelle (Manuscrit A). Il permet aussi la représentation graphique personnalisable de ces indices ainsi que des étapes préliminaires de calcul des distances fonctionnelles et du choix de l'espace multidimensionnel représentant au mieux ces distances. En parallèle du développement du *package*, j'ai réalisé six tutoriels d'utilisation. Ils sont en ligne sur le site internet dédié à *mFD* et guident l'utilisateur à travers différents types d'analyses.

Manuscrit A

mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity

Magneville Camille [1]

Loiseau Nicolas [1]

Albouy Camille [2]

Casajus Nicolas [3]

Claverie Thomas [1, 4]

Escalas Arthur [1]

Leprieur Fabien [1, 5]

Maire Eva [6]

Mouillot David [1, 5]

Villéger Sébastien [1*]

[1] MARBEC, Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Montpellier, France

[2] DECOD (Ecosystem Dynamics and Sustainability), IFREMER, INRAE, Institut Agro – Agrocampus Ouest, Lorient, France

[3] FRB-CESAB, 5 rue de l'Ecole de Médecine, 34000 Montpellier, France

[4] Centre Universitaire de Formation et de Recherche de Mayotte, France

[5] Institut Universitaire de France, Paris, France

[6] Lancaster Environment Centre, Lancaster University, Lancaster, LA1 4YQ, UK

*corresponding author

Publié dans *Ecography*

Citation : Magneville C, Loiseau N, Albouy C, Casajus N, Claverie T, Escalas A, Leprieur F, Maire E, Mouillot D, Villéger S. 2022. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. Ecography **2022**. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ecog.05904

Background

Functional diversity (FD) is the diversity component (Pollock et al. 2020) measuring the diversity of organism characteristics that relates to their interactions with their abiotic and biotic environment, i.e., functional traits (Petchey and Gaston 2006, Naeem et al. 2012). FD has been increasingly considered for the last two decades in all fields of ecology such as community ecology, conservation and biogeography (McGill et al. 2006, Violle et al. 2014). FD indeed allows assessing the response of species assemblages to natural or anthropogenic pressures (Mouillot et al. 2013a, Trindade-Santos et al. 2020) and unravels the effect of species on ecosystem functioning (Díaz and Cabido 2001, McLean et al. 2019). FD is multifaceted, embedding within (alpha-diversity) and between (beta-diversity) assemblages components, which gathers complementary features to describe the distribution of species trait values and hence answers various ecological questions (Mouillot et al. 2013a, Villéger et al. 2013). To measure those multiple FD facets, several frameworks (i.e., group-, distance-, dendrogram- or multidimensional-based) and indices (e.g. richness-, density-, entropy-like) have been proposed over the last two decades and some of them have been increasingly used (Villéger et al. 2008 and Laliberté and Legendre 2010 cited > 100 times each year from 2015 to 2020).

Most of these FD indices are already computable using publicly available R functions that are disseminated in several packages. For example, the *dbFD* function of the *FD* package (Laliberté and Legendre 2010, Laliberté et al. 2014) computes seven multidimensional FD indices based on Botta-Dukát (2005), Petchey and Gaston (2006), Lavorel et al. (2008), Villéger et al. (2008), Laliberté and Legendre (2010). However, this package computes the multidimensional space (or dendrogram) and FD indices within the same function while they correspond to independent steps (Mouchet et al. 2008, Maire et al. 2015), thus potentially inducing a misunderstanding of the outputs or limiting the reproducibility of analysis (Villéger et al. 2017).

The *betapart* package (Baselga and Orme 2012, Baselga et al. 2021) contains a set of functions to compute functional beta-diversity indices based on the overlap of species assemblages in a multidimensional space, but it does not permit the graphical representation of indices.

Two other R packages *hypervolume* and *BAT* (Blonder et al. 2018, Blonder and Harris 2019, Cardoso et al. 2020) propose a density-based FD framework using organism coordinates in a multidimensional space and the selection of bandwidth for computing kernels around observed organisms.

Lastly, some R functions have been provided as publication supplementary materials or on online repositories, including functions not only to select the best multidimensional space in which FD indices are computed (Maire et al. 2015) but also to compute group-based indices (Mouillot et al. 2014) or entropy-like indices (Chao and Ricotta 2019). Embedding these functions in a single and

comprehensive R package is needed not only to facilitate analyses and ease interpretation and visualization of the results but also to increase their reproducibility.

Therefore, we designed the *mFD* R package to provide a wide set of 'user-friendly' functions covering all the steps of FD-based analyses, from checking of input data (Supporting information), through the identification of functional groups, computation of trait-based distances, and building the functional space required to compute 16 functional diversity indices, including the graphical representation of key outputs (Fig. 1). Graphic aesthetics can be customized by the user and outputs can be displayed or saved as high-resolution files. *mFD* improves diagnostics, error reporting, and data visualization in a standardized way, and its website (<https://cmlmagneville.github.io/mFD/>) provides a set of tutorials to help newcomers in the field with their analyses. *mFD* is currently available through Github (<https://github.com/CmlMagneville/mFD>) and is available on CRAN (<https://cran.r-project.org/web/packages/mFD/index.html>).

In this paper, we first described the methods used and the features of the mFD package and then explained step by step the process of computing and plotting FD indices with the mFD package. Lastly, we illustrated the most basic workflow of the *mFD* package using a data set gathering fruits in several baskets (Box 1).

Methods and features

Functional diversity can be measured at various ecological grains, from local communities (e.g. 1 m2 quadrat; (De Bello et al. 2009)) to continental or oceanic flora/fauna, sampled through various time scales. In all cases, quantifying FD first requires measuring a set of functional traits on all the species of interest. Functional traits should be, by definition, measurable at the individual level (Violle et al. 2007), but in practice, trait values are often aggregated at the species level. The selection of traits depends on the goal of the study and has thus to be carried out by experts of the studied taxa and ecosystems (Violle et al. 2007).

Most of the FD indices are designed to account for the dominance of organisms through quantitative weights. Depending on the type of organisms studied and on the aim of the study, weighting of organisms dominance could be based on biomass or abundance per unit of area, or percentage of ground coverage (e.g. for plants or corals, (McWilliam et al. 2020)). When only species occurrence data are available (as often in functional biogeography), weight-based FD indices are computed by considering that all species present in a given assemblage have the same weight (i.e. 1/number of species).

Hereafter, for simplicity, we refer to a set of 'assemblages' where 'weights' and 'traits' have been measured at the 'species' level but all statements remain true for other sampling approaches

(e.g. traits and weights measured on individuals, clades above the species level or trophic groups). Species pool refers to all the species present in the set of assemblages.

mFD package allows the user to measure FD indices using three different frameworks based on either 1) groups of species; 2) pairwise trait-based distances between species; or 3) species coordinates in a multidimensional space (Fig. 1). It relies on a species-assemblages matrix with rows being assemblages and columns being species featuring species occurrence, densities, or biomass and a species-traits data frame with rows being species and columns being traits. The list of key functions and their connections with main inputs/outputs are summed up in Fig. 1 below. The names of the functions present on the graph reflect the terminology used in our GPL-2 licensed R package.

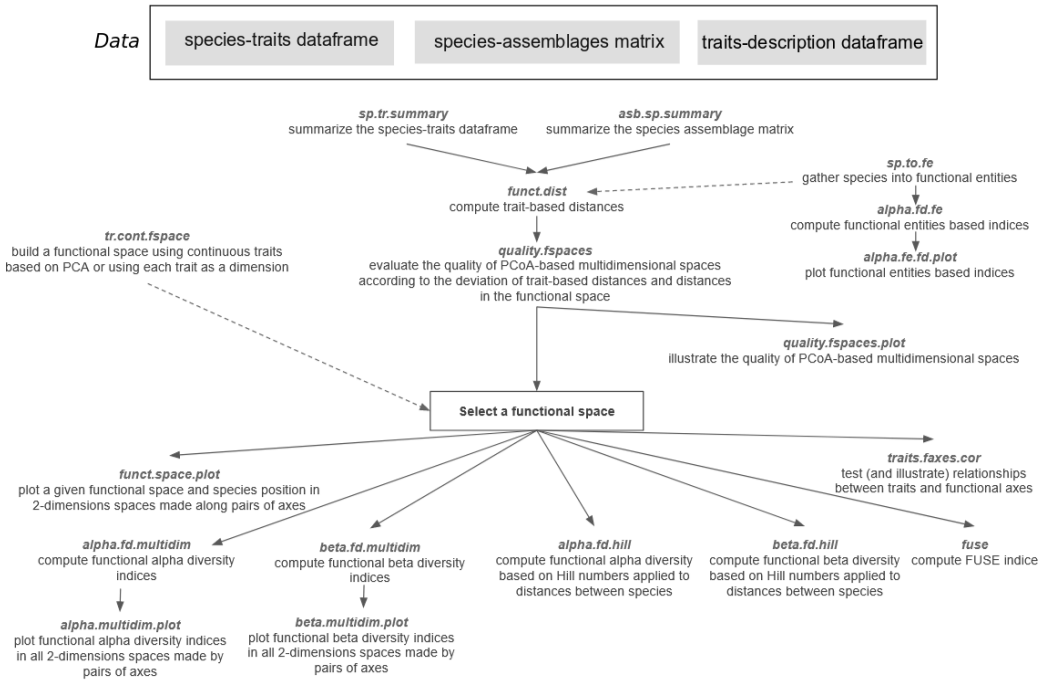


Figure 1. Workflow of the 18 key functions of the mFD package.

Measuring FD based on functional entities

When only categorical and ordinal traits are used to describe species, there is a finite number of combinations of trait values. It is hence likely that some species from the pool will share the same trait values and can thus be clustered into functional entities (FE; Mouillot et al. 2014). This clustering can be done by applying the ***sp.to.fe*** function to the species-trait data frame. This function provides not only names and numbers of species in each FE but also the number of unique values per trait and the potential maximum number of FEs given the number and coding of traits.

Clustering species from the pool into functional entities is mandatory to compute the FD indices proposed by Mouillot et al. (2014) in each assemblage. First, functional entity richness (FEr) is

simply the number of FE present. Second, functional redundancy (FRed) is computed as the ratio between species richness and FEr and represents the average number of species in FE present in a given assemblage. However, this average value could be similar in two contrasting cases, that is with both even and skewed distributions of species number among FE. Therefore, Mouillot et al. (2014) proposed to measure functional over-redundancy (FOR) based on the proportion of the species that are in the FE with more species than average redundancy. FOR is low, close to 0, when all FE have the same number of species and close to 1 when most species are packed in the richest functional entity. Finally, functional vulnerability (FVuln) is measured as the proportion of FE in a given assemblage that is represented by a single species.

The function ***alpha.fd.fe*** computes these four indices for each assemblage using as inputs the output of the ***sp.to.fe*** function and a matrix with species occurrences in assemblages.The function ***alpha.fd.fe.plot*** is designed to illustrate how species are clustered in functional entities. Using the outputs of the ***alpha.fd.fe*** function, this function returns a barplot with FE ranked in decreasing order of species richness for each assemblage. Moreover, the user can select which of the indices described above could then be illustrated on this barplot, with FRed shown as a horizontal line, FVuln depicted as a horizontal double-arrow over the vulnerable entities (i.e. FE with a single species) which are further identified using colors, and FOR depicted by coloring the top of the bars corresponding to FE with more species than average (Supporting information).

Computing trait-based distance between species

The first step for computing the functional diversity indices that are not based on functional entities is to calculate the functional distance for each pair of species. Here, we provide the function ***funct.dist*** which computes pairwise trait-based distances for all sets of trait types (i.e. categorical and continuous traits can be mixed). In addition to the species-traits data frame, funct.dist requires a table describing the type of each trait and the chosen distance metric. Three distance metrics can be computed through the *mFD* package: the Euclidean distance, the Gower distance, and the Gower distance applied to fuzzy traits (Gower 1971, De Bello et al. 2021). The Euclidean distance should be used only when all traits are continuous. In this case, all traits must be standardized beforehand, either to a null mean and/or a standard deviation of one, or to the same range (Legendre and Legendre 2012). For matrices containing only categorical traits or several types of traits, the funct.dist computes Gower distance with the function *gawdis()* from the package *gawdis*. ***funct.dist*** can also be applied to functional traits coded as fuzzy groups (e.g. diet described with a proportion of several resources), and it allows the user to give different weights to each trait (e.g. to ensure that biological functions described with varying numbers of traits have eventually equal contribution to the distance metric). The Gower

distance is able to deal with missing trait values (coded as NA in R objects) by accounting only for traits measured on both species of each pair. However, this feature could lead to situations where two species are identical (Gower = 0) while having different Gower distances to a third species, thus influencing FD indices values. Hence, if the species-traits data frame contains NA, ***funct.dist*** returns a warning (this check could be overridden by the user), and it is recommended to infer missing traits values (Johnson et al. 2020) or delete species with missing trait values. For more information about distances, the user can refer to the mFD general workflow tutorial (<https://cmlmagneville.github.io/mFD/articles/mFD_general_workflow.html>).

Distance-based functional diversity indices

The first index describing the diversity of functional trait values within an assemblage was based on the pairwise trait-based distance between species present in an assemblage (functional attribute diversity, FAD (Walker et al. 1999)). The Rao's quadratic index (Q) went one step further by accounting for both species distance as well as species weight (i.e. relative biomass or abundance (Rao 1982, Botta-Dukát 2005)) and was later adapted by Ricotta and Szeidl (2009) to match the Hill's number framework (i.e. diversity expressed as an equivalent number of species) as proposed by Jost (2006) for taxonomic diversity. However, the standardization of Rao's Q by the maximum distance between two species from the regional pool makes the index poorly sensitive to differences in the functional structure of given assemblages, i.e. most assemblages have very low diversity values (Chao et al. 2019).

This weakness has been overcome by Chao et al. (2019), who proposed a general framework for measuring FD using the Hill numbers approach with two parameters: q defines the relative importance given to species weights compared to species distances, and tau defines the threshold level applied to functional distances between species to identify functionally indistinct sets of species. The ***alpha.fd.hill*** function uses species distances and assemblage data to compute indices for varying values of tau, and q. tau could be set to minimum, mean (default value), or maximum computed over all pairwise distances in the species pool. q could be set to 0, 1, or 2, to give increasing importance to species weights compared to trait-based distances. Setting q= 2 and tau= 'maximum' computes Rao's Q from Ricotta and Szeidl (2009) while setting tau = 'minimum' yields taxonomic diversity indices (i.e. q= 0 is species richness, q= 1 is exponential of Shannon index) that could be compared to functional diversity (Chao et al. 2019).

The Hill numbers framework has the advantage of remaining valid with all distance metrics, including the Gower distance computed on mixed trait values as well as the Euclidean distance computed on continuous trait values or on species coordinates in a multidimensional functional space (see next sections below).

This framework also allows a multiplicative partitioning of diversity into gamma, alpha, and beta-components (Chao et al. 2019) following either Sorensen- or Jaccard-like formulas. The ***beta.fd.hill*** function uses the same inputs as ***alpha.fd.hill*** and allows computing Hill number-based functional beta-diversity indices with varying values of q and tau for all pairs of species assemblages.

Building functional space from continuous traits

Most FD indices assessments have been based on the multivariate indices proposed by Villéger et al. (2008, 2013) and Laliberté and Legendre (2010) that account for the distribution of species in a Euclidean space. When all functional traits are continuous, it is possible to build such a space where each axis is a trait (Villéger et al. 2008). When traits have different units, or contrasted distributions, it is necessary to scale their values to ensure they have similar range, mean, and/or variance. The ***tr.cont.fspace*** function performs this trait scaling according to a user-defined scaling method and if required, computes a principal component analysis (PCA) on the Euclidean distance between species (internally computed using ***funct.dist***).

The main output of the ***tr.cont.fspace*** function is a matrix of species coordinates along a set of axes (PCs or traits), and if required by the user, Pearson correlation coefficients between traits, trait-based distance between species, and eigenvalues of PCA axes are also returned.

Assessing the quality of functional space

When at least one trait is not continuous, building a Euclidean space requires computing a principal coordinates analysis (PCoA) based on distances between species pairs and using its principal components to build the Euclidean space. Several studies have demonstrated that the number of axes selected markedly influences FD patterns (Villéger et al. 2011, 2017, Maire et al. 2015). More specifically, Maire et al. (2015) proposed a framework to measure the quality of all possible functional spaces. It is based on the lowest deviation between the original trait-based distances and the final Euclidean distances in the functional space.

Here, we provide the function ***quality.fspaces*** that extends this framework by allowing the user to measure the quality of spaces with a combination of two criteria. The first criterion determines whether distances in the functional space are scaled or not so that their maximum value equals the one for trait-based distance. This procedure (applied in Maire et al. 2015) hypothesizes that since most FD indices are unitless, these are the ratios between distances, not the distances themselves, that have to be faithfully represented.

The second criterion determines how to weigh a deviation of distance. Maire et al. (2015) proposed to square transform the values to strongly penalize large deviations. However, this mean squared-deviation index does not have the same unit as initial distances, so we suggest using the square-root of mean squared deviations (RMSD) to have the same unit as initial distances thus getting a metric easier to interpret. In addition, the function allows the user to measure the mean of absolute deviations (MAD) that better reflects the inaccuracy of species distances in the Euclidean space that will then affect the FD computation.

The ***quality.fspaces*** function thus computes up to four quality metrics based on the combination of the two criteria (absolute or squared deviation computed on raw or scaled distances) for all spaces built using increasing numbers of PCoA axes. The maximum number of PCoA axes to consider is set a priori by the user, but it is eventually constrained by the number of PCoA axes that present positive eigenvalues. Indeed, we recommend not applying square-root transformation before computing PCoA because distances in the Euclidean space will end up reflecting transformed trait-based distances that are not linearly related to the ones measured (see the 'Compute and Interpret Quality of Functional Spaces' tutorial on mFD website (<https://cmlmagneville.github.io/mFD/articles/Compute_and_interpret_quality_of_functional_spaces.html>)).

Besides multidimensional spaces, the ***quality.fspaces*** function allows the user to compute the quality of a dendrogram (clustering algorithm being specified by user). However, most often dendrograms are biased representations of the trait-based distance between species with some pairs of species with close trait values being distantly related in the dendrogram (see 'Compute and Interpret Quality of Functional Spaces' tutorial on *mFD* website (<https://cmlmagneville.github.io/mFD/articles/Compute_and_interpret_quality_of_functional_spaces.html>)). Thus, dendrogram-based FD indices (Petchey and Gaston 2002, Cardoso et al. 2014), available in other R packages such as *FD* (Laliberté and Legendre 2010, Laliberté et al. 2014), *BAT* (Cardoso et al. 2020), and adiv (Pavoine 2020, 2021), could lead to erroneous ecological conclusions (Loiseau et al. 2017, Villéger et al. 2017) and should be used after cautionary checking of dendrogram quality.

Quality of functional spaces can be illustrated using the ***quality.fspaces.plot*** function that takes as input the output of ***quality.fspaces*** and returns a figure where for each space, three panels show 1) the relation between trait-based distances and distances in the space; 2) difference between the former and latter distances; and 3) deviation between those distances as accounted for in the select quality metrics (i.e. raw or scaled distance in the functional space and absolute or squared deviation). Plot panels are produced with ggplot2 library and arranged into a single figure with the patchwork library, and colours used to highlight gradients in deviation are customizable by users.

These two functions allow the user to make a parsimonious selection of the axes number keeping enough axes to have a space that faithfully represents the original trait-based distance while allowing computation of FD indices and an easier graphical interpretation of their patterns. Indeed, convex hull-based indices require a space with less axes than the number of species number, and their computation time increases with the number of axes (to the point that functional beta-diversity indices are hardly computable in more than five dimensions). So if, for example, the best space is the one with six axes while the quality index of the 4D and 5D spaces are close, keeping the 4D space will be a pragmatic choice.

Illustrating the distribution of species and traits values in the functional space

Once the 'best' functional space has been selected, and species coordinates along each axis are extracted as an output of quality.fspaces, *mFD* package provides two dedicated functions for further analyses.

The ***funct.space.plot*** function is designed to illustrate the position of all species from the pool along functional axes (all pairs or a subset). The user selects the colors and shapes of points to represent species as well as to display additional features, such as the convex hull shaping all species and names of (some) species.

In addition, the ***traits.faxes.cor*** function is designed to test relationships between values of each trait and positions along each functional axis using r2 and p-value from linear regression and eta2 and p-value from Kruskall–Wallis test for continuous and non-continuous traits, respectively. An option of the function allows the user to illustrate those relationships in a multi-panel plot (trait × axes) with scatter-plots and boxplots for continuous and non-continuous traits, respectively.

Computing multidimensional functional alpha-diversity

The ***alpha.fd.multidim*** function computes nine multidimensional functional alpha-diversity indices (Table 1).

Table 1. Multidimensional functional alpha-diversity indices computed by the **alpha.fd.mutidim** function.

Name	Acronym	Definition	Details
Functional richness (Cornwell et al. 2006, Villéger et al. 2008)	FRic	The volume of the convex hull shaping the species present in the assemblage	Computed using the '*convhulln*' function of the '*geometry*' package. Computed only if the number of species (i.e. points) is strictly higher than the number of functional axes. If points are coplanar, the convex hull can not be computed and the function returns NA.
Functional identity (Garnier et al. 2004, Mouillot et al. 2013a)	FIde	The weighted average position of species of the assemblage along each axis	None
Functional dispersion (Laliberté and Legendre 2010)	FDis	The weighted deviation to center of gravity (i.e. defined by the FIde values) of species in the assemblage	FIde is always computed with FDis.
Functional divergence (Villéger et al. 2008)	FDiv	The deviation of biomass-density to the center of gravity of the vertices shaping the convex hull of the studied assemblage	FDiv requires computing first vertices of the convex hull so it has the same constraints as FRic (see above).
Functional evenness (Villéger et al. 2008)	FEve	The regularity of biomass-density distribution along the minimum spanning tree (i.e. the tree linking all species of the assemblage with the lowest cumulative branch length) for the studied assemblage	There must be at least three species to compute the FEve index. The minimum spanning tree is computed using the '*mst*' function of the '*ape*' package.
Functional originality (Mouillot et al. 2013a)	FOri	The weighted mean distance to the nearest species from the global species pool	None
Functional specialisation (Bellwood et al. 2006, Mouillot et al. 2013a)	FSpe	The weighted mean distance to the centroid of the global species pool (i.e. center of the functional space)	None
Functional mean pairwise distance (Weiher et al. 1998)	FMPD	The mean weighted distance between all pairs of species	None
Functional mean nearest neighbor distance (Weiher et al. 1998)	FNND	The weighted distance to the nearest neighbor within the assemblage	None

Required inputs are the matrix of species coordinates in the multidimensional space built using ***quality.fspaces*** or ***tr.cont.fspace*** functions and the matrix with species weights in studied assemblages. Users can select a subset of the nine FD indices to be computed (see package functions help for details).

An optional logical argument allows the user to scale a posteriori the values of all FD indices but FEve and FDiv (whose ranges are already constrained to 0–1) by dividing raw values by the maximum value possible given coordinates of species present in the pool of all assemblages.

The function ***alpha.fd.multidim*** returns a table with values of FD indices (columns) for all assemblages (rows). If required by the user, details about indices computation are also returned as a list of objects (e.g. distances to centroid/nearest neighbor, names of species being vertices). These outputs could help interpret FD indices and are required for illustrating them.

The multidimensional framework described above could be applied to functional entities using their traits values and their occurrences (or weight computed as a sum of weights of species belonging to each FE) in assemblages.

Illustrating multidimensional functional diversity

The ***alpha.multidim.plot*** function is designed to illustrate FD indices for one or two assemblages, using the distribution of species (and of their weights) along axes of the functional space with key geometric features accounted for by each index. For example, functional richness (FRic) is illustrated by a projected convex hull filled by the species assemblage, functional evenness (FEve) is illustrated as the

minimum spanning tree linking species of the assemblage, and functional divergence (FDiv) is illustrated through the gravity center of the vertices of the convex hull.

The function requires output from the ***alpha.fd.multidim*** function in addition to matrices containing species coordinates and species weights in assemblages. The user can customize classic graphical parameters such as point or line sizes and point or line colours. A list of ggplot figures is returned for each index and each (pair of) assemblage(s), and as with other graphical functions, figures can be locally saved as jpeg files.

The *mFD package* also features graphical functions returning ggplot layers for each of these indexes allowing users to draw more complex graphs, for example, with more than two assemblages or with several indices on the same plot (Supporting information).

Computing and illustrating multidimensional functional beta-diversity

The ***beta.fd.multidim*** function computes the pairwise functional beta-diversity indices proposed by Villéger et al. (2013) following the framework proposed by Baselga (2012) for decomposing Jaccard and Sorensen taxonomic beta-diversity indices into their respective 'turnover' and 'nestedness-resultant' additive components. More precisely, functional beta-diversity indices are computed for a pair of assemblages based on the overlap between the convex hulls shaping their respective species. Functional beta-diversity decreases when the volume of the intersection between the two convex-hulls increases relative to the volume of the union. The functional turnover component accounts for the proportion of functional richness represented by the functionally poorest assemblage that is not shared, and it is thus independent of the difference in functional richness between assemblages (Villéger et al. 2013).

The ***beta.fd.multidim*** function takes as inputs the matrix of species coordinates, the matrix of species occurrences in assemblages, and a character string referring to the fam-ily of indices to compute (Jaccard and/or Sorensen). beta.fd.multidim uses functions from the betapart package (ver. 1.2) which allows internal parallel computing.

The ***beta.fd.multidim*** function returns a list of distance objects with values for all pairs of assemblages. The function also returns a list containing a vector with the volume of the convex hull shaping each assemblage (i.e., FRic) and a list of vectors with names of species being vertices of the convex hull per assemblage.

The ***beta.multidim.plot*** function is designed to illustrate functional beta-diversity indices by plotting the overlap between the convex hulls shaping two given species assemblages projected along pairs of functional space axes. It takes as inputs the list returned by the ***beta.fd.multidim*** function, a vector containing the name of the two assemblages to represent, a vector with names of axes to plot,

and a character string referring to the values of beta-diversity indices to print (i.e. Jaccard or Sorensen family). The names and range of functional axes as well as shapes, colours, and sizes of points could be customized by the user.

Computing the functionally unique, specialized, and endangered indices

Beyond FD indices estimated at the scale of species assemblages, the field of functional ecology also has a long history of assessing species-specific indices in relation to their trait values (Olden et al. 2006, Violle et al. 2017).

Recently, Pimiento et al. (2020) introduced the FUSE (functionally unique, specialized, and endangered) index that combines functional uniqueness, specialization, and global endangerment to identify threatened species of particular importance for functional diversity. The *mFD* package provides for the first time a function to calculate this index. The fuse function allows calculating the FUSE index as well as several metrics at the species level describing their functional specialization and uniqueness (Mouillot et al. 2013b). It takes as inputs 1) the functional distance between each pair of species (dist object) provided by the ***funct.dist*** function; 2) a data frame with the coordinates of the species on a multidimensional space based on a selected number of axes derived from a principal coordinate analysis (PCoA) that can be retrieved through ***quality.fspaces*** or ***tr.cont.fspace*** functions; and 3) the level of endangerment expressed as either ranking values or IUCN extinction probabilities in a numerical vector. The number of neighbouring species considered to calculate species functional uniqueness (or originality) is fixed to five by default, as in Pimiento et al. (2020), but the user can define different numbers of nearest neighbours to consider with a minimum of one species. The fuse function returns a data frame with species in rows and the five metrics used to characterize species' contributions to functional diversity and its combination with the level of global endangerment in columns.

Box 1. Example

We illustrate the most common workflow of the *mFD* package using a data set gathering 10 baskets made of 8 types of fruits (from a pool of 25) with varying biomass ('*fruits_baskets*' data frame, Supporting information). Each fruit is characterized by 5 traits (*fruits_traits* data frame) whose types are described in the '*fruits_traits_cat*' data frame (Table 2).

The *mFD* package is based on three main objects: a matrix describing the distribution of species into assemblages, the *fruits_baskets* matrix in this example, a first data frame containing the traits values for each species, the *fruits_traits* data frame here, and a second data frame with details about each trait, the *fruits_traits_cat* data frame.

The first step after importing these three objects in R is to check their content using the summary functions:

sp.tr.summary function summarizes the *fruits_traits* data frame and ***asb.sp.summary*** function summarizes the *fruits_baskets* matrix, which returns, among others, the species richness per baskets.

Table 2. Table '*fruits_traits_cat*' summarizing traits used in the example.

Trait name	Trait measurement	Trait type	Number of classes	Classes code	Unit
Size	Maximal diameter	Ordinal	5	0–1; 1–3; 3–5; 5–10; 10–20	cm
Plant	Growth form	Categorial	4	Tree; schrub; vine; forb	NA
Climate	Climatic niche	Ordinal	3	Temperate; subtropical; tropical	NA
Seed	Seed type	Ordinal	3	None; pip; pit	NA
Sugar	Sugar	Continuous	NA	NA	g kg^{-1}

Functional distance between all species from the 10 baskets is computed using the ***funct.dist*** function. Here, we applied the Gower distance since traits were not all continuous, and we scaled center continuous traits according to their mean.

```
sp_dist_fruits <- mFD::funct.dist(
  sp_tr  = fruits_traits,
  tr_cat = fruits_traits_cat,
  metric = "gower")
```

Then, we assessed the quality of PCoA-based functional spaces with up to 10 dimensions and of the UPGMA dendrogram. For that, we used the ***quality.fspaces*** function and computed the *mad* index (mean absolute deviation):

```
fspaces_quality_fruits <- mFD::quality.fspaces(
                            sp_dist             = sp_dist_fruits,
                            maxdim_pcoa         = 10,
                            deviation_weighting = "absolute",
                            fdendro             = "average")
```

Here, according to the *mad* index, the best functional space is the one with four dimensions as it has the lowest index value:

```
##                 mad
## pcoa_1d       0.150
## pcoa_2d       0.073
## pcoa_3d       0.047
## pcoa_4d       0.040
## pcoa_5d       0.049
## pcoa_6d       0.055
## pcoa_7d       0.060
## pcoa_8d       0.064
## pcoa_9d       0.065
## pcoa_10d      0.065
## tree_average 0.082
```

The quality of functional spaces built with up to six PC axes and UPGMA dendrogram are illustrated using the ***quality.fspaces.plot*** function (Fig. 2):

```
mFD::quality.fspaces.plot(
  fspaces_quality            = fspaces_quality_fruits,
  quality_metric             = "mad",
  fspaces_plot               = c("tree_average", "pcoa_2d", "pcoa_3d",
                                 "pcoa_4d", "pcoa_5d", "pcoa_6d"))
```

This figure illustrates the distortion of distances on the dendrogram and in 2D spaces. As the 4D space has the best quality, we hereafter consider the coordinates of species along these four axes for computing FD indices. The matrix *sp_faxes_coord* is one of the outputs of the ***quality.fspaces*** function:

```
sp_faxes_coord_fruits <- fspaces_quality_fruits$"details_fspaces"$"sp_pc_coord"
```

Positions of species in the 4D multidimensional functional spaces are plotted using the ***funct.space.plot*** function.

```
mFD::funct.space.plot(
        sp_faxes_coord  = sp_faxes_coord_fruits[, c("PC1", "PC2", "PC3", "PC4")],
        faxes           = NULL,
        faxes_nm        = NULL)
```

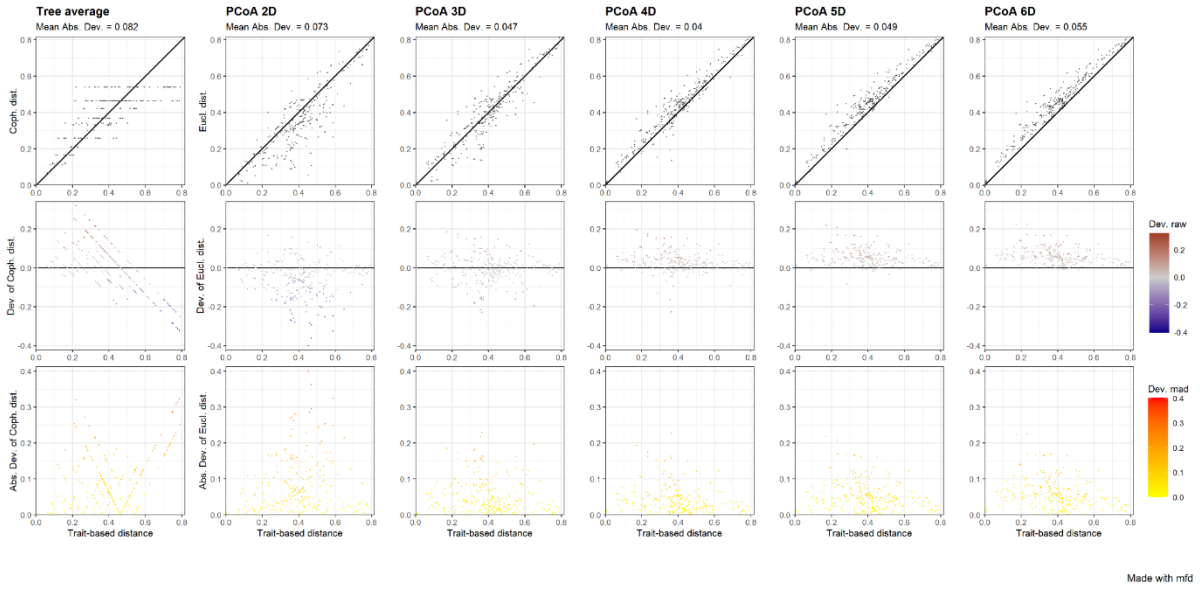


Figure 2. Illustrating the quality of functional spaces and UPGMA dendrogram with a single plot with three panels per space. Each column represents a functional space and the x-axis of all panels represents trait-based distances. The y-axis is different for each row: on the first row, it represents species functional distances in the multidimensional space; on the second row, it shows the raw deviation of species distances in the functional space compared to trait-based distances; and on the third row, it shows the absolute or squared deviation of the ('scaled') distance in the functional space.

In this plot (Fig. 3), fruits are represented either in purple if they are vertices of the convex hull shaping the pool of 25 fruits or in green if they are not vertices.

Using the ***traits.faxes.cor*** function, correlations between traits and axes of the functional space are computed:

```
fruits_tr_faxes <- mFD::traits.faxes.cor(
                   sp_tr          = fruits_traits,
                   sp_faxes_coord = sp_faxes_coord_fruits[, c("PC1", "PC2", "PC3",
                                                              "PC4")],
                   plot           = TRUE)
```

We can thus see on the table below that PC1 is mostly driven by climate, plant type, and size with the weaker influence of seed (eta2 < 0.25). PC2 is mostly driven by seed and plant type. PC3 is driven by only one trait, size. And finally, PC4 is driven by sugar with a weaker influence of plant type.

```
##      trait axis           test stat value p.value
## 1     Size  PC1 Kruskal-Wallis eta2 0.308  0.0377
## 3     Size  PC3 Kruskal-Wallis eta2 0.326  0.0325
## 5    Plant  PC1 Kruskal-Wallis eta2 0.471  0.0049
## 6    Plant  PC2 Kruskal-Wallis eta2 0.382  0.0116
## 8    Plant  PC4 Kruskal-Wallis eta2 0.264  0.0360
## 9  Climate  PC1 Kruskal-Wallis eta2 0.731  0.0001
## 13    Seed  PC1 Kruskal-Wallis eta2 0.201  0.0402
## 14    Seed  PC2 Kruskal-Wallis eta2 0.593  0.0005
## 20   Sugar  PC4   Linear Model   r2 0.682  0.0000
```

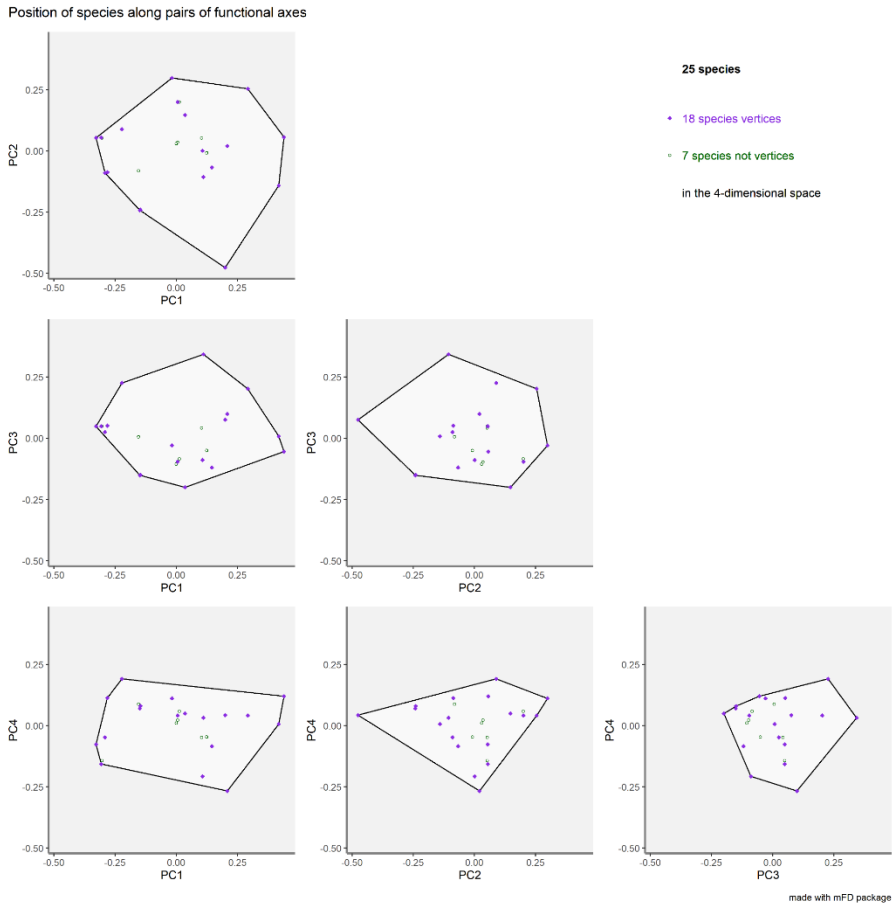


Figure 3. Distribution of species in four-dimensional space.

Relation between traits and PCoA axes can then be plotted using the same function (Supporting information).

Then three functional diversity indices are computed in the 4D functional space for all fruits baskets using the ***alpha.fd.multidim*** function:

```
alpha_fd_indices_fruits <- mFD::alpha.fd.multidim(
  sp_faxes_coord    = sp_faxes_coord_fruits[, c("PC1", "PC2", "PC3", "PC4")],
  asb_sp_w          = baskets_fruits_weights,
  ind_vect          = c("fric", "feve", "fdiv"),
  scaling           = TRUE,
  check_input       = TRUE,
  details_returned = TRUE)
```

Species richness, functional richness, functional evenness, and functional divergence values per fruits baskets are summarized in the table below:

	sp_richn	fric	feve	fdiv
basket_1	8	0.163	0.565	0.551
basket_2	8	0.163	0.755	0.806
basket_3	8	0.163	0.806	0.809
basket_4	8	0.008	0.760	0.608
basket_5	8	0.008	0.843	0.729
basket_6	8	0.148	0.815	0.894
basket_7	8	0.148	0.827	0.899
basket_8	8	0.036	0.566	0.711
basket_9	8	0.036	0.676	0.779
basket_10	8	0.026	0.660	0.774

All computed indices are then plotted using the ***alpha.multidim.plot*** function for the basket 1 and basket 5:

```
fruits_plots_alpha <- mFD::alpha.multidim.plot(
      output_alpha_fd_multidim = alpha_fd_indices_fruits,
      plot_asb_nm              = c("basket_1", "basket_5"),
      ind_nm                   = c("fric", "feve", "fdiv"),
      faxes                    = NULL,
      faxes_nm                 = NULL)
```

In Fig. 4, functional richness is plotted along the six pairs of functional axes making the 4D space. The white polygon reflects the global pool of fruits, the grey crosses represent distribution of the fruits in the functional space, green points are fruits from basket 1, and yellow points are fruits from basket 5. The green and yellow surfaces respectively show a two-dimensional projection of the multidimensional convex hull shaped by the fruits from basket 1 and basket 5.

Beta-diversity indices are computed using the ***beta.fd.multidim*** function with Jaccard family indices here:

```
beta_fd_indices_fruits <- mFD::beta.fd.multidim(
      sp_faxes_coord   = sp_faxes_coord_fruits[, c("PC1", "PC2", "PC3", "PC4")],
      asb_sp_occ       = asb_sp_fruits_occ,
      beta_family      = c("Jaccard"))
```

Turnover and nestedness-resultant components of dissimilarity indices are shown below only for pairs involving basket 1.

```
      x1         x2 jac_diss jac_turn jac_nest
basket_1  basket_2     0.000    0.000    0.000
basket_1  basket_3     0.000    0.000    0.000
basket_1  basket_4     0.965    0.432    0.533
basket_1  basket_5     0.965    0.432    0.533
basket_1  basket_6     0.870    0.863    0.007
basket_1  basket_7     0.870    0.863    0.007
basket_1  basket_8     0.980    0.943    0.037
basket_1  basket_9     0.980    0.943    0.037
basket_1 basket_10     0.915    0.599    0.316
```

Beta indices are then plotted using the ***beta.multidim.plot*** function for the basket 1 and basket 5:

```
beta_plot_fruits <- mFD::beta.multidim.plot(
  output_beta_fd_multidim = beta_fd_indices_fruits,
  plot_asb_nm             = c("basket_1", "basket_5"),
  beta_family             = c("Jaccard"),
  plot_sp_nm              = c("apple", "lemon", "pear"),
  faxes                   = paste0("PC", 1:4),
  check_input             = TRUE)
```

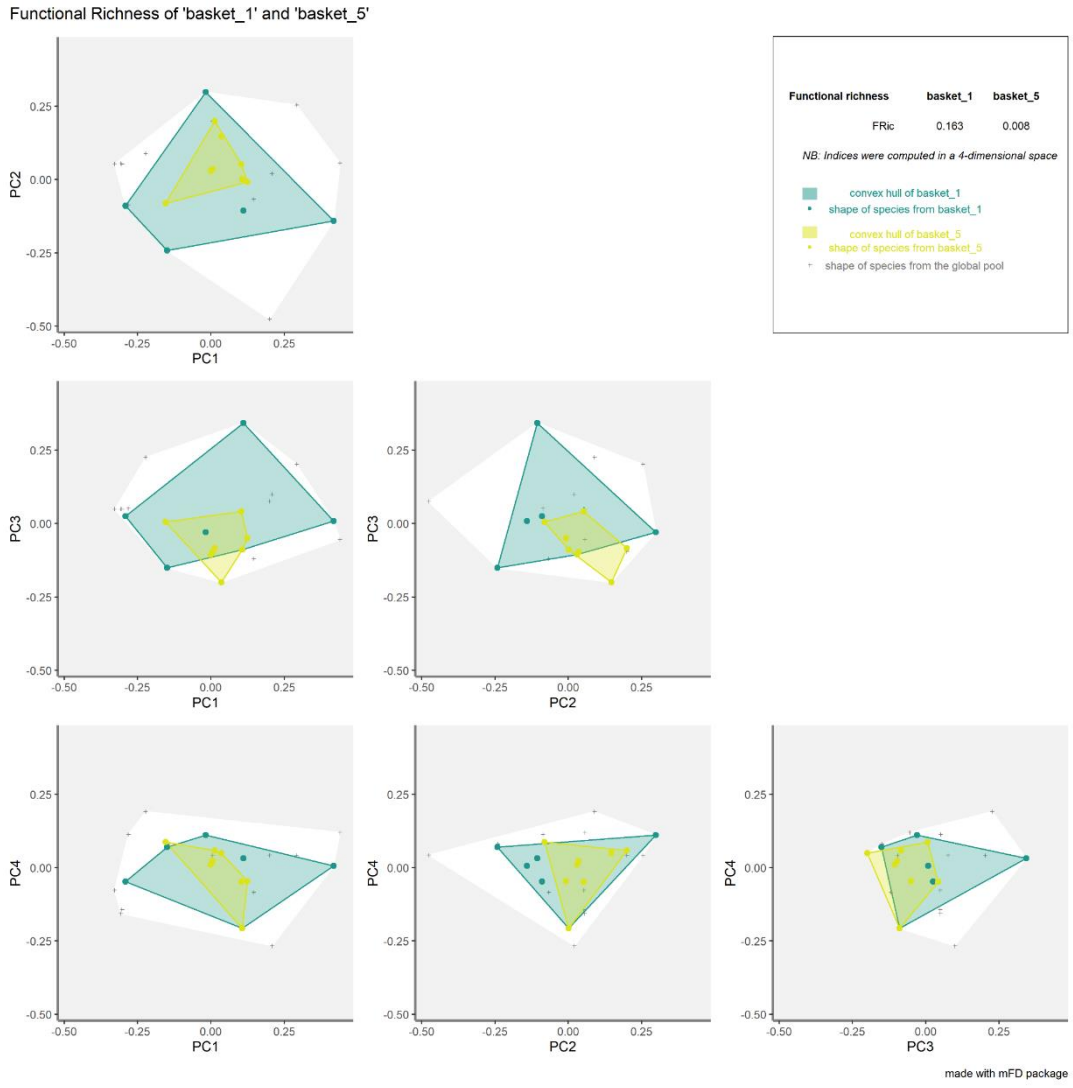


Figure 4. Output of the *alpha.multidim.plot* function for the FRic index.

In Fig. 5, the convex hulls filled by species belonging to basket 1 and basket 5 are plotted respectively in green and yellow. Further illustrations of the use of the functions listed above as well as of the functions for working with continuous traits and computing distance-based indices or entities-based indices of the *mFD* package are available as tutorials in the package vignette (<https://cmlmagneville.github.io/mFD/index.html>).

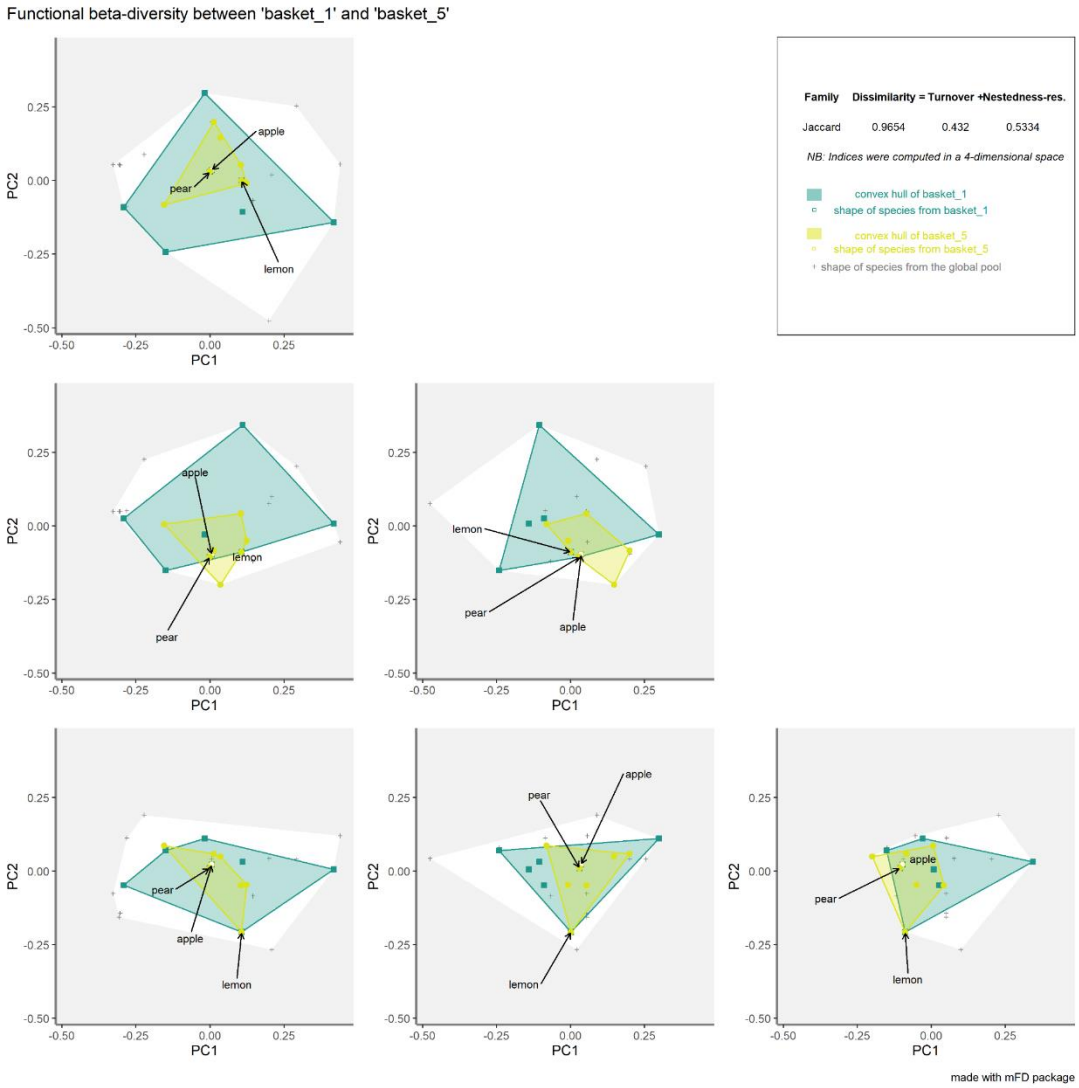


Figure 5. Output of the *beta.multidim.plot* function.

Conclusion

The *mFD* package allows assessing all FD indices available to date with all types of traits in an integrated, standardized, and comprehensive manner. Importantly, all methodological choices to be made by the user are included as parameters of the functions to ensure reproducibility. The functions use common formatting and terminology for inputs and out-puts which ease computing the successive steps within and between the three main approaches (entities-, distance-, and coordinates-based indices).

In addition, all functions include internal checks of inputs (e.g. match of species names between traits and assemblages matrix, absence of missing values) that return detailed error messages if needed. All graphical functions can produce ready-to-publish figures with customizable parameters (e.g. shape, size, colors of points, and convex hulls). *mFD* package was developed in R.4.0, works for R ≥ 3.5, and depends directly on 16 packages (Supporting information). It can be cited using the output of citation (package = 'mFD') and by citing this article.

The website associated with the package (<https://cmlmagneville.github.io/mFD/index.html>) presents five reproducible tutorials as R markdown files. The unique features of *mFD* functions and associated online materials will thus make it easier for students and researchers in functional ecology to compute FD in a reproducible way.

The functions from *mFD* could even be applied for researches outside functional ecology, such as to measure phenotypic variability within populations or between species, for example trophic position based on variables such as stable isotope ratios of carbon and nitrogen (Cucherousset and Villéger 2015) or to map vegetation status using telemetry data (Feret and de Boissieu 2019).

To cite *mFD* or acknowledge its use, cite this software note as follows, substituting the version of the application that you used for 'version 1.0': Magneville, C. et al. 2022. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. – Ecography 2022: e05904 (ver. 1.0).

Data availability statement

Code and data used for the example box are publicly available in the *mFD* package on CRAN (<https://cran.r-project.org/web/packages/mFD/index.html>).

Authors contributions

Camille Magneville: Conceptualization (lead); Methodology (equal); Software (lead); Supervision (equal); Validation (equal); Visualization (equal); Writing – original draft (lead); Writing – review and editing (lead). Nicolas Loiseau: Conceptualization (equal); Methodology (equal); Software (equal); Visualization (equal); Writing – original draft (equal); Writing – review and editing (equal). Camille Albouy: Conceptualization (equal); Software (equal); Visualization (equal); Writing – original draft (equal); Writing – review and editing (equal). Nicolas Casajus: Conceptualization (equal); Software (equal); Validation (equal); Visualization (equal); Writing – original draft (equal); Writing – review and editing (equal). Thomas Claverie: Conceptualization (equal); Software (equal); Visualization (equal); Writing – original draft (equal); Writing – review and editing (equal). Arthur Escalas: Conceptualization (equal); Software (equal); Visualization (equal); Writing – original draft (equal); Writing – review and editing (equal). Fabien Leprieur: Conceptualization (equal); Methodology (equal); Software (equal); Visualization (equal); Writing – original draft (equal); Writing – review and editing (equal). Eva Maire: Conceptualization (equal); Methodology (equal); Software (equal); Visualization (equal); Writing – original draft (equal); Writing – review and editing (equal). David Mouillot: Conceptualization (equal); Software (equal); Visualization (equal); Writing – original draft (equal); Writing – review and editing (equal). Sébastien Villéger: Conceptualization (lead); Methodology (equal); Project administration (lead); Software (lead); Visualization (equal); Writing – original draft (lead); Writing – review and editing (lead).

References

Baselga, A. 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. – Global Ecol. Biogeogr. 21: 1223–1232.

Baselga, A. and Orme, C. D. L. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. – Methods Ecol. Evol. 3: 808–812.

Baselga, A. et al. 2021. betapart: partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package ver. 1.5.4. – <https://cran.r-project.org/web/packages/betapart/index.html>.

Bellwood, D. R. et al. 2006. Functional versatility supports coral reef biodiversity. – Proc. R. Soc. B 273: 101–107.

Blonder, B. and Harris, D. J. 2019. hypervolume: high dimensional geometry and set operations using Kernel density estimation, support vector machines and convex hulls. R package ver. 2.0.12. – <https://cran.r-project.org/web/packages/hypervol-ume/index.html>.

Blonder, B. et al. 2018. New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. – Methods Ecol. Evol. 9: 305–319.

Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. – J. Veg. Sci. 16: 533–540.

Cardoso, P. et al. 2014. A new frontier in biodiversity inventory: a proposal for estimators of phylogenetic and functional diversity. – Methods Ecol. Evol. 5: 452–461.

Cardoso, P. et al. 2020. BAT – biodiversity assessment tool – R package ver. 2.7.1. – <https://cran.r-project.org/web/packages/BAT/index.html>.

Chao, A. and Ricotta, C. 2019. Quantifying evenness and linking it to diversity, beta diversity and similarity. – Ecology 100: e02852.

Chao, A. et al. 2019. An attribute-diversity approach to functional diversity, functional beta diversity and related (dis)similarity measures. – Ecol. Monogr. 89: e01343.

Cornwell, W. K. et al. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. – Ecology 87: 1465–1471.

De Bello, F. D. et al. 2009. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. – J. Veg. Sci. 20: 475–486.

De Bello, F. D. et al. 2021. Towards a more balanced combination of multiple traits when computing functional differences between species. – Methods Ecol. Evol. 12: 443–448.

Díaz, S. and Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. – Trends Ecol. Evol. 16: 646–655.

Garnier, E. et al. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. – Ecology 85: 2630–2637.

Gower, J. C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. – Biometrics 27: 857–871.

Jost, L. 2006. Entropy and diversity. – Oikos 113: 363–375.

Laliberté, E. and Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. – Ecology 91: 299–305.

Laliberté, E. et al. 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. – R package ver. 1, <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/index.html>.

Lavorel, S. et al. 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! – Funct. Ecol. 22: 134–147.

Legendre, P. and Legendre, L. 2012. Numerical ecology. – Elsevier.

Loiseau, N. et al. 2017. Performance of partitioning functional beta-diversity indices: influence of functional representation and partitioning methods. – Global Ecol. Biogeogr. 26: 753–762.

Maire, E. et al. 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. – Global Ecol. Biogeogr. 24: 728–740.

McGill, B. J. et al. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. – Trends Ecol. Evol. 21: 178–185.

McLean, M. J. et al. 2019. Functional reorganization of marine fish nurseries under climate warming. – Global Change Biol. 25: 660–674.

McWilliam, M. et al. 2020. Deficits in functional trait diversity following recovery on coral reefs. – Proc. R. Soc. B 287: 20192628.

Mouchet, M. et al. 2008. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. – Oikos 117: 794–800.

Mouillot, D. et al. 2013a. A functional approach reveals community responses to disturbances. – Trends Ecol. Evol. 28: 167–177.

Mouillot, D. et al. 2013b. Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. – PLoS Biol. 11: e1001569.

Mouillot, D. et al. 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. – Proc. Natl Acad. Sci. USA 111: 13757–13762.

Naeem, S. et al. 2012. The functions of biological diversity in an age of extinction. – Science 336: 1401–1406.

Olden, J. D. et al. 2006. Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River Basin. – Ecol. Monogr. 76: 25–40.

Pavoine, S. 2020. adiv: an r package to analyse biodiversity in ecology. – Methods Ecol. Evol. 11: 1106–1112.

Pavoine, S. 2021. adiv: analysis of diversity. R package ver. 2.1.1. – <https://cran.r-project.org/web/packages/adiv/index.html>.

Petchey, O. L. and Gaston, K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. – Ecol. Lett. 5: 402–411.

Petchey, O. L. and Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. – Ecol. Lett. 9: 741–758.

Pimiento, C. et al. 2020. Functional diversity of marine megafauna in the Anthropocene. – Sci. Adv. 6: eaay7650.

Pollock, L. J. et al. 2020. Protecting biodiversity (in all its complexity): new models and methods. – Trends Ecol. Evol. 35: 1119–1128.

Rao, C. R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. – Theor. Popul. Biol. 21: 24–43.

Ricotta, C. and Szeidl, L. 2009. Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy. – Theor. Popul. Biol. 76: 299–302.

Trindade-Santos, I. et al. 2020. Global change in the functional diversity of marine fisheries exploitation over the past 65 years. – Proc. R. Soc. B 287: 20200889.

Villéger, S. et al. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. – Ecology 89: 2290–2301.

Villéger, S. et al. 2011. The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. – Ecol. Lett. 14: 561–568.

Villéger, S. et al. 2013. Decomposing functional β-diversity reveals that low functional β-diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. – Global Ecol. Biogeogr. 22: 671–681.

Villéger, S. et al. 2017. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. – Aquat. Sci. 79: 783–801.

Violle, C. et al. 2007. Let the concept of trait be functional! – Oikos 116: 882–892.Violle, C. et al. 2014. The emergence and promise of functional biogeography. – Proc. Natl Acad. Sci. USA 111: 13690–13696.

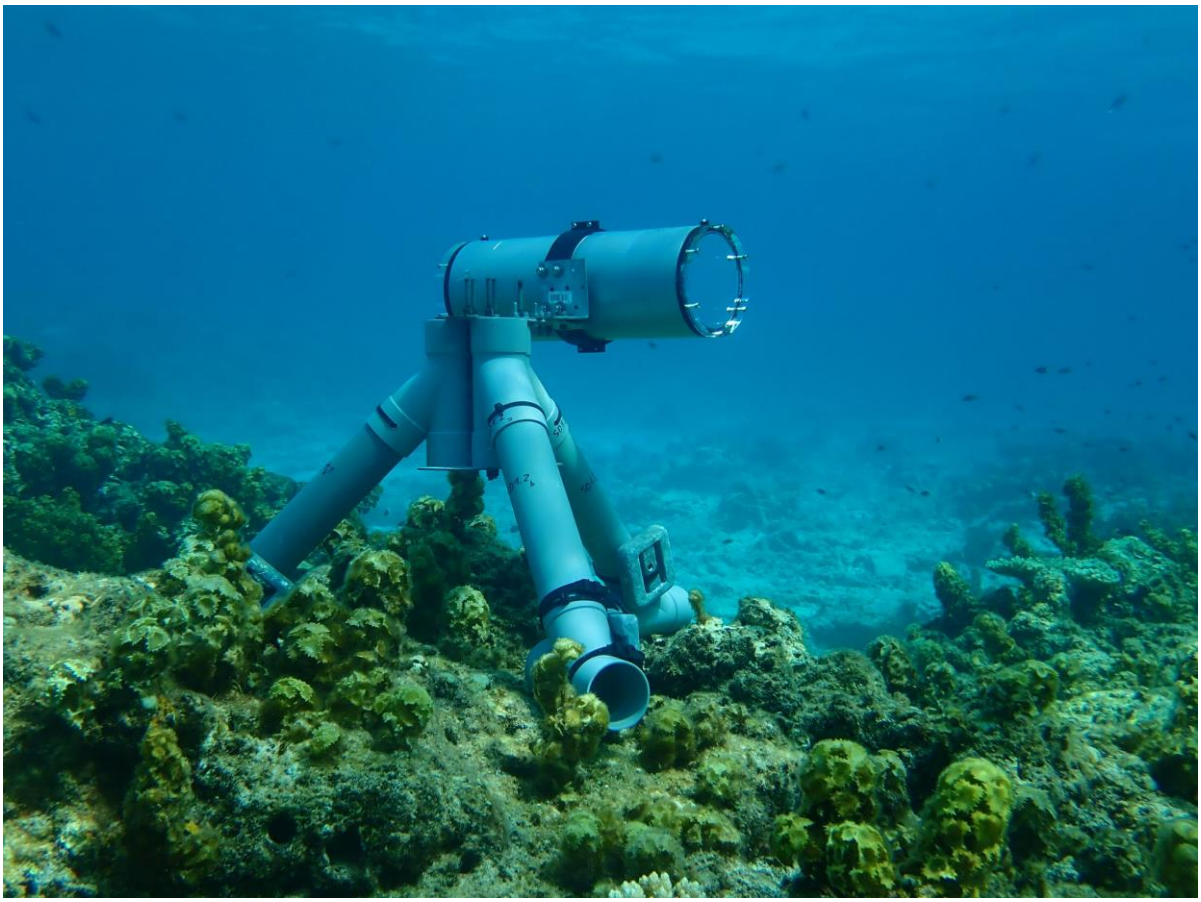
Violle, C. et al. 2017. Functional rarity: the ecology of outliers. – Trends Ecol. Evol. 32: 356–367.

Walker, B. et al. 1999. Plant attribute diversity, resilience and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. – Ecosystems 2: 95–113.

Weiher, E. et al. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion and the coexistence of plant species. – Oikos 81: 309–322.

Chapitre 3

Nouvelle méthodologie basée sur des caméras longue-durées pour mesurer la variabilité temporelle de la biodiversité sous-marine



Système de caméras longue-durée développé dans cette thèse, posé dans le lagon de Mayotte

Photographie de Valentine Fleuré

Préface

L'utilisation de caméras à distance connaît un véritable essor depuis une dizaine d'années. La majorité des études utilisant cette méthode se fait sur de courtes durées, inférieures à deux heures (mais voir : (Birt et al. 2012; Harvey et al. 2012; Chabanet et al. 2012; Myers et al. 2016; Tebbett et al. 2020; Nunes et al. 2020; Luise Bach & Smith 2021; Marques et al. 2021)). En effet, la plupart des systèmes de caméras existants n'ont pas les caractéristiques nécessaires pour filmer sur de plus longues durées (batterie et de carte mémoire) et analyser des données vidéos est un long processus. Ce type d'approche ne permet pas de prendre en compte la variabilité temporelle journalière de la diversité ou de processus écologiques. Cependant, étudier les variations à cette échelle est d'une importance primordiale pour les espèces mobiles puisque leur abondance et/ou leur comportement dans un habitat varie au cours du temps. Peu d'études ont étudiées ces variations par le biais de caméras à distance (Birt et al. 2012; Harvey et al. 2012; Chabanet et al. 2012; Myers et al. 2016; Tebbett et al. 2020; Nunes et al. 2020; Luise Bach & Smith 2021). Seulement deux d'entre elles ont réalisé une étude sans perturbation du milieu entre la pose et la relève des caméras (Chabanet et al. 2012; Myers et al. 2016). Cependant, l'enregistrement vidéo dans ces deux études ne s'est réalisé que sur une ou neuf minutes au début de chaque heure. Des espèces ou encore des pics d'abondance peuvent ainsi ne pas être filmés et modifier les conclusions écologiques tirées de l'analyse des vidéos.

Mesurer avec précision ces variations temporelles à courte échelle nécessite donc de développer un système de caméras à distance permettant de filmer en continu du lever au coucher du soleil. Afin de favoriser son utilisation, il convient de proposer un système à coût réduit dont la mise en place est simple (des systèmes de ce type existent mais à coût élevé et encombrants) et de développer un flux de travail permettant d'annoter les poissons sur les vidéos puis d'utiliser ces données pour répondre à des problématiques en écologie.

Dans ce Chapitre 3, je présente dans un premier temps la méthodologie d'observation longue durée basée sur des caméras développée pendant cette thèse et les campagnes de test des prototypes. Puis, j'explique les deux principales campagnes de terrain réalisées afin de collecter des données vidéos brutes et répondre à des questions écologiques précises (*cf* Chapitres 5 et 6). Je présente ensuite le flux d'analyse des données vidéos suivant un cadre reproductible que j'ai mis en place. Enfin, je présente sept découvertes sur l'écologie des poissons réalisées grâce à la sérendipité favorisée par ces systèmes d'observation à distance.

1 - Mise en place d'une nouvelle méthodologie de mesure de la biodiversité marine

Un premier prototype des systèmes présentés ici avait préalablement été conceptualisé et construit par Sébastien Villéger et Thomas Claverie. Ce prototype était utilisé depuis 2015 pour filmer sur de courtes durées (inférieures à 2h). En 2017, l'ajout de batteries externes a permis de filmer environ 3h30. Fin 2018, l'ajout de nouvelles batteries externes (6000mAh) a augmenté l'autonomie à 8h et a été testé dans les fonds marins des Îles Eparses en 2019. Mon travail de thèse apporte trois innovations principales et se base sur une méthodologie préalablement proposée permettant de quantifier la biodiversité et les processus fonctionnels sur une surface standardisée (Bellwood et al. 2006; Fox & Bellwood 2008; Longo et al. 2019). Les trois innovations sont : l'utilisation sur une longue durée en ajustant les batteries et les cartes mémoires, la synchronisation temporelle des systèmes et l'enregistrement d'une surface standardisée.

Chaque système d'observation est composé d'un caisson étanche en acrylique (30 cm de long x 10 cm de diamètre) fermé par deux hublots plans (gamme 4" de Blue Robotics : https://bluerobotics.com/store/watertight-enclosures/locking-series/wte-end-cap-vp/) (Figure 3.1) et étanches jusqu'à 100m de profondeur.

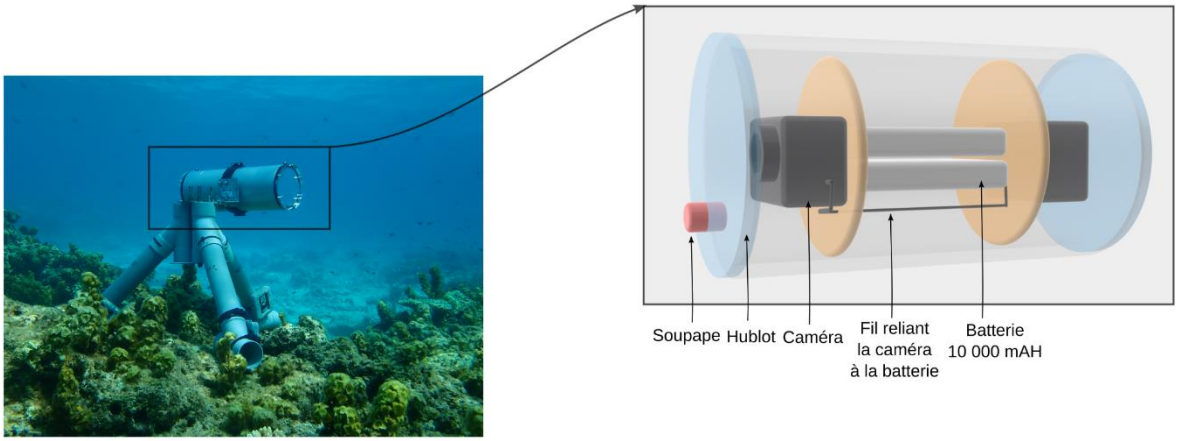


Figure 3. 1 **:** Constitution des systèmes caméras développés en condition réelle (gauche) et schéma représentatif de l'intérieur du caisson (droite)

A l'intérieur du caisson sont disposées deux caméras (GoPro Hero 5) filmant dans des directions opposées. Afin de filmer sur une **longue durée** en haute définition (1920×1080 pixels), chaque caméra posée sur un socle est reliée à une batterie portable de 10 000 mAH et équipée d'une carte SD de 256 Go, ce qui lui permet d'enregistrer plus de 12 heures de vidéo. Pour assurer l'**étanchéité** totale du système, les hublots se fixent sur le caisson grâce à des portes hublots métalliques portant des joints

toriques. Enfin, des sachets de gel de silice sont fixés entre les batteries afin de protéger le matériel électronique contre l'humidité. La **manutention** des systèmes est facilitée par la présence d'un trépied lesté de 30cm de haut fabriqué en assemblage de tubes PVC. Ce trépied stabilise les caméras et permet ainsi une meilleure qualité de vidéo. Le trépied est stabilisé grâce à la fixation de poids aux trois pieds. Le lestage peut ainsi être adapté aux conditions de courants et de vagues du site d'étude. L'ensemble des composants utilisés dans la construction de ces systèmes permet le coût relativement faible d'un système (<1000 euros) ce qui favorise son utilisation et la possibilité de disposer de plusieurs systèmes de ce type pour filmer différentes composantes du même habitat. Afin de faciliter le **montage des systèmes et leur utilisation** sur le terrain, chaque système est identifié par une lettre (ex : A), puis chaque caméra et composant lié à la caméra (socle, batterie, fil de charge, carte SD, hublot) est étiqueté suivant la lettre du système suivi d'un numéro (1 ou 2 puisque deux caméras par système, donnant les caméras et composants A1 et A2). Une première journée de test de ces systèmes a été réalisée en début de thèse (Septembre 2019) à Frontignan (Occitanie, France) pour tester les protocoles de pose des caméras à deux manutentionnaires et fixer une distance à laquelle poser un quadrat par rapport à la caméra (2m) de façon à visualiser la totalité de sa surface sur les vidéos. À la suite de la campagne en Crète, une soupape a été positionnée sur l'un des deux hublots de façon à éviter la surpression lors de la fermeture du tube. Le trépied a été surélevé (20cm -> 30cm) afin d'avoir une meilleure visibilité du quadrat sur les vidéos. Une seconde campagne de test a donc été réalisée dans la Réserve Marine de la Côte Bleue à Carry-le-Rouet (Provence-Alpes-Côtes-d'Azur, France) en Mai 2020 pour tester ces deux innovations.

J'ai mis en place une **documentation d'utilisation** des caméras qui explique chaque étape du montage, d'allumage des systèmes ainsi qu'une liste à compléter qui décompose les actions à mener au sein d'une journée de terrain (schématisation de la liste sur la Figure 3.2).



Figure 3. 2 **:** Décomposition des tâches journalière de préparation des systèmes vidéo et de récupération des données

Les étapes de préparation des caméras consistent à vérifier que les systèmes sont prêts à filmer sous l'eau et à lancer l'enregistrement. Pour réaliser ces vérifications, il faut compter environ 30 minutes par système. Le déploiement des systèmes et les manipulations à réaliser pour mettre en place leur synchronisation est facilement réalisable par deux plongeurs en un temps court (15 minutes par système). Une fois les caméras récupérées, il est nécessaire de sécher les systèmes et de mettre en charge les composants électriques pour une utilisation future. Ces étapes nécessitent environ 30 minutes par système. Les dernières étapes de récupération et sauvegarde des données vidéos sont les plus longues puisque le transfert des vidéos collectées en une journée par une caméra dans des dossiers nommés (selon un code précis résumant l'identité du site d'échantillonnage, le jour d'échantillonnage et le nom de la caméra utilisée) prend entre une à deux heures.

L'utilisation de ces systèmes longue-durée se base sur une innovation principale par rapport aux travaux de (Bellwood et al. 2006; Fox & Bellwood 2008; Longo et al. 2019). J'ai ainsi mis en place une **synchronisation temporelle** des caméras. Elle se réalise en passant une même montre devant chaque caméra en début d'enregistrement. Cela permet d'effectuer un horodatage entre les images

filmées par chaque caméra. La seconde caractéristique de l'utilisation de ces systèmes est la pose d'un **quadrat de surface connue** devant chaque caméra (tel que réalisé dans (Bellwood et al. 2006; Fox & Bellwood 2008; Longo et al. 2019)) de façon à pouvoir ensuite standardiser les mesures réalisées par unité de surface. Ce quadrat est positionné en début d'enregistrement puis enlevé pour minimiser l'impact de l'utilisation des systèmes sur le comportement des poissons. Par leur dimension (longueur : 30cm, hauteur : 30cm), les systèmes sont facilement déployables par deux plongeurs.

2 - Campagnes de collecte de données

Deux campagnes de terrain ont été réalisées pendant cette thèse. En utilisant les systèmes longues durées, elles ont permis d'aborder deux questions écologiques développées en détail dans les Chapitres 5 (Manuscrit E) et 6 (Manuscrits F et G). De plus, les données récoltées ont permis de tester le développement méthodologique de deux indices présentés dans les Manuscrits C et D du Chapitre 4.

2.1 - Espèces non-natives et impact sur l'activité d'herbivorie : Campagne de terrain en Crète

La première campagne de terrain a eu lieu du 2 Octobre au 10 Octobre 2019 au Nord de la Crète (Méditerranée) (Figure 3.3).



Figure 3. 3 **:** Localisation et sites d'échantillonnage de la première campagne de terrain

Cette campagne faisait partie du projet ANR EXOFISHMED (https://exofishmed.cnrs.fr/) (2017-2021) dirigé par Sébastien Villéger qui s'intéressait aux causes et aux conséquences de la présence d'espèces herbivores non-natives en Méditerranée. Dans le cadre de ma thèse, je me suis intéressée à l'étude de l'impact des espèces non-natives herbivores sur l'activité d'herbivorie des espèces natives herbivores.

Cette campagne a été réalisée par cinq agents MARBEC (Amandine Avouac (Technicienne), Arthur Escalas (Postdoctorant), Nicolas Loiseau (Postdoctorant), Sébastien Villéger (Chargé de Recherche CNRS) et moi-même) et deux agents de l'*Hellenic Center for Marine Research* (HCMR) (Thanos Dailianis (Associate Researcher) et Grigorios Skoudarakis (Doctorant)).

Deux sites d'échantillonnage ont été choisis (Figure 3.3) sur lesquels les quatres espèces étudiées avaient préalablement été recensées. Les trois premiers jours d'enregistrement vidéos (du 2 au 4 octobre 2019) ont eu lieu sur le site de Kokkini Hani (35.3308° lat; 25.25770° long) et les trois derniers jours (7, 8 et 10 octobre 2019) ont eu lieu sur le site d'Hersonissos (35.33035° lat; 25.38695° long). Deux systèmes longue-durée ont été utilisés (quatre caméras) pour filmer du lever (6h30) au coucher du soleil (18h), soit environ 11h30 d'enregistrement par jour et par caméra sur une surface standardisée de 1m². Les protocoles de pose et de manipulation ont été réalisés en apnée par deux manutentionnaires détenteurs du CAH0B partant de la plage avec les systèmes. En surface, je remplissais une fiche de métadonnées contenant les heures de pose, de début et d'arrêt des manipulations et les positions de chacun des systèmes.

Chaque caméra GoPro enregistre des vidéos successives de 17min42s sous forme de fichiers mp4 que j'ai renommés avec un identifiant unique composé de codes décrivant le lieu, la date, la caméra et leur ordre dans la séquence de fichiers. Au total 280 heures de vidéos ont été collectées par les systèmes longue-durée pendant cette campagne.

2.2 - Effet du niveau de protection sur le fonctionnement des écosystèmes : Campagne de terrain sur les récifs coralliens de Mayotte

La seconde campagne de terrain a eu lieu du 3 au 11 Novembre 2020 à Mayotte (Océan Indien) (Figure 3.4).



Figure 3. 4 **:** Localisation et sites d'échantillonnage de la seconde campagne de terrain

Cette campagne faisait partie du projet BUBOT (*Better Understanding Biodiversity changes thanks to new Observation Tools*) (https://www.lirmm.fr/bubot/) (2019-2022) qui s'intéressait au développement de nouveaux outils pour observer et quantifier les changements de biodiversité dans le milieu marin. Dans le cadre de ma thèse, j'étudiais l'impact du niveau de protection sur la biodiversité et les activités d'alimentation. Cette campagne a été réalisée par cinq agents MARBEC (Valentine Fleuré (Ingénieur d'études), Nicolas Loiseau (Postdoctorant), Thomas Claverie (Maître de Conférence au CUFR de Mayotte), Sébastien Villéger (Chargé de Recherche CNRS) et moi-même).

La totalité du lagon de Mayotte se situe dans le Parc Naturel Marin de Mayotte créé en 2012. Au sein du parc marin, les activités de pêche artisanale sont réglementées, seule la pêche à l'hameçon étant autorisée, celles au harpon ou au filet étant interdites. Le premier site d'échantillonnage, Bouéni (-12.9162° lat; 45.0807° long), se situe dans le parc marin. Le second site d'échantillonnage, N'Gouja (-12.9639° lat; 45.0870° long), se situe dans l'une des zones du parc marin exemptes de toute activité (pêche, chasse sous-marine, ancrage…). J'ai mis en place un protocole d'enregistrement réalisé un jour sur deux sur chacun des sites de façon à limiter les différences de météorologie et de marée entre les deux sites. Au total quatre jours d'enregistrement ont été réalisés sur chacun des sites (N'Gouja : 3, 5, 8, 10 octobre 2020 ; Bouéni : 4, 6, 9, 11 octobre 2020). Trois systèmes longue durée ont été utilisés (six caméras) pour filmer du lever (7h) au coucher du soleil (17h30), soit environ 10h30 d'enregistrement par jour et par caméra. De plus, trois systèmes "courte durée" composés de deux caméras (GoPro Hero 5) montées sur une plaque PVC élevée sur un trépied de 30cm de haut et filmant dans des directions

opposées ont été utilisées pour filmer trois créneaux de deux heures (7h30-9h30, 11h00-13h00, 15h00-17h00) (Figure 3.5).

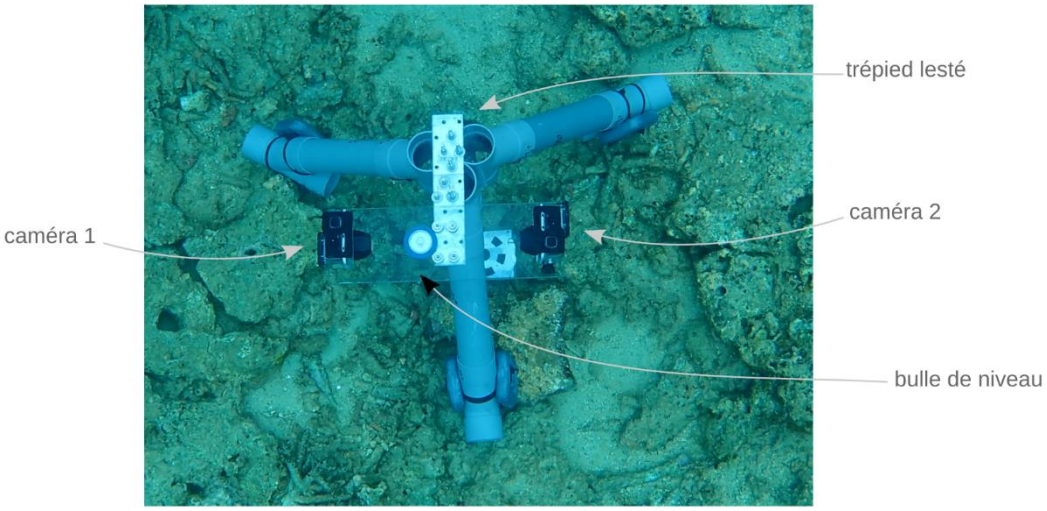


Figure 3. 5 **:** Un système caméra “courte-durée” utilisé lors de la campagne à Mayotte

Les protocoles de pose et de manipulation ont été réalisés en plongée bouteille pour plus de facilité de manipulation par deux manutentionnaires détenteurs du CAH0B partant du bateau du CUFR de Mayotte. En surface, je remplissais une fiche de métadonnées contenant les heures de pose, de début et d’arrêt des manipulations et les positions de chacun des systèmes. Au total 480 heures de vidéos et 280 heures de vidéos ont été respectivement collectées par les systèmes longue-durée et courte-durée pendant cette campagne.

3 - Mise en place d’un flux de travail pour analyser les données vidéos

Face aux centaines d’heures de vidéo récoltées lors des campagnes terrain, j’ai mis en place un flux de travail pour les analyser de manière standardisée et traçable (Figure 3.6). Deux étapes clefs constituent ce flux. La première consiste en l’annotation des individus présents dans les vidéos selon leur taxonomie et/ou leur activité. Elle permet de passer de données vidéos à des tableaux comprenant des informations diverses sur les annotations réalisées.

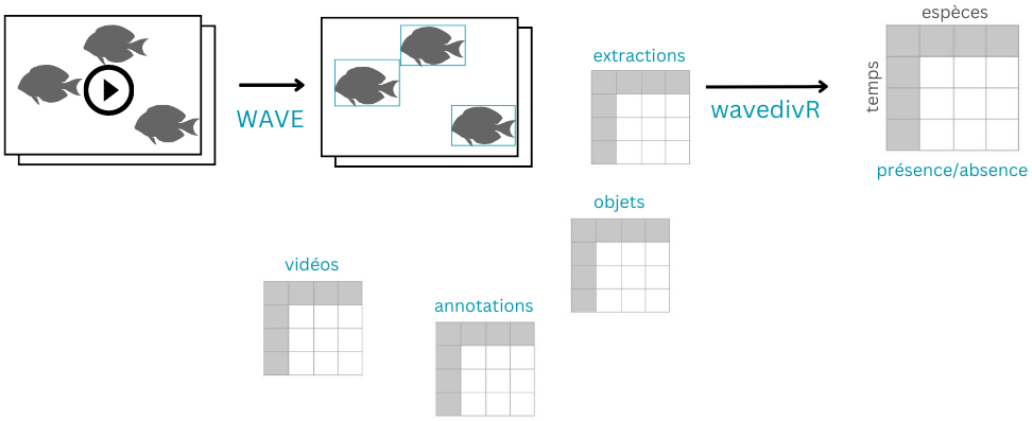


Figure 3. 6 **:** Flux de travail permettant de passer de vidéos à des tableaux de présence-absence d'espèces et/ou de comportement

La seconde étape consiste en la construction d'une matrice de présence/absence (espèces annotées en colonnes et temps en ligne) où chaque numéro à l'intérieur de cette matrice reflète la présence d'une espèce, son nombre d'individus ou encore l'intensité d'un rôle fonctionnel tel que l'herbivorie. Cette étape se réalise à partir des tableaux issus des annotations sous WAVE (Web-based Annotation of Videos for Ecology) et se fait sous le langage R en utilisant le package *wavedivR* que j'ai codé pendant cette thèse.

3.1 - WAVE : interface web d'annotation

WAVE (https://wave-biodiversity.fr/index.php) est une interface web dédiée à l'annotation de vidéos dont l'usage est interne à MARBEC. Elle a été développée par Clément et Charles Desgenetez entre 2016 et 2019 sous la supervision de Sébastien Villéger.

Afin de travailler sous WAVE, il est nécessaire de télécharger les vidéos du disque dur où elles sont sauvegardées sur la plateforme. Pour analyser une vidéo, il convient ensuite de la découper en images. La découpe a été réalisée à un taux d'une image par seconde car les comportement et espèces annotés sont détectables à cette échelle. Pour standardiser les mesures de diversité et d'activités par unité de surface, le quadrat est modélisé à l'écran en dessinant un polygone avant toute annotation (ligne rouge sur la Figure 3.7). Seuls les individus passant dans la surface délimitée par le polygone et la colonne d'eau se situant au-dessus du polygone sont ensuite annotés. La délimitation du quadrat se faisant en deux dimensions à l'écran, il a été indispensable pour les annotateurs de prendre des repères dans la structure du substrat de façon à mieux visualiser ses limites. Le **protocole d'annotation** varie en fonction de la question d'étude. Dans le cadre de ma thèse, deux types d'annotations ont été

réalisés. Le premier consiste en l'annotation de la biodiversité des poissons par l'encadrement des individus passant dans le quadrat et leur identification au niveau taxonomique le plus fin (Figure 3.7). Le second consiste en l'annotation d'un comportement alimentaire c'est-à-dire dès qu'un individu a la bouche en contact avec le substrat dans le quadrat.

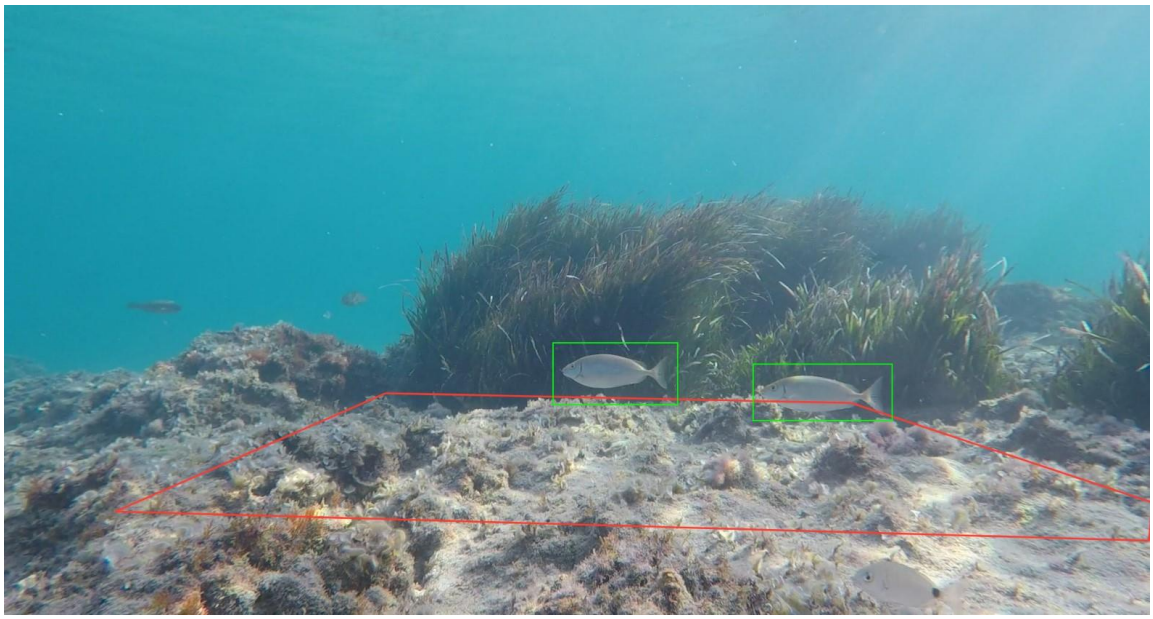


Figure 3. 7 : Annotation de deux *Siganus rivulatus* sur la plateforme WAVE

Cette phase d'annotation est de loin la plus longue du flux de travail. Annoter une vidéo prend un temps variable puisqu'une vidéo contient plus ou moins d'individus, d'espèces différentes dont l'identification prend plus ou moins de temps en fonction de la rareté de l'espèce, et une activité plus ou moins intense. En moyenne, annoter les poissons pendant une minute de vidéo (donc sur 60 images) prend quatre minutes.

Pendant ces phases d'annotations, la plateforme WAVE enregistre en permanence 60 variables dans quatre tableaux. Ceux-ci peuvent être extraits de la plateforme par la suite. Le premier regroupe des informations sur la base de données des espèces et comportements à annoter (nom de l'objet annoté, famille, genre, espèce, sexe, stade de vie…). Le second comprend des informations sur les vidéos téléchargées sur WAVE (nom de la personne qui a téléchargé la vidéo, nom de la vidéo, format de la vidéo, résolution de la vidéo, durée de la vidéo…). Le troisième contient des informations sur les extractions d'images à partir des vidéos réalisées (nom de l'extraction car une vidéo peut être extraite plusieurs fois, nombre d'images extraites, taux d'extraction…). Le quatrième regroupe des informations sur les annotations réalisées (personne ayant annoté, vidéo sur laquelle a été réalisé

l'annotation, numéro de l'image sur laquelle a été réalisé l'annotation, famille/genre/espèce/comportement…).

3.2 - wavedivR : le lien entre WAVE et l'analyse écologique

Pour synthétiser les tableaux issus de WAVE et créer une table de données unique qui puisse être facilement utilisée lors des analyses écologiques réalisées sous R, j'ai créé un package appelé *wavedivR*. Ce package (https://github.com/CmlMagneville/wavedivR) n'est utilisable à ce jour que sur les données collectées lors des deux campagnes de terrain de cette thèse car il utilise le format de nom des vidéos relatifs à ces campagnes (Figure 3.8).

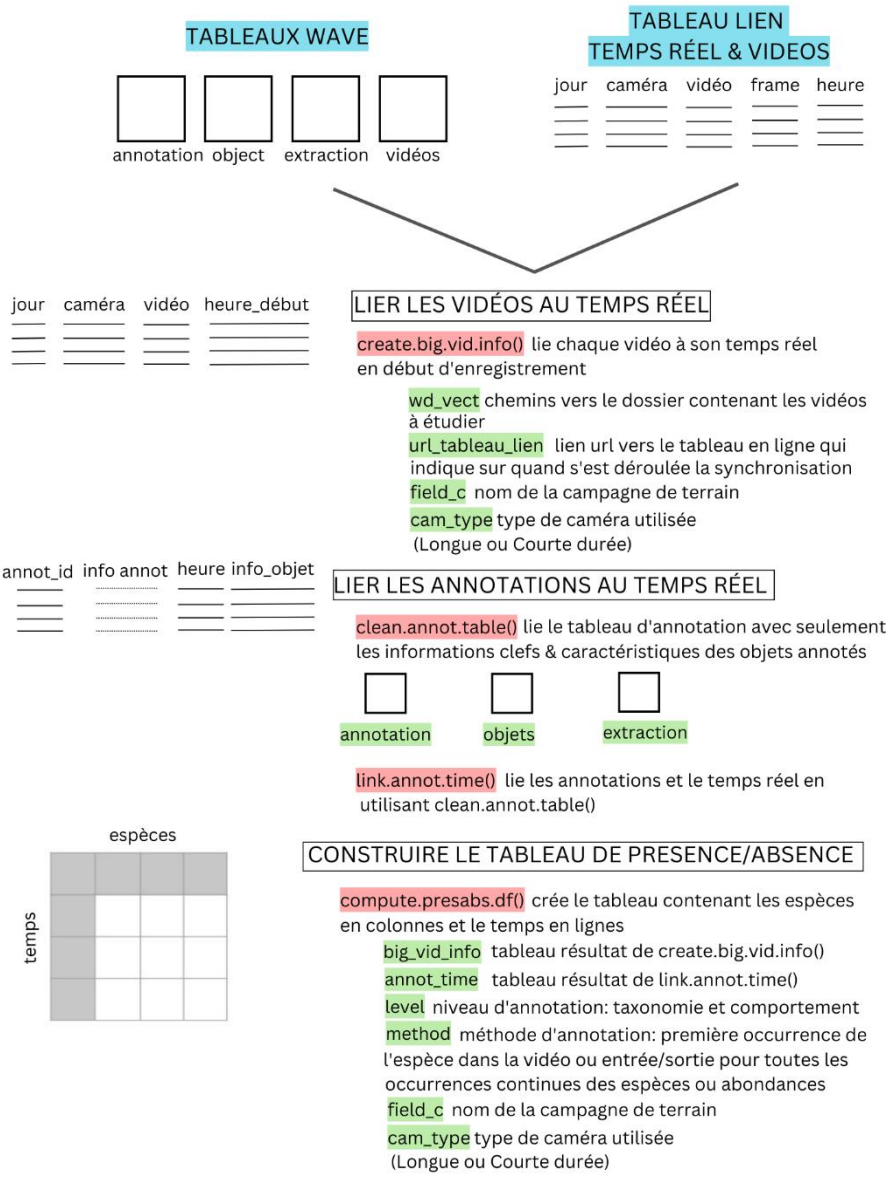


Figure 3. 8 **:** Liens entre les fonctions principales du package *wavedivR* utilisé pour créer une matrice de présence-absence. Les quatre tableaux WAVE se réfèrent à ceux décrits plus haut en sortie de WAVE. Les données initiales

sont entourées en bleu, les fonctions clefs en rouge et leurs arguments en vert. A côté de chaque étape encadrée est représenté le tableau récupéré.

Le fonctionnement général du package *wavedivR* est expliqué sur la Figure 3.8. La première étape consiste à relier les vidéos avec le temps réel de la campagne, c'est-à-dire connaître l'heure terrain exacte du début de chaque vidéo. Ensuite, chaque annotation est liée à l'heure terrain à la seconde près où le poisson est passé devant la caméra. Enfin, un tableau (format *dataframe*) de présence-absence au cours du temps est construit, contenant les espèces en colonnes et le temps à la seconde près en ligne. Ce tableau est construit différemment selon le type d'annotation réalisée (*cf* bas de la Figure 3.8).

J'ai codé des fonctions annexes pour faciliter l'annotation des vidéos. L'une d'entre elles permet de renvoyer à quelle image et quelle vidéo correspond une heure précise afin de savoir sur quelle vidéo et quelle image commencer les annotations lorsque celle-ci doivent commencer à une heure précise. Une seconde, permet de donner un plan d'annotation si celles-ci ne doivent pas se réaliser de façon continue (sous-échantillonnage) afin de savoir sur quelles vidéos et quelles images doivent commencer et s'arrêter les séquences d'annotations.

3.3 - Encadrement de stages

L'annotation des vidéos pendant cette thèse a été réalisée grâce au travail de 20 étudiants de licence et de master (Tableau 3.1). Le travail de ces étudiants a permis d'annoter 384 heures de vidéos et représente mis bout-à-bout une période d'annotation de deux ans et demi. Au-delà de la collecte de données exploitables pour les diverses analyses, les stages encadrés pendant ces trois années ont permis à des étudiants de développer leurs connaissances en taxonomie des poissons et en écologie marine en réalisant notamment de nombreux commentaires sur des comportements ou interactions entre poissons. En effet, tous les étudiants que j'ai encadrés durant ma deuxième et troisième année de thèse se sont intéressés à une question de recherche qu'ils ont eux-mêmes développée avec mon aide et ont réalisé des analyses sous R pour répondre à cette question. De plus, les trois stagiaires de Master encadrés, Marie Lou Leréec Le Bricquir, Capucine Brissaud et Solène Dedieu, sont toutes co-auteures des publications issues de leurs travaux.

Table 3. 1 : Stages encadrés et lien avec les manuscrits réalisés lors de la thèse et type d'annotation réalisées

Manuscrit	Nombre d'étudiants	Niveau des étudiants	Protocole d'annotation réalisé	Provenance des vidéos	Année	Temps d'annotation	Heures de vidéos annotées
D	1	Césure	Occurrence de chaque individu de 18 espèces ciblées - Echelle : 3✕ 1h par jour, poses échantillonnées matin, midi et soir	Mayotte	2021 (3A)	245h	36h
E	7	Licence	Entrée/Nombre maximal d'individus vus entre l'entrée et la sortie/Sortie de chaque espèce vue - Echelle : toute la journée	Crète	2020 (1A)	857h	67h
E	1	Master 1	Morsures des quatre espèces herbivores sur un sous échantillonnage de 10 minutes par heure de vidéos - Echelle : toute la journée	Crète	2019 (1A)	400h	142h
F	7	Licence et Master 1	1ère occurrence de chaque espèce sur chaque fichier vidéos (d'une durée de 17min42s) - Echelle : toute la journée	Mayotte	2021 (2A)	1408h	114h
G	4	Licence	Morsure de toute espèce sur un sous-échantillonnage de 5 minutes toutes les 15 minutes - Echelle : 3✕1h par jour, poses échantillonnées matin, midi et soir	Mayotte	2022 (3A)	490h	25h
TOTAL	**20**					**2 ans et 2.5 mois**	**384 heures**

4 - Apprendre plus que prévu

"J'ai lu autrefois un conte de fées saugrenu, intitulé *Les Trois Princes de Serendip* : tandis que leurs altesses voyageaient, elles faisaient toute sorte de découvertes, par accident et sagacité, de choses qu'elles ne cherchaient pas du tout : par exemple, l'un des princes découvre qu'un chameau borgne de l'œil droit vient de parcourir cette route, parce que l'herbe n'a été broutée que sur le côté gauche, où elle est moins belle qu'à droite — maintenant saisissez-vous le sens de *serendipity* ?" Horace Walpole Échange épistolaire

4.1 – Préface

L'utilisation des caméras longue-durée m'a permis de filmer des événements inattendus. Lors de la campagne test de deux jours à Carry-le-Rouet (Figure 3.9-A), nous avons ainsi filmé une cinquantaine d'individus de saupe (*Sarpa salpa*) broutant intensivement un patch de posidonies (*Posidonia oceanica*) pendant cinq minutes. Cette observation confirme que presque la totalité de l'herbivorie réalisée par les poissons peut se produire sur un temps très court.

Nos caméras ont aussi filmé de grandes espèces emblématiques, non observées par les opérateurs lors des plongées dans les zones échantillonnées : un individu mâle de tortue caouanne (*Caretta caretta*) en Crète (Figure 3.9-B) et une raie aigle (*Aetobatus narinari*) à Mayotte (Figure 3.9-C). Des associations d'espèces ont aussi pu être observées telles que la présence presque systématique de mérous lors d'activités de poulpe commun (*Octopus cyanea*) à Mayotte (Figure 3.9-D) ou encore des actions de nettoyage comme celle du nettoyage de carapace de tortues par des poissons chirurgiens à Mayotte (Figure 3.9-E) ou encore le nettoyage de *Siganus rivulatus* par des juvéniles de *Thalassoma pavo* lors de la campagne en Crète.

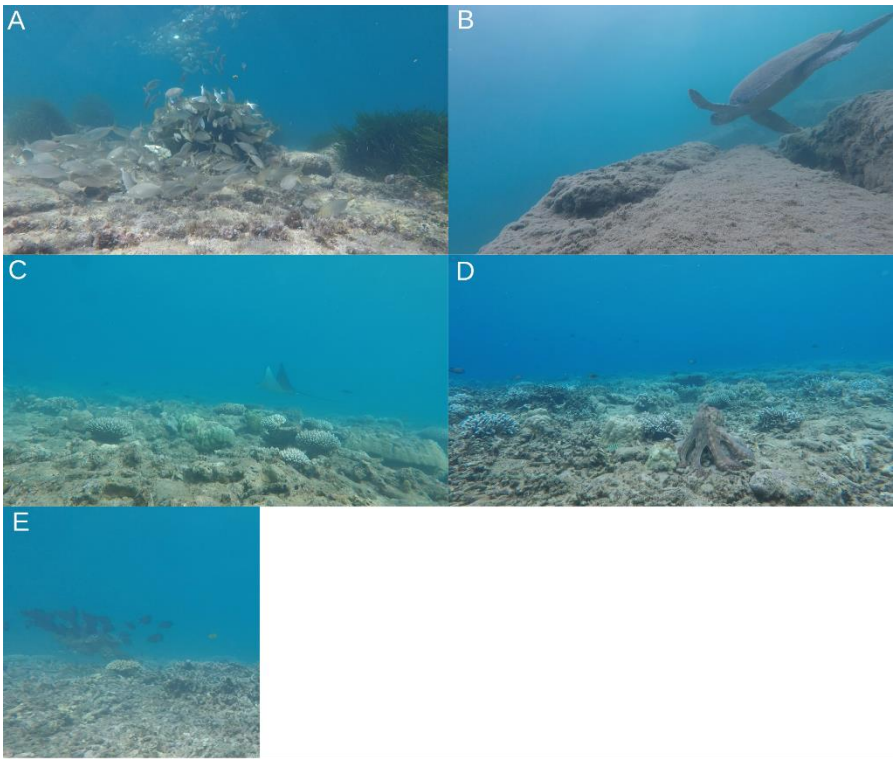


Figure 3. 9 **:** Enregistrement de présence d'espèces ou de comportements particuliers grâce à l'utilisation des caméras longue-durée, illustration de la sérendipité.

Nos caméras étaient notamment en train de filmer sur le récif de N'Gouja (Mayotte) lorsqu'a eu lieu le tremblement de terre du 10 novembre 2020 à 12:19:39 d'une magnitude de 5.3 sur l'échelle de Richter. Nous avons ainsi pu pour la première fois quantifier la réaction des poissons face à un tel tremblement de terre (Manuscrit B).

Manuscrit B

Behavior of reef fishes during a submarine magnitude 5 earthquake

Villéger Sébastien [1*+]

Magneville Camille [1*]

Roncin Fany [1, 2]

Retailleau Lise [3, 4]

Claverie Thomas [5, 1]

[*] Co-first authors

[+] corresponding author

[1] MARBEC, Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Montpellier, France

[2] École Normale Supérieure de Lyon, Lyon, France

[3] Université Paris Cité, Institut de physique du globe de Paris, CNRS, Paris, France

[4] Observatoire volcanologique du Piton de la Fournaise, Institut de physique du globe de Paris, La Plaine des Câfres, Réunion

[5] Centre Universitaire de Formation et de Recherche de Mayotte (CUFR), Dembeni, Mayotte, France

Soumis à *Ecology - The Scientific Naturalist*

Early morning of November 10th, 2020, we set up three remote underwater paired cameras (RUPC) on the seafloor of the N'Gouja Marine Protected Area, South-Western part of Mayotte island (Mozambique channel, Western Indian Ocean) to remotely monitor diversity of reef fishes and their grazing behavior. Each RUPC was made of a 35 cm-high tripod supporting a watertight enclosure (Bluerobotics, Torrance, CA, USA) in which two action-camera ("GoPro Hero 5 Black"; San Mateo, CA, USA) fueled by external 10,000 mAh batteries were enclosed in opposite directions. RUPC were set up at 3m depth on the back part of the fringing reef and were distant from each other by at least 15 m. Each camera recorded high-definition video (1920 x 1080 pixels, 25 frames per second) with a field-of-view of ca 90° ("Linear" mode of GoPro) from 06:30. Divers left the surveyed area at 07:13 and no boat or swimmer entered the surveyed area until 11:00 am when two divers set up three additional RUPC (same tripod but GoPro cameras were in individual waterproof cases without external battery so with recording autonomy of only 2h) from 45 m to 110m apart from the RUPC set earlier in the morning.

At 12:19:39 local time, while having lunch on the nearby beach, all members of the survey team felt a strong vibration in the sandy ground. The earthquake and volcano monitoring network of Mayotte estimated this earthquake had a magnitude of 5.3 and was linked to volcanic activity 50 km East of Mayotte (REVOSIMA-IPGP, 2021). The 12 underwater cameras recorded the explosion-like sound of the earthquake that lasted *ca* 7 s (Villéger et al., 2023) (Figure 1).

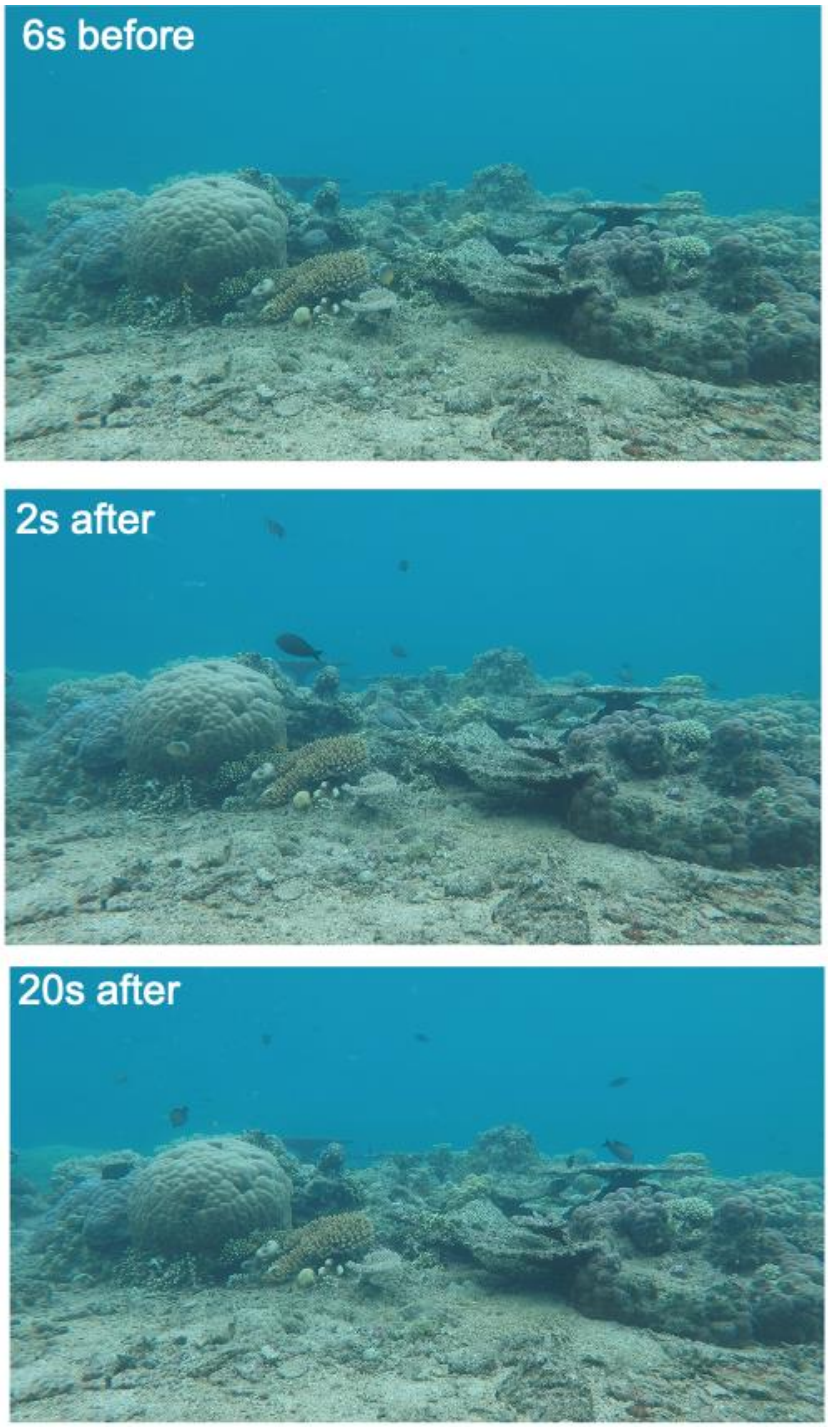


Figure 1: Still frames of the video recorded by a remote underwater camera on N'Gouja fringing reef, before (top) and after (center, bottom) the magnitude 5.3 earthquake in Mayotte (10 November 2020, 12:19:39 local time). Videos are available in Villéger et al. (2023).

For each camera we extracted two minutes of video starting one minute before the earthquake. For each of these 12 sequences, each fish was tracked across still frames (one each 0.5 s) as long as it was visible on screen and three behaviors were noted: fleeing, hiding in a reef anfractuosity and feeding. We acknowledge that the same individual could be seen several times on a video while

being annotated as two individuals (if it circles around a camera) or on several videos given the short distance between paired-cameras.

The proportion of fish fleeing significantly peaked during the earthquake (Kruskal-Wallis test and post-hoc Dunn test; $p < 0.05$) (Figure 2).

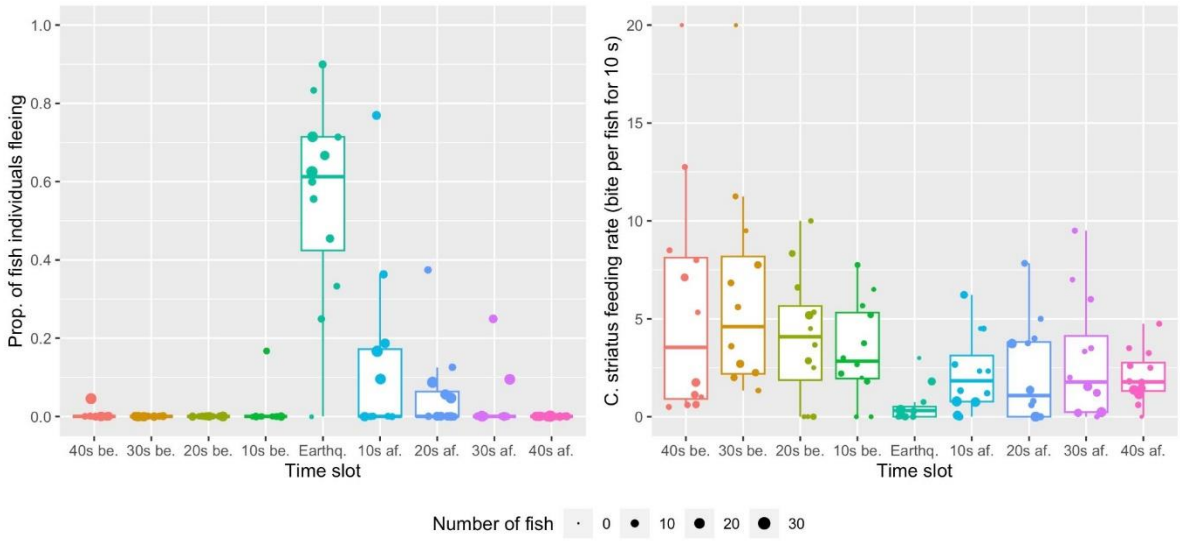


Figure 2: Reaction of fishes to earthquake. Left: Proportion of fish that show a fleeing behavior during 10 s slots before ('be.'), during ('Earthq.') and after ('af.') earthquake (left). Right: Feeding activity of *Ctenochaetus striatus* measured as number of bites per individual during 10 s slots before ('be.'), during ('Earthq') and after ('af.') earthquake (right). Size of point is proportional to the number of fish seen during the 10 s slot from each video.

Overall, among the 129 individuals tracked during the earthquake 61% were observed fleeing and 6% were observed hiding. Only two individuals (<1%) were seen fleeing in the 40 s before the earthquake and none was seen looking for a hiding place in the reef. For the 10 s after the end of the earthquake, 17% of fishes were still observed fleeing but this proportion dropped to less than 5% in the following 20 s. After 30 s no fish were observed fleeing and none were hiding. Furthermore, the lined bristletooth *Ctenochaetus striatus*, the most abundant species in the studied ecosystem, showed a significant decrease in feeding activity during the earthquake (K-W test; p-value < 0.05) (Figure 2). A *C striatus* individual was biting on substrate on average >3 times per 10 s before the earthquake. This per capita feeding rate dropped to < 1 bite/10 s during the earthquake. Then, the feeding rate increased, especially after 20s to >2 bites per fish per 10s. Thus, overall, fish showed a marked but brief response to the earthquake.

Sea habitats experienced diverse underwater noises from natural and anthropogenic sources (Hildebrand 2009). Earthquakes are characterized by low-frequency, medium-intensity and a short duration, especially compared to airgun-based seismic surveys of seafloor that use repeated powerful shots (Carroll et al., 2017). Effect of earthquake on fish behaviors have been very scarcely investigated, the only report being on marked decrease in catch of lacustrine cichlids (Tweddle & Crossley, 1991).

Seismometers actually registered two other earthquakes on the same day, one at 09:14 of magnitude 2.1 and one at 12:43 of magnitude 2.3. None of these earthquakes produced sounds recorded by our cameras and fish did not show change in behavior at these exact times. Hence, even if some studies suggested that fish may detect the low magnitude earthquake before larger ones (Woith et al., 2018), here the low magnitude earthquake did not induce visible change in fish behaviors.

The Comoros archipelago was formed through volcanism, which started 20 million years ago and formed Mayotte, the oldest island of the archipelago. The last volcanic activity is estimated to have occurred about 4,000 years ago (Zinke et al., 2003) and few earthquakes were recorded in the area before 2018. Since then, the rise of a submarine volcano on the seafloor 50 km East of Mayotte island has markedly increased seismic activity with hundreds of earthquakes, including 35 with magnitude >5 (REVOSIMA - IPGP 2021). Hence, reef fishes from Mayotte have been used to earthquakes for at least 2 years which could explain that they recover quickly from stress induced by earthquake. It would be relevant to compare fish reaction to earthquakes on reefs that experienced more powerful earthquakes (e.g., in Indonesia or Japan) and more frequent magnitude 5 earthquakes to test whether they show even less reaction.

The increasing use of remote underwater cameras to survey fishes in coastal ecosystems, for various purposes (e.g., assessing species abundance and roles), will favor serendipity in recording fish behavior during other earthquakes and hence will bring other observations of fish reaction to earthquakes in other locations. Remote stereo-camera would even allow recording the 3D trajectory of each individual thus to measure change in swimming speed and direction.

Acknowledgement

The field campaign in Mayotte was part of the BUBOT research program (https://www.lirmm.fr/bubot/) funded by the University of Montpellier and by the ANR (the French National Research Agency) under the 'Investissements d'avenir' programme with the reference ANR-16-IDEX- 0006. Seismic monitoring of Mayotte is funded by le Ministère de la Transition Ecologique (MTE), le Ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de l'Innovation (MESRI), and le

Ministère des Outremers (MOM) with the support of le Ministère de l'Intérieur (MI) and le Ministère des Armées (MINARM) through the REVOSIMA (Réseau volcanologique et sismologique de Mayotte). We thank Jean-Benoit Perrot and Etienne Berthomieu for their help with making the underwater cameras, and Valentine Fleuré and Nicolas Loiseau for their help during the field campaign in Mayotte.

Authors contributions

Sébastien Villéger, Camille Magneville and Thomas Claverie designed the video-based survey of fish biodiversity, set up the underwater cameras and managed the recorded videos and associated metadata. Fany Roncin, Camille Magneville and Sébastien Villéger annotated behavior of all fish individuals on all videos. Sébastien Villéger analyzed data. Lise Retailleau provided the seismograms. Sébastien Villéger and Camille Magneville led the writing and all authors contributed to the final version.

References

Carroll, A. G., R. Przeslawski, A. Duncan, M. Gunning, and B. Bruce. 2017. A critical review of the potential impacts of marine seismic surveys on fish & invertebrates. *Marine Pollution Bulletin* 114: 9–24.

Hildebrand, J. A. 2009. Anthropogenic and natural sources of ambient noise in the ocean. *Marine Ecology Progress Series* 395: 5–20.

REVOSIMA - IPGP. 2021. Bulletin de l'activité sismo-volcanique à Mayotte. www.ipgp.fr/fr/revosima.

Tweddle, D., and R. Crossley. 1991. Effects of an earthquake on demersal cichlid fishes of southern Lake Malawi. *Journal of Fish Biology* 38: 305–308.

Woith, H., G. M. Petersen, S. Hainzl, and T. Dahm. 2018. Review: Can Animals Predict Earthquakes? *Bulletin of the Seismological Society of America* 108: 1031–1045.

Villéger, S., C. Magneville, F. Roncin, F. Retailleau, and T. Claverie. 2023. Behavior of reef fishes during a submarine magnitude 5 earthquake [Data set]. Zenodo. https://doi.org/10.5281/zenodo.7674805.

Zinke, J., J. J. G. Reijmer, and B. A. Thomassin. 2003. Systems tracts sedimentology in the lagoon of Mayotte associated with the Holocene transgression. *Sedimentary Geology* 160: 57–79.

Chapitre 4

Mieux mesurer l'abondance et la diversité fonctionnelle des espèces mobiles en intégrant leurs variabilités temporelles



Banc d'*Acanthurus triostegus* capturé par une caméra longue-durée dans le lagon de Mayotte

Préface

L'abondance d'une espèce est une composante clef de son impact fonctionnel (*cf* Introduction - 3.3). Chez les espèces mobiles, elle varie au sein et entre les journées en fonction de facteurs environnementaux et de comportements, tels que la recherche de nourriture ou encore les agrégations reproductrices (*cf* Introduction 2.1). Cependant l'abondance d'espèces mobiles telles que les poissons est difficile à estimer sur des données vidéos. En effet, les individus n'étant que difficilement distinguables il est alors impossible de savoir si des individus passant sur deux périodes différentes sont identiques ou non. Pour éviter ce double comptage, les études actuelles utilisent la métrique du *maxN* (Ellis & De Martini 1995) qui comptabilise le nombre maximal d'individus vus simultanément. Cependant, cette métrique peut sous-estimer fortement l'abondance réelle des poissons (Schobernd et al. 2014). De récentes études ont montré qu'augmenter le nombre de caméras permet de maximiser les estimations d'abondance via le *maxN*, particulièrement pour les espèces présentes en grande abondance dans l'environnement (Campbell et al. 2015; Whitmarsh et al. 2018). Si certaines études multiplient alors le nombre de caméras utilisées (Schultz et al. 2019; Clarke et al. 2019; Widmer et al. 2019), l'abondance est toujours estimée à partir des données vues par chaque caméra indépendamment.

Grâce à la synchronisation temporelle des caméras mise en place dans ma thèse, j'ai construit un nouvel indice d'estimation de l'abondance se basant sur un réseau de caméras, le *SmaxN* (pour *Synchronised maxN* - *maxN* "synchronisé" en anglais). Il est présenté et illustré dans une première partie de ce Chapitre (Manuscrit C). Cette métrique utilise la distance entre les caméras et la vitesse maximale des espèces pour améliorer l'estimation d'abondance réalisée par le *maxN*. Elle peut être calculée et comparée au *maxN* à travers le package R *SmaxN* que j'ai codé (https://github.com/CmlMagneville/SmaxN).

L'abondance d'une espèce variant au cours du temps, il est possible de décrire une espèce comme rare ou commune temporellement, comme celà est fait pour la variabilité spatiale de l'abondance. Une espèce rare temporellement dans l'environnement étudié ne peut ainsi qu'avoir un impact fonctionnel restreint dans le temps, alors qu'une espèce commune peut avoir un impact fonctionnel étendu dans le temps. Dans une seconde partie de ce chapitre, je présente trois métriques permettant de quantifier trois facettes de cette variabilité temporelle de l'abondance et je les illustre sur un cas d'étude issu des données collectées à Mayotte (Manuscrit D). J'ai construit le package R *tempvar* (https://github.com/CmlMagneville/tempvar) qui permet de calculer ces trois métriques complétant la caractérisation du rôle fonctionnel des espèces.

Manuscrit C

A new framework for estimating abundance of animals using a network of cameras

Magneville Camille [1*]

Brissaud Capucine [1]

Fleuré Valentine [1]

Loiseau Nicolas [1]

Claverie Thomas [1, 2]

Villéger Sébastien [1]

[1] MARBEC, Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Montpellier, France

[2] Centre Universitaire de Formation et de Recherche de Mayotte, France

[*] corresponding author

Soumis dans *Limnology and Oceanography - Methods*

Introduction

Abundance information is the cornerstone of most ecological studies. In fact, abundance provides insights into ecosystem functioning as it underlies key ecological phenomena such as resource availability (Liu et al. 2021), biotic interactions (Boulangeat et al. 2012) and colonisation capacities (Verberk 2011). Counting individuals of a mobile species over a given area is often challenging because of the individual's detectability as individuals move (Birt et al. 2012). In the marine realm, the estimation of abundance of mobile organisms has been so far mostly realised using Underwater Visual Census (UVC) by scuba divers (Brock 1954; Harmelin-Vivien et al. 1985). UVC data have been the core of worldwide conservation programs (Murphy and Jenkins 2010) and fish stocks management (Labrosse et al. 2002). Yet, the diver's presence could affect species communities through sound (Radford et al. 2005) and visual stimuli (Dickens et al. 2011). Studies have indeed found lower fish richness and species abundance while using UVC compared to least invasive methods such as Remote Underwater Videos (RUV) (Dearden et al. 2010; Zarco-Perello and Enríquez 2019). Moreover, RUV can be set up in extreme environments such as higher depths which are hardly achievable for divers and enables to perform longer and numerous observations (Mallet and Pelletier 2014).

However, estimating fish abundance on remote videos is challenging as individuals are physically hardly distinguishable. Thus, it is impossible to discriminate between one individual passing several times in front of the camera and several individuals passing each one time in front of the camera (Cappo et al. 2003). In order to overcome this issue, most RUV studies estimate the abundance of a given species as the maximal number of individuals (*maxN* (Ellis and De Martini 1995)) that were spotted simultaneously (for instance 81% of Baited RUV studies after (Whitmarsh et al. 2017)). This metric is thus conservative as it could only underestimate true abundances (Schobernd et al. 2014) and shows an asymptotic relationship with true abundance (Schobernd et al. 2014; Campbell et al. 2015). Other metrics have been proposed to estimate abundances such as the mean count over a time step (MeanCount, (Schobernd et al. 2014)) but they have been shown to be non-linearly related with true abundance too (Kilfoil et al. 2017).

To improve the accuracy of *maxN*, it has been suggested to increase the filmed area (Campbell et al. 2015) heading towards the use of several cameras instead of a single one. Indeed, using several cameras increases the chance of observing more individuals on a single frame (Schobernd et al. 2014). Using Baited RUV (BRUV) and four cameras facing different directions, (Whitmarsh et al. 2017) highlighted the ability of several cameras to increase *maxN* estimates especially for highly abundant species. Likewise, (Campbell et al. 2018) showed that an increase of camera Field-Of-View from 90° to 360° turned the relationship between the *maxN* estimate and site counts into a linear one. Thus, the use of a network of cameras has recently increased (Harvey et al. 2007; Widmer et al. 2019; Lopez-

Marcano et al. 2021; Letessier et al. 2021). However, a species abundance is still estimated as the maximum number of individuals recorded on a given time by a single camera.

Increasing video recording duration increases the likelihood that all individuals in the spatial area end up in front of a camera at least once, and thus to yield more accurate estimates of abundance (Campbell et al. 2015). Yet, analysing long-duration video data is a time-consuming process. Thus, a trade-off must be found between video-duration and camera number to reduce the time of individual counting. (Garcia et al. 2021), studied this trade-off effect on species richness with 46 videos of 10 minutes. They found that at least five videos were sufficient to sample most of the species richness and that most species have been recorded in the first five minutes. However, to our knowledge, such studies have not been led to investigate the effect on abundance and on longer recording durations.

In the present study, we propose an innovative methodological framework based on a network of synchronised remote cameras and present a new metric for estimating species abundance, the Synchronised *maxN* (*SmaxN*). The *SmaxN* index takes into account the maximal speed of the studied species and the distance between the cameras. We tested this framework on six reef fishes using a network of nine underwater cameras that recorded each for one hour over three time slots on a fringing reef from Mayotte (Western Indian Ocean). We specifically address the following questions: (i) How does using synchronised cameras and including species maximal speed influence the estimation of abundance? and (ii) How does the number of underwater cameras and recording duration influence the estimation of abundance?

Materials and Procedures

Computation of the *SmaxN* metric

To apply the *SmaxN* framework, surveys should be based on a set of at least two fixed cameras set up at given geographical coordinates over an habitat and which field-of-view do not overlap (see Box 1-Step 1). All videos recorded by these cameras should be temporally synchronised at a given precision (e.g. same second).

Once videos have been recorded in the field, abundances of the studied species through time should be assessed by experts, for instance by drawing labelled bounding boxes around each individual on video frames. Frequency of timesteps for which individuals are counted has to match the purpose of the study and to be higher than the precision of camera synchronisation. Thus, for each species there is a matrix with recorded abundance for each timestep (rows) on each camera (columns) called the camera×time abundance matrix (*see* Box 1 - Step 3).

Using camera's positions, the geographical distances *d* between each pair of cameras are computed. The maximal speed v_{max} of the studied species should then be retrieved using the critical swimming speed U_{crit} determined in laboratory experiments with velocity tests or based on field speed performance (Fulton 2007). Then, the minimal time t_{min} needed for an individual to move from one camera to another is computed (*see* Box 1 - Step 2) as $t_{min} = d / v_{max}$. Minimal times for each pair of cameras are gathered in the time-lag matrix.

As cameras are synchronised and their field-of-view do not overlap, an individual can be recorded only by one camera at a given time so that abundance can be estimated using the *instantaneous Synchronised maxN (iSmaxN)* metric (*see* Box 1 -Step 3) computed as the maximum of the sum of abundances across all cameras for a given timestep. The *iSmaxN* is thus by definition at least equal to the maximum of the *maxN* estimates computed for each camera independently. However, the *iSmaxN* is conservative as it hypotheses that an individual can move instantaneously from one camera field-of-view to another.

Therefore, we here propose to extend the concept of non-duplicity of individuals through both space and time that is: individuals from a given species recorded by different cameras are different individuals if they are seen during a timespan lower than the time required to move between those cameras given species maximal speed and distance between cameras. Hence, abundance can be more accurately estimated with the *SmaxN* metric computed as the maximum number of individuals recorded during a time span defined according to the maximal species speed and distance between cameras. The challenge of the *SmaxN* approach is to find the maximum abundance possible within the camera×time abundance matrix given the distance between cameras and maximum speed of the species. The number of combinations possible increases with the number of cameras and the distance between them for a given speed, and it increases with decreasing speed for a given survey design.

Therefore, to reduce computation time, we designed an iterative pipeline which prevents exploring time steps that have no chance to provide an estimate higher than the *iSmaxN*, or no chance to increase estimates computed for previous time steps (see details in Box 1 - Step 4 to 7).

For the same sampling effort, the *SmaxN* metric equals the *maxN* metric when the maximal number of individuals across all cameras and timesteps is obtained on a single camera on a timestep surrounded by the absence of the studied species. In any other cases, *SmaxN* is higher than the *maxN,* for instance in Box 1 *SmaxN* equals 9 and maxN equals 6. The *SmaxN* increases with the number of cameras as the chance of observing more individuals increases with the area of cameras. It also varies with species maximal speed as the possible paths vary with different maximal speeds.

The *SmaxN*, *maxN* and *iSmaxN* were computed using the *SmaxN* R package currently available on Github (https://github.com/CmlMagneville/SmaxN).

BOX 1: STEPS TO COMPUTE THE *SMAXN* METRIC

We illustrate in the figure below the computation of *SmaxN* for a simple case with only three cameras and six time steps.

In the camera×time abundance matrix, cameras are ordered with the first column being the most central camera (lowest mean distance to others according to their position; step 1) and then with increasing distances to the central camera (step 3).

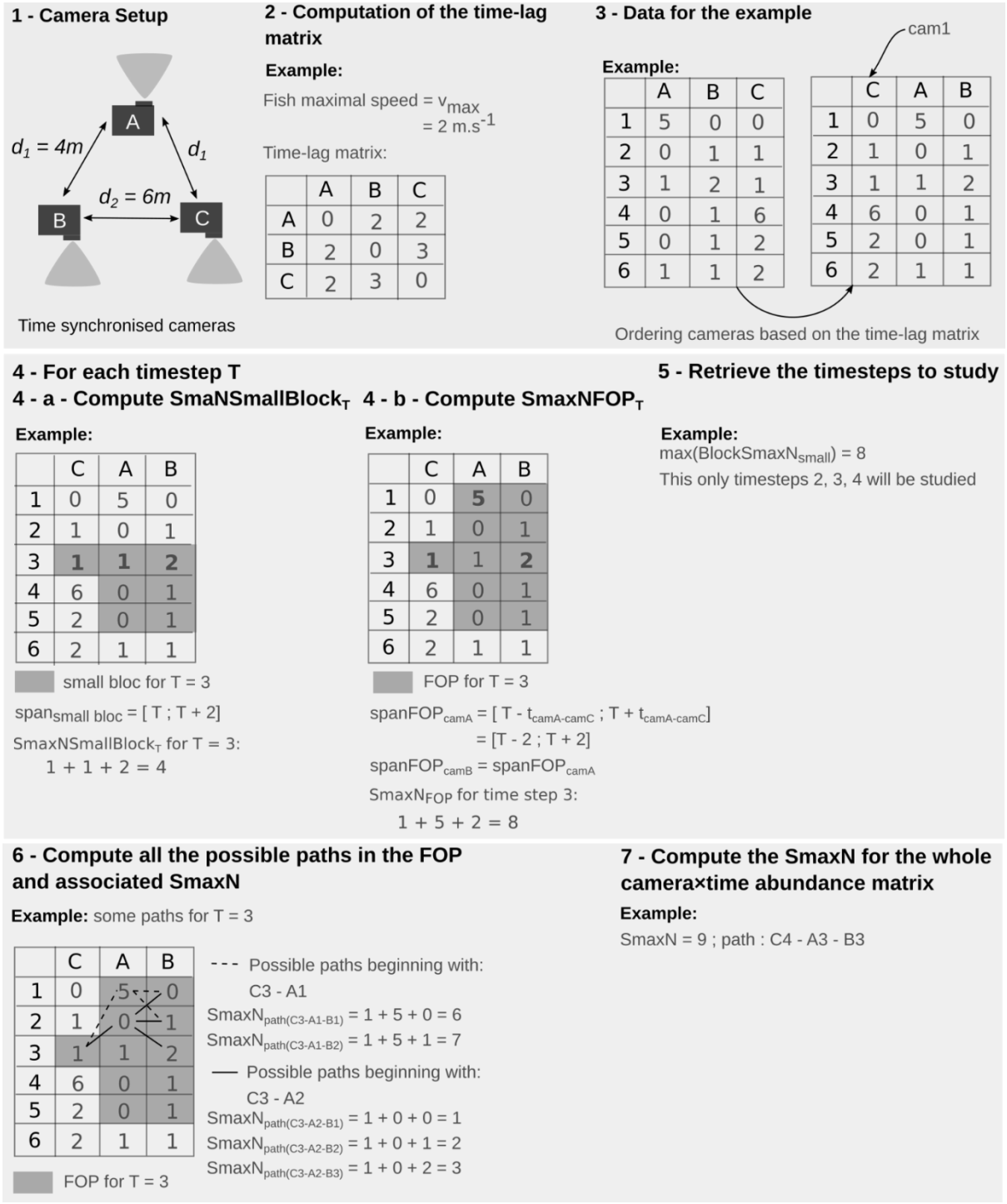
To look for the maximum abundance possible given the camera×time abundance matrix, we propose an algorithm exploring "paths" for each time step. A "path" is defined for a given time step as a combination of time steps for all but the central camera that checks the condition that those time steps are less distant than the time required by the studied species to move between cameras distance (given maximum speed of the species and distance between cameras). Hence, the number of paths increases with increasing number of cameras, time steps and distance between cameras for a given maximal speed of a species.

To reduce computation time, all paths are not computed. We first define for each time step T a moving down window called the *small block* whose span is defined given maximum speed of the species and minimum distance between cameras (step 2) as [T; T + min(time-lag matrix)] (step 4a). We compute for each time step T, the $SmaxSmallBlock_T$ defined as the sum of the maximal abundance value of each camera in the small block of the time step T (step 4a). The maximal value of the $SmaxSmallBlock_T$ computed for all timesteps represents the smallest abundance estimate given species speed and minimum distance between the synchronised cameras (that is a conservative estimate as actually some cameras are more distant to each other than the minimum distance). Then, we define for each timestep a *Frame Of Possible* (FOP) (*s*tep 4b) gathering the abundance values which can be chosen given the distance between the central camera and the other cameras and species maximal speed. Its span is defined for each timestep T and each non-central camera j as $spanFOP_{t, camj} = [T - t_{cam1\text{-}camj} ; T+ t_{cam1\text{-}camj}]$ where $t_{cam1\text{-}camj}$ is the minimal time it takes for an individual of the studied species to go from the central camera (the first camera in the camera×time abundance matrix) and the camera j. We then compute for each timestep T, the $SmaxN_{FOP, T}$ defined as the sum of the maximal abundance value of each camera in the FOP (step 4b). The $SmaxN_{FOP, T}$ represents for each timestep the potential highest sum of abundance possible given species speed and distance to the central camera. Only the time steps which have $SmaxN_{FOP, T} \geq \max(SmaxSmallBlock_T)$ are thus kept for following steps (step 5) as they have the potential to yield an abundance estimate equal or higher to to the smallest abundance estimate which can be obtained in the camera×time abundance matrix (step 5).

For each of the selected time steps, paths within the “Frame Of Possible” are computed iteratively and conditionally to further reduce computation time (step 6). A path is defined starting from the central camera and picking a possible cell for the next camera given the time-lag matrix (step 6).

For each path, the $SmaxN_{path}$ is computed as the sum of the abundance values along the path (step 5). After each addition of a cell within a path, the maximal possible value of the $SmaxN_{path}$ given selected cells and the ones remaining for other cameras is computed and compared to the $SmaxN_{path}$ computed for previous time step. If this potential maximum value is lower than an observed one, the path is given up.

Lastly, the *SmaxN* metric of the abundance matrix is computed as the maximal $SmaxN_{path}$ value found among all complete paths (*see* Box 1 - Step 7).



Application of the *SmaxN* metric to a reef fishes case study

The *SmaxN* framework was applied to estimate the abundance of six species of fishes over a coral reef from Mayotte (Western Indian Ocean) (*see* Supplementary Figure 1). The studied fringing reef was located in the Marine Protected Area of N'Gouja (-12.96° lat ; 45.08° long) and consisted of a mix of branching and star living corals, turf and detritic substrates with an average depth of 3m. A network of nine GoPro Hero 5 (GoPro Inc, United States) in waterproof housings was set up on the 08th of

November 2020. Six cameras were paired and each pair of cameras recorded in opposite directions. Cameras recorded high-definition videos (1920 by 1080 pixels at 25 frames per second) and were synchronised with a one second precision. The synchronisation was made using a watch passed in front of each camera, linking camera time and real time. Each camera has a 90° field-of-view and was mounted on a 20 cm high tripod. Immediately after the start of the recording, a 2m² quadrat was placed in front of each camera for 30 seconds and subsequently removed to avoid the disturbance of fish behaviour. This quadrat deployment allowed us to measure fish abundance over this standardised area (Longo et al. 2014) by marking the quadrat shape on the computer interface.

Distances between cameras spanned between one metre (between two cameras from the same tripod) and 110 metres for the most distant cameras (*see* Supp Info Table 1 for distances between cameras). Cameras recorded for about two hours over three time slots and we kept only videos starting 45 minutes after the divers left the surveyed area and finishing 15 minutes before divers came back near the camera to reduce the diver's effect on fish detection. Overall, one hour of recording was thus used for the three time slots: 7:30 - 8:30 ; 11:30 - 12:30 ; 15:30 - 16:30. Five species were studied as they span the combinations of gregariousness and mobility: *Chaetodon trifasciatus, Gomphosus caeruleus, Parapercis hexophtalma, Parupeneus macronemus, Thalassoma hardwicke* and *Ctenochaetus striatus* (*see* Supplementary Table 2 for their traits).

For each species, their abundance along each video was assessed using an annotation software by counting on each frame (1s precision), the number of individuals present above the 2m² surveyed area. Maximum swimming speeds of the five species was estimated to be 0.5 $m.s^{-1}$, that is a conservative estimate since most of critical speeds reported in (Fulton 2007) for seven reef fish families were below this value.

The *SmaxN, iSmaxN* and *maxN* metrics were computed for each camera's n-uplet going from one camera to nine cameras to test the effect of an increase in camera number on abundance estimates, using the *SmaxN* R package. The three metrics were also computed with the set of nine cameras for an increasing amount of time going from ten minutes to one hour to test the effect of recording duration. These time sequences started at the beginning of each recording period and thus overlapped. Lastly, the three metrics were computed for a 1 $m.s^{-1}$ swimming speed to test for the effect of species speed on abundance estimates.

To test the effect of number of cameras and of recording duration on the *SmaxN* and on the difference between the *SmaxN* and the *maxN* metrics we used Generalised Linear Models (GLMM) with Negative Binomial and Quasi Poisson distributions for cameras number and recording duration, respectively. Species identity and recordings were used as random effects. The three camera recording periods were used as replicates. GLMM were computed using the *glmm* R package and checked using the *performance* R package.

All data were analysed using R 4.1.2 and analysis are available on Github (https://github.com/CmlMagneville/SmaxNanalysis).

Assessment

Influence of using a network of synchronised cameras and species maximal speed to estimate the abundance of a given species

A significant positive correlation between the *SmaxN* and the *maxN* metric was found (Spearman's correlation coefficient = 0.74, *p-value* < 0.05). However, the *SmaxN* metric was 1.3 to 4 times higher than the *maxN* (Figure 1A) with a mean *SmaxN*/*maxN* value of 2.58 (standard deviation of 0.94) across all species and recordings. The *SmaxN* was equal or up to three times higher than the *iSmaxN* metric (Figure 1B) with a mean *SmaxN*/*iSmaxN* value of 1.77 (standard deviation of 0.42) across all species and recordings. The *SmaxN* and the *iSmaxN* were significantly correlated (Spearman's correlation coefficient = 0.82, *p-value* < 0.05).

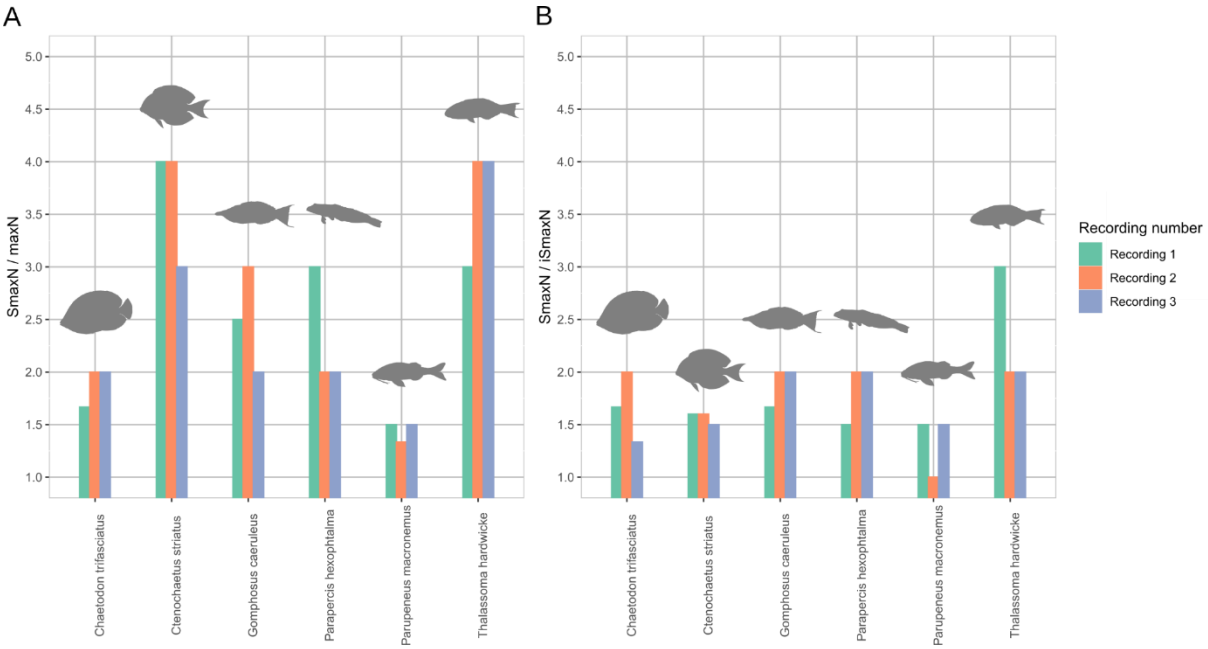


Figure 1: Ratios of *SmaxN*/*maxN* (A) and *SmaxN*/*iSmaxN* (B) for the set of six species across the three recordings (colours): *SmaxN* takes into account species maximal speed and distances between the synchronised cameras, *iSmaxN* takes only into account synchronised cameras and *maxN* is the maximal abundance retrieved on a single camera.

A significant positive correlation was found between the *SmaxN* metrics computed at different fish maximal speed (0.5 $m.s^{-1}$ and $1m.s^{-1}$) (Spearman's correlation coefficient = 0.92, *p-value* < 0.05). The *SmaxN* metric computed with the lowest fish speed was one to 1.5 higher than the *SmaxN* metric

computed with the highest fish speed (Figure 2) across the five species (mean value of 1.12 and a standard deviation of 0.16). *SmaxN* was not affected by speed parameter in 55% of the 18 combinations of Species×Recordings.

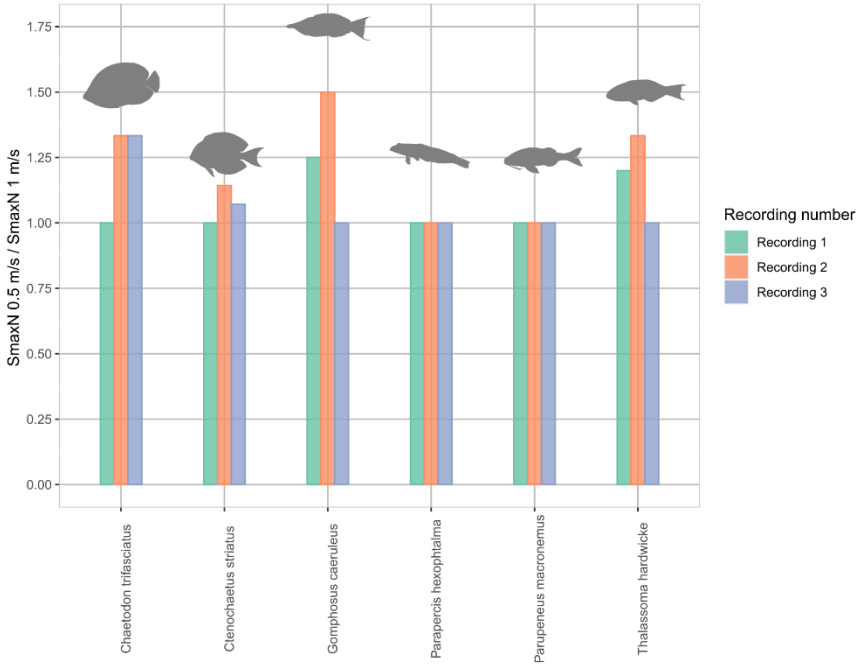


Figure 2: Variation of *SmaxN* for two different fish speed (0.5m.s^{-1} and 1 m.s^{-1}) for the set of six species and the three recordings (colours).

Effect of the number of recording cameras on the *SmaxN* and the *maxN* metrics

The *SmaxN* metric was significantly affected by the number of cameras with differences between species (GLMM results - Supp. Table 3). *SmaxN* increased with the number of cameras (Figure 3) with a mean increase of 72.83% from one camera to nine cameras over all species and all recordings. For 78% of all species × recordings combinations, the *SmaxN* stopped increasing before nine cameras.

The difference between the *SmaxN* and *maxN* metrics was significantly different among camera numbers and species (GLMM results - Supp. Table 4). For most species, it increases with the number of cameras (Figure 3). The two metrics showed no difference for one camera, a mean advantage of *SmaxN* over *maxN* of 39.85% for five cameras and a mean advantage of *SmaxN* over *maxN* of 56.02 % for nine cameras.

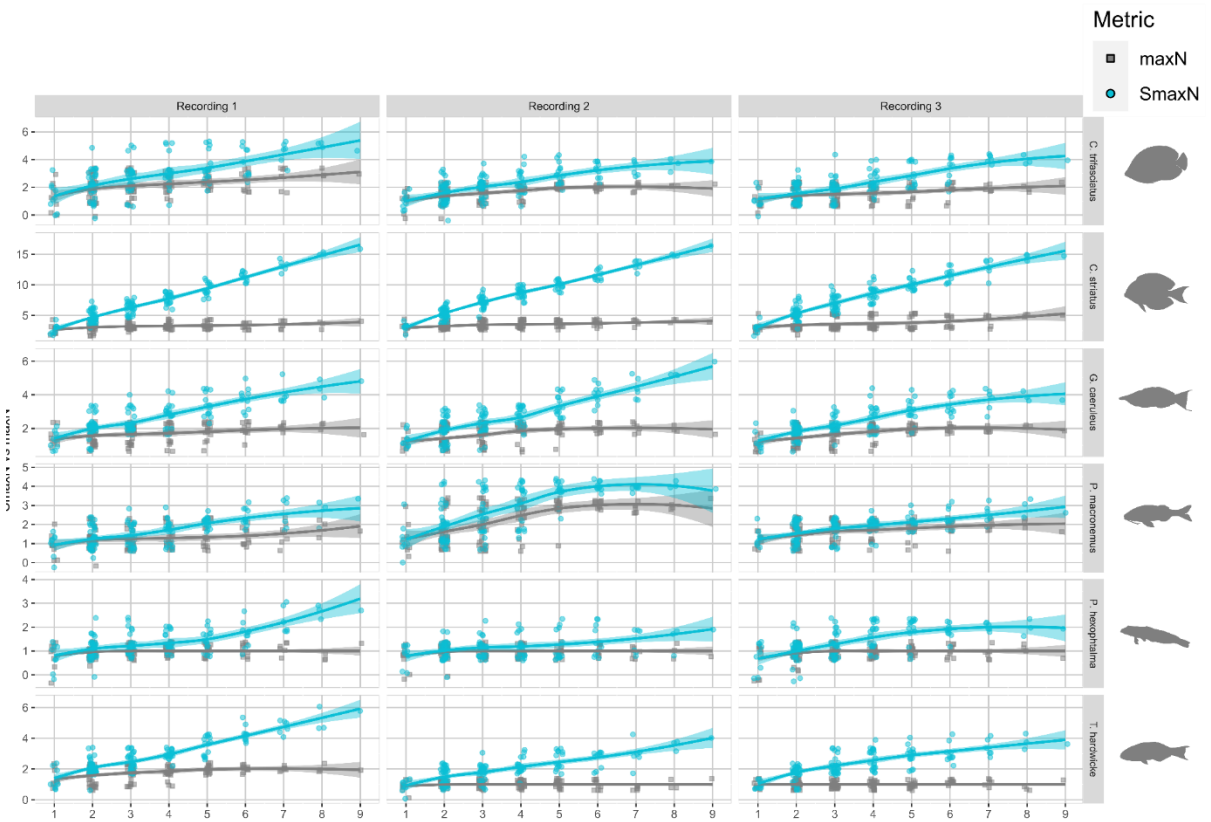


Figure 3: *maxN* (grey) and *SmaxN* (blue) evolution across an increasing number of cameras for six species. The lines are local polynomial regression fitting (2 degrees) estimations surrounded by their confidence interval.

The minimal number of cameras needed to obtain the highest *SmaxN* value with a one hour recording was highly variable between species and among recordings for four out of six species (Figure 4).

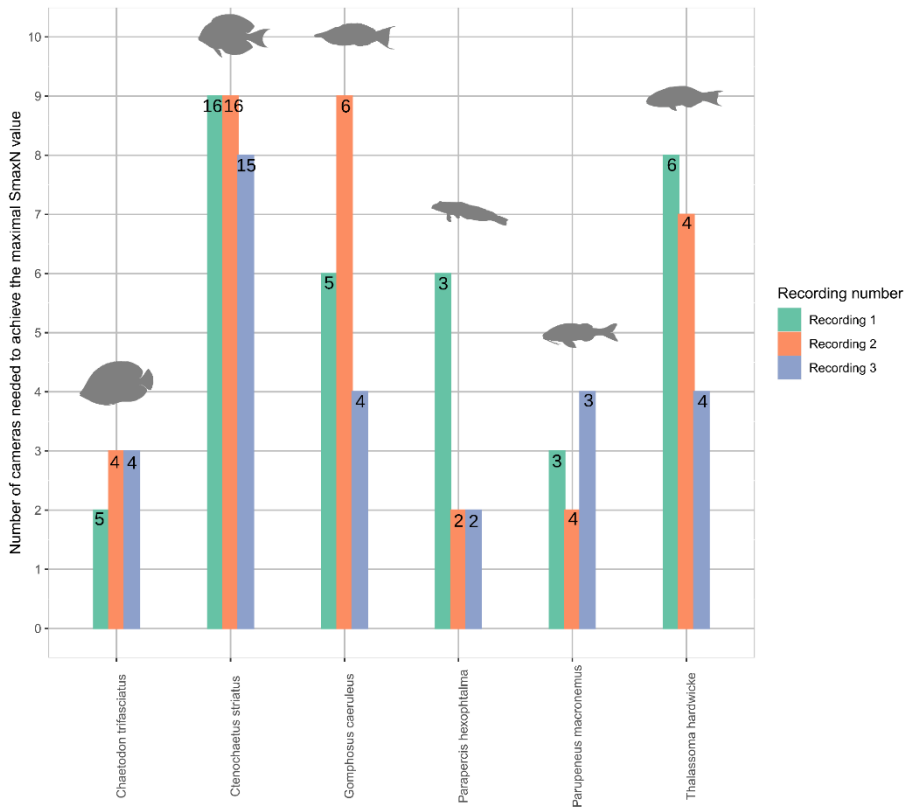


Figure 4: Minimal number of cameras needed to achieve the maximal *SmaxN* value (numbers in barplots) for each species and each recording (colours) with a recording time of one hour.

Effect of the recording duration on the *SmaxN* and the *maxN* metrics

The *SmaxN* metric was significantly different among recording durations and species (GLMM results - Supp. Table 5). The *SmaxN* metric increased with the recording duration (Figure 5) with a mean increase of 36.78% between 10 minutes and one hour over all species and all recordings.

The difference between the *SmaxN* and *maxN* metrics was significantly different among recording durations and species (GLMM results - Supp. Table 6). The deviation between *SmaxN* and *maxN* increased with the recording duration (Figure 5), showing a mean increase across species and recordings of 48.16% at 10 minutes, a mean increase of 55.58% at 30 minutes and a mean increase of 56.01% at one hour.

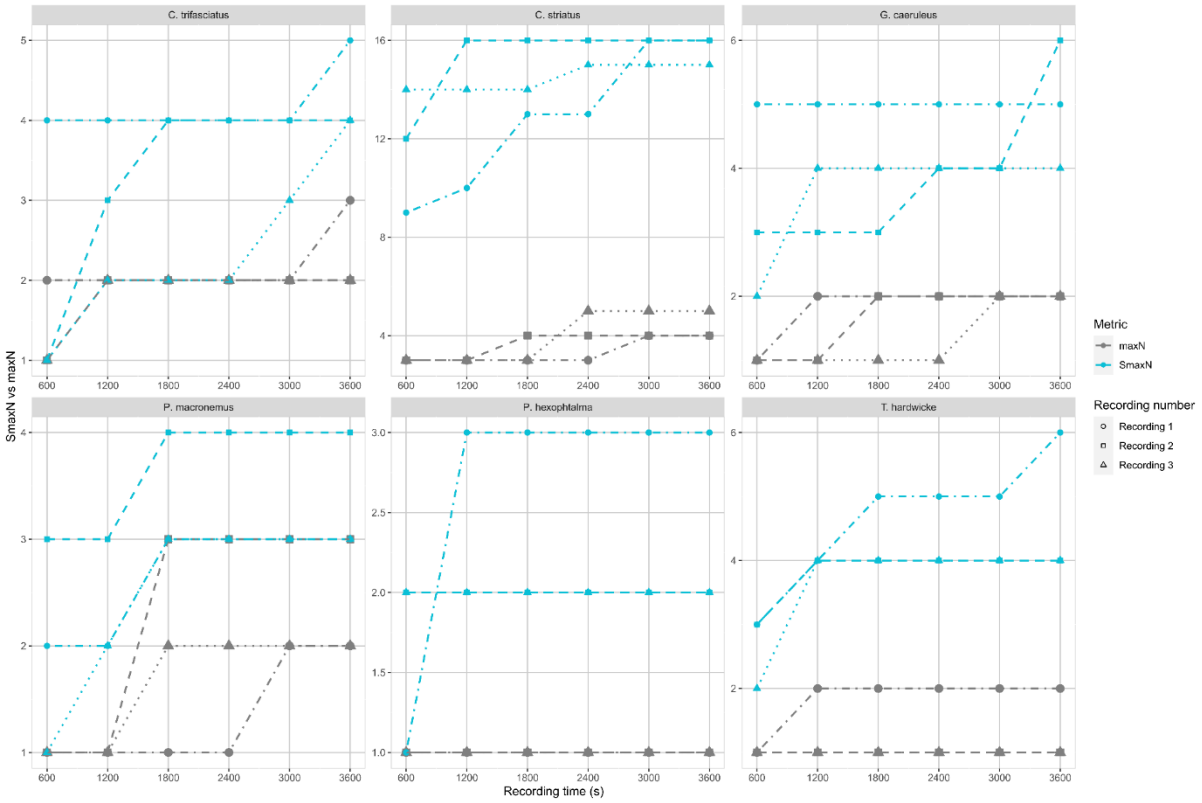


Figure 5: Abundance estimates of six fish species according to *maxN* (grey) and *SmaxN* (blue) indices across an increasing recording duration with nine cameras, shapes and line types reflecting the three recordings.

The minimal recording duration needed to obtain the highest *SmaxN* value with nine cameras was variable between species and among recordings for four out of six species (Figure 6).

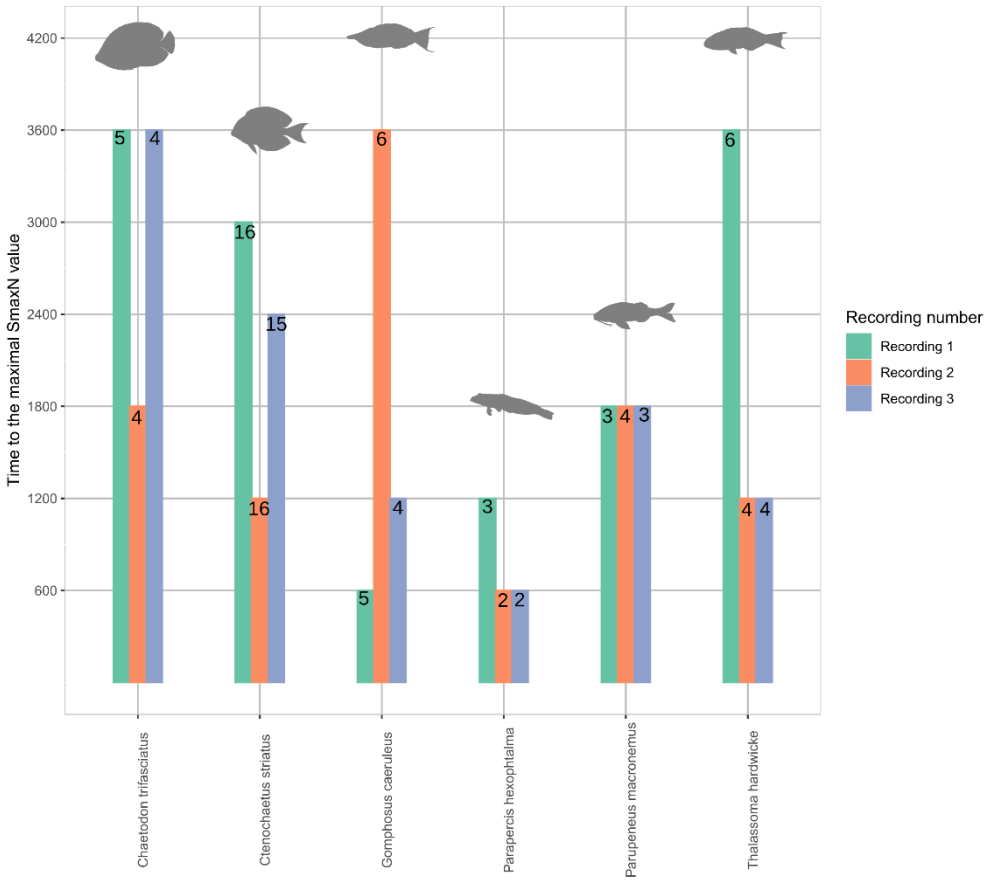


Figure 6: Minimal recording duration to the maximal *SmaxN* value (numbers in barplots) for each species and each recording (colours) with a network of nine cameras

Discussion

We developed a reproducible framework to measure species abundance based on a network of synchronised cameras and an associated open-source algorithm. We then provided a proof-of-concept of this framework based on a network of nine remote underwater cameras set up on Mayotte's fringing reef for estimating the abundance of six fish species.

The *SmaxN* framework can be applied to all remote video-based surveys provided that cameras are synchronised, the distance between them is known and their field-of-view do not overlap. Cameras timestamping can be done with embedded software or simply by passing the same watch in front of each camera when they are recording. Lastly, the filmed area can be standardised by placing quadrats in front of each camera and subsequently removing them to avoid the disturbance of animals. Such area-based surveys allow computing abundance-based indices of biodiversity with a standardised protocol. Thus, setting a network of cameras following those requirements is not demanding, particularly in shallow environments. In our underwater case study, it took less than 15 minutes for

two divers to set up the nine cameras. The camera network must be adapted to the ecology of the studied species, their mobility and the micro habitat distribution. For instance, if the studied species is solitary and highly mobile, then placing cameras close to each other may have a low probability to detect several individuals. If the species is known to realise a diel migration, changing habitats between days and night (Hitt et al. 2011; Courbin et al. 2019; Juby et al. 2021), then placing cameras at the edge of the two habitats could allow to detect more individuals in the studied site.

The only biological parameter required for computing the *SmaxN* is the maximal speed of the studied species. Yet, species maximal speeds are demanding to measure (Gilbert et al. 2021) and data are only available for a small number of species ((Husak et al. 2006) (collared lizard *Crotaphytus collaris*), (Alexander et al. 1977) (ten species of african ungulates), (Layne and Benton 1954)(fourteen species of small mammals), (Hirt et al. 2017) (474 terrestrial species), (Fulton 2007) (117 coral reef fish species belonging to 10 families). In case, data are missing we recommend to consider conservative estimates, that is the maximum of maximal speed among species from the same clade (e.g. family or order).

This easy-to-set-up framework provides higher estimates of species abundance than the classical used metric in the marine environment for the same sampling effort. In fact, when accounting for species speed and using a network of synchronised cameras (*SmaxN*), four times more individuals were counted when neither using both (*maxN*). The effect of *SmaxN* over maxN was variable among species but the *SmaxN* counted at least more than 1.5 individuals than the maxN. In fact, the maxN does not add the abundance among several small groups of individuals slightly spaced in time recorded on distant cameras while the *SmaxN* allows identifying such groups of individuals. The advantage of using the *SmaxN* over the *maxN* increased non-linearly with the number of cameras and recording duration. Indeed, for the same recording effort, the *maxN* metric takes into account the maximal value across all cameras and time steps whereas the *SmaxN* metric considers the sum of the highest abundance values across all cameras in a given time span. This difference of abundance estimation between *maxN* and *SmaxN* resulted in a markedly different estimate of the abundance distribution among species within a habitat. For instance, with a network of nine cameras recording for one hour, the *maxN* metric estimated that there were twice more individuals of the butterflyfish *Chaetodon trifasciatus* than of the surgeonfish *Ctenochaetus striatus* while the *SmaxN* metric estimated there were four times more individuals of *C. trifasciatus* than individuals of *C. striatus*. Our metric can thus change our view on the functioning of the studied ecosystem through the change in species relative abundances for instance by increasing or decreasing fluxes through top-down or bottom-up trophic cascades.

The more cameras in the network, the higher the *SmaxN* estimates. Using a network of nine cameras captured more than three times more individuals than when using a unique camera for the same total recording time of one hour. Such a marked increase in abundance estimates with increasing cameras' total field-of-view has been reported on terrestrial and marine ecosystems (O'Connor et al. 2017; Campbell et al. 2018) and is expected as adding viewpoints increases the detection probability and thus the abundance estimation. The effect of camera addition was different among species with some species showing a higher impact of increasing camera number (*Ctenochaetus striatus*, *Gomphosus caeruleus*, *Thalassoma hardwicke*) than others (*Parapercis hexophtalma*, *Parupeneus macronemus*). In fact, *C. striatus*, *G. caeruleus* and *T. hardwicke* were recorded mostly swimming across camera field of views while *P. hexophtalma* and *P. macronemus* were often seen foraging or immobile in front of cameras. Some *SmaxN* values computed with one or two cameras were equal to zero illustrating that cameras location is crucial, thus using a network of cameras optimises the detection probability by covering different habitats (Verberk 2011). Moreover, as the *SmaxN* estimate was variable across camera numbers, if several sites are to be compared with the *SmaxN*, the same number of cameras must be used in each environment with comparable distances between them and in front of the same type of microhabitats .

The longer the recording duration was, the better the *SmaxN* performed but this performance depends on the studied species. Using only 10 minutes recording captured on average about four individuals, whether using one hour of recording captured on average about six individuals. In fact, recording for a longer period helps to detect more individuals of the studied species (Campbell et al. 2015). Yet, the six studied species were common in the studied environment as they were present on average from 12% to 98% of the recording time. It would thus be informative to see if the abundance of a rare species changes likely through increasing recording durations. As the *SmaxN* estimate was variable across recording durations, if several environments are to be compared with the *SmaxN*, same recording durations must be used in each environment.

Overall, only one third of the species×recordings combinations reached the maximal *SmaxN* value after more than 30 minutes (1800s) of recording and about half of the species×recordings combinations reached the maximal *SmaxN* value with more than four cameras. As analysing frames or videos is a time-consuming process, we recommend to set up a network of many (i.e. superior to five) cameras filming a short amount of time on a given habitat rather than using a unique camera or a small number of cameras filming for a long duration to estimate a species abundance using the *SmaxN* framework.

Further studies, trade-off number duration

The *SmaxN* framework can be applied to a continuous recording of biodiversity with camera videos or to a punctual recording of biodiversity with camera traps. We here provide an open-source R package to ensure a reproducible use of this framework (https://github.com/CmlMagneville/SmaxN). The use of a punctual recording is common in terrestrial environment, with usually more than 50 camera traps used (78 cameras on each site on average after a collection of about 100 papers by (Steenweg et al. 2017), while in the marine environment the use of continuous recording is more and more realised (Tebbett et al. 2020; Marques et al. 2021; Magneville et al. 2022). In both cases, analysing multiple frames is a time consuming process. In this study, the occurrence of each individual of six species were annotated on 27 hours of videos which overall took about 150h. The development of deep-learning algorithms to automatically detect individuals of some species would be essential to speed up processing video to get abundance through time data (Ditria et al. 2020).

Data availability:

Data and scripts are available on Github (https://github.com/CmlMagneville/SmaxNanalysis). The SmaxN package is available on Github (https://github.com/CmlMagneville/SmaxN) and will soon be available on CRAN.

References

Alexander, R. McN., V. A. Langman, and A. S. Jayes. 1977. Fast locomotion of some African ungulates. J. Zool. **183**: 291–300. doi:10.1111/j.1469-7998.1977.tb04188.x

Birt, M. J., E. S. Harvey, and T. J. Langlois. 2012. Within and between day variability in temperate reef fish assemblages: Learned response to baited video. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **416–417**: 92–100. doi:10.1016/j.jembe.2012.02.011

Boulangeat, I., D. Gravel, and W. Thuiller. 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. Ecol. Lett. **15**: 584–593. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01772.x

Brock, V. E. 1954. A Preliminary Report on a Method of Estimating Reef Fish Populations. J. Wildl. Manag. **18**: 297–308. doi:10.2307/3797016

Campbell, M. D., A. G. Pollack, C. T. Gledhill, T. S. Switzer, and D. A. DeVries. 2015. Comparison of relative abundance indices calculated from two methods of generating video count data. Fish. Res. **170**: 125–133. doi:10.1016/j.fishres.2015.05.011

Campbell, M. D., J. Salisbury, R. Caillouet, W. B. Driggers, and J. Kilfoil. 2018. Camera field-of-view and fish abundance estimation: A comparison of individual-based model output and empirical data. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **501**: 46–53. doi:10.1016/j.jembe.2018.01.004

Cappo, M., E. Harvey, H. Malcolm, and P. Speare. 2003. Potential of video techniques to monitor diversity, abundance and size of fish in studies of Marine Protected Areas. Aquat. Prot. Areas-What Works Best We Know 455–464.

Cinner, J. E., C. Huchery, M. A. MacNeil, and others. 2016. Bright spots among the world's coral reefs. Nature **535**: 416–419. doi:10.1038/nature18607

Courbin, N., A. J. Loveridge, H. Fritz, D. W. Macdonald, R. Patin, M. Valeix, and S. Chamaillé-Jammes. 2019. Zebra diel migrations reduce encounter risk with lions at night. J. Anim. Ecol. **88**: 92–101. doi:10.1111/1365-2656.12910

Dearden, P., M. Theberge, and M. Yasué. 2010. Using underwater cameras to assess the effects of snorkeler and SCUBA diver presence on coral reef fish abundance, family richness, and species composition. Environ. Monit. Assess. **163**: 531–538. doi:10.1007/s10661-009-0855-3

Dickens, L. C., C. H. R. Goatley, J. K. Tanner, and D. R. Bellwood. 2011. Quantifying Relative Diver Effects in Underwater Visual Censuses. PLOS ONE **6**: e18965. doi:10.1371/journal.pone.0018965

Ditria, E. M., S. Lopez-Marcano, M. Sievers, E. L. Jinks, C. J. Brown, and R. M. Connolly. 2020. Automating the Analysis of Fish Abundance Using Object Detection: Optimizing Animal Ecology With Deep Learning. Front. Mar. Sci. **7**.

Ellis, D. M., and E. E. De Martini. 1995. Evaluation of a video camera technique for indexing the abundances of juvenile pink snapper, Pristipomoides filamentosus, and other Hawaiian insular shelf fishes. Fish. Bull. **93**: 67–77.

Fulton, C. 2007. Swimming speed performance in coral reef fishes: Field validations reveal distinct functional groups. Coral Reefs **26**: 217–228. doi:10.1007/s00338-007-0195-0

Garcia, G. S., M. S. Dias, and G. O. Longo. 2021. Trade-off between number and length of remote videos for rapid assessments of reef fish assemblages. J. Fish Biol. **99**: 896–904. doi:10.1111/jfb.14776

Gilbert, N. A., J. D. J. Clare, J. L. Stenglein, and B. Zuckerberg. 2021. Abundance estimation of unmarked animals based on camera-trap data. Conserv. Biol. **35**: 88–100. doi:10.1111/cobi.13517

Harmelin-Vivien, M. L., J. G. Harmelin, C. Chauvet, and others. 1985. Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons méthodes et problèmes. Rev. Ecol. Terre Vie **40**: 467–539.

Harvey, E. S., M. Cappo, J. J. Butler, N. Hall, and G. A. Kendrick. 2007. Bait attraction affects the performance of remote underwater video stations in assessment of demersal fish community structure. Mar. Ecol. Prog. Ser. **350**: 245–254. doi:10.3354/meps07192

Hirt, M. R., W. Jetz, B. C. Rall, and U. Brose. 2017. A general scaling law reveals why the largest animals are not the fastest. Nat. Ecol. Evol. **1**: 1116–1122. doi:10.1038/s41559-017-0241-4

Hitt, S., S. Pittman, and R. Nemeth. 2011. Diel movements of fishes linked to benthic seascape structure in a Caribbean coral reef ecosystem. Mar. Ecol. Prog. Ser. **427**: 275–291. doi:10.3354/meps09093

Husak, J. F., S. F. Fox, M. B. Lovern, and R. A. V. D. Bussche. 2006. FASTER LIZARDS SIRE MORE OFFSPRING: SEXUAL SELECTION ON WHOLE-ANIMAL PERFORMANCE. Evolution **60**: 2122–2130. doi:10.1111/j.0014-3820.2006.tb01849.x

Juby, R., A. Bernard, and A. Götz. 2021. Day/night patterns of habitat use by dogfish sharks (Squalidae) at photic and subphotic warm-temperate reefs: evidence for diel movements and size- and sex-segregation. Afr. J. Mar. Sci. **43**: 325–336. doi:10.2989/1814232X.2021.1951839

Kilfoil, J., A. Wirsing, M. Campbell, J. Kiszka, K. Gastrich, M. Heithaus, Y. Zhang, and M. Bond. 2017. Baited Remote Underwater Video surveys undercount sharks at high densities: insights from full-spherical camera technologies. Mar. Ecol. Prog. Ser. **585**: 113–121. doi:10.3354/meps12395

Labrosse, P., M. Kulbicki, and J. Ferraris. 2002. Underwater visual fish census survey - proper use and implementation.

Layne, J. N., and A. H. Benton. 1954. Some Speeds of Small Mammals. J. Mammal. **35**: 103–104. doi:10.2307/1376079

Letessier, T., R. Proud, J. Meeuwig, M. Cox, P. Hosegood, and A. Brierley. 2021. Estimating pelagic fish biomass in a tropical seascape using echosounding and baited stereo-videography.doi:10.1007/s10021-021-00723-8

Liu, Y., W. Qi, D. He, Y. Xiang, J. Liu, H. Huang, M. Chen, and J. Tao. 2021. Soil resource availability is much more important than soil resource heterogeneity in determining the species diversity and abundance of karst plant communities. Ecol. Evol. **11**: 16680–16692. doi:10.1002/ece3.8285

Lopez-Marcano, S., E. L. Jinks, C. A. Buelow, C. J. Brown, D. Wang, B. Kusy, E. M. Ditria, and R. M. Connolly. 2021. Automatic detection of fish and tracking of movement for ecology. Ecol. Evol. **11**: 8254–8263. doi:10.1002/ece3.7656

Magneville, C., M.-L. Leréec-le-Bricquir, T. Dailianis, G. Skouradakis, T. Claverie, and S. Villéger. 2022. Long-duration remote underwater videos reveal that grazing by fishes is highly variable through time and dominated by non-indigenous species. Remote Sens. Ecol. Evol. **In Press**.

Mallet, D., and D. Pelletier. 2014. Underwater video techniques for observing coastal marine biodiversity: A review of sixty years of publications (1952–2012). Fish. Res. **154**: 44–62. doi:10.1016/j.fishres.2014.01.019

Marques, V., P. Castagné, A. Polanco Fernández, and others. 2021. Use of environmental DNA in assessment of fish functional and phylogenetic diversity. Conserv. Biol. **35**: 1944–1956. doi:10.1111/cobi.13802

Murphy, H. M., and G. P. Jenkins. 2010. Observational methods used in marine spatial monitoring of fishes and associated habitats: a review. Mar. Freshw. Res.

O'Connor, K. M., L. R. Nathan, M. R. Liberati, M. W. Tingley, J. C. Vokoun, and T. A. G. Rittenhouse. 2017. Camera trap arrays improve detection probability of wildlife: Investigating study design considerations using an empirical dataset. PLOS ONE **12**: e0175684. doi:10.1371/journal.pone.0175684

Radford, C., A. Jeffs, C. Tindle, R. Cole, and J. Montgomery. 2005. Bubbled waters: The noise generated by underwater breathing apparatus. Mar. Freshw. Behav. Physiol. **38**: 259–267. doi:10.1080/10236240500333908

Schobernd, Z., N. Bacheler, and P. Conn. 2014. Examining the utility of alternative video monitoring metrics for indexing reef fish abundance. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **71**. doi:10.1139/cjfas-2013-0086

Steenweg, R., M. Hebblewhite, R. Kays, and others. 2017. Scaling-up camera traps: monitoring the planet's biodiversity with networks of remote sensors. Front. Ecol. Environ. **15**: 26–34. doi:10.1002/fee.1448

Tebbett, S., A. Hoey, M. Depczynski, S. Wismer, and D. Bellwood. 2020. Macroalgae removal on coral reefs: realised ecosystem functions transcend biogeographic locations. Coral Reefs **39**. doi:10.1007/s00338-019-01874-w

Verberk, W. 2011. Explaining General Patterns in Species Abundance and Distributions. Nat. Educ. Knowledge **3**: 38.

Whitmarsh, S. K., P. G. Fairweather, and C. Huveneers. 2017. What is Big BRUVver up to? Methods and uses of baited underwater video. Rev. Fish Biol. Fish. **27**: 53–73. doi:10.1007/s11160-016-9450-1

Widmer, L., E. Heule, M. Colombo, A. Rueegg, A. Indermaur, F. Ronco, and W. Salzburger. 2019. Point-Combination Transect (PCT): Incorporation of small underwater cameras to study fish communities. Methods Ecol. Evol. **10**: 891–901. doi:10.1111/2041-210X.13163

Zarco-Perello, S., and S. Enríquez. 2019. Remote underwater video reveals higher fish diversity and abundance in seagrass meadows, and habitat differences in trophic interactions. Sci. Rep. **9**: 6596. doi:10.1038/s41598-019-43037-5

Supplementary Information

Supplementary Figure 1: Localisation of the study site



Supplementary Table 1: Distances between cameras Mayotte

	A1	A2	B1	B2	C1	C2	D	F	H
A1		1	20	20	40	40	85	100	110
A2			20	20	40	40	85	100	110
B1				1	15	15	60	80	90
B2					15	15	60	80	90
C1						1	45	60	70
C2							45	60	70
D								10	20
F									5

Supplementary Table 2: The studied species and their associated traits from (Cinner et al. 2016).

Species	Diet	Size Class	Home Range	Activity	Schooling	Level of water
Chaetodon trifasciatus	Invertivorous sessile	15-30cm	Sedentary	Day	Pairs	Bottom
Ctenochaetus striatus	Omnivorous	15-30cm	Sedentary	Day	Small Groups	Bottom
Gomphosus caeruleus	Invertivorous mobile	15-30cm	Mobile	Day	Solitary	Bottom
Parupeneus macronemus	Invertivorous mobile	30-50cm	Mobile	Day	Mobile	Bottom
Parapercis hexophtalma	Pelagic macro-organisms	15-30cm	Mobile	Day	Solitary	Bottom
Thalassoma hardwicke	Invertivorous mobile	15-30cm	Mobile	Day	Small Groups	Bottom

Supplementary Table 3: Results of the Analysis of Variance of the GLMM (negative binomial family) testing the effect of the number of cameras on the *SmaxN* metric

Variable	Effect type	Chisq statistic	Degree of Freedom	P(>Chisq)
Camera number	Fixed	739.55	8	$< 2 \times 10^{-16}$
Species name	Random	2819.57	5	$< 2 \times 10^{-16}$
Recording number	Random	1.58	2	0.45

Supplementary Table 4: Results of the Analysis of Variance of the GLMM (negative binomial family) testing the effect of the number of cameras on the (*SmaxN* - *maxN*) metric

Variable	Effect type	Chisq statistic	Degree of Freedom	P(>Chisq)
Camera number	Fixed	846.53	8	$< 2 \times 10^{-16}$
Species name	Random	2368.76	5	$< 2 \times 10^{-16}$
Recording number	Random	0.51	2	0.78

Supplementary Table 5 : Results of the Analysis of Variance of the GLMM (quasipoisson family) testing the effect of the recording duration on the *SmaxN* metric

Variable	Effect type	Chisq statistic	Degree of Freedom	P(>Chisq)
Recording duration	Fixed	51.65	5	6.37×10^{-10}
Species name	Random	1532.69	5	$< 2.2 \times 10^{-16}$
Recording number	Random	8.15	2	0.017

Supplementary Table 6: Results of the Analysis of Variance of the GLMM (quasi poisson family) testing the effect of the number of cameras on the (*SmaxN* - *maxN*) metric

Variable	Effect type	Chisq statistic	Degree of Freedom	P(>Chisq)
Recording duration	Fixed	16.30	5	0.0061
Species name	Random	956.53	5	$< 2.2 \times 10^{-16}$
Recording number	Random	5.09	2	0.078

Manuscrit D

Quantifying the three facets of species abundance temporal variability

Magneville Camille [1]

Fleuré Valentine [1]

Loiseau Nicolas [1]

Claverie Thomas [1, 2]

Villéger Sébastien [1]

[1] MARBEC, Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Montpellier, France

[2] Centre Universitaire de Formation et de Recherche de Mayotte, France

En préparation

Introduction

The abundance of species is one of the main drivers of their impact on ecosystem functioning through biotic interactions (Boulangeat et al. 2012), resource uptake (Liu et al. 2021) and colonization capacities (Verberk 2011). The spatial distribution of species abundance exhibits variations across different scales, from local to global (Graham & Nash 2013; Blowes et al. 2017). The unique features of this distribution determine whether a species is common or rare within its environment. Seven forms of spatial rarity and commonness have been defined using species local abundance, its geographical range and its habitat specificity (Rabinowitz 1981). While it has been hypothesized for a long time that rare species have only a limited impact on ecosystem functioning, studies have found that certain rare species can have crucial and unique functional roles (Lyons et al. 2005; Mouillot et al. 2013; Jain et al. 2014). Their loss can profoundly impact ecosystem functioning (Bracken & Low 2012). In order to quantify to which extent species carry redundant or unique functional roles compared to other species from their community, Violle et al. (2017) proposed to take into account the commonness and rarity of functions driven by species, based on species abundance and the functional traits they carry. However, this framework does not account for temporal variation in species abundance.

Less studied than spatial variation, temporal variation of abundances have been reported for many species at years and seasonal scales (Bartel et al. 2008; Shimadzu et al. 2013; Benedetti et al. 2019; Edgar et al. 2023) and at shorter temporal scales such as intraday and interday (McClanahan et al. 2007). These temporal variations can be the consequences of punctual environmental parameters disturbances (Garpe et al. 2006; Lamy et al. 2015) or cyclic variations (Lehodey et al. 2006), behaviors such as reproductive ones which can cause the aggregation of numerous conspecifics (Mourier et al. 2016), interactions temporal variability (Karakoç et al. 2020; CaraDonna et al. 2021) and direct human action through fauna and flora exploitation for instance (Hutchings & Reynolds 2004). Failure to account for such temporal variability of species abundance can lead to inaccurate assessments of species contributions to ecosystem functioning and species vulnerability to sporadic disturbances. A species which is highly abundant only during brief pulses in a given habitat has the same average abundance over time than a species which is continuously present over time but represented by a few individuals. Yet, the first species is more vulnerable to sporadic disturbances and its contribution to ecosystem functioning can be continuous over time and the second species is less vulnerable to sporadic disturbances and it has a punctual contribution to ecosystem functioning.

Quantifications of abundance temporal variations over a time period can be done by quantifying its temporal occurrence, *i.e.* the proportion of time steps on which the studied species is present (Magurran & Henderson 2003; Snell Taylor et al. 2018; Wilfahrt et al. 2021), quantifying abundance similarity across time through temporal autocorrelation (Hefley et al. 2017) or using more complex statistical approaches based on redundancy analysis (Louca & Doebeli 2015; Baho et al. 2015). These metrics are mainly used to detect autocorrelation, cyclicity or periodicity in abundance (Louca & Doebeli 2015; Baho et al. 2015; Hefley et al. 2017). Yet, as many other ecological features (e.g., traits), temporal variation in species abundance is multifaceted. The amount of abundance seen across time is its first facet. It quantifies how much a species is present across time. Then, its variability is the second facet. It quantifies how variable is the species abundance across time. Lastly, its regularity is the third facet. It quantifies how even is the abundance distribution across time. Thus, the quantification of temporal variations in species abundance should be described using complementary metrics defining these three facets.

We here propose three metrics to measure the quantity, variability and regularity facets of temporal abundance defining an easy-to-use framework. We then illustrate the benefits of these metrics to discriminate temporal patterns of species abundance for 16 reef fish.

Material and Methods

Computation of temporal abundance quantity, variability and regularity

Assessing temporal variation of abundance of a given species requires abundance values over time steps resulting from the time extent and frequency of the survey. The choice of temporal extent and frequency should align with the ecological question that has supported the survey protocol (e.g., mobility of studied species, area of the habitat). If needed, data can be interpolated or gathered into larger time steps to reduce micro temporal variations. The same survey protocol should be used if the temporal variability of several species is to be compared, to ensure metrics are computed using the same time steps, from the same time spans and area surveyed.

The first component, temporal abundance, is the mean abundance quantity through time TAB_q (Temporal ABundance quantity). It is computed as the average number of individuals seen over all time steps. High values of TAB_q refer to species having on average high abundance (*cf* Figure 1, scenarios 1-4) while low values of TAB_q refers to species having low abundance in the studied environment, including when it is absent most of the time (*cf* Figure 1, scenarios 5-8).

The second component quantifies abundance variability through time and is called TAB_v (Temporal ABundance variability). It is computed as the standard deviation of abundance values

divided by TAB_q. Low values of TAB_v (*i.e.,* close to 0) refers to species having low variations in abundance through time (*cf* Figure 1, scenarios 3, 4, 7, 8) while high values of TAB_v refer to species having high variations in abundance through time for instance through marked peaks of abundance surrounded by long absence periods (*cf* Figure 1, scenarios 1, 2, 5, 6). This component captures the global variability but it does not account for the proximity of abundance peaks through time.

The third component quantifies abundance regularity through time and is called TAB_r (Temporal ABundance regularity). It is computed using the detection of "plateaux" and peaks. Plateaux are defined as spans of successive timesteps with the same abundance which are surrounded by lower abundances. Peaks are defined on timesteps t for which:

$$Ab_t > Ab_{t-1} \text{ AND } Ab_t > Ab_{t+1}$$

where Ab_t refers to the abundance of the timestep t

Using a similar approach to the Functional Regularity index (FRO) (Mouillot et al. 2005) with the corrections from (Villéger et al. 2008), we defined the TAB_r metric as:

$$TAB_r = \frac{\sum_{i=1}^{P-1} \min\left(\frac{|Ti+1-Ti|}{(Ai+1+Ai)} \Big/ \frac{\sum_{i=1}^{P-1} |Ti+1-Ti|}{Ai+1+Ai)} ; \frac{1}{P-1} \right) - \frac{1}{P-1}}{1-\frac{1}{P-1}}$$

where

T_i refers to the timestep for the peak or "plateau" i

Ab_i refers to the value of abundance of the peak or "plateau" i

P refers to the number of peaks and "plateaux" and the first and the last time steps of the studied time span

TAB_r values lie between 0 and 1. TAB_v is close to 1 for species which peaks in abundance are of similar magnitude and regularly spaced across time (*cf* Figure 1, scenarios 1, 3, 5, 7) while TAB_r is close to 0 for species which peaks are unevenly spaced across time and/or of contrasted magnitude (*cf* Figure 1, scenarios 2, 4, 6, 8). To compute the three metrics, abundances are increased by one to get rid of TAB_r denominator being null. By construction, it does not change TAB_q and TAB_v values.

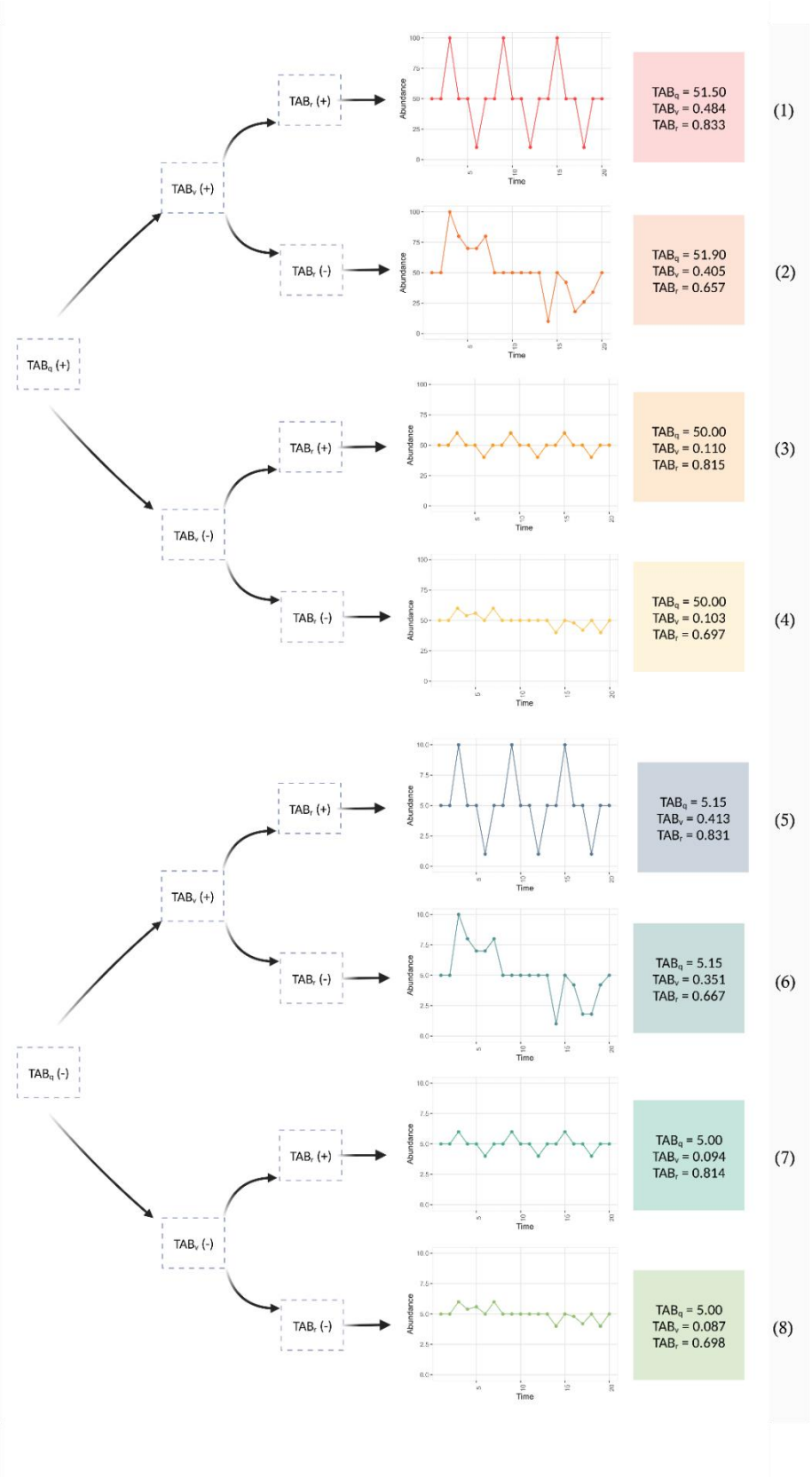


Figure 1: Illustration of the three metrics quantifying the complementary components of abundance variability through time. For each scenario, each metric is either high or low, illustrating the range of possibility for each of the three metrics.

In order to compute the three metrics, we built a R package currently available on Github (https://github.com/CmlMagneville/tempvar). It contains three functions, each computing one metric and one function to plot the abundance variation through time. It requires as input a dataframe gathering abundances across time steps (rows) for a single species or a set of species (columns) and then compute the 3 metrics presented above.

Application of the three metrics to a real study case

The three metrics were computed to quantify the temporal variability of 16 species of fishes over a coral reef from Mayotte (Western Indian Ocean) in the Marine Protected Area of N'Gouja (-12.96° lat ; 45.08° long). A network of twelve GoPro Hero 5 (GoPro Inc, United States) in waterproof housings was set up on the 08th of November 2020. Cameras recorded high-definition videos (1920 by 1080 pixels at 25 frames per second) and were synchronized with a one second precision. Camera synchronization was made using a watch passed in front of each camera, linking camera time and real time. Each camera has a 90° field-of-view and was mounted on a 20 cm high tripod. Immediately after the start of the recording, a 2m² quadrat was placed in front of each camera for 30 seconds and subsequently removed to avoid the disturbance of fish behavior. This quadrat deployment allowed us to measure fish abundance over this standardized area (Longo et al. 2014) by marking the quadrat shape on the computer interface.

Cameras recorded for about two hours, and we only kept videos starting 45 minutes after the divers left the surveyed area and finishing 15 minutes before divers came back near the camera to reduce the diver's effect on fish detection. Overall, one hour of recording between 11:30 and 12:30 was used.

The abundance of each species along each video was assessed using an annotation software by counting on each frame (1s precision), the number of individuals present above the 2m² surveyed area. Abundance was pooled across the 12 cameras for each species, thus abundance is expressed as the number of individuals seen simultaneously (*i.e.* 1s) on 24m² of the surveyed reef. In order to smooth the effect of temporal micro-variations, abundances were aggregated per one minute as the mean of the abundance over the 60 seconds. TAB_q, TAB_v and TAB_r were computed using the *tempvar* R package (https://github.com/CmlMagneville/tempvar).

To test the link between abundance metrics and functional distinctiveness we computed the functional distinctiveness of each of the 16 species following (Violle et al. 2017). Functional distinctiveness was computed relatively to the global pool of 109 species seen in the studied site which has been retrieved through video annotation. Species were described using six traits related to the key functions supported by reef fishes: activity period, mobility, position in the water column, size class,

schooling size and diet (Villéger et al. 2017). Traits values were collected in the database used in (Parravicini et al. 2020): all traits were coded as ordinal variables and diet was coded as a categorical variable. The *mFD* R package (Magneville et al. 2022b) was used to compute Gower functional distances between the 109 species.

Results and Discussion

We proposed three metrics for quantifying three complementary facets of temporal variation of species abundance. The three metrics show a high variability among the 16 species with a mean TAB_q of 0.295 individuals/min (sd = 0.940), a mean TAB_v of 2.710 (sd = 2.510) and a mean TAB_r of 0.716 (sd = 0.174) (Figure 1). TAB_q reflects the mean abundance seen through time. In our case study, we found low TAB_q values except for one species, which confirmed that most species are in low abundance in a community (Enquist et al. 2019). TAB_v reflects the variation through time around the mean abundance. We found that species with high TAB_v values were species seen sporadically. Lastly, TAB_r reflects the regularity of species presence through time. Our results show that species with high TAB_r values can be species seen in numerous and even peaks of similar abundance as *Ctenochaetus striatus* but can also be species seen only once in the time span as *Chaetodon trifascialis*. Moreover, for species that are present only a few seconds, TAB_r is even able to differentiate cases with a single peak of abundance. For example, *Chaetodon trifascialis* and *Zebrasoma scopas* are respectively the maximal and the minimal values of TAB_r while having both one peak. Yet *C. trifascialis* abundance peak appears at the middle of the sampling hour while *Z. scopas* abundance peak appears at the beginning of the sampling hour.

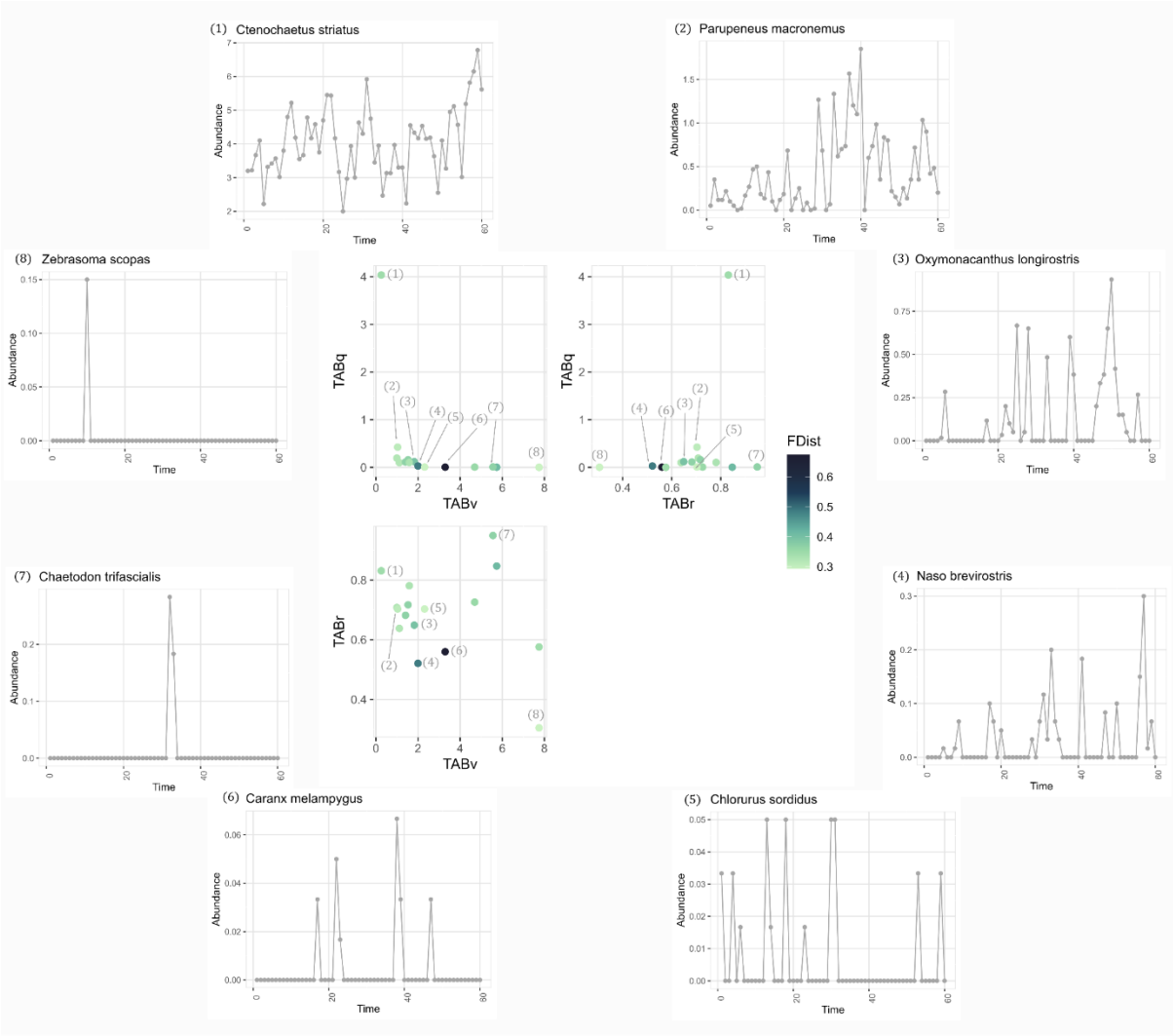


Figure 2: Illustration of TABq, TABv, TABr and the functional distinctiveness of 16 coral reef fish species. The three biplots in the middle show values of species for each pair of metrics quantifying abundance temporal variation, with colors reflecting the functional distinctiveness of each species. Plots around reflect the temporal variation of abundances for a subset of eight studied species, each time step being one minute long and associated abundance being the mean abundance over the minute.

The use of these metrics provides a quantification of species presence in a given habitat and can therefore help inform conservation strategies which must differ while protecting or monitoring a sporadic species or a species present all the time. In fact, punctual disturbances such as pollution or fishing can impact differently these species which have a distinct abundance distribution across time by sharply decreasing the abundance of sporadic species present only while the punctual disturbance occurs.

A species with a high TAB_r value and a low TAB_v value as *Ctenochaetus striatus* is easy to survey as individuals from this species have an even presence across time and their number does not vary much across time. On the other hand, a species like *Caranx melampygus* with high TAB_v and TAB_r values

is not easy to survey as its abundance varies a lot around the mean. A short survey duration could underestimate its abundance and even its presence. *Chaetodon trifascialis* is an extreme example of such a species as it only appears once with one individual at the middle of the sampled hour. As expected, the TAB_r index that accounts for the timing and magnitude of abundance peaks complements the information provided by the TAB_v. For example, while these two species have similar TAB_v values, *Chlorurus sordidus* has a higher regularity than *Naso brevirostris* as the magnitude of its abundance peaks are similar and evenly spaced whereas the magnitude of *N. brevirostris* abundance peaks varies through time. Computing TAB_q, TAB_v and TAB_r by analyzing previously collected data can thus help to increase our knowledge of species dynamics of habitat use to improve sampling campaigns and optimize the observation slots.

The three TAB metrics were not significantly correlated (Table 1).

Table 1: Spearman's correlation coefficient and associated p-value between the TAB_q, TAB_v, TAB_r and species functional distinctiveness

Metric 1	Metric 2	Coeff value	Pvalue
TABv	TABr	-0.424	0.080
TABq	TABv	-0.357	0.146
TABq	TABr	-0.082	0.747
TABq	functional distinctiveness	-0.324	0.190
TABv	functional distinctiveness	-0.109	0.666
TABr	functional distinctiveness	0.247	0.323

The correlation among metrics values can vary depending on species gregariousness and mobility. We expect a high TAB_r value and a low TAB_v value for sedentary species while a high TAB_v value and a low TAB_r can be expected from mobile species. While no significant correlation was found between any of the TAB metric and functional distinctiveness (Table 1) among the 16 species from our study case, we found that functionally distinct species have lower abundance (TAB_q), a higher moderate variability

(TAB_v) and a higher temporal regularity (TAB_r) compared to the functional common species. Thus, species with a distinct functional role such as *N. brevirostris* ou *C. melampygus* are often present in the environment with low and constant abundances.

The framework presented in this article could be applied to measures of species roles (e.g. grazing rate, excretion rate for fishes) which have been shown to vary at short temporal scales and to be not driven only by abundances (White et al. 2002; Magneville et al. 2022a). It will therefore allow better estimates of species functional roles across time by quantifying its quantity, variability and regularity components.

References

Baho DL, Futter MN, Johnson RK, Angeler DG. 2015. Assessing temporal scales and patterns in time series: Comparing methods based on redundancy analysis. Ecological Complexity **22**:162–168. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1476945X15000380 (accessed March 29, 2023).

Bartel RA, Knowlton FF, Stoddart LC. 2008. Long-Term Patterns in Mammalian Abundance in Northern Portions of the Great Basin. Journal of Mammalogy **89**:1170–1183. Available from https://doi.org/10.1644/07-MAMM-A-378.1 (accessed March 29, 2023).

Benedetti F et al. 2019. The Seasonal and Inter-Annual Fluctuations of Plankton Abundance and Community Structure in a North Atlantic Marine Protected Area. Frontiers in Marine Science **6**. Available from https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2019.00214 (accessed March 29, 2023).

Blowes SA, Belmaker J, Chase JM. 2017. Global reef fish richness gradients emerge from divergent and scale-dependent component changes. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **284**:20170947. Royal Society. Available from https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2017.0947 (accessed December 6, 2022).

Boulangeat I, Gravel D, Thuiller W. 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. Ecology Letters **15**:584–593.

Bracken MES, Low NHN. 2012. Realistic losses of rare species disproportionately impact higher trophic levels. Ecology Letters **15**:461–467.

CaraDonna PJ et al. 2021. Seeing through the static: the temporal dimension of plant–animal mutualistic interactions. Ecology Letters **24**:149–161. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ele.13623 (accessed April 4, 2023).

Edgar GJ et al. 2023. Continent-wide declines in shallow reef life over a decade of ocean warming. Nature **615**:858–865. Nature Publishing Group. Available from https://www.nature.com/articles/s41586-023-05833-y (accessed April 4, 2023).

Enquist BJ et al. 2019. The commonness of rarity: Global and future distribution of rarity across land plants. Science Advances **5**:eaaz0414. American Association for the Advancement of Science. Available from https://www.science.org/doi/10.1126/sciadv.aaz0414 (accessed March 29, 2023).

Garpe KC, Yahya SAS, Lindahl U, Öhman MC. 2006. Long-term effects of the 1998 coral bleaching event on reef fish assemblages. Marine Ecology Progress Series **315**:237–247. Available from https://www.int-res.com/abstracts/meps/v315/p237-247/ (accessed February 20, 2023).

Graham NAJ, Nash KL. 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. Coral Reefs **32**:315–326. Available from https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y (accessed December 6, 2022).

Hefley TJ, Broms KM, Brost BM, Buderman FE, Kay SL, Scharf HR, Tipton JR, Williams PJ, Hooten MB. 2017. The basis function approach for modeling autocorrelation in ecological data. Ecology **98**:632–646. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ecy.1674 (accessed March 29, 2023).

Hutchings JA, Reynolds JD. 2004. Marine Fish Population Collapses: Consequences for Recovery and Extinction Risk. BioScience **54**:297–309. Available from https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0297:MFPCCF]2.0.CO;2 (accessed October 17, 2022).

Jain M et al. 2014. The importance of rare species: a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies. Ecology and Evolution **4**:104–112. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ece3.915 (accessed October 27, 2022).

Karakoç C, Clark AT, Chatzinotas A. 2020. Diversity and coexistence are influenced by time-dependent species interactions in a predator–prey system. Ecology Letters **23**:983–993. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ele.13500 (accessed April 4, 2023).

Lamy T, Legendre P, Chancerelle Y, Siu G, Claudet J. 2015. Understanding the Spatio-Temporal Response of Coral Reef Fish Communities to Natural Disturbances: Insights from Beta-Diversity Decomposition. PLOS ONE **10**:e0138696. Public Library of Science. Available from https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0138696 (accessed February 20, 2023).

Lehodey P et al. 2006. Climate Variability, Fish, and Fisheries. Journal of Climate **19**:5009–5030. American Meteorological Society. Available from https://journals.ametsoc.org/view/journals/clim/19/20/jcli3898.1.xml (accessed February 20, 2023).

Liu Y, Qi W, He D, Xiang Y, Liu J, Huang H, Chen M, Tao J. 2021. Soil resource availability is much more important than soil resource heterogeneity in determining the species diversity and abundance of karst plant communities. Ecology and Evolution **11**:16680–16692. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ece3.8285 (accessed September 16, 2022).

Louca S, Doebeli M. 2015. Detecting cyclicity in ecological time series. Ecology **96**:1724–1732. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/14-0126.1 (accessed March 23, 2023).

Lyons KG, Brigham CA, Traut B h., Schwartz MW. 2005. Rare Species and Ecosystem Functioning. Conservation Biology **19**:1019–1024. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1523-1739.2005.00106.x (accessed March 23, 2023).

Magneville C, Leréec-le-Bricquir M-L, Dailianis T, Skouradakis G, Claverie T, Villéger S. 2022a. Long-duration remote underwater videos reveal that grazing by fishes is highly variable through time and dominated by non-

indigenous species. Remote Sensing in Ecology and Evolution **In Press**.

Magneville C, Loiseau N, Albouy C, Casajus N, Claverie T, Escalas A, Leprieur F, Maire E, Mouillot D, Villéger S. 2022b. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. Ecography **2022**. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ecog.05904 (accessed January 25, 2022).

Magurran AE, Henderson PA. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. Nature **422**:714–716. Nature Publishing Group. Available from https://www.nature.com/articles/nature01547 (accessed March 17, 2023).

McClanahan TR, Graham NAJ, Maina J, Chabanet P, Bruggemann JH, Polunin NVC. 2007. The influence of instantaneous variation on estimates of coral reef fish populations and communities. Marine Ecology Progress Series **340**:221–234. Inter-Research. Available from http://dx.doi.org/10.3354/meps34022 (accessed February 20, 2023).

Mouillot D et al. 2013. Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. PLOS Biology **11**:e1001569. Public Library of Science. Available from https://journals.plos.org/plosbiology/article?id=10.1371/journal.pbio.1001569 (accessed May 3, 2021).

Mouillot D, Mason WHN, Dumay O, Wilson JB. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. Oecologia **142**:353–359. Available from https://doi.org/10.1007/s00442-004-1744-7 (accessed March 22, 2023).

Mourier J, Maynard J, Parravicini V, Ballesta L, Clua E, Domeier ML, Planes S. 2016. Extreme Inverted Trophic Pyramid of Reef Sharks Supported by Spawning Groupers. Current Biology **26**:2011–2016. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982216305553 (accessed March 10, 2023).

Parravicini V et al. 2020. Delineating reef fish trophic guilds with global gut content data synthesis and phylogeny. PLOS Biology **18**:e3000702. Public Library of Science. Available from https://journals.plos.org/plosbiology/article?id=10.1371/journal.pbio.3000702 (accessed September 21, 2022).

Rabinowitz D. 1981. Seven forms of rarity. The biologicalaspects of rare plant conservation:205–2017.

Shimadzu H, Dornelas M, Henderson PA, Magurran AE. 2013. Diversity is maintained by seasonal variation in species abundance. BMC Biology **11**:98. Available from https://doi.org/10.1186/1741-7007-11-98 (accessed March 29, 2023).

Snell Taylor SJ, Evans BS, White EP, Hurlbert AH. 2018. The prevalence and impact of transient species in ecological communities. Ecology **99**:1825–1835. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ecy.2398 (accessed March 23, 2023).

Verberk W. 2011. Explaining General Patterns in Species Abundance and Distributions. Nature Education

Kowledge **3**:38. Available from https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/explaining-general-patterns-in-species-abundance-and-23162842/ (accessed September 16, 2022).

Villéger S, Brosse S, Mouchet M, Mouillot D, Vanni MJ. 2017. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. Aquatic Sciences **79**:783–801. Available from http://link.springer.com/10.1007/s00027-017-0546-z (accessed March 30, 2021).

Villéger S, Ramos-Miranda J, Flores-Hernandez D, Sosa-Lopez A, Mouillot D. 2008. Stable trophic structure across coastal nekton assemblages despite high species turnover. Marine Ecology Progress Series **364**:135–146.

Violle C, Thuiller W, Mouquet N, Munoz F, Kraft NJB, Cadotte MW, Livingstone SW, Mouillot D. 2017. Functional Rarity: The Ecology of Outliers. Trends in Ecology & Evolution **32**:356–367.

White WL, Choat J, Clements K. 2002. A re-evaluation of the diel feeding hypothesis for marine herbivorous fishes. Marine Biology **141**:571–579.

Wilfahrt PA et al. 2021. Temporal rarity is a better predictor of local extinction risk than spatial rarity. Ecology **102**:e03504. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ecy.3504 (accessed March 23, 2023).

Chapitre 5

Effet de la tropicalisation sur le fonctionnement d'un écosystème méditerranéen côtier



Banc de *Sarpa salpa* et de *Siganus rivulatus* capturé par une caméra longue-durée en Crète

Préface

En réponse au changement climatique et plus particulièrement au réchauffement des océans, les poissons des milieux côtiers étendent leur aire de répartition et se déplacent vers des zones de plus haute latitude (McLean et al. 2018; Gervais et al. 2021). Des espèces de zones tropicales se déplacent notamment dans des zones tempérées, on parle alors de *tropicalisation* de l'écosystème receveur (Vergés et al. 2019). Cette tropicalisation impacte les écosystèmes tempérés en affectant l'abondance des espèces natives, modifiant l'habitat et pouvant même inverser la structure trophique des milieux (Peleg et al. 2020). Le sud-est de la mer Méditerranée est l'une de ces zones en rapide tropicalisation (Bianchi & Morri 2003). Ainsi depuis l'ouverture du Canal de Suez en 1869, plus de 70 espèces tropicales se sont établies en Méditerranée (Azzurro et al. 2022). Parmi ces espèces, deux espèces herbivores de poissons lapins sont entrées au cours du 20ème siècle : *Siganus rivulatus* et *Siganus luridus*. Leur aire de répartition actuelle s'arrête à l'Ouest au niveau du détroit de Sicile (Azzurro & Andaloro 2005) et au Nord en Mer Égée. Dans la partie Est de Méditerranée, *Siganus rivulatus* et *Siganus luridus* constituent une part importante de la biomasse totale en poissons et leur présence est responsable d'un changement d'habitat : en effet, des zones qui contenaient auparavant de grandes canopées de macroalgues, sont maintenant constituées d'une matrice algale épilithique d'algues eucaryotes et de cyanobactéries (Sala et al. 2011). La perte de telles canopées diminue la biodiversité présente car ces canopées constituent un habitat pour le recrutement des larves et le développement des juvéniles (Steneck et al. 2002). Si les poissons lapins sont responsables d'une telle diminution de macroalgues, c'est qu'ils ciblent à la fois les macroalgues adultes et les stades de développement plus précoces, à la différence du principal herbivore de Méditerranée, la saupe (*Sarpa salpa*), qui ne cible que les individus adultes (Vergés et al. 2014).

Dans ce Chapitre, je me suis intéressée à l'activité d'herbivorie des quatre espèces herbivores de Méditerranée : les deux espèces natives, *Sarpa salpa* et *Sparisoma cretense* et les deux espèces invasives *Siganus rivulatus* et *Siganus luridus* (Manuscrit E). J'ai quantifié leur activité d'herbivorie par le biais des caméras longue-durée sur trois jours consécutifs dans un écosystème côtier au nord de la Crète (Grèce).

Manuscrit E

Long-duration remote underwater videos reveal that grazing by fishes is highly variable through time and dominated by non-indigenous species

Magneville Camille [1*]

Marie-Lou Leréec Le Bricquir [1]

Thanos Dailianis [2]

Skouradakis Grigorios [2]

Claverie Thomas [1, 3]

Villéger Sébastien [1]

[1] MARBEC, Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Montpellier, France

[2] Hellenic Centre for Marine Research (HCMR), Institute of Marine Biology, Biotechnology and Aquaculture (IMBBC), Heraklion, Crete, Greece

[3] Centre Universitaire de Formation et de Recherche de Mayotte, France

*corresponding author

Publié dans *Remote Sensing in Ecology and Evolution*

Citation : Magneville C, Leréec-le-Bricquir M-L, Dailianis T, Skouradakis G, Claverie T, Villéger S. 2022. Long-duration remote underwater videos reveal that grazing by fishes is highly variable through time and dominated by non-indigenous species. Remote Sensing in Ecology and Evolution **In Press**.

Introduction

The Mediterranean Sea is a threatened hotspot of biodiversity (Coll et al., 2010). Despite representing only 0.32% of the world's oceans volume, it hosts at least 4%of all known marine species (Bianchi & Morri, 2000) including 63 endemic fish species (Psomadakiset al., 2012). Mediterranean biodiversity is concentrated in coastal ecosystems that host more than 350 fish species (Coll et al., 2010). Although most Mediterranean coastal ecosystems host diverse and abundant macrophytes, including seagrass and macroalgae, there were only two herbivorous fish species: *Sarpa salpa* and *Sparisoma cretense*, before the opening of the Suez Canal. These native herbivorous species control biomass and diversity of macrophyte communities through grazing. For instance, *Cystoseira* spp. depth distribution is largely shaped by *S.salpa* herbivory, with a high dominance in spatial refuges with low herbivory (Vergés et al., 2014).

Coastal Mediterranean ecosystems have been increasingly affected by climate change, fishing, pollution and habitat destruction, which synergistically led to a marked alteration of its unique biodiversity (Coll et al., 2010). In addition, coastal Mediterranean ecosystems are hotspots of non-indigenous species (Rilov & Galil, 2009), with about 90 new exotic fish species that established during the twentieth century (Streftaris et al., 2005). Most of the exotic species that have successfully colonized the Mediterranean Sea (Rilov & Galil, 2009) came from the Red Sea through the Suez Canal opened in 1869 under the supervision of Ferdinand de Lesseps. Among the so-called 'lessepsian species', the two tropical herbivorous species, *Siganus rivulatus* and *Siganus luridus* were some of the first colonizers in 1927 and 1956, respectively (Ben-Tuvia, 1964). Since then, they have been expanding northward to the Levantine basin and the Aegean Sea and westward to the Strait of Sicily (Azzurro et al., 2017). In the coastal ecosystems of the Levantine basin (Israel, Lebanon, Turkey), the two rabbitfish species represent more than 80% of the total herbivorous species biomass,while native *S. salpa* is now scarce (Bariche et al., 2004; Sala et al., 2011). In these invaded regions, overgrazing of macroalgae by *Siganus* has also led to a remarkable habitat shift from well-developed algal assemblages to barren rocky substrates (Sala et al., 2011; Vergés et al., 2014). This removal of algal canopy by non-indigenous rabbitfishes eventually leads to the reduction of species richness of fish and of benthic invertebrates and to the reduction in total fish biomass (Vergés et al., 2014).

In many regions from Aegean, Ionian and Sicilian Seas the native and non-indigenous herbivorous fishes co-occur and macrophytes are abundant (Baricheet al., 2004; Vergés et al., 2014). In those ecosystems, little is still known about the contribution of each species to macrophyte removal. It is of particular interest to com-pare abundance and behaviour of native and non-indigenous species including the temporal variability of grazing activity and the interactions between species.

Assessment of fish abundance and grazing activity has so far mostly been performed with underwater visual census using scuba diving (Brock, 1954). However, diver presence through sound (Radford et al.,2005) and visual stimuli (Dickens et al., 2011) could bias estimates of species abundance and species behaviour (Dickens et al., 2011; Emslie et al., 2018). While such mobile and short-term (<2 h) surveys have allowed assessing the grazing rate at the individual level, they did not assess the variability of the grazing rate within and between days in a given micro-habitat (e.g. Fox & Bellwood, 2007; Robinson et al., 2020). Yet, understanding these temporal variations is a key challenge to apprehend ecosystem functioning. In fact, the variation in mobile species presence at a given location impacts the nutrient fluxes occurring in this given location. More specifically, as fishes are mobile and gregarious, their local abundance (Birt et al., 2012; Myers et al., 2016) and grazing behaviour could vary within and between days as could the timing activity between species (Scott et al., 2021; Tomas et al., 2005; White et al., 2002). While some video-based surveys of herbivory were conducted over multiple days and at various times within each day, we still know little about the between-days and within-days variabilities of grazing activity by herbivorous fishes. Using a long duration recording approach is thus essential to study these within and between day variations in a given microhabitat. So far, assessing grazing activity of fishes using long-duration remote underwater recordings has been done only in tropical ecosystems and rivers (Fox & Bellwood, 2008; Nunes et al., 2020; Tebbett et al., 2020).

We investigated the contribution of the native and non-indigenous herbivorous fishes to grazing on coastal macroalgae using a long-duration remote recording approach in a coastal ecosystem from Crete (Aegean Sea, Eastern Mediterranean) where the four fish species co-occur. We specifically address the following questions: (i) How does the abundance of native and non-indigenous species vary within a day and between days? (ii) How does the grazing activity vary between species within a day and between days? (iii) Can fish abundance be used as a proxy of herbivory pressure? and (iv) Does the presence of non-indigenous fishes affect the grazing behaviour of native fishes?

Materials and Methods

Sampling methods

The study was carried out in Kokkini Hani (35.3308°lat;25.25770°long) in northern Crete during three consecu-tive days in October 2019 (Fig.S1). The studied habitat was located 100 m off the shoreline, shallow (2 m depth) and dominated by sandy and rocky substrate covered by *Posidonia oceanica* patches, turf and macroalgae, respec-tively. Remote underwater camera systems consisted of two GoPro Hero 5 (GoPro Inc., USA) cameras positioned in opposite directions and within an acrylic cylindrical housing (diameter: 10.2 cm, length 30 cm; BlueRobotics,Torrance CA, USA). Each camera

was connected to a 10,000 mAh battery allowing a recording in high-definition video (1920 by 1080 pixels at 25 frames per second) for more than 12 hours. Each housing was mounted on a 20 cm high tripod. Two systems were placed 25 metres apart and video recordings from the four cameras were synchronized. Systems were deployed by divers just before sunrise (7:00) and picked up just before sunset (18:40). Immediately after the start of each recording, a 1m² quadrat was placed in front of each camera for 30 seconds and subsequently removed to avoid disturbance to fish behaviour. Since the cameras were static, this brief quadrat deployment at the beginning of the video recording was sufficient to monitor fish over this standardized area (Longo et al., 2014) by marking the quadrat shape on the computer interface. The four recording drops were representative of the local benthic composition and were mostly covered by a mixture of epilithic algal matrix (<2 cm tall brown, green and red algae) and of taller individuals of red and brown algae. They were close to *Posidonia oceanica* patches (<2m²). Meteorological and hydrological conditions were constant for three consecutive days of video recording (TableS3). Only videos recorded 60 minutes after the departure of divers and 10 minutes before their return on monitored drops (i.e. from 8:00:00 to 18:30:00) were retained for subsequent analysis, to remove the direct impact of divers on the recorded behaviour. Overall, we recorded 140 hours of high-definition videos.

Measuring abundance of herbivorous fishes and their grazing activity on videos

As annotating all individuals and their grazing behaviour is demanding (up to more than 10 minutes of annotation for each minute of video), we decided to assess the abundance and the grazing activity by the four herbivorous species (*Sarpa salpa*, *Sparisoma cretense*, *Siganus rivulatus*, *Siganus luridus*) on evenly spaced samples of each day-long video. Annotations of fish were thus done on sequences of 100 seconds every 10 minutes (i.e., six sequences of 1min40s per hour for a total of 10 minutes of annotation per hour) yielding 62 annotated sequences per day and per recording drop (equivalent to 103 minutes of annotations per day and per recording drop) for a total of 744 sequences over the 3 days and four drops.

For each of the video sequences, frames were extracted at a one frame per second rate, yielding 100 frames per sequence. For each frame, all individuals of the four stud-ied species present in the 1m² studied area were assigned into two behaviour types: 'swimming' was considered as the default behaviour and 'grazing' was annotated only when the mouth was in contact with turf or algae (Fig. S2). When the mouth was not visible, the behaviour was defined as swimming to prevent overestimation of the grazing rate.

Presence time was computed as the number of frames (hence seconds) in which a species was present within a 100-seconds sequence. The abundance of each species in each 100-seconds sequence

was calculated as the maximum number of individuals observed within a single frame (thereafter referred to as *maxN*) (Ellis & DeMartini, 1995; Willis & Babcock, 2000).

The allocation of grazing time for each species was calculated as the number of frames where the species is recorded grazing divided by the total number of frames where the species is present within a day and a drop.

The grazing activity for each species was computed as the total number of bites (i.e. an individual annotated as grazing in a frame) within a given time sequence. Then, the contribution of each species to the total herbivory over a given unit of time (from sequence to day) was computed as the proportion of total number of bites over the given unit of time made by each species.

To infer the potential grazed pressure for each species, individuals of the four species of interest were sampled in adjacent habitats of the studied ecosystem using gillnets: 28 individuals of juvenile *Sarpa salpa* (standard length between 7.5 and 12 cm) as only juveniles were seen on videos, seven individuals of juvenile and subadult *Sparisoma cretense* (7 cm to 16 cm), 28 individuals of adult *Siganus rivulatus* (12 to 16 cm) and eight juvenile individuals of *Siganus luridus* (7.5 to 12 cm). Mouth width, gape size and fish body length were measured as in Villéger et al., 2010. Mouth area was computed as an ellipse (mouth area = mouth width × gape size × π) for each individual and then average values were computed for each species. The potential grazed pressure was eventually computed as the product of the mouth area of each species times the bites number per unit of time.

Statistical analyses

For each species, we tested whether grazing rate was correlated with presence time and *maxN* per sequence using Spearman's rank correlation test on sequences where each species occurred. We then compared grazing time allocation and grazing activity between species using Kruskal–Wallis and associated Dunn tests. The difference of grazing activity of *S. salpa* and *S. cretense* when individuals were co-occurring with *Siganus* or without *Siganus* presence was assessed using Wilcoxon tests. Lastly, we tested for difference in the timing of grazing activity between species using a generalized mixed model with random effects and zero inflation correction:

bites number ~ species identity:sequence number +
(1|system identity/drop identity) +
(1 + sequence number|day)

We thus tested for the effects of species and of time (sequence number being seen as an ordinal variable) on bite numbers while controlling for the variation in drops (within camera systems) and the repartition of sequence number across days. The model was computed using the *glmmTMB* package and then the associated Nakagawa'sR2 (Nakagawa, 2012) was computed using the *performance* package.

All data were analysed using R 4.0.5 and analysis are available on Github (https://github.com/CmlMagneville/Herbivory_BioInv_Paper).

Results

Occurrence of the four species

Herbivorous fishes were present in 54.3% of the 744 annotated 100-second sequences, and in only 11.6% of the total 1,252 minutes (i.e. 20 hours) of video analysed (Fig.1).

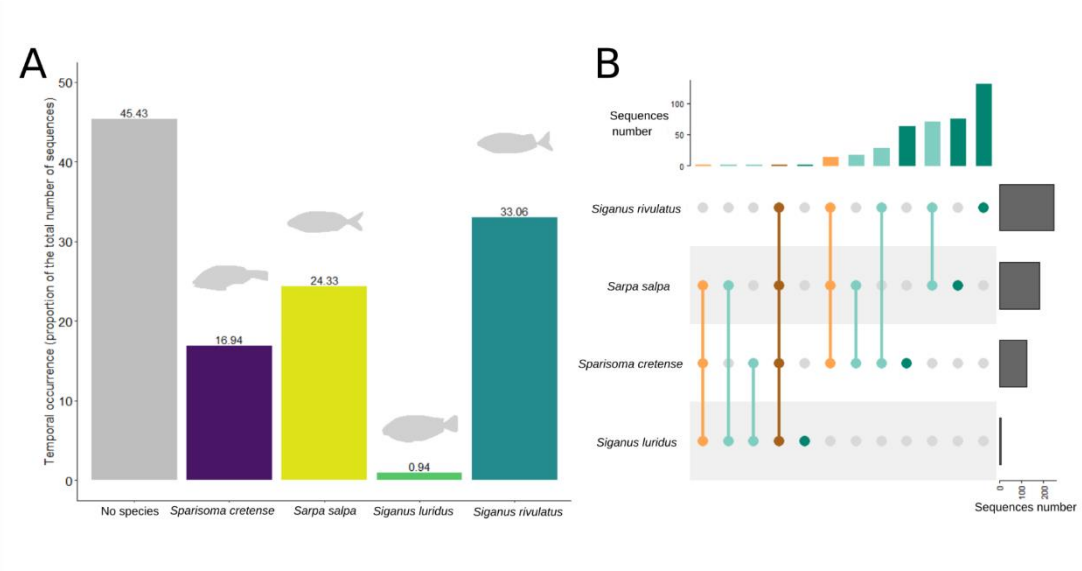


Figure 1: Occurrence and co-occurrence of the four herbivorous fish species on the 744 annotated sequences. (A) proportion of annotated sequences (1min40s) on which no fish or one of the four herbivorous species was detected. As several fishes can be detected in the same sequence, the sum of the proportions exceeds 100%; (B) the number of annotated sequences on which each species, pairs of species, triplets of species, and quadruplet of species were present ordered with increasing number of sequences. Lines colours reflect the number of species in a studied combination (dark green for one species, blue for two species, orange for three species and brown for four species).

Overall, the non-indigenous *S. rivulatus* was the most frequently present species (79 min), followed by the native *S. salpa* and *S. cretense* (55 min and 28 min respectively), while the non-indigenous *S. luridus* was present for only one minute. All individuals of the native *S. salpa* observed on videos were juvenile although a school of adults of *S. salpa* was spotted nearby while snorkelling (personal observations). Both juvenile and sub-adults of the other native species *S. cretense* were recorded. All individuals of the non-indigenous *S. luridus* and *S. rivulatus* recorded were adults, although few juveniles of siganids were observed in the surveyed site and other sites around Heraklion for the weeks before the survey (personal observations).

The four species occurred alone on 36.4% of the 744 sequences and 7.8% of the 75,144 annotated frames (Fig.S3). The native *S. salpa* and the non-indigenous *S. rivulatus* co-occurred in 11.7% of the 744 sequences representing 0.98% of the annotated frames. This co-occurrence represents 23.3% of frames where *S. salpa* was seen and 15.5% of frames where *S. rivulatus* was seen. The two natives and *S. rivulatus* co-occurred in less than 3% of sequences and less than 1% of the analysed time (*i.e.* < 20 seconds).

Distribution of grazing activity among the four herbivorous species

Time allocated to grazing between days and drops was highly variable for each species, ranging from 0 up to nearly 40% of the total presence time (Fig.S4). Time allocation was significantly different among species (Kruskal–Wallis, P-value < 0.001, Chi-Squared = 27.946, df = 3) with *S. salpa* and *S. rivulatus* having significantly higher time allocation for grazing (16.6% and 15.4% respectively) than *S. luridus* and *S. cretense* (1.06% and 5.40% respectively).

Grazing activity was highly variable among days and drops (Fig.2). Overall, the most active grazers were *S. salpa* and *S. rivulatus* that each contributed to more than 45% of the bites recorded daily in the 1m² quadrats. On the other hand, bites by *S. cretense* and *S. luridus* represented on average 8.86% and 0.2% of the daily bite number respectively.

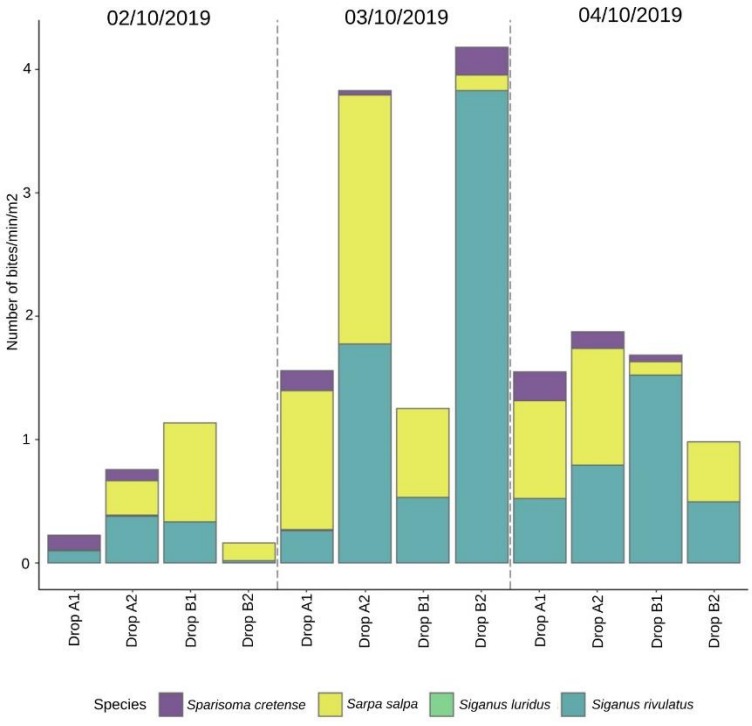


Figure 2: Distribution of bite rate across the four species per day and per drop.

The native *S. salpa* grazed on 38.8% of the 129 sequences in which it occurred without *S. rivulatus*, while it grazed on 67.4% of the 46 sequences in which the two species co-occurred. Taking abundance into account, grazing by *S. salpa* or by *S. cretense* was not significantly affected by the presence of *S. rivulatus* when maximal abundance was of one, 2–5 or 6–10 individuals (Wilcoxon test; P-value > 0.15) (Fig.3; Fig.S5).

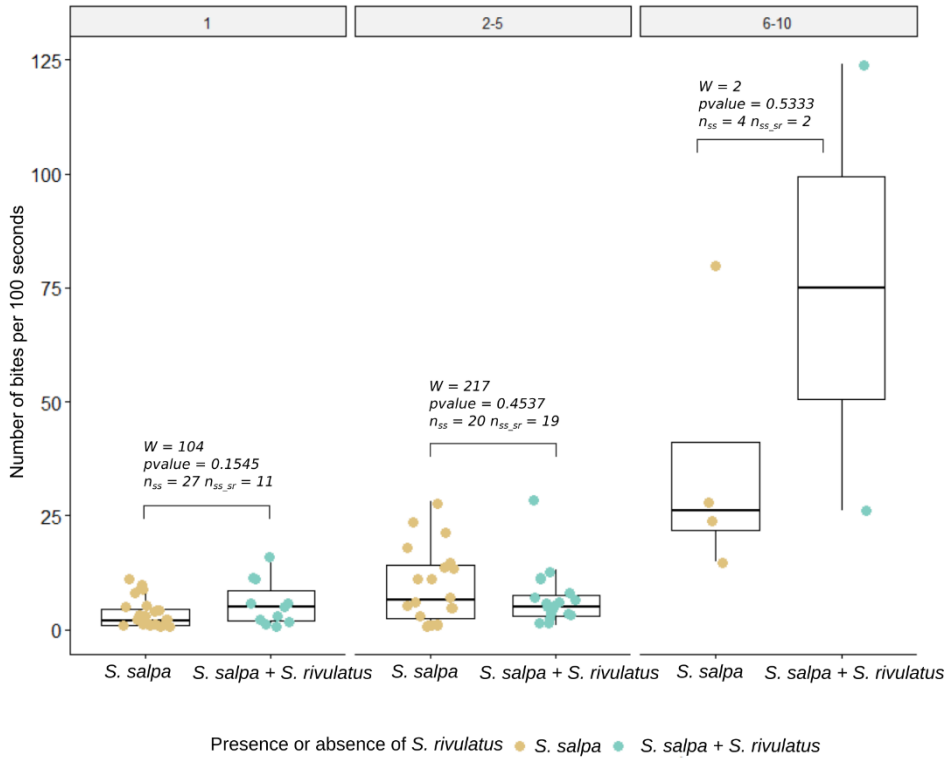


Figure 3: Variation of *S. salpa* grazing rate (bites number in a 1min40s sequence) according to the maximal number of *S. salpa* individuals seen in a sequence (1, 2–5, 6–10) (maxN) depending on whether *S. rivulatus* was present or absent. Only sequences where *S. salpa* was grazing were kept.

Comparing grazing activity and abundance

Abundance per sequence was different for all pairs of species (Kruskal–Wallis's test, P-value < 0.05; associated Dunn's test, Supplementary Table S1) with a mean number per sequence of 0.62 individuals for *S. rivulatus*, 0.47 for *S. salpa*, 0.34 for *S. cretense* and 0.01 for *S. luridus*. Among sequences with continuous presence of a given species (called time-occurrence), only one individual was present in > 60% of cases for each of the four species (Fig.S6). Groups of at least 10 individuals were spotted in 1.70% ofS. cretensetime-occurrence and less than 1 percent for S. *salpa* and *S. rivulatus* time-occurrence.

Correlation between abundance (maxN) and bite number was significant only for *S. salpa* and *S. rivulatus* with Spearman's correlation coefficients lower than 0.45 (Fig.4 and Table S2). Correlation between presence time and grazing activity was significant for all species except *S. luridus* (Fig. S5) with correlation coefficients higher than 0.50.

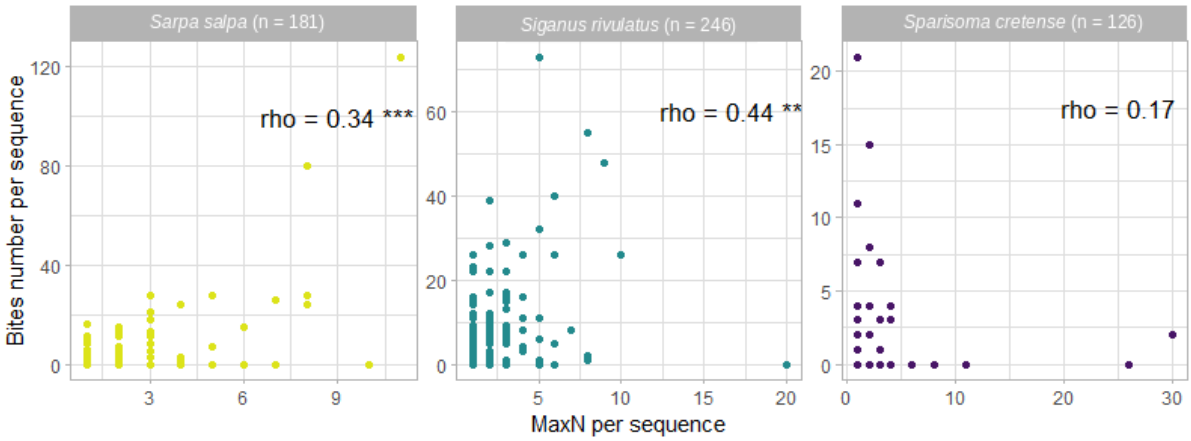


Figure 4: Correlation between maximal number of individuals and bites number in 1min40s sequences.

Temporal variation of grazing activity and interspecific variation of grazing

Grazing activity significantly differed between species and across time (Table 1).

Table 1. Effect of each variable used in the GLMM testing for the effects of fish species and time (using sequence number as an ordinal variable) and their interaction on grazing activity.

	Chi-Square	p-value ($\alpha = 0.05$)	Degree of freedom
Species identity	69.018	**<0.0001**	3
Sequence number	5.106	**0.0239**	1
Species:sequence number	2.905	0.406	3

If grazing was a homogeneous process, each of the 186 sequences would gather 0.67% of total recorded activity (red dotted line on Fig. 5). Sequences with no bite represent 37.63% of all sequences and the sequence with the highest number of bites recorded accounted for 9.55% of total grazing activity. The five highest grazing pulses cumulatively contributed to 23.66% of the total measured herbivory, as much as the 72 lowest grazing events combined. Overall, more than 55% of the total grazing activity recorded over the 3 days occurred on a single day (03 October 2019) (Fig. 5).

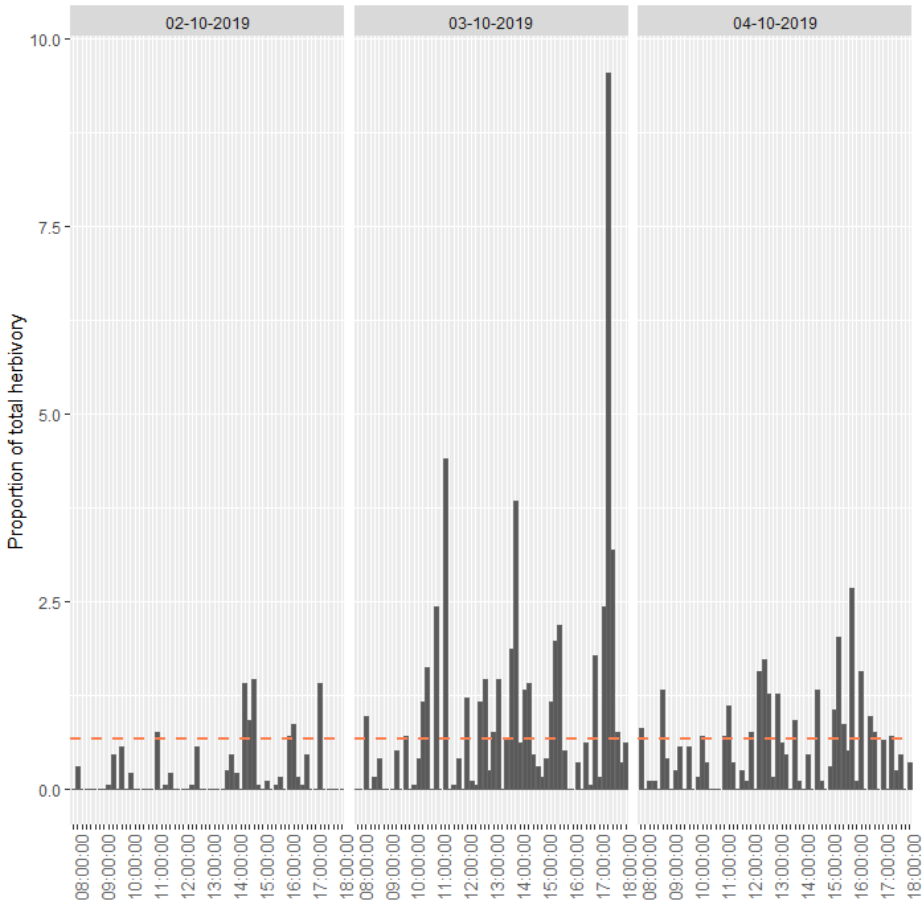


Figure 5: Variation of the grazing activity based on the proportion of total grazing realized per sequence (1min40s) throughout the three sampling days with the four 1m^2-drops pooled. Red dotted line shows the proportion of herbivory per sequence expected if the herbivory is temporally uniform.

Grazing activity of both *Sarpa salpa* and *Siganus rivulatus* was variable between days with more than half of their activity done on 03 October 2019 (Fig. 6). The afternoon timespan between 13:10:00 and 18:10:00 gathered most of the grazing activity of *S. salpa* and *S. rivulatus*. *Siganus rivulatus* individuals are present on 60.82% of sequences ($N = 97$) showing no grazing activity for this species and *S. salpa* individuals are present on 41.38% of sequences ($N = 116$) showing no grazing activity for this species.

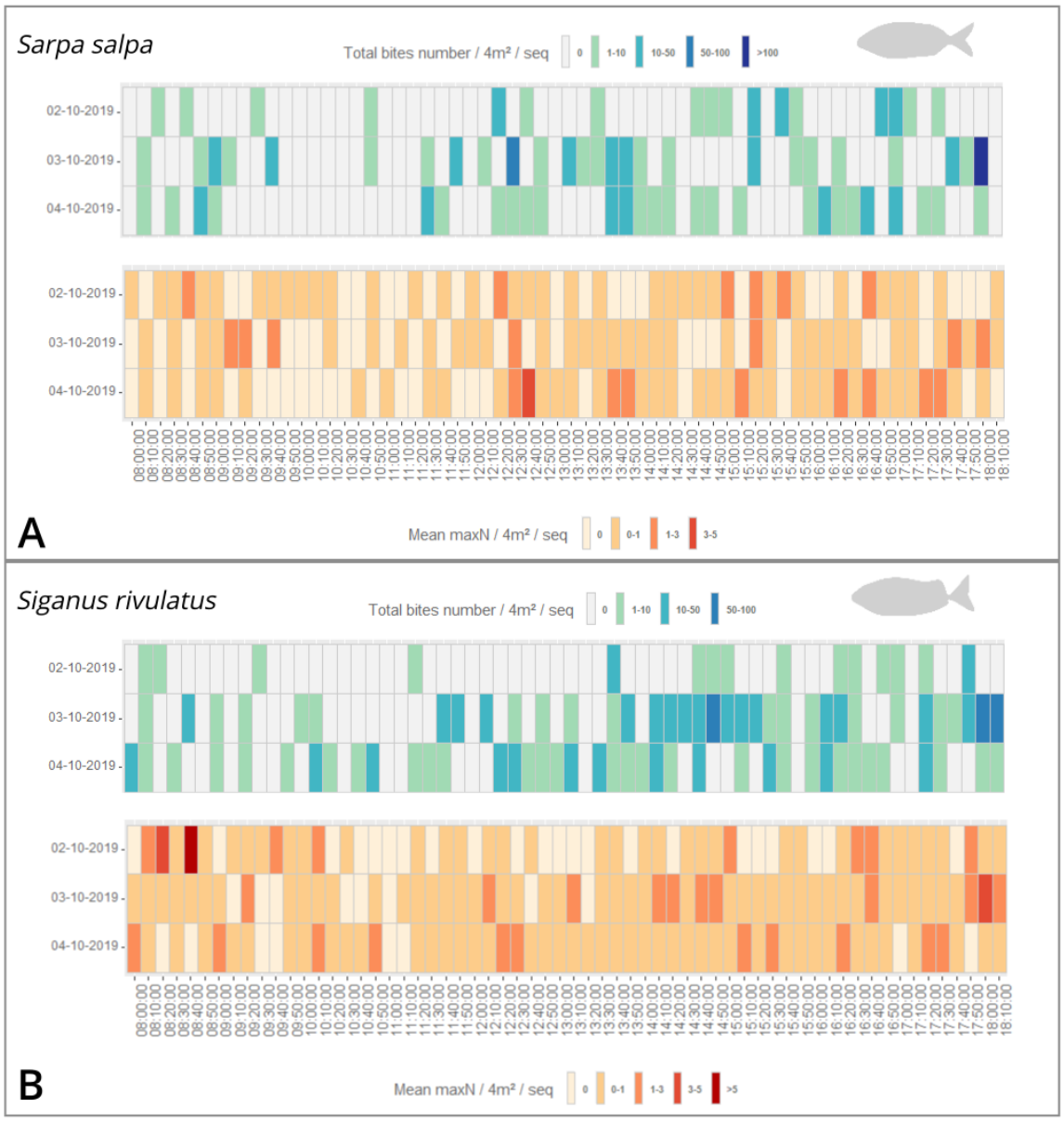


Figure 6: Heatmaps of grazing activity (top maps for A and B) and abundance intensity (bottom maps for A and B) for *S. salpa* (A) and *S. rivulatus* (B). Values are the average number of fish and bite rate over the four 1 m^2-drops. The pooled *maxN* per 100 seconds was computed using the mean of *maxN* across the four drops for a given sequence.

The non-indigenous *S. rivulatus* had a mean mouth area of 4.48 (± 0.70) cm^2 while the other species had a smaller mouth area of 2.62 (± 0.99) cm^2 for *S. cretense*, 1.87 (± 0.22) cm^2 for *S. luridus* and 1.84 (± 0.15) cm^2 for *S. salpa*. Overall, *S. rivulatus* had the highest contribution to algae removal with peaks in the afternoon, especially on 03 October 2019 (Fig.7).

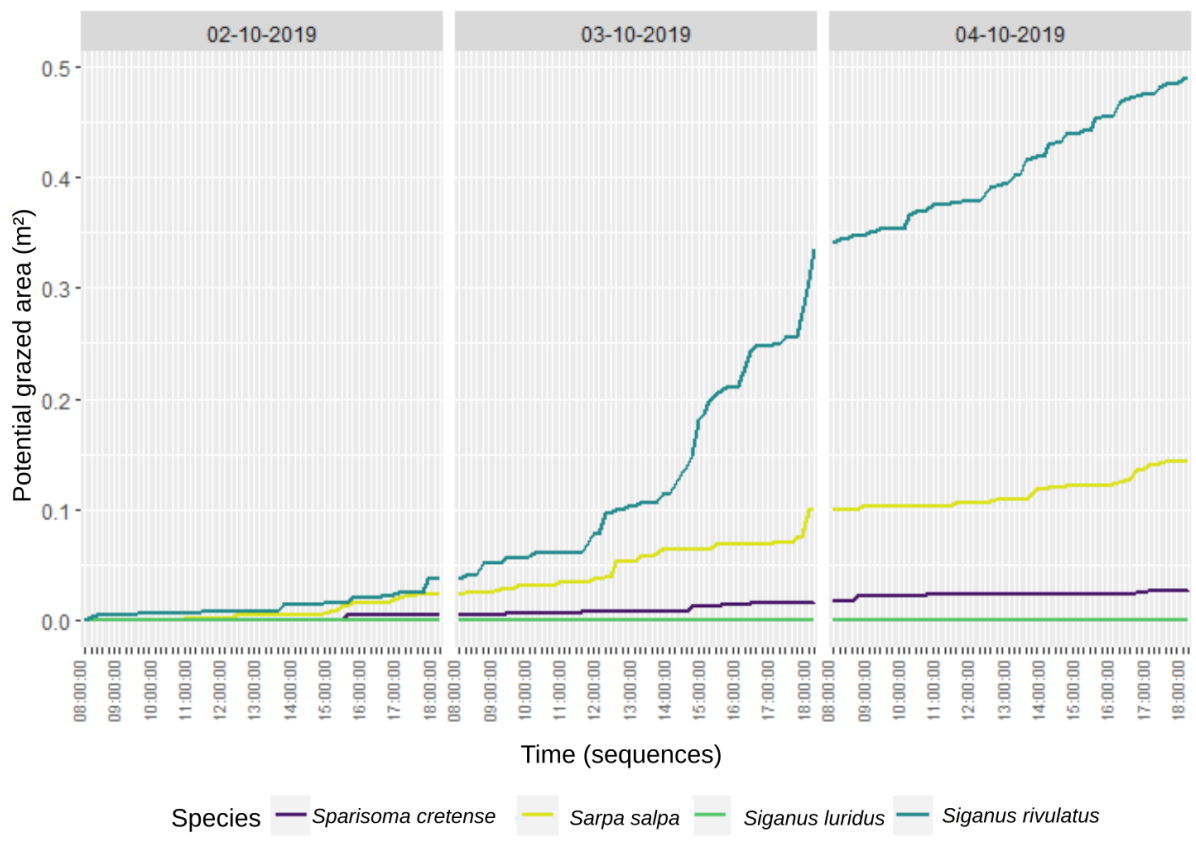


Figure 7: Cumulative potential area grazed across three days (total area across four plots of 1m^2 observed 1/6th of the time (412 minutes per day)).

Discussion

Daylong recording by remote underwater cameras in a shallow coastal ecosystem from the Eastern Mediterranean Sea revealed that grazing activity by native and non-indigenous fishes is highly variable between species, both between and within day.

Overall, the non-indigenous *S. rivulatus* had the highest algal removal, with a three times higher impact than the native *S. salpa*. These findings corroborate those found in the other sites from the Eastern Mediterranean where *S. rivulatus* presence is in fact responsible for a decrease of 65% of canopy algae abundance (Vergés et al., 2014). However, the presence of *S. rivulatus* does not prevent *S. salpa* grazing and the two species are often seen grazing and swimming in mixed schools (first time reporting such schools to our knowledge). Thus, the decreasing abundance of the native *S. salpa* in the part of the Eastern Mediterranean Sea where *S. rivulatus* is abundant, is likely not due to direct negative behavioural interactions.

Siganus luridus was scarcely recorded confirming its preference for deeper water than the three other species (Bariche *et al*., 2014). It would thus be informative to test if in habitats where *S.*

luridus is predominant, the grazing activity is higher than what we measured or if the non-indigenous *S. luridus* compete with the other non-indigenous species *S. rivulatus*. Moreover, despite observations of numerous post-larvae individuals in July 2019, there was an unusually low abundance of young-of-the-year Siganus *spp*. Therefore, future studies should measure how the grazing activity of each herbivorous species varies across larger temporal scales, especially between years.

Grazing activity was highly variable between days, with more than half of the bites recorded over only one third of total time. Environmental conditions (seawater and air temperature, wind and wave regime, currents) were similar over the three sampling days, so this variation can be attributed to fish behaviour. These temporal and spatial variabilities can be due to several parameters such as the benthic composition (Robinson et al., 2020), the nutritive quality of algae (White et al., 2002) or the fear of predators. In fact, *S. rivulatus* reduces its food consumption when exposed to chemical cues from a recently killed conspecific (Shapiro Goldberg et al., 2021). Some predators such as *Seriola dumerili* and *Octopus vulgaris* were spotted on the surveyed site, during day and night, respectively, although we did not observe predation on fishes. In this study, we investigated the grazing activity on three sampling days in a single season. It would thus be informative to increase the temporal scope of this study by sampling on a higher number of days and on different seasons to see if the observed diel patterns are consistent with our results.

While the two main herbivorous species were present throughout the daytime in the surveyed site, 71% of the combined grazing activity of *S. salpa* and *S. rivulatus* occurred during the afternoon. In the marine environment, some circadian biological rhythms have already been documented such as the day–night change in fish species richness, abundance and identity (Azzurro et al., 2013; Harvey et al., 2012; Myers et al., 2016) but diel variation in fish activities (such as grazing) remains understudied (Harvey et al., 2012). Our results support the diel feeding hypothesis suggested by Taborsky and Limberger (1980) and tested by only a few studies (Horn et al.,1990; Polunin & Klumpp, 1989; White et al., 2002; Zoufal & Taborsky, 1991). This hypothesis suggests a greater feeding activity in the afternoon linked with a higher algal nutritional value at this moment of the day (White et al., 2002). This pattern has already been documented for more than 20 herbivorous marine species (White et al., 2002. Moreover, as both *S. salpa* and *S. rivulatus* feed until dusk and then migrate away from feeding habitats to resting sites (Jadot et al., 2006; Pickholtz et al., 2018), they are likely to translocate nutrients from the feeding sites to night-resting sites (Bray et al., 1981; Meyer & Schultz, 1985). It would be enlightening to test whether diel grazing temporal variation is comparable among different habitats of a given ecosystem (i.e. algal beds, turf algae, seagrass meadows) as their nutritional value can vary differently across day's hours.

Overall, grazing activity by fishes was performed mostly in pulses. In fact, the five strongest events were equivalent in terms of bites number to the sum of the 72 weakest events, showing that the majority of herbivory is done by a few big grazing events. During a pulse, the grazing activity is mainly done by a single species, thus recording only one of the grazing pulses does not give a global picture of grazing activity. Such pulses of grazing activity have already been documented in terrestrial and subtidal environments (Armitage et al., 2013; Gibson et al., 2021) on time periods larger than a day such as a year. The within- and between-day large variability of herbivory calls for comprehensive surveys to be able to accurately measure the cumulated role of each species to this key function.

Importantly, we found no significant correlation between the number of individuals present at a given time and their total grazing activity. In fact, we recorded a large number of individuals with no grazing activity, and at different times few individuals with high *per capita* grazing rates. Hence, abundance of a species at a given time is not a good proxy for its feeding activity and thus herbivory could not be inferred only from fish counts, as already reported for coral reefs (Bejarano et al., 2017; Fox & Bellwood, 2008).

Long-duration remote cameras recording for all daylight time over several days allow accurate estimates of abundance and algae removal. However, very few studies have used these approaches (Fox & Bellwood, 2008; Longo et al., 2019; Nunes et al.,2020; Tebbett et al., 2020). Indeed, while remote underwater cameras are neither challenging to set up (e.g. by two divers) nor highly expensive (~500 USD per camera), analysing hundreds of hours of videos is a time-consuming process. The development of deep-learning algorithms to identify fish individuals and species as well as their behaviour (Ditria et al., 2020) could tackle this resource bottleneck and contribute to ease the use of long-duration remote underwater videos in marine ecology.

Acknowledgements

This project was funded by the French ANR (grant ANR-17-CE32-0003) through the EXOFISHMED project (https://exofishmed.cnrs.fr). We thank Arthur Escalas, Nicolas Loiseau, Amandine Avouac for their help during fieldwork and Fabien Leprieur for his inputs on statistical analysis.

References

Armitage, A.R., Ho, C.-K. & Quigg, A. (2013) The interactive effects of pulsed grazing disturbance and patch size vary among wetland arthropod guilds.PLoS ONE,8(10), e76672.https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076672

Azzurro, E., Aguzzi, J., Maynou, F., Chiesa, J. & Savini, D.(2013) Diel rhythms in shallow Mediterranean rocky-reef fishes: a chronobiological approach with the help of trained volunteers. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom,93(2), 461–470.https://doi.org/10.1017/S0025315412001166

Azzurro, E., Stancanelli, B., Di Martino, V. & Bariche, M.(2017) Range expansion of the common lionfish Pterois miles (Bennett, 1828) in the Mediterranean Sea: an unwanted new guest for Italian waters.BioInvasions Records,6(2), 95–98.https://doi.org/10.3391/bir.2017.6.2.01

Bejarano, S., Jouffray, J.-B., Chollett, I., Allen, R., Roff, G.,Marshell, A. et al. (2017) The shape of success in aturbulent world: wave exposure filtering of coral reef herbivory. Functional Ecology,31(6), 1312–1324.https://doi.org/10.1111/1365-2435.12828

Bariche, M., Letourneur, Y. & Harmelin-Vivien, M. (2004)Temporal fluctuations and settlement patterns of native andlessepsian herbivorous fishes on the Lebanese Coast (EasternMediterranean). Environmental Biology of Fishes,70(1), 81–90.https://doi.org/10.1023/B:EBFI.0000022928.15148.75

Ben-Tuvia, A. (1964) Two siganid fishes of Red Sea origin in the eastern Mediterranean.Bulletin of the Sea FisheriesResearch Station, Haifa,37,3–9.

Bianchi, C.N. & Morri, C. (2000) Marine biodiversity of theMediterranean Sea: situation, problems and prospects for future research. Marine Pollution Bulletin, 40 (5), 367–376.https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00027-8

Birt, M.J., Harvey, E.S. & Langlois, T.J. (2012) Within and between day variability in temperate reef fish assemblages:learned response to baited video. Journal of ExperimentalMarine Biology and Ecology,416–417,92–100.https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.02.011

Bray, R.N., Miller, A.C. & Geesey, G.G. (1981) The Fish connection: a trophic link between planktonic and rocky reef communities? Science, 214(4517), 204–205.https://doi.org/10.1126/science.214.4517.204

Brock, V.E. (1954) A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. The Journal of Wildlife Management,18(3), 297–308.https://doi.org/10.2307/3797016

Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Lasram, F.B.R.,Aguzzi, J. et al. (2010) The biodiversity of the MediterraneanSea: estimates, patterns, and threats.PLoS ONE,5(8), e11842.https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842

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(4), e18965. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018965

Ditria, E.M., Lopez-Marcano, S., Sievers, M., Jinks, E.L.,Brown, C.J. & Connolly, R.M. (2020) Automating the analysis of fish abundance using object detection: optimizing animal ecology with deep learning.Frontiers in MarineScience,7, 429.https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00429

Ellis, D.M. & DeMartini, E.E. (1995) Evaluation of a video camera technique for indexing abundances of juvenile pink snapper Pristipomoides filamentosus, and other Hawaiian insular shelf fishes.Fishery Bulletin US,93,67–77

Emslie, M.J., Cheal, A.J., MacNeil, M.A., Miller, I.R. &Sweatman, H.P.A. (2018) Reef fish communities are spooked by scuba surveys and may take hours to recover.PeerJ,6(9), e4886.https://doi.org/10.7717/peerj.4886

Fox, R. & Bellwood, D. (2007) Quantifying herbivory across a coral reef depth gradient.Marine Ecology-Progress Series,339,49–59.https://doi.org/10.3354/meps339049

Fox, R. & Bellwood, D. (2008) Direct versus indirect methods of quantifying herbivore grazing impact on a coral reef.Marine Biology,154(2), 325–334.https://doi.org/10.1007/s00227-008-0927-x

Gibson, K., Olofsson, J., Mooers, A.Ø. & Monroe, M.J. (2021)Pulse grazing by reindeer (Rangifer tarandus) can increase the phylogenetic diversity of vascular plant communities in the Fennoscandian tundra . Ecology and Evolution, 11(21), 14598–14614. https://doi.org/10.1002/ece3.8131

Harvey, E.S., Butler, J.J., McLean, D.L. & Shand, J. (2012)Contrasting habitat use of diurnal and nocturnal fish assemblages in temperate Western Australia. Journal ofExperimental Marine Biology and Ecology,426–427,78–86.https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.05.019

Horn, M., Murray, S., Fris, M. & Irelan, C. (1990) Diurnalfeeding periodicity of an herbivorous blenniid fish,Parablennius sanguinolentus, in the western Mediterranean. In:Trophic relationships in the marineenvironment. Proceedings of the 24th European marinebiology symposium. Aberdeen University Press: Aberdeen,pp. 170–182.

Jadot, C., Donnay, A., Acolas, M.L., Cornet, Y. & Bégout Anras, M.L. (2006) Activity patterns, home-range size, andhabitat utilization of Sarpa salpa (Teleostei: Sparidae) in the Mediterranean Sea.ICES Journal of Marine Science,63(1),128–139.https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.06.010

Longo, G.O., Ferreira, C.E.L. & Floeter, S.R. (2014) Herbivorydrives large-scale spatial variation in reef fish trophic interactions.Ecology and Evolution,4(23), 4553–4566.https://doi.org/10.1002/ece3.1310

Longo, G.O., Hay, M.E., Ferreira, C.E.L. & Floeter, S.R. (2019)Trophic interactions across 61 degrees of latitude in theWestern Atlantic.Global Ecology and Biogeography,28(2),107–117.https://doi.org/10.1111/geb.12806

Meyer, J. & Schultz, E. (1985) Migrating haemulid fishes as a source of nutrients and organic matter on coral reefs. Limnology and Oceanography,30 (1), 146–156. https://doi.org/10.4319/LO.1985.30.1.0146

Myers, E.M.V., Harvey, E.S., Saunders, B.J. & Travers, M.J.(2016) Fine-scale patterns in the day, night and crepuscular composition of a temperate reef fish assemblage.MarineEcology,37(3), 668–678.https://doi.org/10.1111/maec.12336

Nunes, L.T., Morais, R.A., Longo, G.O., Sabino, J. & Floeter,S.R. (2020) Habitat and community structure modulate fish interactions in a neotropical clearwater river.Neotropical Ichthyology,18(1), e190127.https://doi.org/10.1590/1982-0224-2019-0127

Pickholtz, R.S.M., Kiflawi, M., Friedlander, A.M. & Belmaker,J. (2018) Habitat utilization by an invasive herbivorous fish(Siganus rivulatus) in its native and invaded range. BiologicalInvasions,20(12), 3499–3512.https://doi.org/10.1007/s10530-018-1790-4

Polunin, N.V.C. & Klumpp, D.W. (1989) Ecological correlates of foraging periodicity in herbivorous reef fishes of theCoral Sea. Journal of Experimental Marine Biology andEcology,126(1), 1–20.https://doi.org/10.1016/0022-0981(89)90121-4

Psomadakis, P.N., Giustino, S. & Vacchi, M. (2012)Mediterranean fish biodiversity: an updated inventory with focus on the Ligurian and Tyrrhenian seas.Zootaxa,3263(1), 1–46.https://doi.org/10.11646/zootaxa.3263.1.1

Radford, C., Jeffs, A., Tindle, C., Cole, R. & Montgomery, J.(2005) Bubbled waters: The noise generated by underwater breathing apparatus. Marine and Freshwater Behaviour andPhysiology,38(4), 259–267.https://doi.org/10.1080/10236240500333908

Rilov, G. & Galil, B. (2009) Marine bioinvasions in theMediterranean Sea–history, distribution and ecology. In:Rilov, G. & Crooks, J.A. (Eds.)Biological invasions in marineecosystems, Vol.204. Springer, Berlin: Heidelberg, pp. 549–575.https://doi.org/10.1007/978-3-540-79236-9_31

Robinson, J.P.W., McDevitt-Irwin, J.M., Dajka, J.C., Hadj-Hammou, J., Howlett, S., Graba-Landry, A. et al. (2020) Habitat and fishing control grazing potential on coral reefs.Functional Ecology,34(1), 240–251.https://doi.org/10.1111/1365-2435.13457

Sala, E., Kizilkaya, Z., Yildirim, D. & Ballesteros, E. (2011)Alien marine fishes deplete algal biomass in the Eastern Mediterranean.PLoS ONE,6(2), e17356.https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017356

Scott, A.L., York, P.H. & Rasheed, M.A. (2021) Spatial and temporal patterns in macroherbivore grazing in a multi-species tropical seagrass meadow of the great barrier reef.Diversity,13(1), 12.https://doi.org/10.3390/d13010012

Shapiro Goldberg, D., Rilov, G., Villéger, S. & Belmaker, J.(2021) Predation cues lead to reduced foraging of invasive siganus rivulatus in the Mediterranean.Frontiers in MarineScience,8, 8:678848.https://doi.org/10.3389/fmars.2021.678848

Streftaris, N., Zenetos, A. & Papathanassiou, E. (2005) Globalisation in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas.Oceanography and Marine Biology,43, 419–453.Taborsky, M. & Limberger, D. (1980) The Activity Rhythm ofBlennius sanguinolentus Pallas. Marine Ecology,1(2), 143–153. https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1980.tb00216.x

Tebbett, S., Hoey, A., Depczynski, M., Wismer, S. & Bellwood,D. (2020) Macroalgae removal on coral reefs: Realised ecosystem functions transcend biogeographic locations. Coral Reefs,39(3), 203–214.https://doi.org/10.1007/s00338-019-01874-w

Tomas, F., Turon, X. & Romero, J. (2005) Seasonal and small-scale spatial variability of herbivory pressure on the temperate seagrass Posidonia oceanica.Marine Ecology Progress Series,301,95–107.https://doi.org/10.3354/meps301095

Vergés, A., Tomas, F., Cebrian, E., Ballesteros, E., Kizilkaya, Z.,Dendrinos, P. et al. (2014) Tropical rabbitfish and the deforestation of a warming temperate sea. Journal of Ecology,102(6), 1518–1527.https://doi.org/10.1111/1365-2745.12324

Villéger, S., Miranda, J.R., Hernandez, D.F. & Mouillot, D.(2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. Ecological Applications,20(6), 1512–1522.https://doi.org/10.1890/09-1310.1

Willis, T.J. & Babcock, R.C. (2000) A baited underwater video system for the determination of relative density of carnivorous reef fish. Marine and Freshwater Research,51(8),755–763.https://doi.org/10.1071/MF00010

White, W.L., Choat, J. & Clements, K. (2002) A re-evaluation of the diel feeding hypothesis for marine herbivorous fishes.Marine Biology,141(3), 571–579. https://doi.org/10.1007/s00227-002-0849-y

Zoufal, R. & Taborsky, M. (1991) Fish foraging periodicity correlates with daily changes of diet quality.Marine Biology,108, 193–196.https://doi.org/10.1007/BF01344333

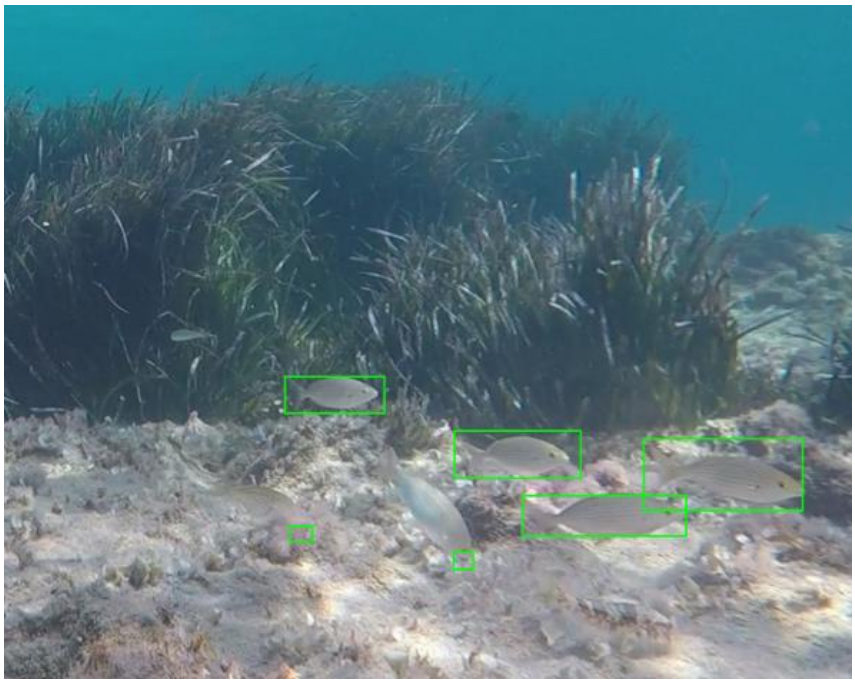
Supplementary information

Supplementary Figure 1. Map of the study site with sampling site highlighted as the blue dot

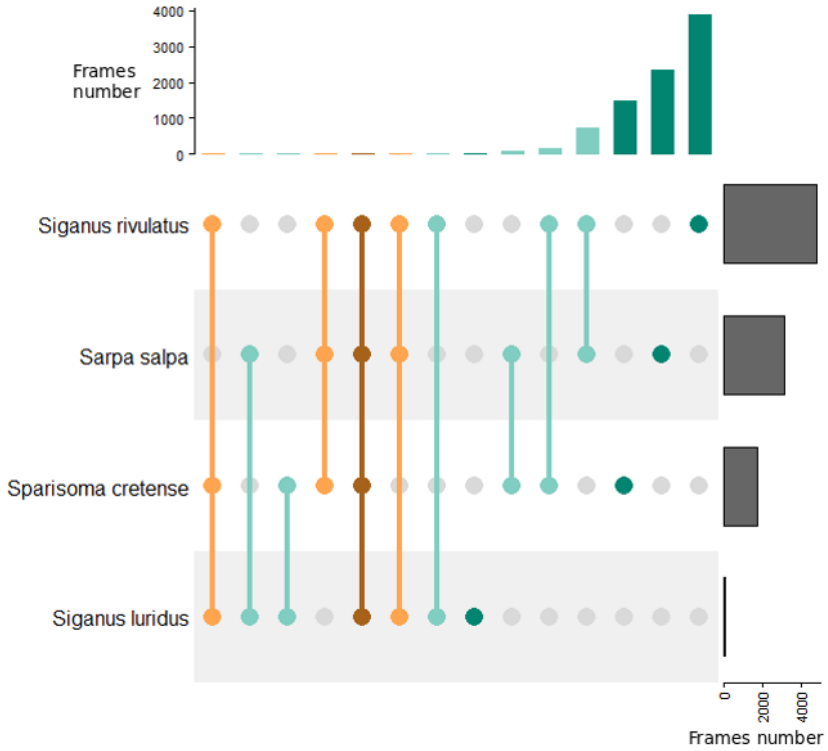


Supplementary Figure 2: Annotation of fish behaviours.

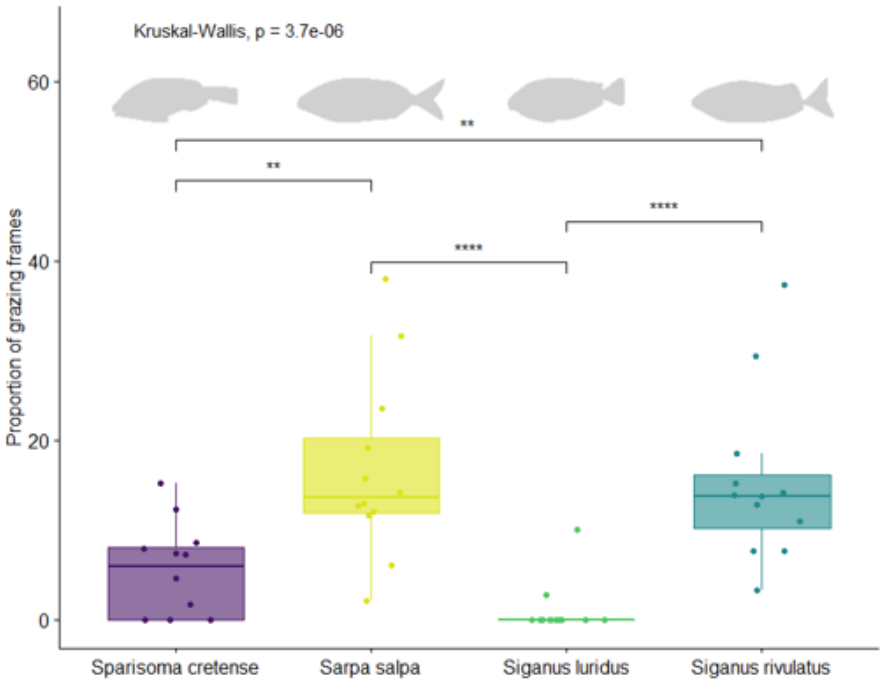
Only individuals that were passing through the quadrat were annotated, thus standardising the measures into a 1m² surface. A swimming individual was considered to be in the quadrat as long as a part of its body was in the quadrat. However, a grazing individual was considered to be in the quadrat only if its mouth was into the quadrat. An individual was considered to be grazing if the annotator saw its mouth in contact with the substrate and its body inclined. Examples with bounding boxes around fish swimming and bounding boxes around mouth of fish grazing.



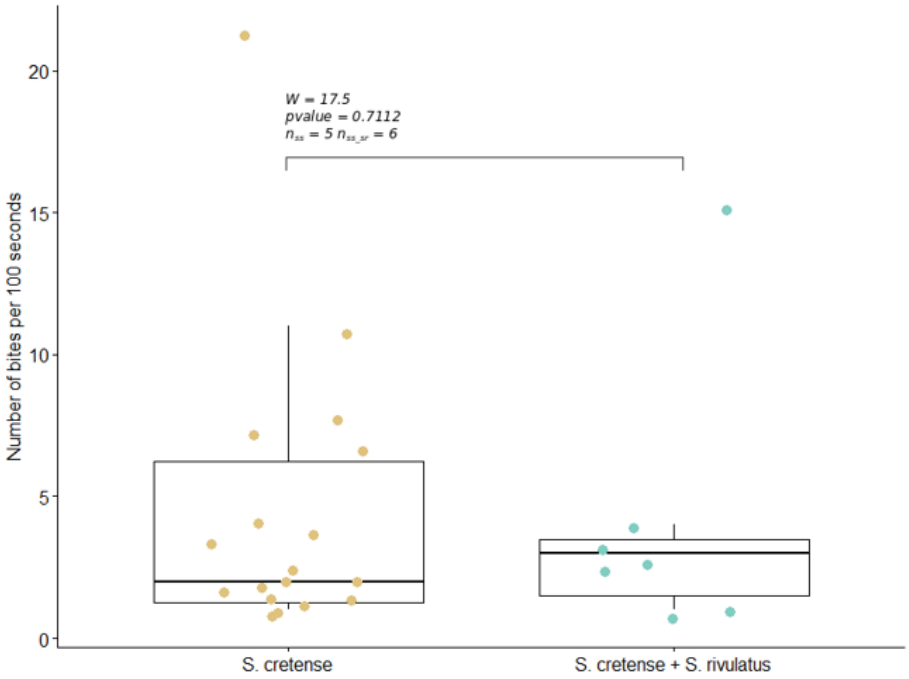
Supplementary Figure 3: Occurrence and co-occurrence of the four herbivorous species on the 74 144 annotated seconds: the number of seconds on which each species, pair of species, triplet of species, quadruplet of species in seen ordered with increasing number of sequences, lines colors reflect the number of species in a studied combination (dark green for one species, blue for two species, orange for three species and brown for four species).



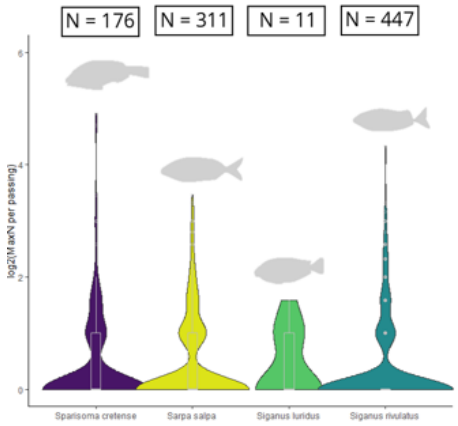
Supplementary Figure 4: Comparison of the allocation of grazing time based on the proportion of time where each species was grazing. Each dot represents data for a given 1m² drop and a given day (three sampling days and four drops pooled).



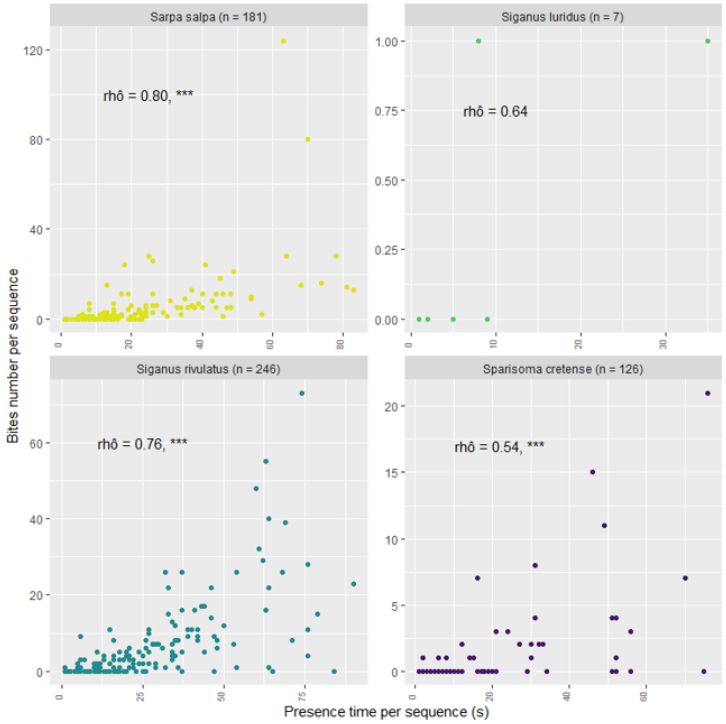
Supplementary Figure 5: Variation of *S. cretense* grazing rate (bites number in a 1min40s sequence) according to the maximal number of *S. cretense* individuals seen in a sequence (2 < maxN < 5) depending on whether *S. rivulatus* was present or absent. maxN = 1 and maxN > 5 were not considered as only one event gathered *S. cretense* and *S. rivulatus* when maxN = 1 and there was no event with maxN > 5 gathering *S. cretense* and *S. rivulatus*. Only sequences where *S. cretense* was grazing were kept.



Supplementary Figure 6: Log transformed maximal number of individuals per time-occurrence (i.e. a sequence of frames with continuous presence of a given species) number of occurrences per species is shown on top.



Supplementary Figure 7: Correlation between bites number and duration of presence (*i.e.* number of frames where a given species was seen within a sequence) in sequences where each species occurs.



Supplementary Table 1: Pairwise Wilcoxon's tests to test differences between *maxN* values of sequences across species

pvalues	*S. salpa*	*S. luridus*	*S. rivulatus*
S. luridus	4.94×10^{-29}	-	-
S. rivulatus	0.00464	1.95×10^{-44}	-
S. cretense	0.00041	2.72×10^{-14}	2.16×10^{-10}

Supplementary Table 2: Values of maxN and bites number for *S. luridus*

Observation number	Sequence number	Day	Camera	MaxN	Total bites number
1	seq5	02-10-2019	camA2	3	1
2	seq12	02-10-2019	camA2	1	0
3	seq3	03-10-2019	camA1	1	1
4	seq3	03-10-2019	camB2	1	0
5	seq9	03-10-2019	camA2	1	0
6	seq35	03-10-2019	camA1	1	0
7	seq19	04-10-2019	camA1	1	0

Supplementary Table 3: Environmental conditions of the three sampling days

Sampling day	Current speed	Horizontal visibility	Sea Temperature	Wave height	Wave light
02/10/2019	None	>10m	26	None	Sunny
03/10/2019	None	>10m	26	None	Sunny
04/10/2019	None	>10m	26	None	Sunny

Chapitre 6

Effet de la protection sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes marins côtiers



Pêche au filet (Comores) – Photographie d'Esméralda Longépée

Préface

Les récifs coralliens se développent dans des conditions environnementales précises qui changent rapidement suite aux actions anthropiques (Duffy 2021). Ces changements ont entraîné la réduction de plus de la moitié de la couverture en récifs coralliens depuis 1950 (Eddy et al. 2021). Pour faire face à cette crise des récifs coralliens (Bellwood et al. 2004; Hughes et al. 2017) et préserver le fonctionnement de ces écosystèmes desquels six millions de personnes dépendent (Cinner 2014), les Aires Marines Protégées (AMP) ont été développées. Elles couvrent actuellement 27% des récifs coralliens mondiaux avec différents niveaux de régulation (Burke et al. 2011). Leur implantation est majoritairement décidée sur la composition spécifique, pour maximiser la richesse en espèces protégées ou seulement les populations de certaines espèces menacées, clef de voûte ou d'un intérêt culturel ou économique (Isaac et al. 2007). Cependant, la prise en compte de la diversité fonctionnelle est cruciale afin de conserver les fonctions portées par les organismes et ainsi préserver le fonctionnement des écosystèmes. L'étude de certains processus fonctionnels a montré des résultats neutres (Bruno et al. 2019) ou positifs (Mumby et al. 2006; Nash et al. 2016; Bonaldo et al. 2017; Topor et al. 2019) des AMPs actuelles sur l'activité d'herbivorie, activité d'alimentation définie comme l'un des huits processus clefs des récifs coralliens (Brandl et al. 2019). Cependant l'étude de l'impact des AMPs sur d'autres processus écologiques importants reste très peu développée. De plus, les mesures de conservation actuelles ignorent une troisième composante de la diversité: la *diversité phylogénétique*. Cette facette de la biodiversité reflète le patrimoine évolutif qui permet de posséder une caractéristique avantageuse lors d'un changement des conditions environnementales (Forest et al. 2007). Perdre cette composante de la diversité peut alors mener à un potentiel d'adaptation réduit des communautés (Purvis 2005). Si de nombreuses études s'intéressent à l'effet des AMPs sur la diversité, l'abondance, la taille des espèces et en moindre nombre le fonctionnement, peu d'entre elles s'intéressent à l'effet des différents niveaux de régulations (mais voir (Hall et al. 2023)). Enfin, la variabilité temporelle existant aux échelles intra et inter journalières n'est pas prise en compte dans les études cherchant à quantifier l'impact des AMPs sur la biodiversité et/ou le fonctionnement. Pourtant, les variations à ces courtes échelles temporelles peuvent biaiser notre évaluation de l'effet de la protection.

Dans ce Chapitre, je quantifie dans un premier temps l'accumulation temporelle intra et inter journalière des trois facettes de la diversité, taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle, au sein de deux AMPs présentant une restriction plus ou moins forte des activités (Manuscrit F). Dans un second

temps, j'étudie la variabilité temporelle aux échelles intra et inter journalières de trois activités d'alimentations mesurées dans ces deux AMPs (Manuscrit G).

Manuscrit F

Detecting benefits of protection level on biodiversity facets in a sea of temporal scarcity

Magneville Camille [1*]

Dedieu Solène [1]

Loiseau Nicolas [1]

Claverie Thomas [1, 2]

Villéger Sébastien [1]

[1] MARBEC, Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Montpellier, France

[2] Centre Universitaire de Formation et de Recherche de Mayotte, France

[*]corresponding author

Soumis dans *Aquatic Conservation*

Introduction

Human activities synergistically threaten biodiversity through climate change, habitat fragmentation, overexploitation, pollution or biological invasions (Bellard, Marino & Courchamp, 2022). These threats have led to changes in species composition, abundance and richness which ultimately disrupt ecosystem functioning (Ceballos & Ehrlich, 2002; Gaston & Fuller, 2008). In order to safeguard biodiversity in the face of such declines, the number of protected areas has been growing for the last two decades, leading to 16% of the lands and 7.5% of the oceans being currently designated as protected (Sala et al., 2021). The effectiveness of Protected Areas mostly depends on their protection level (Zupan et al., 2018; Friedlander et al., 2019; Turnbull, Johnston & Clark, 2021) which ranges from poor protection where activities with high impact on species are poorly or not restricted, to full protection where no extractive activities are allowed (Horta e Costa et al., 2016). In the marine realm, numerous studies have found a positive effect of protected areas, particularly old and large areas with a no-take policy, on fish biomass (Mosquera et al., 2000; Russ et al., 2008; Lester et al., 2009; Emslie et al., 2015; Cox et al., 2017; Strain et al., 2019) and fish size (Lester et al., 2009; Emslie et al., 2015), especially for species targeted by fisheries. However, most studies focused on comparing fish diversity in protected areas *versus* fished areas while few compared between levels of protection (but see Hall, Sievers & Kingsford, 2023) which prevents from fully understanding whether banning only some fishing techniques in poorly protected areas is as effective as no-take policies in fully protected areas.

In addition, the establishment of protected areas has most often focused on threatened, umbrella, endemic species or species with an economic value (Isaac et al. 2007), thus protecting taxonomic diversity (TD). In doing so, current conservation efforts disregard other key facets of biodiversity such as phylogenetic diversity (PD). This biodiversity facet represents the evolutionary heritage and losing PD could lead to a reduced potential of communities to respond to environmental changes because of a reduced evolutionary potential (Purvis, Gittleman and Brooks, 2005). However, the existing network of protected areas falls short in adequately safeguarding this facet of biodiversity, as the global marine protected area network only covers 17.6% of the fishes' Tree of Life. (Mouillot et al. 2015). Functional diversity (FD) which reflects the value and range of those species and organismal traits that influence ecosystem functioning (Tilman, 2001), is also poorly represented in the current protected area network (e.g. Devictor et al. 2010, Mouillot et al. 2011, Guilhaumon et al. 2015). This diversity facet is key for understanding both ecosystem functioning (Cardinale et al. 2012, Naeem et al. 2012) and ecosystem resilience (Yachi and Loreau, 1997, Bellwood et al. 2003). Taxonomic, phylogenetic and functional diversities are not necessarily congruent (Devictor et al. 2010, Strecker et

al. 2011, Brum et al. 2017, Cadotte & Tucker 2018) and thus do not necessarily act as good surrogates for each others (Devictor et al. 2010, D'Agata et al. 2014, Mazel et al. 2018). For instance, an assemblage with a high number of species (high TD) which are functionally redundant (i.e. have similar functional roles), has a lower FD than an assemblage with a lower number of species (low TD) with distinct functional roles. Thus, biodiversity conservation requires studying the three facets altogether (Pollock, Thuiller & Jetz, 2017). But the extent to which Marine Protected Areas enhance the complementary facets of biodiversity remains largely unknown.

While there is evidence that taxonomic diversity varies over years, months and seasons, few studies, mostly marine ones, have focused on its variation on short temporal scales displaying ambivalent results (Colton & Alevizon, 1981; Santos, Monteiro & Gaspar, 2002; Thompson & Mapstone, 2002; Willis, Badalamenti & Milazzo, 2006; Birt, Harvey & Langlois, 2012; Chabanet et al., 2012; Myers et al., 2016; Luise Bach & Smith, 2021). The causes of these within- and between- day variations remains uncertain but may be linked to species behaviour, for instance to their foraging activity which has been shown to vary at these short temporal scales (Zemke-White, Choat & Clements, 2002; Magneville et al., 2022a). To our knowledge, there have been no studies to explore such variations of functional and phylogenetic diversities. Yet, these short temporal scale variations could affect the assessment of conservation benefit through bias in detection of rare species which could belong to unique lineages and/or support unique combinations of traits. A comprehensive survey of all rare species is needed as those species can enhance resistance to species invasions (Lyons and Schwarz, 2001) or play a key role in trophic control (Bellwood 2006) and nutrient cycling (Theodose et al. 1996) and are particularly vulnerable to global changes and other human-induced disturbances (Davies, Margules & Lawrence, 2004).

Using long-duration remote underwater cameras, we assessed reef fish diversity within a fully protected Marine Protected Area (MPA) and in a nearby poorly protected MPA from Mayotte island (Western Indian Ocean). We specifically address the following questions: (i) How do the taxonomic, phylogenetic and functional diversities vary within a day and across days? (ii) Is there an effect of the protection level on taxonomic, phylogenetic and functional diversities and species, lineages and traits composition? (iii) How do short temporal variations of biodiversity facets impact our perception of protection effect?

2 - Material and Methods

Remote Underwater Video recording

This study was carried out in two sites in Mayotte lagoon (Western Indian Ocean) (*see* Supplementary Figure 1). The first survey site, N'Gouja (-12.9639° lat; 45.0870 long), is within a fully protected marine area ("Parc Naturel Marin de Mayotte" https://parc-marin-mayotte.fr/) where fishing is prohibited. The second survey site, Bouéni (-12.9162° lat; 45.0807 long), is within a poorly protected marine area. It is 5.3 km away from the fully protected area and is used by local artisanal fishers using only hooks from pirogues (nets and spearfishing are prohibited). The fringing reefs from the two sites were similar with an average depth of 3m, comprising a mix of branching and encrusting living corals, algal turf and detritic substrates. Survey was carried out on six days spanning from 03/11/2020 to 06/11/2020 and from 08/11/2020 to 09/11/2020, surveying each site every other day. Two GoPro Hero 5 cameras (GoPro Inc, United States) with external batteries were placed in two waterproof housings (four inches watertight enclosure, Blue Robotics, United States) mounted on a 35 cm high tripod. Cameras were set to record high-definition videos (1920 by 1080 pixels at 25 frames per second) with a 90° field-of-view.

Cameras were set up 40m apart with no substrate obstructing the camera's field-of-view. After the start of the recording, cameras were synchronised with a one second precision (passing the same digital watch in front of each camera at the beginning of their respective recording). Then, a 2m² quadrat was briefly placed in front of each camera to enable the measurement of fish diversity across this standardised area (Longo et al. 2014). The microhabitats present in each quadrat were similar between the two sampling sites.

Cameras recorded continuously between 06:30 and 18:00, thus recording from 1h after dusk to 30 minutes before dawn. To reduce the diver's effect on fish detection, only videos starting one hour after the divers left the surveyed area and videos finishing one hour before divers came back were kept. Overall, ten hours of videos (from 07:30:00 to 17:30:00) were thus analysed for each day and each camera, representing a total of 120 hours of video.

Measuring species, functional and phylogenetic diversities on videos

For each day and each camera, the ten hours of continuous recording were divided into 33 video files of 17min42s (due to the 4Go size limit when used by GoPro saved files). Frames were extracted from each video file at a rate of one frame per second. The first occurrence of each species appearing on a given video file on the water column above the 2m² surveyed area was recorded. Thus, we noted the identity of all species appearing in each video sequence of 17min42s. Then, we merged

at a second level the data from the two cameras per day and site. Species richness was computed on each sequence as the number of species then standardised by dividing by the overall number of species seen on both sites in this study.

Phylogenetic distances between species were calculated using the phylogeny from (Rabosky et al., 2018) through the *fishtree* R package (Chang et al., 2019). Of the total 130 species seen on both sites, six species were not present in the phylogeny. Therefore, we selected sister species that were included in the phylogeny from Rabosky et al. (2018) (*see* Supplementary Table 1 for species replacement). Phylogenetic richness was calculated on each sequence as the Faith's PD index (Faith, 1992) i.e. the sum of the length of the branches of the minimum spanning path linking species seen on the studied sequence divided by the sum of the entire phylogeny branches length.

Functional diversity was assessed accounting for six traits related to the key functions supported by reef fishes: activity period, mobility, position in the water column, size class, schooling size and diet (Villéger et al., 2017). Traits values were collected from the database collected in Parravicini et al. (2020): all traits were coded as ordinal variables and diet was coded as a categorical variable (*see* Supplementary Table 2 for traits categories). Species with the same trait values were grouped into 76 functional entities i.e. groups of species sharing the same combinations of functional traits (Mouillot et al 2014). Trait-based distances between all pairs of entities were computed using the Gower distance (Villéger et al 2008). The functional space was computed using a PCoA based on the distances between functional entities (Mouillot et al 2014). The quality of functional spaces from two to ten PC axes was computed using the mean absolute deviation index which computes the absolute deviation between species traits-based distances and species distances in the functional space (Magneville et al., 2022b). The five-dimensional space was chosen as the one with the best quality i.e. the one which reflects the best species trait-based distances (Maire et al 2015). The first functional axis was correlated with the six functional traits, with big-sized, very mobile, piscivore species and species with a high position in the water column being associated with positive values of the first axis (Supp Fig 2). The second functional axis was mainly correlated with home range, activity period, schooling and diet, with solitary species being associated with positive values of the second functional axis. Functional richness (FRic) (Villéger, Mason & Mouillot, 2008) was computed as the volume of the convex hull shaping all species of a given assemblage in the functional space. Two additional facets of functional diversity were measured: functional dispersion (FDis) computed as the mean distance of each species to the centre of gravity of the species from the studied assemblage (Laliberté & Legendre, 2010) and functional specialisation (FSpe) calculated as the mean distance of each species to the centre of gravity of the functional space (Bellwood et al., 2006; Mouillot et al., 2013b). In addition, the functional specialisation of each species was computed as the distance to the gravity centre of the functional space. This measure was then standardised by dividing all values by the

maximum values across all species. Computation of all functional diversity indices was performed using the *mFD* R package *version 1.0.3* (Magneville et al., 2022b).

To draw the accumulation curves of each biodiversity facet (species richness, phylogenetic richness, functional richness, functional dispersion and functional specialisation) in each site over the three survey days, the indices were computed taking into account all the species seen before the end of increasing number of video sequences (from 1 to 99).

Species rarity

The temporal rarity of each species was measured for each site as the number of videos of 17min42s on which the species has been detected over the three days of recording within a given site, divided by the total number of videos of the site. Super rare species were defined as species occurring in at most 5% of the videos of a given site (Mouillot et al., 2013a), rare species were species whose percentage of video occurrence was >5% and < 25% and common species were defined as species occurring in ≥ 25% of videos of a given site. A species can belong to different rarity categories on the two studied sites.

To test for a phylogenetic signal of temporal rarity within each site we computed the phylogenetic D index (Fritz & Purvis, 2010). This index tests whether temporal rarity of species is randomly distributed along the phylogenetic tree or if they are clustered according to their temporal rarity. A low value indicates common species and rare/super rare species are clustered in distinct parts of the phylogenetic tree. The index was computed using the *phylo.d()* function of the *caper* R package *version 1.0.1*.

Dissimilarity between species assemblages

Taxonomic dissimilarity in species composition was computed with the Jaccard index between all pairs of videos. Its turnover component which represents the rate of species replacement, independently from difference in species richness was computed following Baselga, (2012). Phylogenetic dissimilarity (i.e., dissimilarity in lineage composition) was computed using a Jaccard-like index. Its turnover component (Leprieur et al., 2012) represents the degree of replacement of a lineage part by another one between two assemblages. Functional dissimilarity was computed using a Jaccard-like index applied to convex hulls shaping species in the functional space. Its turnover component (Villéger, Grenouillet & Brosse, 2013) quantifies the degree of replacement of functional strategies between two assemblages. Taxonomic and phylogenetic dissimilarities and their turnover components were computed using the *betapart* package version 1.5.6 (Baselga & Orme, 2012) and functional dissimilarity and its turnover component was computed using the *mFD* package (Magneville et al., 2022b).

To test if dissimilarity in species, lineage and trait compositions were different across days and sites, we computed three PERMANOVA using the dissimilarity in species, lineage and traits between all pairs of videos.

Dissimilarity and its turnover component were also computed in each site among the 3 pairs of survey days (i.e., accounting for all species seen during each day), and between the two sites (i.e. accounting for all species seen during the 3 days).

Vulnerability of biodiversity to Species Loss

The vulnerability of functional richness and of phylogenetic richness of each site to species loss was studied according to three scenarios (following Leitão et al., 2016). The first scenario simulates the random loss of species by randomly removing species from one to the number of species present in the studied site. One hundred iterations of such random species loss were computed. The second scenario simulates the loss of species going from the most common to the rarest in each site while the third scenario simulates the loss of species going from the rarest to the most common.

3 - Results

Accumulation of TD, FD and PD within each day and across days

After the three days, 130 species in total were recorded with 109 species seen in the fully protected area, 98 species seen in the poorly protected area and 77 species being common between the two sites. Diversity estimates increased during the three days for the three facets of biodiversity, TD, FD and PD (Figure 1). TD showed a steady increase across the sampling days especially in the fully protected area with a cumulated richness of 55% of the total richness at the end of the first sampling day, 73% of the total richness at the end of the second sampling day and 84% of the total richness at the end of the third sampling day. FD and PD displayed increases interspersed with “plateaux” particularly on the second and third sampling days. Functional dispersion (FDis) and functional specialisation (FSpe) values showed high variations across days with a mean FDis of 0.52 (sd = 0.03) and a mean FSpe of 0.37 (sd = 0.02) in the fully protected area, a mean FDis of 0.53 (sd = 0.01) and a mean FSpe of 0.38 (sd = 0.007) in the poorly protected area with low values at the beginning of the first day (Supp. Figure 3).

Within each site, the inter-day dissimilarity between videos was significantly higher than intra-day dissimilarity for TD and PD (See Supp Table 3 and Supp Table 4 for associated Wilcoxon’s tests).

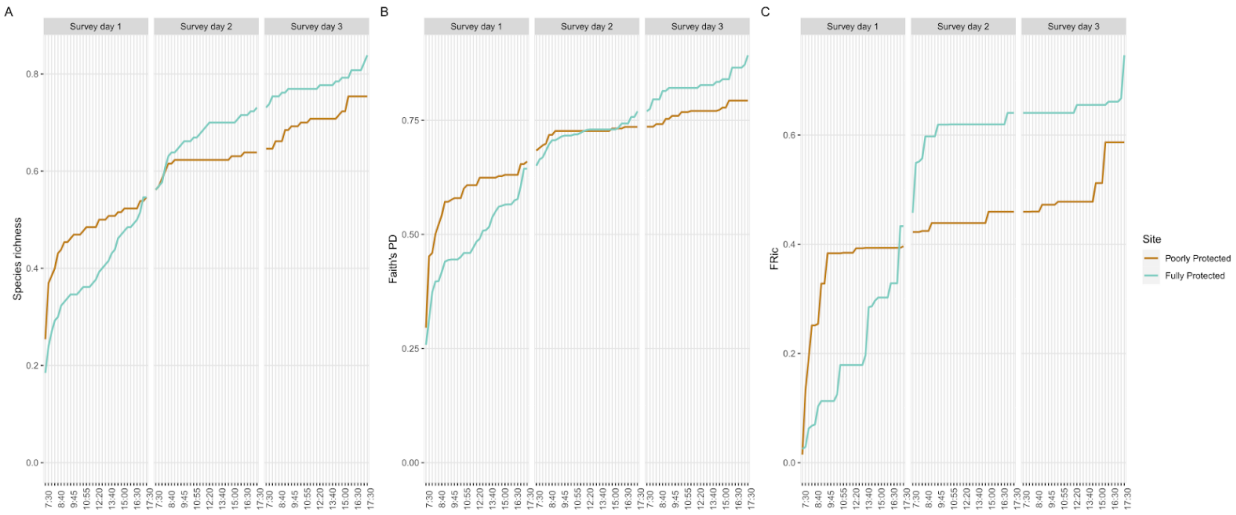


Figure 1: Census of taxonomic, phylogenetic and functional richness across days. Accumulation of detected species richness (A), phylogenetic richness (B) and functional richness (C) across the three days for the two sites. Values are expressed as a proportion relative to the total richness present in the two sites over the three days. The site in the fully protected area (N'Gouja) is represented in green while the site in the poorly protected area (Bouéni) is represented in brown.

Taxonomic richness increases throughout the day, with a sharp increase at the beginning of the recording (Figure 2). Between 25.61% and 46.48% of the total species richness observed within a single day was captured in the first video (i.e., first 17min 42s). Species richness does not reach a "plateau" at the end of each day. The mean taxonomic dissimilarity between days was 36.57% in the fully protected area (sd: 0.8%) and 36.42% in the poorly protected area (sd: 0.4%). Overall, the fully protected area hosted 68% of functional richness detected on both sites and 89% of phylogenetic richness detected on both sites and the poorly protected area counted 59% of functional richness detected on both sites and 79% of phylogenetic richness detected on both sites. Functional and phylogenetic richness accumulation curves were similar to the taxonomic accumulation curve with a sharp increase at the beginning of the day and no asymptote at the end of the day (Figure 2). The mean functional dissimilarity between days in the fully protected area was of 40.86% (sd: 4.25%) and 37.98% (sd: 6.67%) in the poorly protected area. The mean phylogenetic dissimilarity between days was 30.02% (sd: 4.27%) in the fully protected area and 24.43% (sd: 0.8%) in the poorly protected area.

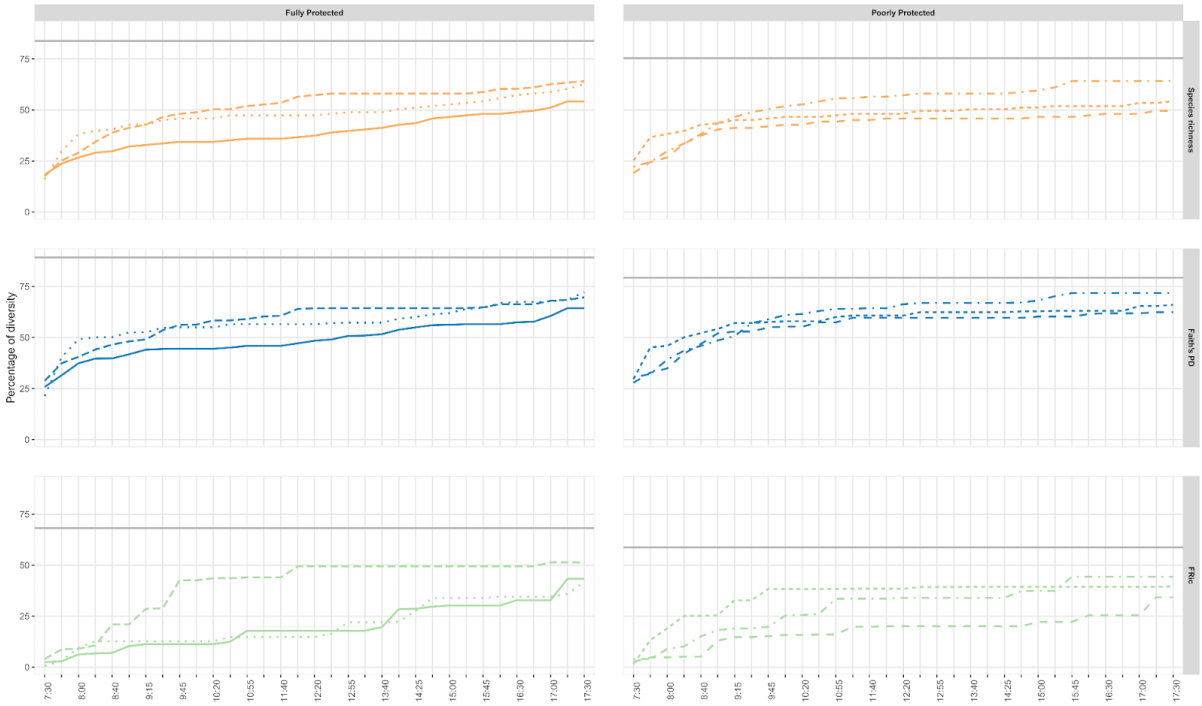


Figure 2: Accumulation of species richness (orange), phylogenetic richness (blue) and functional richness (green) within a day. The percentage of diversity seen on both sites is represented by the coloured lines with different shapes for each sampling day. The horizontal grey lines represent the percentage of total diversity seen on each site: on the left the fully protected area (N'Gouja) and on the right the poorly protected area (Bouéni).

Altogether super rare (i.e., seen in ≤ 5% of videos from a given site) and rare species (i.e. seen in >5% and < 25% of the videos), represented 69.72% of the fully protected areas species (76 species) and 63.26% of the poorly protected area's species (62 species) (Supplementary Figure 5). Super rare species represented 36.70% of the fully protected area's species (40 species) and 28.57% of the poorly protected area species (28 species). Rare species present in the two sites represented 19.27% of the species present in the fully protected area (36 species) and 16.33% of the species present in the poorly protected area (34 species). Common species (i.e., seen in more than 25% of videos from a given site) present on both sites represented 20% of the total species number (33 species in the fully protected area and 36 species in the poorly protected area). Four species (3.08% of the total species number) were present in more than 75% of videos for both sites, *Ctenochaetus striatus, Chaetodon trifasciatus, Gomphosus caeruleus* and *Thalassoma hardwicke*.

Super- rare and rare species represented 92% of the FRic seen in the fully protected area and 85% of the FRic seen in the poorly protected area. They showed significantly higher distances to the gravity centre of the functional space than common species, for both sites (see Supplementary Table

5). Species with the highest functional specialisation (i.e., >75% of the maximal distance) were all super- rare or rare species in each site, except *Caranx melampygus* which is common in the fully protected area but super rare in the poorly protected area (Figure 3). However, some super- rare species had low functional specialisation. Respectively 93.75% and 90.48% of species being unique to each site (32 species in the fully protected area and 21 species in the poorly protected area are unique) were super- rare or rare in the fully protected area and in the poorly protected area. Respectively 93.93% and 94.44% of temporally common species i.e seen in >25% of videos (33 species in the fully protected area and 36 in the poorly protected area are common) were present at both sites. There were only two functionally distinct and common species in the fully protected area and three functionally distinct and common species in the poorly protected area.

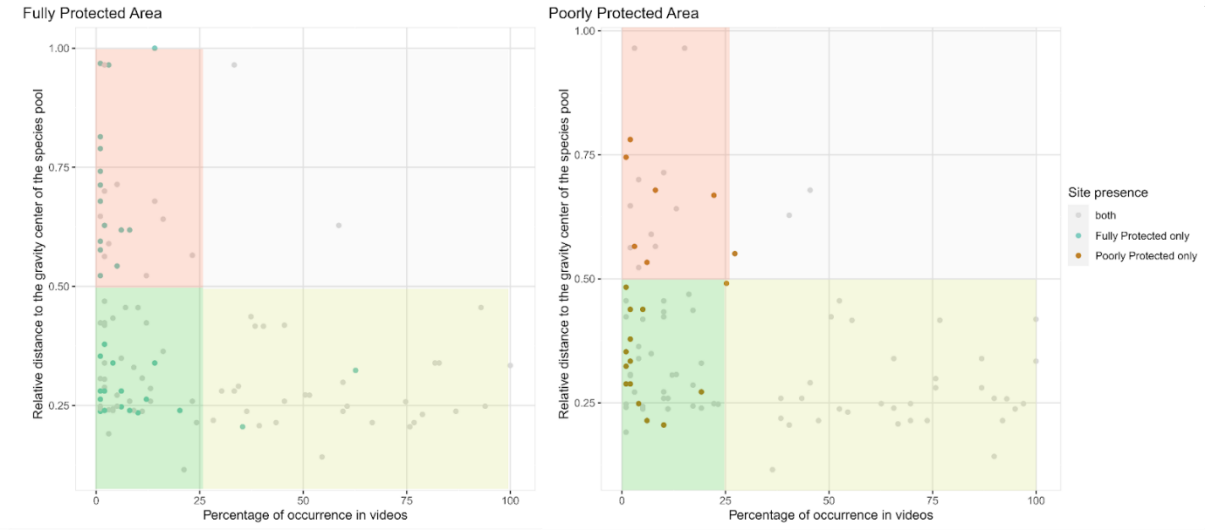


Figure 3: Species functional specialisation according to their rarity. Functional specialisation of each species seen in the fully protected area (N'Gouja, left) and in the poorly protected area (Bouéni, right) according to their temporal rarity. Functional specialisation is measured as the distance to the gravity centre of the global pool (y axis). Green and brown circles show species unique to each site respectively the fully protected area (N'Gouja) and the poorly protected area (Boueni), while grey circles show species present in both sites. The red area (top left) reflects rare and distinct species (Temporal occurrence < 25%, Species functional specialisation > 50%), the green area (bottom left) reflects rare and not distinct species (Temporal occurrence < 25%, Species functional specialisation < 50%), the yellow area (bottom right) reflects common and not distinct species (Temporal occurrence > 25%, Species functional specialisation < 50%) and the grey area (top right) reflects common and distinct species (Temporal occurrence > 25%, Species functional specialisation > 50%).

The super- rare and rare species were randomly distributed along the phylogenetic tree (D = 0.80 in poorly protected area and D = 0.83 in fully protected area) (Figure 4).

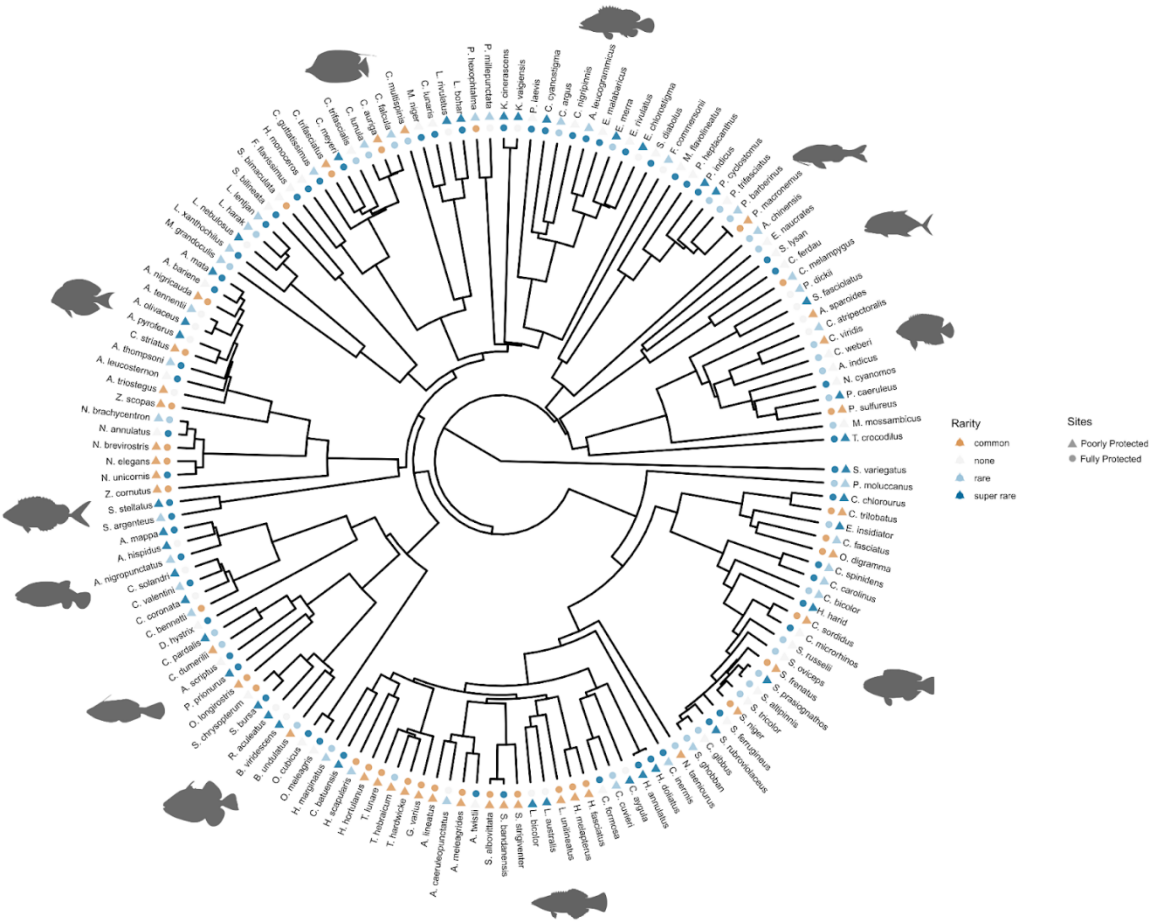


Figure 4: Species rarity in the phylogenetic tree. Phylogenetic tree representing species seen in the fully protected area (N'Gouja) and in the poorly protected area (Bouéni). The rarity of each species is represented as circles for species seen in the fully protected area and triangles for species seen in the poorly protected area. Shape colors reflect their presence and/or temporal rarity. Fishes silhouettes represent the main families of the phylogenetic tree and are taken from the *Fishape* github repository https://github.com/simonjbrandl/fishape/tree/master/shapes

Effect of the protection on TD, FD and PD

Overall dissimilarity in species composition between the two sites was 0.41 due mostly to taxonomic turnover (TD turnover = 0.35). Dissimilarity in lineage composition between the two sites was 0.31 due mostly to phylogenetic turnover contributing to 77% of the dissimilarity (PD turnover = 0.24) and dissimilarity in traits composition between the two sites was 0.57 with turnover contributing to 91% of the dissimilarity (FD turnover = 0.51). A PERMANOVA test revealed that site and sampling day affect the dissimilarity in species, lineage and traits composition (Supp Tables 6, 7, 8).

Among the 54 species being vertices of the studied pool of species (outermost points shaping the convex hull in the functional space), seven species were only present in the fully protected area and six species were only present in the poorly protected area (Figure 5).

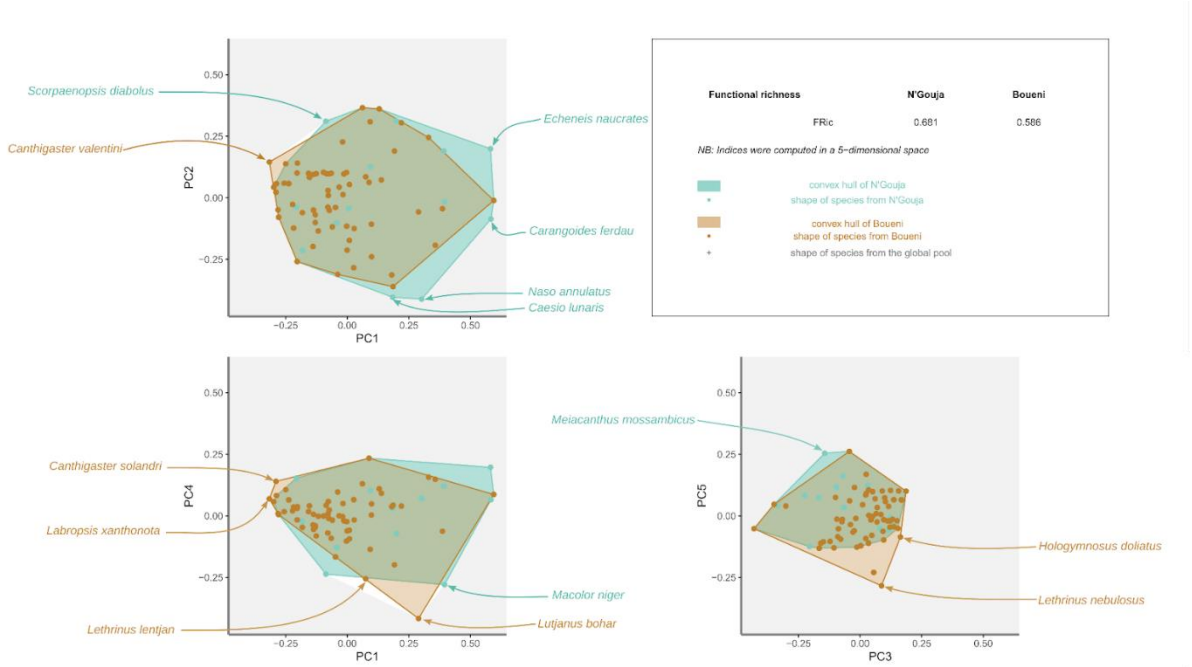


Figure 5: Difference in fish functional richness between fully protected and poorly protected reefs. Functional richness is illustrated as convex hulls shaping the species present in an assemblage which are plotted along pairs of axes of the 5-dimensional functional space where it was computed. Convex-hulls shaping fish communities found in the fully protected area (N'Gouja) in green and in the poorly protected area (Bouéni) in brown along the first four functional axes of the multidimensional space based on five dimensions. Species being on the edges of the convex-hulls (vertices) and which are unique to each site are labelled in colour according to which site they belong.

Effect of recording duration on detecting the MPA effect on biodiversity

After the first 5h of the first recording day, taxonomic, phylogenetic and functional richness were higher in the poorly protected area than in the fully protected area (Figure 6). At the end of the first recording day, the species richness was the same in the fully protected area and in the poorly protected area, the phylogenetic richness was 2.95% higher in the poorly protected area and functional richness was 9.28% higher in the fully protected area than in the poorly protected area. After the second recording day, species, functional and phylogenetic richness were higher in the fully protected area than in the poorly protected area by 11.57% for TD, 4.44% for PD and 28.25% for FD. At the end of the

third recording day, species, functional and phylogenetic richness were higher in the poorly protected area than in the fully protected area by 10.09% for TD, 11.12% for PD and 21.36% for FD.

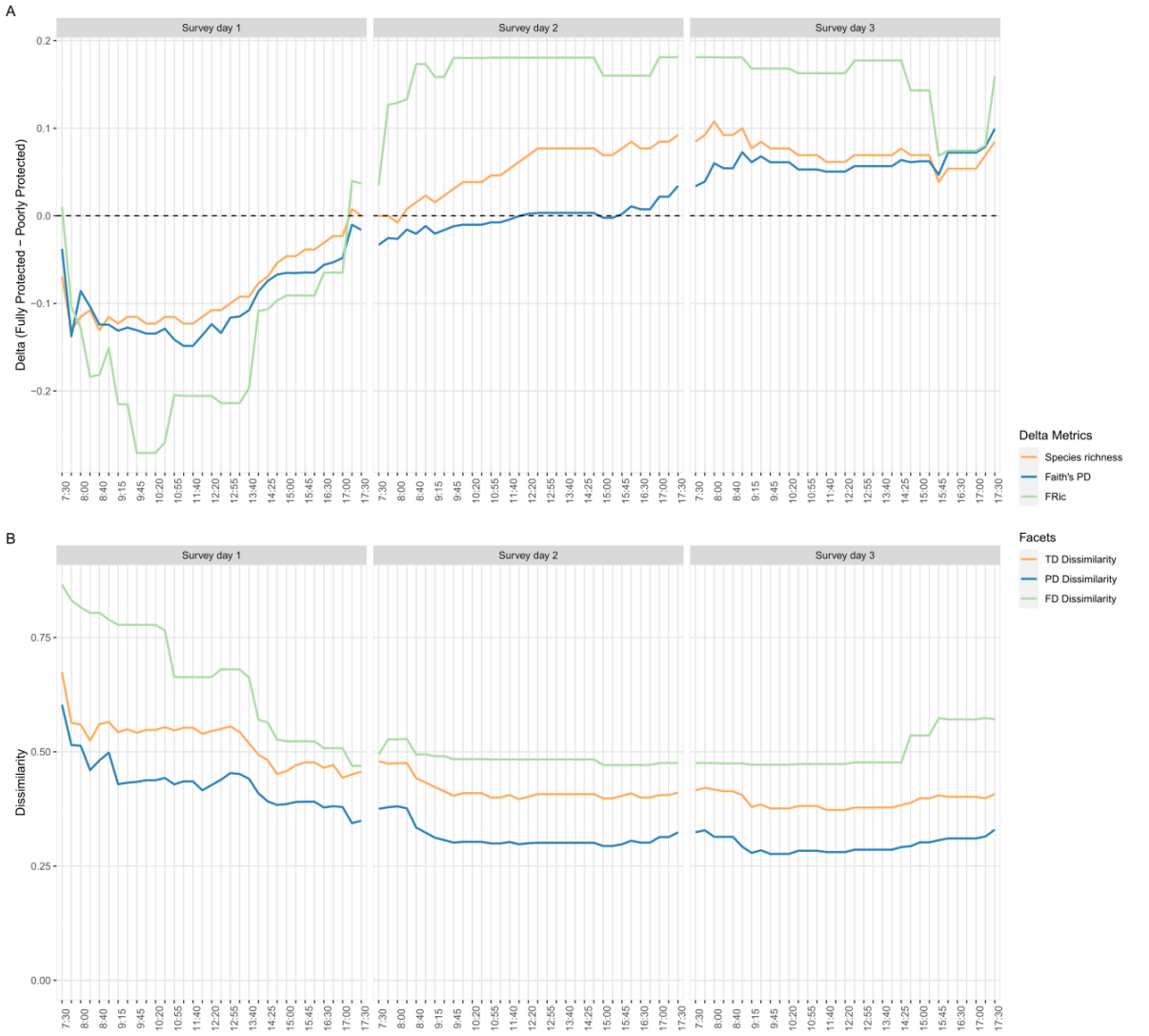


Figure 6: Detection of protection benefit on biodiversity with increasing duration of video survey. (A) Difference in richness between the fully protected area (N'Gouja) and the poorly protected area (Bouéni) according to the duration of video analysed (positive value indicates greater richness in protected area). Taxonomic diversity is computed as the percentage of species richness seen on each video compared to the total species richness of both sites, functional diversity is represented as the functional richness index and phylogenetic diversity is represented as the percentage of the Faith's PD index seen on each video compared to the total Faith's PD of both sites (B) TD dissimilarity computed as the Jaccard index and, PD and FD dissimilarities computed as Jaccard-like indices between the Fully Protected Area and the Poorly Protected Area

Vulnerability of Functional and Phylogenetic Richness to Species Loss

Under the scenario of the loss of the 20% rarest species, functional richness would decrease by 39.42% in the fully protected area and 33.14% in the poorly protected area (Figure 7). This scenario represents a supplemental loss of functional richness of 21.50% in the fully protected area and 15.25% in the poorly protected area when compared to the random loss of 20% of species and a supplemental loss of 21.50% in the fully protected area and 25.26% in the poorly protected area when compared to the loss of the 20% most common species. Phylogenetic richness would decrease by 12.28 % in the fully protected area and 9.32% in the poorly protected area under the loss of the 20% rarest species. When compared to the random loss of 20% species, this scenario represents a similar phylogenetic richness loss in the fully protected area and the loss of random species realised a supplemental loss of 2.73% in the poorly protected area. This scenario represents a supplemental loss of 2.44% in the fully protected area and 0.93% in the poorly protected area when compared to the loss of the 20% most common species.

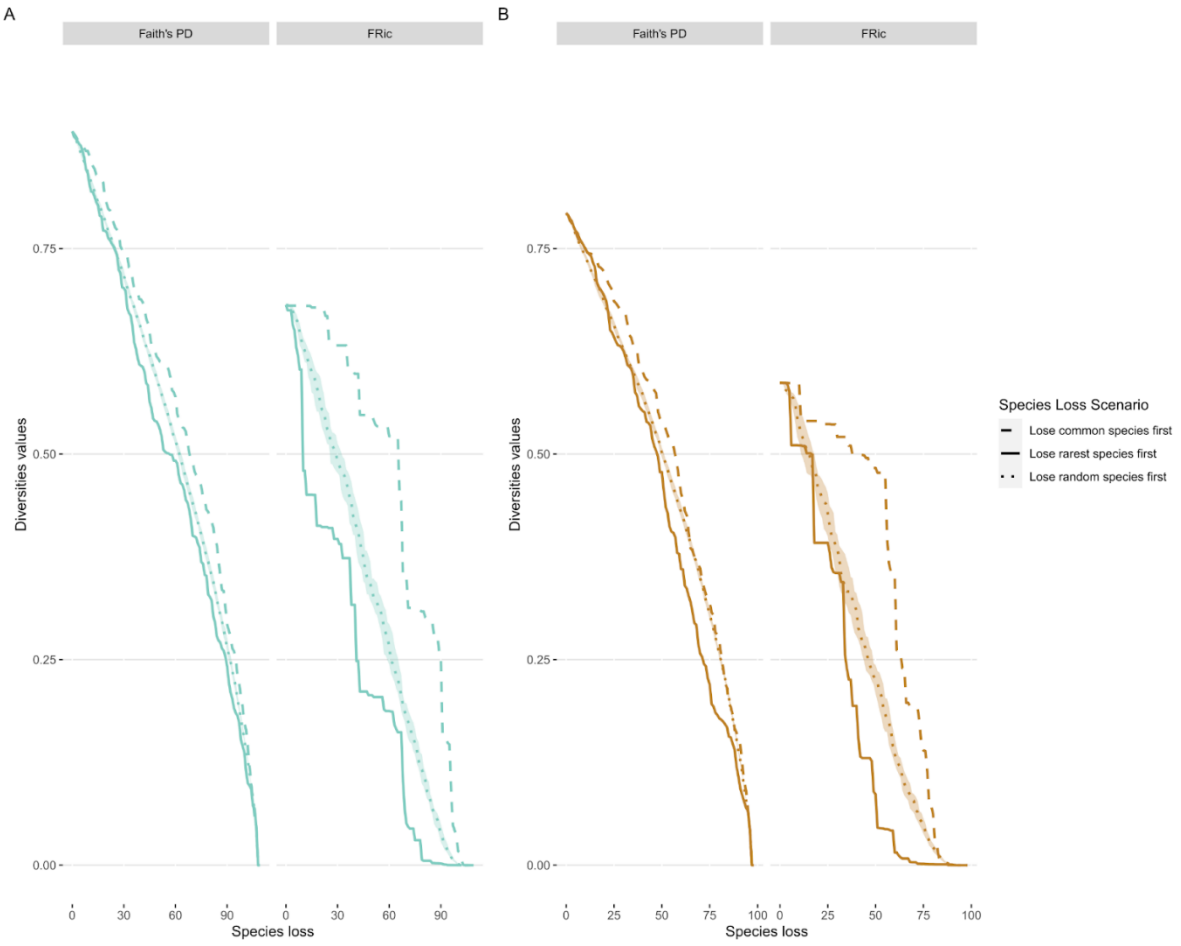


Figure 7: Vulnerability of phylogenetic richness and functional richness to species loss.

Vulnerability was measured as the effect of simulated extinction following three scenarios:

common species (dashed) or rare species (solid) are lost first or to a random species loss (dotted) for the fully protected area (N'Gouja) (A) and the poorly protected area (Bouéni) (B). The rarity/commonness of each species is computed as the percentage of videos on which it occurs. The effect of the random loss of species was computed on 100 iterations of species loss, the dotted line represents the median lines surrounded by its confidence interval ($\alpha = 0.5$).

Discussion

Using a remote long-duration video approach we revealed that species with distinctive phylogenetic histories and functional strategies were detected throughout three days, especially at the beginning of each day. After only 20 minutes of recording, up to 50% of the taxonomic diversity (TD) and up to 30% of phylogenetic diversity (PD) detected during a day have been recorded. Functional diversity (FD) takes more time to be censused as less than 9% of the FD censused during a day was detected after 20 minutes of videos. These results, similar to those from Tropical Eastern Pacific by Marques et al. (2021), call for the use of cameras filming from sunrise to sunset to get a comprehensive view of taxonomic, phylogenetic and functional facets of biodiversity. In addition we found no significant change in richness before dusk. Yet, variations in species richness between day and night have been reported in other ecosystems (Harvey et al., 2012; Myers et al., 2016). Our cameras were recording from two hours after the sunrise to half an hour before the sunset. They may thus not be recording late enough to study these crepuscular times when predatory species are exploiting the light transitions to hunt (Helfman, 1986).

This high within and between-day variability can be due to the predominance of rare species which contribute most of taxonomic, phylogenetic and functional diversities. Super rare and rare species represented more than 66% of the species detected in the fully protected area and 60% of the species recorded in the poorly protected area. The eight species with the highest species functional specialisation (>75%) were super- rare and rare species at least in one site, which illustrates that distinct combinations of traits are supported by rare species (Mouillot et al., 2013a). Yet, all rare species do not support distinct functions. Temporally common species were the least distinct ones and only four temporally common species had distinct combination of traits (FSpe > 50%) (*Abudefduf sparoides, Caranx melampygus, Chromis viridis* and *Naso brevirostris*). This highlights the importance of applying long-duration approaches, like the one implemented in this study, to observe species with unique trait combinations that may fulfil unique functional roles. Five of the rare and functionally highly distinct species belonged to functional entities containing only one species (*Carangoides ferdau*, *Echeneis naucrates*, *Lutjanus bohar*, *Naso annulatus* and *Macolor niger*) thus being functionally unique.

More generally, almost 66% of the functional entities contain only one species, thus having no functional insurance. This functional vulnerability has already been depicted at a larger spatial resolution for tropical reef fish faunas from six biogeographical regions (Mouillot et al., 2014). Across days, both sites display an important dissimilarity in terms of species, lineages and traits composition. It illustrates that each day brings about a variety of different species, functional strategies, and phylogenetic histories. This inter-day variability can be due to the weather differences between the surveyed days as rainfall events occurred during one hour on the second day in the fully protected area and during the morning of the third day in the poorly protected area. The inter-day variability can also be due to the low detectability of rare mobile species which may be present within site but did not swim across the field of view of the two cameras. Using additional cameras would increase the likelihood that all species in the spatial area end up in front of the cameras at least once on the studied days. Thus, further studies are needed to assess the effect of the number of cameras on both within and inter-day variability in diversity estimates.

As a consequence, the loss of the 20% rarest species would lead to a loss of 40% of its functional richness in the fully protected area and 33% in the poorly protected area. It represents a supplemental loss of up to 25% of functional richness compared to the loss of the 20% most common species and a supplemental loss of up to 20% of functional richness compared to the random loss of 20% of species. Reef fish functional diversity from Mayotte is thus vulnerable to the loss of temporally rare species, as already reported for other faunas and floras (Leitão et al., 2016). Super- rare and rare species are scattered in the phylogenetic tree, so that many rare species are from the same genera or family than common species. The loss of rare species thus impacts to a lesser extent phylogenetic richness than functional richness. In fact, the loss of the 20% rarest species represents a similar loss as the loss of the 20% most common species or the loss of 20% of species selected randomly. Yet, rarity is over-represented in some parts of the phylogenetic tree, particularly the one linking groupers. Detecting temporally rare species whose loss can be detrimental to ecosystem functioning is thus crucial when evaluating the effectiveness of conservation measures. While rarity has been computed here as a temporal scarcity, it has several forms based on species geographic range, habitat specificity and local abundance (Rabinowitz 1981; Violle et al. 2017). Integrating the local abundance of each species to its temporal rarity could thus bring a more detailed view on the link between species' roles. However, measuring species temporal rarity can be challenging and costly due to the influence of seasonality, which leads to variations in species assemblages across large temporal scales such as years, seasons, and months (Thompson & Mapstone, 2002; Myers & Worm, 2003; Lamy et al., 2015; Mourier et al., 2016).

The moderate dissimilarity in species composition between the fully and the poorly protected areas is mainly due to the replacement of species between the two sites. Moreover, the high phylogenetic turnover between the two sites testifies that these replaced species are from distinct lineages. Even if the fully protected area hosts slightly higher functional richness, the high functional turnover between the two areas demonstrates that specific functional strategies are present in each site. In fact, the dissimilar final values of FDis and FSpe indicated that the gravity centres of each site were not close to the gravity centre of the functional space, indicating medium functional nestedness between the fully protected area and the poorly protected area. Our results thus confirm that diversity recorded inside *versus* outside protected areas may be a poor indicator of management effectiveness because the identity, composition and function of the species they host can be markedly different while diversity remains similar (Boulanger et al., 2021; Loiseau et al., 2021). There were more species categorised as large species (>30cm) in the species only present in the fully protected area (75%) than in the poorly protected area (50%) and more species with a high position in the water column (19% in the fully protected area, 5% in the poorly protected area). In fact, large species are generally the targets of fisheries (Bejarano et al., 2013; Edgar et al., 2014; Edwards et al., 2014) and it has been shown that fully protected areas have a positive impact on such species (Lester et al., 2009; Edgar et al., 2014). Moreover, in the poorly protected area, the use of nets was prohibited, and only traditional line fishing was permitted. Therefore, the lower proportion of big species in the poorly protected area can be due to traditional fishing practices using hooks which only attract carnivorous species, mainly large sized species. Using stereo-cameras to quantify individual size would enhance the precision of our results, as the size classes in the trait database may differ from the actual size of individuals. The difference in traits composition is also due to the specific presence of *Echeneis naucrates* in the fully protected area which has been set up to protect marine turtles mainly *Chelonia mydas* and *Eretmochelys imbricata* on which shells *Echeneis naucrates* attaches itself. These results show that even if big and old reserves display more benefits for diversity than smaller and younger protected areas (Claudet et al., 2008), small restrictions as a partial prohibition of given fishing practices (as here, nets and spearfishing) can also help to preserve biodiversity (Stanley et al., 2018). However, large, old and connected protected areas are needed to protect ecosystem processes and ecosystem services (Costello & Ballantine, 2015).

The important variations observed at the within and between-day scales, highlight the time needed to capture the impact of conservation measures. In fact, the full protection effect is revealed only after a full day of recording videos supporting the use of video based long-duration approaches to assess the effectiveness of conservation measures in high diversity systems. This approach shows that it takes between one to six hours to detect 75% of the TD and PD detected during a day and between four to eight hours to achieve three quarters of the total FD seen during a day. Moreover,

the low functional dispersion (FDis) and specialisation (FSpe) at the beginning of the first surveyed day illustrate that the species which are seen first are those carrying the most common traits, those with more distinct traits generally appear later. It illustrates the benefits of recording several hours per day to have an adequate picture of the diversity present in a studied site. Species from unique phylogenetic lineages and with unique functional roles are still detected after more than 30 hours of videos which indicates the importance of recording for several days to monitor biodiversity of such speciose ecosystems, mostly comprising rare mobile species, instead of conducting short-duration surveys. The effect of short temporal scale variations on our perception of protection effect calls for the development of high frequency tools in terrestrial and marine ecosystems. Yet, while remote cameras are moderately expensive and easy to set up, annotating hundreds of video hours is a time-consuming process. For instance, the annotation time in this study was 12 times higher than the duration of the video collection. Thus, the development of deep-learning algorithms to identify species (Ditria et al., 2020) is essential to ease the use of such remote underwater long duration approaches.

The findings that reef fish assemblages are dominated by temporally rare species and that these species carry the most distinct functional strategies have important consequences for aquatic conservationists. When monitoring the biodiversity in a specific site, it is crucial to consider the within-day and between-day variabilities, to ensure the detection of the numerous temporally rare species. Neglecting these variabilities can result in biased estimations of biodiversity which may impact our perception of the effect of a conservation measure. Lastly, as distinct species play unique ecological roles, monitoring their temporal occurrences and one step further their abundance is critical for managing ecosystems.

Acknowledgment:
We thank the CUFR Mayotte for the loan of the boat and the diving equipment. We thank Valentine Fleuré for her help during fieldwork.

Authors' contributions:
CM and SV conceived the ideas and designed methodology; SD, NL, TC, SV and CM collected the data; SD and CM analyzed the data; CM and SV led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Data availability:
Data and scripts are available on Github (https://github.com/CmlMagneville/MPAfacetsdivaccum).

References

Baselga A. 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. Global Ecology and Biogeography **21**:1223–1232. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x (accessed May 5, 2021).

Baselga A, Orme CDL. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. Methods in Ecology and Evolution **3**:808–812. Available from https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x (accessed March 30, 2021).

Bejarano S, Golbuu Y, Sapolu T, Mumby PJ. 2013. Ecological risk and the exploitation of herbivorous reef fish across Micronesia. Marine Ecology Progress Series **482**:197–215. Available from https://www.int-res.com/abstracts/meps/v482/p197-215/ (accessed January 24, 2023).

Bellard C, Marino C, Courchamp F. 2022. Ranking threats to biodiversity and why it doesn't matter. Nature Communications **13**:2616. Nature Publishing Group. Available from https://www.nature.com/articles/s41467-022-30339-y (accessed December 9, 2022).

Bellwood, D.R., Hoey, A.S. & Choat, J.H. (2003). Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecology Letters*, 6(4), 281–285. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00432.x

Bellwood DR, Wainwright PC, Fulton CJ, Hoey AS. 2006. Functional versatility supports coral reef biodiversity. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **273**:101–107. Available from https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1560014/ (accessed May 5, 2021).

Bellwood, D.R., Hughes, T.P. & Hoey, A.S. (2006). Sleeping Functional Group Drives Coral-Reef Recovery. *Current Biology*, 16(24), 2434–2439. https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.10.030

Birt MJ, Harvey ES, Langlois TJ. 2012. Within and between day variability in temperate reef fish assemblages: Learned response to baited video. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **416–417**:92–100. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022098112000500 (accessed January 24, 2022).

Boulanger E et al. 2021. Environmental DNA metabarcoding reveals and unpacks a biodiversity conservation paradox in Mediterranean marine reserves. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences

288:20210112. Royal Society. Available from https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2021.0112 (accessed January 24, 2023).

Brum, F.T., Graham, C.H., Costa, G.C., Hedges, S.B., Penone, C., Radeloff, V.C., et al. (2017). Global priorities for conservation across multiple dimensions of mammalian diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(29), 7641–7646. https://doi.org/10.1073/pnas.1706461114

Cadotte MW, Tucker CM. 2018. Difficult decisions: Strategies for conservation prioritization when taxonomic, phylogenetic and functional diversity are not spatially congruent. Biological Conservation **225**:128–133. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320717312235 (accessed December 7, 2022).

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., et al. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59–67. https://doi.org/10.1038/nature11148

Ceballos G, Ehrlich PR. 2002. Mammal Population Losses and the Extinction Crisis. Science **296**:904–907. American Association for the Advancement of Science. Available from https://www.science.org/doi/full/10.1126/science.1069349 (accessed December 8, 2022).

Chabanet P, Loiseau N, Join J-L, Ponton D. 2012. VideoSolo, an autonomous video system for high-frequency monitoring of aquatic biota, applied to coral reef fishes in the Glorioso Islands (SWIO). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **430–431**:10–16. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022098112002523 (accessed December 7, 2022).

Chang J, Rabosky DL, Smith SA, Alfaro ME. 2019. An r package and online resource for macroevolutionary studies using the ray-finned fish tree of life. Methods in Ecology and Evolution **10**:1118–1124. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/2041-210X.13182 (accessed September 21, 2022).

Choat, J.H. & Clements, K.D. (1993). Daily feeding rates in herbivorous labroid fishes. *Marine Biology*, 117(2), 205–211. https://doi.org/10.1007/BF00345664

Claudet J et al. 2008. Marine reserves: size and age do matter. Ecology Letters **11**:481–489. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1461-0248.2008.01166.x (accessed October 17, 2022).

Colton DE, Alevizon WS. 1981. Diurnal variability in a fish assemblage of a Bahamian coral reef. Environmental

Biology of Fishes **6**:341–345. Available from https://doi.org/10.1007/BF00005762 (accessed December 7, 2022).

Costello MJ, Ballantine B. 2015. Biodiversity conservation should focus on no-take Marine Reserves: 94% of Marine Protected Areas allow fishing. Trends in Ecology & Evolution **30**:507–509. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534715001639 (accessed January 19, 2023).

Cox C, Valdivia A, McField M, Castillo K, Bruno JF. 2017. Establishment of marine protected areas alone does not restore coral reef communities in Belize. Marine Ecology Progress Series **563**:65–79. Available from https://www.int-res.com/abstracts/meps/v563/p65-79/ (accessed December 8, 2022).

D'Agata, S., Mouillot, D., Kulbicki, M., Andréfouët, S., Bellwood, D.R., Cinner, J.E., et al. (2014). Human-Mediated Loss of Phylogenetic and Functional Diversity in Coral Reef Fishes. *Current Biology*, 24(5), 555–560. https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.01.049

Davies KF, Margules CR, Lawrence JF. 2004. A Synergistic Effect Puts Rare, Specialized Species at Greater Risk of Extinction. Ecology **85**:265–271. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/03-0110 (accessed January 24, 2023).

Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W. & Mouquet, N. (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13(8), 1030–1040. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x

Ditria EM, Lopez-Marcano S, Sievers M, Jinks EL, Brown CJ, Connolly RM. 2020. Automating the Analysis of Fish Abundance Using Object Detection: Optimizing Animal Ecology With Deep Learning. Frontiers in Marine Science **7**. Available from https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmars.2020.00429 (accessed January 25, 2022).

Edgar GJ et al. 2014. Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. Nature **506**:216–220. Nature Publishing Group. Available from https://www.nature.com/articles/nature13022 (accessed October 17, 2022).

Edwards CB, Friedlander AM, Green AG, Hardt MJ, Sala E, Sweatman HP, Williams ID, Zgliczynski B, Sandin SA, Smith JE. 2014. Global assessment of the status of coral reef herbivorous fishes: evidence for fishing effects. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **281**:20131835. Royal Society. Available from https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2013.1835 (accessed January 24, 2023).

Emslie MJ et al. 2015. Expectations and Outcomes of Reserve Network Performance following Re-zoning of the Great Barrier Reef Marine Park. Current Biology **25**:983–992. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982215001372 (accessed December 8, 2022).

Faith DP. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. Biological Conservation **61**:1–10. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0006320792912013 (accessed September 21, 2022).

Friedlander AM, Donovan MK, Koike H, Murakawa P, Goodell W. 2019. Characteristics of effective marine protected areas in Hawai'i. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems **29**:103–117. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/aqc.3043 (accessed November 3, 2022).

Fritz SA, Purvis A. 2010. Selectivity in Mammalian Extinction Risk and Threat Types: a New Measure of Phylogenetic Signal Strength in Binary Traits: Selectivity in Extinction Risk. Conservation Biology **24**:1042–1051. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1523-1739.2010.01455.x (accessed October 25, 2022).

Gaston KJ, Fuller RA. 2008. Commonness, population depletion and conservation biology. Trends in Ecology & Evolution **23**:14–19. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534707003205 (accessed December 8, 2022).

Guilhaumon, F., Albouy, C., Claudet, J., Velez, L., Ben Rais Lasram, F., Tomasini, J.-A., et al. (2015). Representing taxonomic, phylogenetic and functional diversity: new challenges for Mediterranean marine-protected areas. *Diversity and Distributions*, 21(2), 175–187. https://doi.org/10.1111/ddi.12280

Hall AE, Sievers KT, Kingsford MJ. 2023. Conservation benefits of no-take marine reserves outweigh modest benefits of partially protected areas for targeted coral reef fishes. Coral ReefsDOI: 10.1007/s00338-022-02340-w. Available from https://doi.org/10.1007/s00338-022-02340-w (accessed January 11, 2023).

Harvey ES, Butler JJ, McLean DL, Shand J. 2012. Contrasting habitat use of diurnal and nocturnal fish assemblages in temperate Western Australia. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **426–427**:78–86. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022098112001840 (accessed January 25, 2022).

Helfman GS. 1986. Fish Behaviour by Day, Night and Twilight. Pages 366–387 in Pitcher TJ, editor. The

Behaviour of Teleost Fishes. Springer US, Boston, MA. Available from https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8261-4_14 (accessed October 27, 2022).

Horta e Costa B, Claudet J, Franco G, Erzini K, Caro A, Gonçalves EJ. 2016. A regulation-based classification system for Marine Protected Areas (MPAs). Marine Policy **72**:192–198. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0308597X16300197 (accessed November 2, 2022).

Isaac, N.J.B., Turvey, S.T., Collen, B., Waterman, C. & Baillie, J.E.M. (2007). Mammals on the EDGE: Conservation Priorities Based on Threat and Phylogeny. *PLOS ONE*, 2(3), e296. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000296

Laliberté E, Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology **91**:299–305. Available from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/08-2244.1 (accessed March 30, 2021).

Lamy, T., Legendre, P., Chancerelle, Y., Siu, G. & Claudet, J. (2015). Understanding the Spatio-Temporal Response of Coral Reef Fish Communities to Natural Disturbances: Insights from Beta-Diversity Decomposition. *PLOS ONE*, 10(9), e0138696. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138696

Leitão RP, Zuanon J, Villéger S, Williams SE, Baraloto C, Fortunel C, Mendonça FP, Mouillot D. 2016. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **283**:20160084. Royal Society. Available from https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2016.0084 (accessed October 27, 2022).

Leprieur F, Albouy C, Bortoli JD, Cowman PF, Bellwood DR, Mouillot D. 2012. Quantifying Phylogenetic Beta Diversity: Distinguishing between 'True' Turnover of Lineages and Phylogenetic Diversity Gradients. PLOS ONE **7**:e42760. Public Library of Science. Available from https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0042760 (accessed January 11, 2023).

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. Available from http://www.int-res.com/abstracts/meps/v384/p33-46/ (accessed October 17,1 2022).

Loiseau N et al. 2021. Maximizing regional biodiversity requires a mosaic of protection levels. PLOS Biology **19**:e3001195. Public Library of Science. Available from

https://journals.plos.org/plosbiology/article?id=10.1371/journal.pbio.3001195 (accessed January 24, 2023).

Longo, G.O., Ferreira, C.E.L. & Floeter, S.R. (2014). Herbivory drives large-scale spatial variation in reef fish trophic interactions. *Ecology and Evolution*, 4(23), 4553–4566. https://doi.org/10.1002/ece3.1310

Luise Bach L, Smith B. 2021. Within and between day variability in coral reef fish assemblages: implications for fish community surveys. Journal of Applied Ichthyology **37**:847–856. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jai.14267 (accessed December 7, 2022).

Lyons, K.G. & Schwartz, M.W. (2001). Rare species loss alters ecosystem function – invasion resistance. *Ecology Letters*, 4(4), 358–365. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00235.x

Magneville, C., Leréec Le Bricquir, M.-L., Dailianis, T., Skouradakis, G., Claverie, T. & Villéger, S. (2023). Long-duration remote underwater videos reveal that grazing by fishes is highly variable through time and dominated by non-indigenous species. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 9(3), 311–322. https://doi.org/10.1002/rse2.311

Magneville C, Loiseau N, Albouy C, Casajus N, Claverie T, Escalas A, Leprieur F, Maire E, Mouillot D, Villéger S. 2022b. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. Ecography **2022**. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ecog.05904 (accessed January 25, 2022).

Marques V et al. 2021. Use of environmental DNA in assessment of fish functional and phylogenetic diversity. Conservation Biology **35**:1944–1956. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/cobi.13802 (accessed September 15, 2022).

Mazel, F., Pennell, M.W., Cadotte, M.W., Diaz, S., Dalla Riva, G.V., Grenyer, R., et al. (2018). Prioritizing phylogenetic diversity captures functional diversity unreliably. *Nature Communications*, 9(1), 2888. https://doi.org/10.1038/s41467-018-05126-3

Mosquera I, Côté IM, Jennings S, Reynolds JD. 2000. Conservation benefits of marine reserves for fish populations. Animal Conservation **3**:321–332. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1469-1795.2000.tb00117.x (accessed December 8, 2022).

Mouillot, D., Albouy, C., Guilhaumon, F., Ben Rais Lasram, F., Coll, M., Devictor, V., et al. (2011). Protected and Threatened Components of Fish Biodiversity in the Mediterranean Sea. *Current Biology*, 21(12), 1044–

1050.

Mouillot D et al. 2013a. Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. PLOS Biology **11**:e1001569. Public Library of Science. Available from https://journals.plos.org/plosbiology/article?id=10.1371/journal.pbio.1001569 (accessed May 3, 2021).

Mouillot D et al. 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. Proceedings of the National Academy of Sciences **111**:13757–13762. National Academy of Sciences. Available from https://www.pnas.org/content/111/38/13757 (accessed March 30, 2021).

Mouillot D, Graham NAJ, Villéger S, Mason NWH, Bellwood DR. 2013b. A functional approach reveals community responses to disturbances. Trends in Ecology & Evolution **28**:167–177. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534712002650 (accessed March 30, 2021).

Mouillot, D., Parravicini, V., Bellwood, D.R., Leprieur, F., Huang, D., Cowman, P.F., et al. (2016). Global marine protected areas do not secure the evolutionary history of tropical corals and fishes. *Nature Communications*, 7(1), 10359. https://doi.org/10.1038/ncomms10359

Mourier, J., Maynard, J., Parravicini, V., Ballesta, L., Clua, E., Domeier, M.L., et al. (2016). Extreme Inverted Trophic Pyramid of Reef Sharks Supported by Spawning Groupers. *Current Biology*, 26(15), 2011–2016. https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.05.058

Myers, R.A. & Worm, B. (2003). Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, 423(6937), 280–283. https://doi.org/10.1038/nature01610

Myers EMV, Harvey ES, Saunders BJ, Travers MJ. 2016. Fine-scale patterns in the day, night and crepuscular composition of a temperate reef fish assemblage. Marine Ecology **37**:668–678. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/maec.12336 (accessed January 24, 2022).

Naeem, S., Duffy, J.E. & Zavaleta, E. (2012). The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction. *Science*, 336(6087), 1401–1406. https://doi.org/10.1126/science.1215855

Parravicini V et al. 2020. Delineating reef fish trophic guilds with global gut content data synthesis and phylogeny. PLOS Biology **18**:e3000702. Public Library of Science. Available from https://journals.plos.org/plosbiology/article?id=10.1371/journal.pbio.3000702 (accessed September 21, 2022).

Pollock LJ, Thuiller W, Jetz W. 2017. Large conservation gains possible for global biodiversity facets. Nature **546**:141–144.

Purvis, A., Gittleman, J. & Brooks, T. (2005). *Phylogeny and conservation*, Cambridge University Press.

Rabinowitz D. 1981. Seven forms of rarity. The biologicalaspects of rare plant conservation:205–2017.

Rabosky DL et al. 2018. An inverse latitudinal gradient in speciation rate for marine fishes. Nature **559**:392–395. Nature Publishing Group. Available from https://www.nature.com/articles/s41586-018-0273-1 (accessed September 21, 2022).

Russ GR, Cheal AJ, Dolman AM, Emslie MJ, Evans RD, Miller I, Sweatman H, Williamson DH. 2008. Rapid increase in fish numbers follows creation of world's largest marine reserve network. Current Biology **18**:R514–R515. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982208004569 (accessed December 8, 2022).

Sala E et al. 2021. Protecting the global ocean for biodiversity, food and climate. Nature **592**:397–402. Nature Publishing Group. Available from https://www.nature.com/articles/s41586-021-03371-z (accessed December 8, 2022).

Santos MN, Monteiro CC, Gaspar MB. 2002. Diurnal variations in the fish assemblage at an artificial reef. ICES Journal of Marine Science **59**:S32–S35. Available from https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1166 (accessed December 7, 2022).

Stanley R, Morris C, Snelgrove P, Metaxas A, Pepin P. 2018. The Efficacy of Small Closures: A Tale of Two Marine Protected Areas in Canada. Pages 207–238 in Brinkmann R, Garren SJ, editors. The Palgrave Handbook of Sustainability: Case Studies and Practical Solutions. Springer International Publishing, Cham. Available from https://doi.org/10.1007/978-3-319-71389-2_11 (accessed December 12, 2022).

Strain EMA, Edgar GJ, Ceccarelli D, Stuart-Smith RD, Hosack GR, Thomson RJ. 2019. A global assessment of the direct and indirect benefits of marine protected areas for coral reef conservation. Diversity and Distributions **25**:9–20. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ddi.12838 (accessed December 8, 2022).

Strecker, A.L., Olden, J.D., Whittier, J.B. & Paukert, C.P. (2011). Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecological Applications*, 21(8), 3002–3013. https://doi.org/10.1890/11-0599.1

Theodose, T.A., Jaeger, C.H., Bowman, W.D. & Schardt, J.C. (1996). Uptake and Allocation of 15 N in Alpine Plants: Implications for the Importance of Competitive Ability in Predicting Community Structure in a Stressful Environment. *Oikos*, 75(1), 59–66. https://doi.org/10.2307/3546321

Thompson A, Mapstone B. 2002. Intra- versus inter-annual variation in counts of reef fishes and interpretations of long-term monitoring studies. Marine Ecology Progress Series **232**:247–257. Available from http://www.int-res.com/abstracts/meps/v232/p247-257/ (accessed December 7, 2022).

Tilman, D. (2001). Functional Diversity. In: , Levin SA (ed). *Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition)*. Academic Press: Waltham, pp. 587–596.

Turnbull JW, Johnston EL, Clark GF. 2021. Evaluating the social and ecological effectiveness of partially protected marine areas. Conservation Biology **35**:921–932. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/cobi.13677 (accessed November 3, 2022).

Villéger S, Brosse S, Mouchet M, Mouillot D, Vanni MJ. 2017. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. Aquatic Sciences **79**:783–801. Available from http://link.springer.com/10.1007/s00027-017-0546-z (accessed March 30, 2021).

Villéger S, Grenouillet G, Brosse S. 2013. Decomposing functional β-diversity reveals that low functional β-diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. Global Ecology and Biogeography **22**:671–681. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/geb.12021 (accessed March 30, 2021).

Villéger S, Mason NWH, Mouillot D. 2008. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. Ecology **89**:2290–2301. Available from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/07-1206.1 (accessed March 30, 2021).

Violle C, Thuiller W, Mouquet N, Munoz F, Kraft NJB, Cadotte MW, Livingstone SW, Mouillot D. 2017. Functional Rarity: The Ecology of Outliers. Trends in Ecology & Evolution **32**:356–367.

White WL, Choat J, Clements K. 2002. A re-evaluation of the diel feeding hypothesis for marine herbivorous fishes. Marine Biology **141**:571–579.

Willis TJ, Badalamenti F, Milazzo M. 2006. Diel variability in counts of reef fishes and its implications for monitoring. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **331**:108–120. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022098105004119 (accessed December 7,

2022).

Yachi, S. & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(4), 1463–1468. https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1463

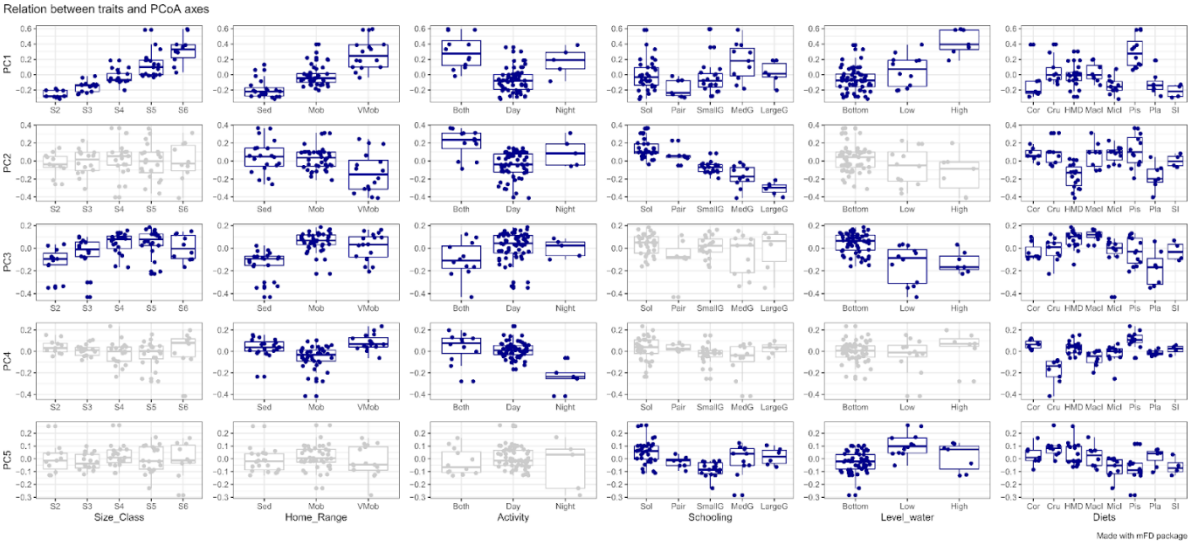
Zupan M, Fragkopoulou E, Claudet J, Erzini K, Horta e Costa B, Gonçalves EJ. 2018. Marine partially protected areas: drivers of ecological effectiveness. Frontiers in Ecology and the Environment **16**:381–387. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/fee.1934 (accessed November 3, 2022).

Supplementary Figures

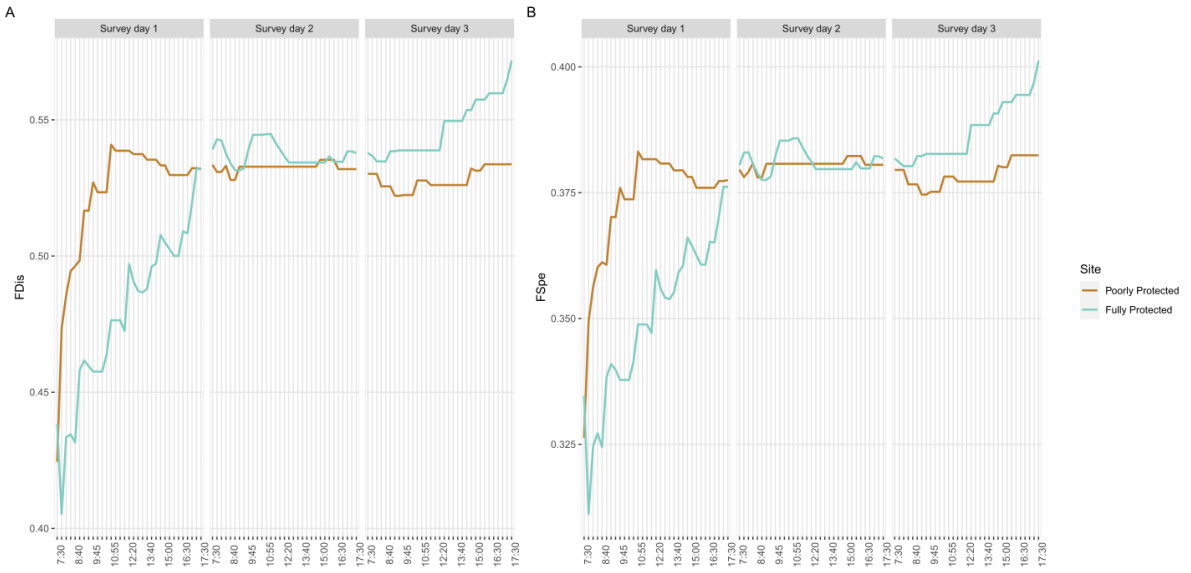
Supplementary Figure 1: Localisation of the studied sites



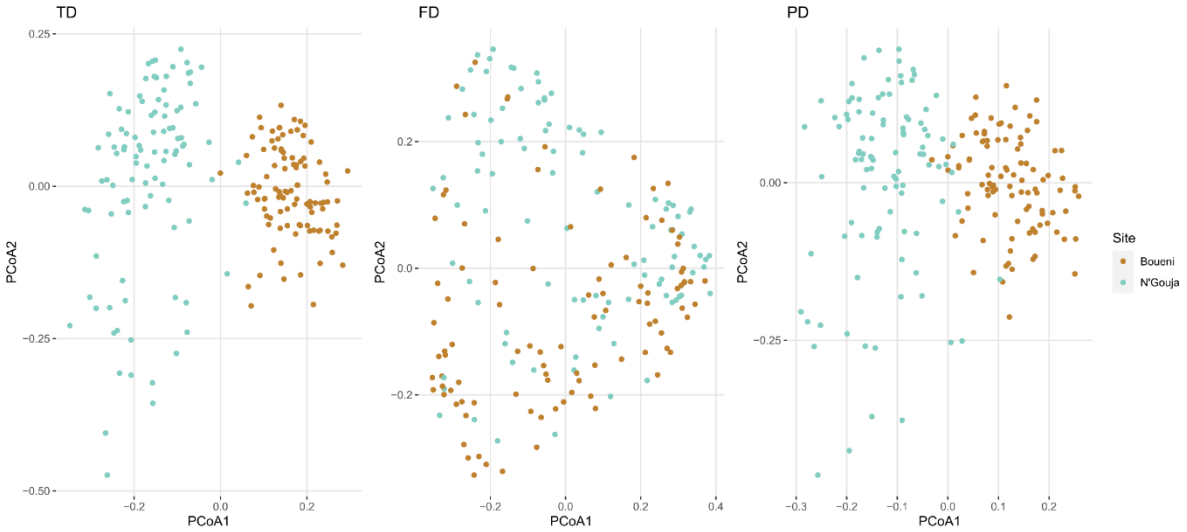
Supplementary Figure 2: Correlation of functional traits with the five functional axes of the functional space built with the 130 species seen on both sites and their traits values. Significant correlations are represented in blue and computed through Kruskal-Wallis tests. Columns illustrated the six functional traits, rows illustrated the five functional traits and box plots displayed traits categories.



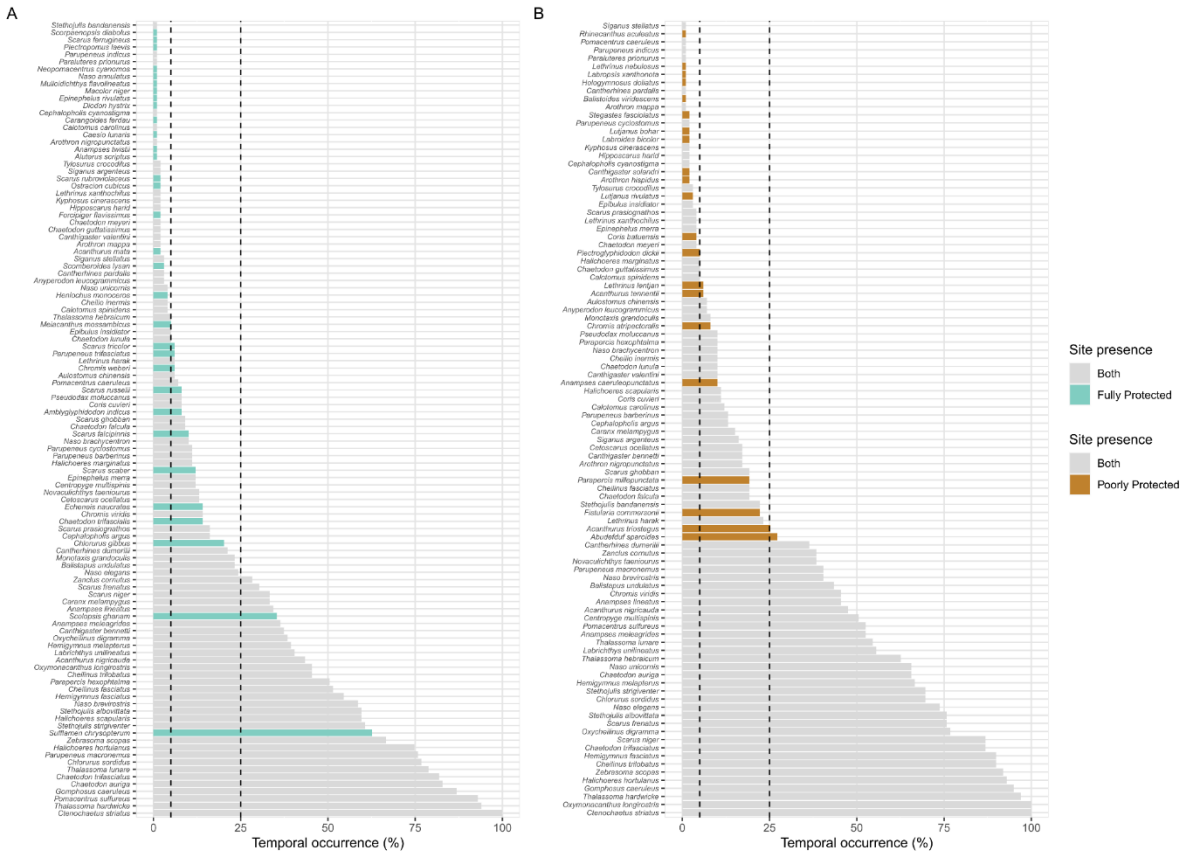
Supplementary Figure 3: Relative functional dispersion (A) and functional specialisation (B) through the three sampling days for the two sites. The site in the MPA (N'Gouja) is represented in green while the site in the fished area (Bouéni) is represented in brown.



Supplementary Figure 4: Dissimilarity between videos. Video positions in the PCoA space based respectively on beta taxonomic (A), functional (B) and phylogenetic (C) diversities between videos. Colors reflect sites.



Supplementary Figure 5: Species temporal rarity. Temporal occurrence of each species seen on the site in the fully protected area (N'Gouja) (A) and on the poorly protected area (Bouéni) (B). Temporal occurrence is measured as the percentage of videos on which the species has been annotated at least once. Colored bars represent species which are unique to the studied site while gray bars represent species which are shared between the two sites.



Supplementary Tables

Supplementary Table 1: Sister species which were chosen when the studied species was not found in the phylogeny

Studied Species	Sister species chosen
Cetoscarus ocellatus	*Cetoscarus bicolor*
Gomphusus caeruleus	*Gomphusus varius*
Scarus falcipinnis	*Scarus altipinnis*
Scarus scaber	*Scarus oviceps*
Scolopsis ghanam	*Scolopsis bimaculata*
Labropsis xanthonota	*Labropsis australis*

Supplementary Table 2: Traits categories and types for the six traits used to quantify the functional diversity of recorded fishes.

Trait name	Trait categories	Trait type
Activity period	Day, Night, Both	Categorical
Mobility	Sedentary, Mobile, Very Mobile	Ordinal
Position in the water column	Bottom, Low, High	Ordinal
Size class	S2 (7.1-15cm), S3 (15.1- 30cm), S4 (30.1-50cm), S5 (50.1-80cm), S6 (>80cm)	Ordinal
Schooling size	Solitary, Pair, Small Group, Medium Group, Large Group	Ordinal
Diet	Herbivory-Microvory-Detritivory, MicroInvertivory, MacroInvertivory, sessile Invertivory, Crustacivory, Piscivory, Corallivory, Planktivory	Categorical

Supplementary Table 3: Wilcoxon tests on the taxonomic, phylogenetic and functional dissimilarities between videos testing if the inter-day dissimilarity was higher than the intra-day dissimilarity (alternative: greater) for the three diversity facets on the protected area (N'Gouja)

Diversity facet	W	Pvalue
TD	**89905**	**0.007**
FD	74265	0.8115
PD	**89518**	**0.009**

Supplementary Table 4: Wilcoxon tests testing if the inter-day variability was higher than the intra-day variability (alternative: greater) for the three diversity facets on the fished area (Bouéni)

Diversity facet	W	Pvalue
TD	**111424**	**9.68×10-13**
FD	84868	0.08425
PD	**105445**	**4.123e-09**

Supplementary Table 5: Kruskal-Wallis tests and associated Dunn's tests testing for the relative distances of species to the gravity center of the global pool was different between rarity categories according to whether species are unique to a given site or seen on both sites.

Site	Species	Df	KW ChiSq	Pvalue	Significant Dunn Test
Protected Area	Uniques	2	4.738	9.357× 10-2	NA
Poorly Protected Area	Uniques	2	0.994	6.083× 10-1	NA
Protected Area	**All**	**2**	**12.503**	**1.927× 10-3**	**Common- super rare (Z = -3.534 ; pvalue adj = 1.228×10-3)**
Poorly Protected Area	**All**	**2**	**11.185**	**3.726 × 10-3**	**Common- super rare (Z = -3.566; pvalue adj = 3.617×10-4)**

Supplementary Table 6: PERMANOVA test on the effect of sites and day on taxonomic dissimilarities between videos.

Source	Df	MS	F	P(perm)
site	**1**	**5.401**	**33.217**	**0.001**
day	**4**	**1.145**	**7.041**	**0.001**
residuals	192	0.163		
total	197			

Supplementary Table 7: PERMANOVA test on the effect of sites and day on phylogenetic dissimilarities between videos.

Source	Df	MS	F	P(perm)
site	**1**	**3.161**	**29.770**	**0.001**
day	**4**	**0.758**	**7.135**	**0.001**
residuals	192	0.106		
total	197			

Supplementary Table 8: PERMANOVA test on the effect of sites and day on functional dissimilarities between videos.

Source	Df	MS	F	P(perm)
site	**1**	**1.952**	**5.258**	**0.001**
day	**4**	**0.770**	**2.075**	**0.001**
residuals	192	0.371		
total	197			

Manuscrit G

Remote video surveys unveil the diurnal variability of trophic-based processes by fishes on coral reefs

Magneville Camille [1*]

Claverie Thomas [1, 2]

Villéger Sébastien [1]

[1] MARBEC, Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, Montpellier, France

[2] Centre Universitaire de Formation et de Recherche de Mayotte, France

*corresponding author

Soumis dans *Coral Reefs*

Introduction

A challenge for functional ecology is to understand how species are shaping ecological processes which mediate energy and material flows occurring in the ecosystems (Brandl et al. 2019). This question is of utmost importance on coral reefs, which are the most speciose marine habitat per unit area (Knowlton and Jackson 2008) while being under increasing anthropogenic pressures (Bellwood et al. 2004; Hughes et al. 2017). Among the eight ecological processes at the core of the functioning of coral reefs, three are directly related to feeding activities of fishes: bioerosion, herbivory and predation (Brandl et al. 2019). Despite the high diversity observed on coral reefs, several studies have consistently shown that only a few species dominate these key trophic processes (Bellwood et al. 2003, 2006; Cvitanovic and Bellwood 2009; Hoey and Bellwood 2009; Bennett and Bellwood 2011; Vergés et al. 2012). In addition, the identity of species dominating such ecological processes vary spatially between reef habitats (Bellwood et al. 2006) and across reefs and regions (Schiettekatte et al. 2022). While some studies have also demonstrated temporal variation in species dominance at large temporal scales, with certain species prevailing during specific times of the year (Lefèvre and Bellwood 2011), to our knowledge, no research has assessed such variations at shorter time scales, such as within and between day variations.

In addition, as fish trophic roles cannot be inferred from species abundance (Fox and Bellwood 2008), surveys of feeding rates are needed to assess the contribution of each species. Such evaluation of fish feeding activity, which involves quantifying the number of bites per individual over a specified surface area and time unit, can be conducted by observing individual behaviors through space and throughout the day using scuba-diving techniques (Zemke-White et al. 2002). To prevent potential bias due to the presence of the diver, remote surveys using high-definition cameras have been increasingly applied. However, some of these studies focusing on spatial variability used short-duration recordings (<1h) within each site on a single day (e.g., Longo et al. 2019) which prevented accounting for intra-day variability in fish activity. In addition, the few studies recording for several hours, ranging from half-day (Rasher et al. 2013) to all daylight time, to assess overall fish activity within a microhabitat (Bellwood et al. 2006), across micro-habitats (e.g. Tebbett et al. 2020) and reef habitats (Fox and Bellwood 2008; Rasher et al. 2013) did not explicitly assess values of the temporal variability. Hence, the magnitude of variations of fish feeding behavior within and across days is still largely unknown for coral reef fishes. Higher rates of herbivory in the afternoon relative to the morning have been reported for over 20 coral reef fish species from the Great Barrier Reef (Zemke-White et al. 2002). This finding supports the diel feeding hypothesis which posits a higher feeding activity in the afternoon due to the increased nutritive quality of algae during that time (Taborsky and Limberger 1980). The herbivory

activity in temperate ecosystems has also been documented to mostly occur in brief large pulses within each day, highlighting the significance of considering within-day variation when analyzing feeding activity of fishes (Magneville et al. 2022). Temporal variation of trophic activities for other key guilds such as corallivores and invertivores has received limited attention in the literature.

Using remote underwater cameras deployed on two fringing reefs around Mayotte Island (Western Indian Ocean), we assessed the temporal variations of fish feeding activities within and between two days and examined whether there were any shifts in the dominant species engaged in these activities. Specifically, we addressed the following questions : (i) What is the magnitude of temporal variability in the three main feeding activities of reef fishes ? (ii) Does the identity of species responsible for these activities vary through time and across sites ? We first expect an increase in herbivory activity during the afternoon, as suggested by the diel feeding hypothesis (Taborsky and Limberger 1980; Zemke-White et al. 2002). We expect corallivory and invertivory and the identity of species responsible for the feeding activities to also exhibit high temporal variability within and between days due to fluctuations in species abundance and activity at such scales (Colton and Alevizon 1981; Rooker and Dennis 1991; Birt et al. 2012; Myers et al. 2016; Bacheler et al. 2021).

Material and Methods

Remote Underwater Video recording

This study was carried out on two fringing reefs around Mayotte Island (Western Indian Ocean). The two fringing reefs were similar with an average depth of three meters and habitat made by a mix of branching, massive and encrusting living corals, turf on dead corals and sandy sediment (see Supp. Fig. 1 for filmed quadrat). The first reef, Bouéni (-12.9162° lat; 45.0807° long) is within a Poorly Protected marine Area (PPA) ("Parc Naturel Marin de Mayotte" https://parc-marin-mayotte.fr/) encompassing all the lagoon. The second reef, N'Gouja (-12.9639° lat; 45.0870° long), is within a Fully Protected marine Area (FPA) where fishing is prohibited and is 5.3 km away from the poorly protected site.

Surveys were carried out on four days spanning from 03/11/2020 to 06/11/2020, monitoring each site every other day. Rainfall events occurred on the second surveyed day in N'Gouja. Five GoPro Hero 5 (GoPro Inc, United States) mounted on a 35 cm high tripod were set to record high-definition videos (1920 by 1080 pixels at 25 frames per second) with a 90° field-of-view ("Linear" mode on GoPro settings). Cameras were set up from 18 to 140 meters apart with no substrate obstructing the camera's field-of-view up to 3m. After the start of the recording, a 2m² quadrat was briefly placed in front of

each camera to eventually measure fish diversity over this standardized area (Longo et al. 2014). A reference watch was also displayed in front of each camera soon after the start of recording so that all videos were eventually synchronized with a one second precision.

Cameras recorded continuously on three time spans: 07:00-09:00, 11:15-13:15 and 15:30-17:30. To minimize the effects of diver presence on fish behavior, we limited our feeding annotations with buffer periods after camera placement and before retrieval. For each video, annotations commenced 30 minutes after divers left the survey area following camera placement, and ended 30 min before divers returned within 250m of the camera. This allowed three discontinued hours of video for each day (from 07:30:00 to 08:30:00, from 11:30 to 12:30 and from 15:30 to 16:30).

Measuring feeding activities

As annotating all individuals and their feeding activity is demanding (up to 10 minutes of annotation for each minute of video), we assessed the feeding activity on a subset of the video recorded. More precisely, annotations of feeding activities were done on four evenly spaced sequences of five minutes (i.e. every 15 minutes) yielding 12 annotated sequences per day and per camera (equivalent to 60 minutes of annotations per day and per camera).

An individual was considered to be feeding when its mouth was in contact with the substrate within the 2m² quadrat. The diet of each species was first retrieved from Parravicini et al. (2020). Species diet was thus gathered into three main feeding activities: corallivory, herbivory (including microvory and detritivory) and invertivory (including benthic mobile, micro and macro invertebrates and large crustacea). We subsequently verified that the main diet associated with each species had a high likelihood ratio exceeding 70% (Supplementary Table 3 - Parravicini et al. 2020). This criterion was not met for three corallivorous species (*Chaetodon auriga*, *Henochius acuminatus* and *Labrichthys unilineatus* which could also feed on invertebrates). We thus identified the substrate type upon which each bite was taken (these three species only fed on corals in our videos). Similarly, as parrotfishes can feed on endolithic algae in dead corals or on live corals (Bonaldo et al. 2014), we identified the substrate type upon which each bite was taken and categorized their activity as either corallivory or herbivory. Four scarine labrid species (*Chlorurus sordidus, Scarus ferrugineus, Scarus frenatus* and *Scarus niger*) were observed feeding on both turf and on living corals with most of their feeding activity realized on turf.

Statistical analysis

The feeding activity of each species was assessed for each of the five-minute sequences as the total number of bites in the five quadrats (hence measured in number of bites per five minutes per $10m^2$).

To test the effect of the time of the day (three time slots: 07:00-09:00, 11:15-13:15, 15:30-17:30) and site on the intensity of corallivory, herbivory and invertivory, we applied Generalised Linear Mixed Models (GLMMs) with a negative binomial distribution. Five-minute sequences were used as replicates and the surveyed day was included as a random effect:

Number of bites ~ time slot + site + (1|day)

To test the effect of the time of the day (three slots: 07:00-09:00, 11:15-13:15 or 15:30-17:30) on the intensity of the three feeding activities in each site separately we applied likewise Generalised Linear Mixed Models (GLMMs) with a negative binomial distribution. Five-minute sequences were used as replicates and the surveyed day was counted as a random effect:

Number of bites ~ time slot + (1|day)

GLMMs were performed using the *glmer.nb()* function of the *lme4* (vers. 1.1-31) package. Model validity was checked using the *DHARMA* package (vers. 0.4.6).

To test for a turnover in species composition across the three time slots and the two sites, we computed Jaccard dissimilarity between all pairs of five-minute sequences based on the presence or absence of each species. Subsequently, we performed a Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) on this dissimilarity matrix with time slots and sites as groups.

To test for a turnover in species dominance in feeding intensity across the three time slots and the two sites, we calculated Bray Curtis distances between five-minute sequences based on the count of bites for each species bites number. We then performed a PERMANOVA with time slots and sites as groups. PERMANOVAs analyses were performed using the *adonis2* function of the *vegan* package (vers. 2.6-4).

Results

Fifty-one species were seen interacting with the substrate with 14 species feeding on corals, 13 species feeding on primary producers, and 28 invertivorous species.

Within and between day variability of feeding activities

Corallivory, herbivory and invertivory varied by up to two orders of magnitude across 5-minutes sequences (Figure 1). Corallivory and herbivory were significantly more frequent in Bouéni than in N'Gouja (Supp Table 1) with on average 8.1- and 2.4-times higher bite rates of corallivory and herbivory, respectively (Figure 1). The bite rate of invertivory was similar in both sites (Supp Table 1).

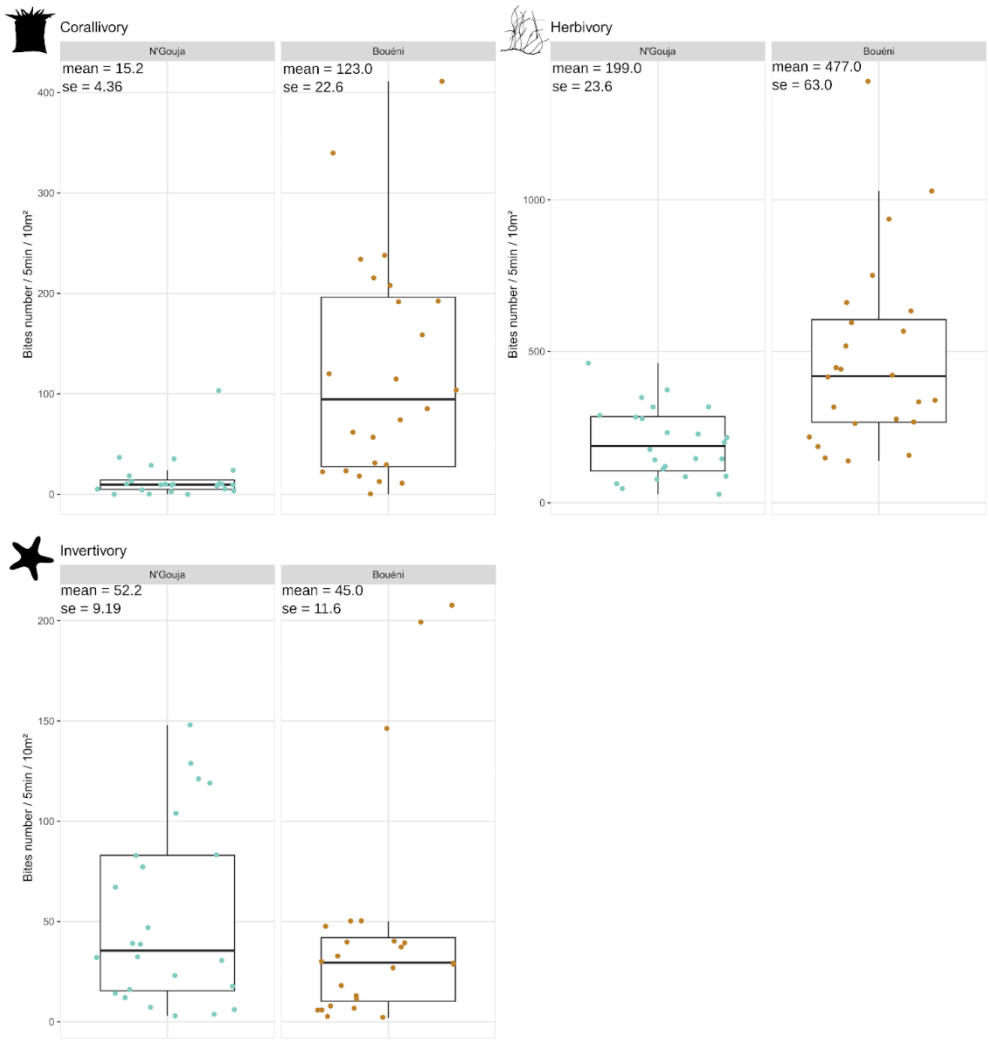


Figure 1: Variation in the number of bites across trophic groups and sites. The number of bites by all fish from a trophic group were counted for 5-minute sequences over 10m² (5 quadrats of 2m² surveyed each by a camera).

Feeding activities differed between the two surveying days. More than 60% of each feeding activity performed in N'Gouja and in Bouéni were occuring in one surveying day. Corallivory varied significantly between time slots in Bouéni (Supp Table 2) with three-fifths of the activity performed between 7:30 - 8:30 and one quarter of the activity performed between 16:00 - 17:00 (Figure 2 - top). The herbivory intensity was significantly different between time slots in Bouéni (Supp Table 2) with nearly half of the activity recorded between 16:00 - 17:00 (Figure 2 - middle). The invertivory intensity was not significantly different between time slots in both sites (Figure 2 - bottom) (Supp Table 2).

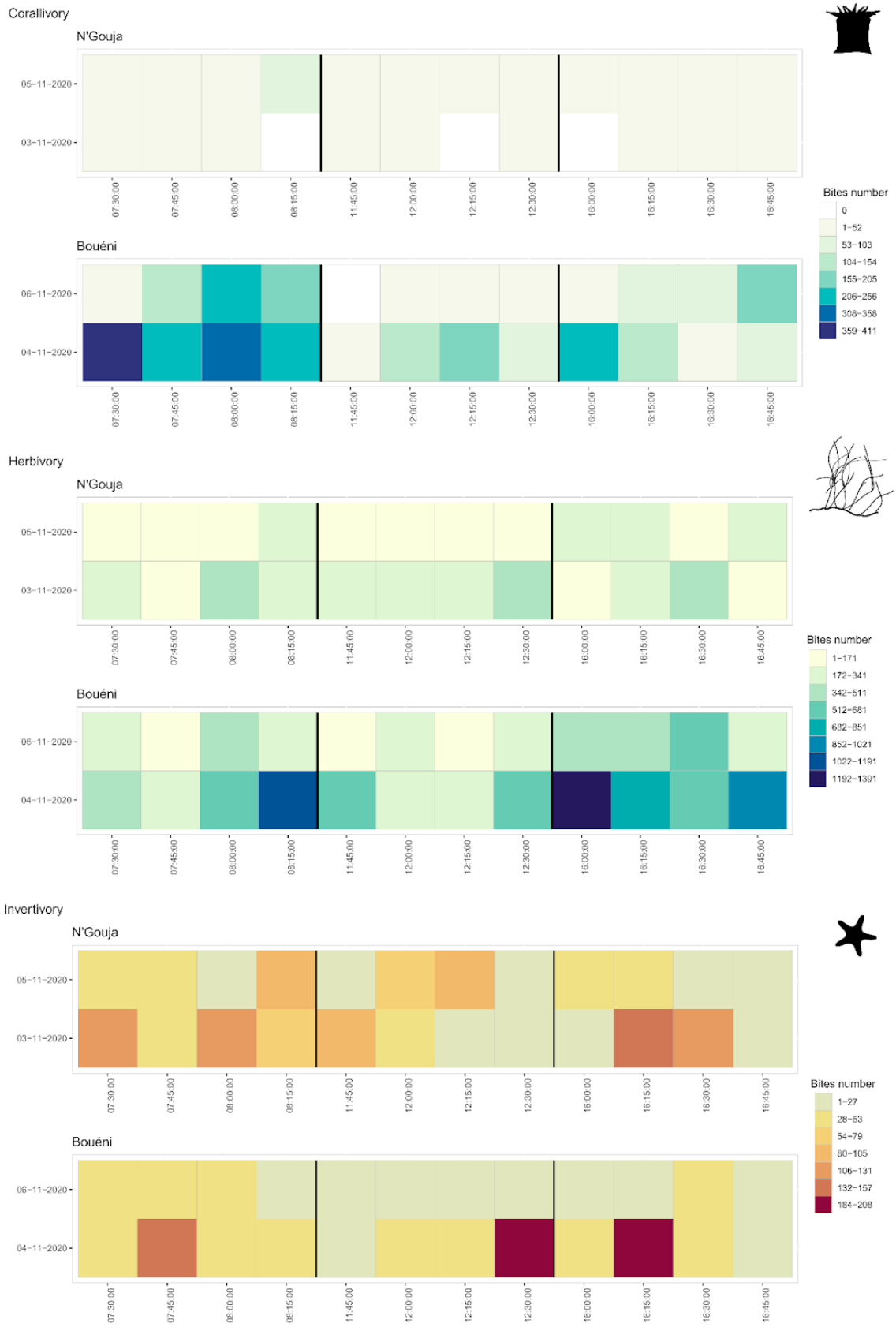


Figure 2: Heatmaps of corallivores (top), herbivores (middle) and invertivores (bottom) feeding activities. Colors reflect the number of bites recorded on 10m² for five minutes. Classes were defined

to represent one eighth of the span of the feeding activity recorded across the two sites. The top row of each feeding activity is the heatmap of N'Gouja while the bottom row reflects the heatmap of Bouéni. Dark vertical bars represent the delimitations of the time slots (07:30-08:30, 11:45-12:45, 16:00-17:00).

For the three feeding activities there was no significant difference in species composition between time slots (PERMANOVA on Jaccard dissimilarity p-value > 0.05 ; Supp Table 3 and 4) and no significant difference in the contribution of species to feeding activities (PERMANOVA on Bray-Curtis dissimilarity p-value > 0.05 ; Supp Table 5 and 6).

Feeding activities were primarily concentrated within a few short bursts, either by a few individuals feeding intensely, or by many individuals with lower intensity. In N'Gouja the five sequences with the highest feeding activity contributed to 62.47%, 38.08% and 48.28% of the corallivory, herbivory and invertivory realized on the 24 sequences, respectively. In Bouéni, the five sequences with the highest feeding activity contributed to 48.70 %, 41.68% and 60.52% of the corallivory, herbivory and invertivory realized on the 24 sequences, respectively. The three types of feeding activities were not significantly correlated between each other across time (Supp Table 7).

Species dominance on feeding activities

Corallivory and herbivory were dominated by the same few species in the two sites (Figure 3). In fact, three species contributed to 90.40% of the corallivory in N'Gouja and 97.68% in Bouéni (*Chaetodon auriga, Chaetodon trifasciatus* and *Oxymonacanthus longirostris*) while a single species (*Ctenochaetus striatus*) contributed to 86.92% of the herbivory in N'Gouja and 84.32% in Bouéni. 15 species contributed to 95.93% and 91.38% of the invertivory in N'Gouja and Bouéni, respectively.

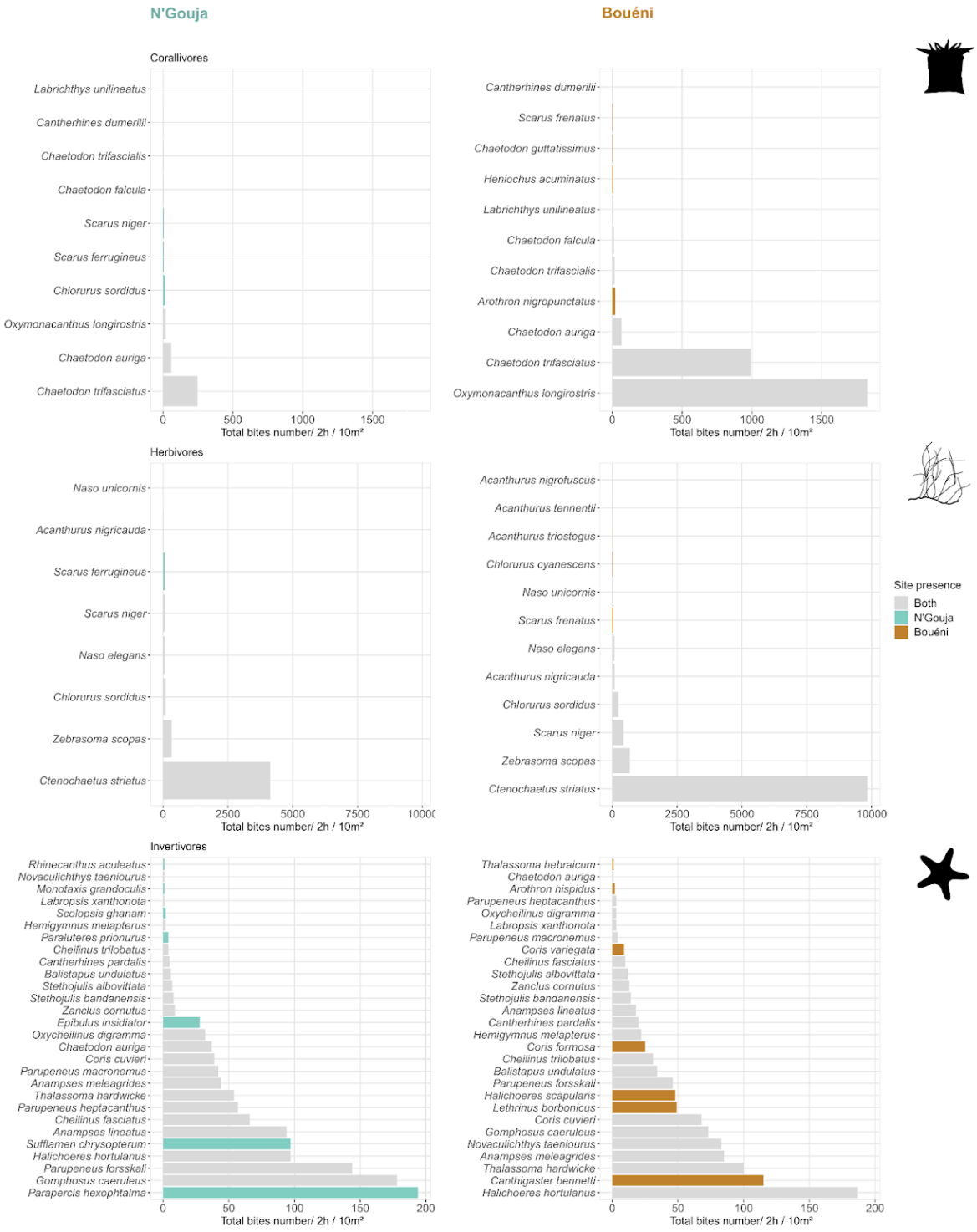


Figure 3: Total bite number per species for each feeding activity and site. Corallivory (top), herbivory (middle), and invertivory (bottom) are expressed per species (y axis) as the overall number of bites across all 24 sequences of 5 minutes over 2m^2-quadrats (x axis). For each of the three feeding activities, the left plot represents data for N'Gouja and the right plot represents data for Bouéni. Bars are coloured if the species is only seen in the N'Gouja (green) or in Bouéni (brown) and are gray if present in both sites.

In both sites, the five highest peaks of corallivory were due to *Chaetodon trifasciatus*, which did 82.46% and 41.93% of the observed bites on corals in N'Gouja and Bouéni, respectively.(Figure 4). In Bouéni, *Oxymonacanthus longirostris* contributed to 55.14% of the corallivory in these five events. The five highest herbivory events were characterized by *Ctenochaetus striatus* which contributed to 89.15% and 82.57% of the activity realized in these five events in N'Gouja and in Bouéni respectively. The five highest events in terms of invertivory intensity were realized by five species in N'Gouja and three species in Bouéni with all species contributing equally to the activity.



Figure 4: Species contribution to the five sequences showing the highest feeding activities. Corallivory (top left), herbivory (top right), and invertivory (bottom left) are expressed as the number of bites per five minutes per 10m² (y axis). Colors represent species contributions in decreasing numbers of bites per unit of time. Species gathered as "Others" are species whose activity represented less than 10% of the total activity of the feeding event. For each of the three feeding activities, the left graph represents data for N'Gouja reef and the right one represents data for Bouéni reef.

Discussion

Using remote underwater cameras recording over the course of a day, we found on both reef sites that corallivory, herbivory and invertivory activities were highly variable both within and between days. Corallivory and the herbivory activities varied significantly within a day. For instance, more than half of the corallivory activity was measured in the morning (07:30-08:30) in Bouéni and nearly half of it was realised in this same time slot in N'Gouja. Inversely, nearly half of the herbivory activity was realised in the afternoon time slot (16:00-17:00) in Bouéni and more than one third of it was realised in this same time slot in N'Gouja. The higher intensity of the herbivory activity in the afternoon has already been reported in coral reef fishes (Fouda and El-Sayed 1996; Zemke-White et al. 2002) and in temperate fishes (Magneville et al. 2022). Our results further supports the diel feeding hypothesis (Taborsky and Limberger 1980) which proposes that a higher feeding activity in the afternoon is due to a higher algal nutritional value at this moment of the day (Zemke-White et al. 2002). Further investigations on temporal variability of nutrient content in fish food sources are needed especially for coral tissues. The invertivory was not significantly different within the day. However, the overall stability of invertivory may mask temporal variability in different prey types, particularly due to their varying mobility. Thus, it would be relevant to analyze invertivores gut content sampled throughout the day to get a more detailed assessment of their diet (proportion of Mollusca, Echinoidea, small and large Crustacea, Annelids). In this study we did not assess the activity of planktivores, as standardizing the surveyed area would require stereovideo. As planktivores are a key trophic group on coral reefs (Siqueira et al. 2021) the variability of their feeding activity should be investigated beyond the existing binary categorization into diurnal vs nocturnal strategies.

For a given reef surface, feeding activities were realised in pulses with nearly half of the total corallivory and invertivory activities and more than one third of the herbivory activity occurring in less than one fifth of the time. Such pulses have already been describe in terrestrial and subtidal environments (Armitage et al. 2013; Gibson et al. 2021) on time periods larger than a day and in temperate marine ecosystems at short temporal scales (Magneville et al. 2022). These pulses of feeding are likely to drive later (i.e. after digestion) pulses of nutrient excretion and egestion. For herbivorous fish feeding before night, it could eventually impact biogeochemical fluxes in resting places (Escalas et al. 2022). The three feeding activities were not correlated through time as already been shown for species abundance (Magurran & Henderson 2010). This result highlights the importance of including within-day temporal variation when studying ecological processes. In fact, if trophic-based processes are censused at a single time of the day, it could bias the perception of their respective magnitude. The temporal variation of feeding activities can be driven by a mix of

environmental and behavioral conditions which drive species mobility and thus foraging activity. For instance, solar radiations can influence species mobility as they seek shelter beneath tabular structures to avoid UV radiation (Kerry and Bellwood 2015). Additionally, tides can restrict feeding activity to specific temporal periods (Thompson and Mapstone 2002).

Two-thirds of each activity occurred in only one of the two surveyed days. This inter-day variability could be due to the weather difference between the surveyed days. This variation could be attributed to differences in solar exposure on the survey days on both sites: a greater proportion of herbivory, invertivory, and corallivory was observed on sunny days, whereas cloudy and rainy days exhibited lower levels of feeding activity. This results highlights the importance of surveying biodiversity for several days and among different seasons when assessing a site biodiversity.

We found that corallivory and herbivory differed between the two surveyed sites, with a lower intensity in the site with the highest level of protection (N'Gouja). This surprising result could be explained by a higher level of predation in this site where piscivorous species are protected from fishing. While no piscivory event was seen, there was a higher number of piscivorous species in N'Gouja than in the Bouéni (diversity accumulation through time retrieved for another manuscript (Magneville et al. *in prep.*) on other remote underwater videos recorded in the same sites). Four piscivorous species only recorded in N'Gouja belonged to the groupers (*Plectropomus laevis*, *Cephalopholis nigripinnis*) and jacks (*Carangoides ferdau*, *Scomberoides lysan*) while two piscivorous species were only recorded in Bouéni (*Lethrinus nebulosus, Fistularia commersonii*) with one feeding on small fishes (*Fistularia commersonii*) (Froese & Pauly 2023). The higher predation presence in N'Gouja could lead to a higher predation level and therefore decrease the intensity of foraging activities. It has indeed been shown that herbivorous fishes can decrease their foraging activities when sensing visual or chemical cues of predation (Catano et al. 2017; Shapiro Goldberg et al. 2021). It would therefore be valuable to assess the abundance and feeding activity of predators to confirm this hypothesis. Moreover, we studied feeding activities as bite rates. However, being able to quantify individuals size using stereo-cameras is of utmost importance as protection usually favors bigger individuals. It would allow translating bite rates into biomass removal which could thus differ between both sites while taking fish size into account.

Corallivory and herbivory were dominated by the same few species in both reefs. This limited functional redundancy has already been depicted with single species dominating the herbivory process (Fox & Bellwood 2008b; Hoey & Bellwood 2009). *Ctenochaetus striatus* emerged as the predominant herbivorous species in this study. Previous research conducted on other coral reefs (Fouda and El-

Sayed 1996; Luise Bach and Smith 2021) has also identified *C. striatus* as the most abundant species. The dominance of ecological processes by a single species could make coral reefs vulnerable to disturbances if this species undergoes an important decrease in abundance. At the same latitude in tropical Atlantic region in unprotected sites, Longo et al. (2019) found that the herbivorous process was dominated by few species with a bite rate nearly two-fold lower than the herbivory found in this study (456 bites/5min/10m² (sd = 339.26) in our study versus *ca* 250 bites/5min/10m² in Longo et al. (2019)). In addition, we found that the same set of species supported each trophic-based process throughout the day.

Ecological processes are highly variable in space (Longo et al. 2019) even at very fine scales (Semmler et al. 2021) and in time at seasons and month scales (Lehodey et al. 2006; Robinson et al. 2008; Bijoux et al. 2013). Yet, this study illustrates that trophic-based processes also vary at short temporal scales and this within-day and between-day variations should be taken into account when designing ecological studies. Patch-centric approaches used in this study, allowed us to understand the impact of feeding behavior of mobile animals on the local benthic habitat. Forager-centric approaches (e.g. (Pickholtz et al. 2018, 2022)) could help to unravel the drivers of the observed temporal variability by allowing the tracking of individuals over space. Remote underwater videos have already helped to unravel how trophic-based processes vary with latitude across the Western Atlantic reefs (Longo et al. 2019). One step further, we call for quantifying the temporal variability of trophic activities and the contributions of species to those activities across various environmental conditions (such as temperature, benthic complexity) and level of protection. In fact, the dissimilarity of the substrate types and associated biodiversity can impact feeding activities differently (Price et al. 2021). This challenge could be tackled by a collective effort taking advantage of the easy to use long duration remote underwater cameras (Dunkley et al. 2023) to record videos over several days on reefs from all realms as done with other survey methods (such as the World Passive Acoustic Monitoring Day or the Reef Check program). We annotated five-minute sequences that were evenly distributed across the 60 surveyed hours to allow detecting change through time and days while keeping the time of annotation of these 60 hours of videos at 200h of work. We acknowledge that this subsampling approach driven by the annotation effort available may have prevented detection of extreme peaks of activity. The advancement of deep-learning algorithms for the identification of fish individuals, species, and their behavior (Ditria et al. 2020) has the potential to decrease annotation time and facilitate the utilization of long-duration remote underwater videos in marine ecology.

Acknowledgments:

We thank the CUFR Mayotte for the loan of the boat and the diving equipment. We thank Valentine Fleuré and Nicolas Loiseau for their help during fieldwork.

Author contributions:

CM and SV conceived the ideas and designed methodology; SV, TC and CM collected the data; CM analyzed the data; CM led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Data availability:

Data used for this manuscript and R scripts of the analysis are available at https://github.com/CmlMagneville/MPAfeedingact

References

Armitage AR, Ho C-K, Quigg A. 2013. The Interactive Effects of Pulsed Grazing Disturbance and Patch Size Vary among Wetland Arthropod Guilds. PLOS ONE **8**:e76672. Public Library of Science. Available from https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0076672 (accessed January 25, 2022).

Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M. 2004. Confronting the coral reef crisis. Nature **429**:827–833. Nature Publishing Group. Available from https://www.nature.com/articles/nature02691 (accessed March 10, 2023).

Bellwood DR, Hughes TP, Hoey AS. 2006. Sleeping Functional Group Drives Coral-Reef Recovery. Current Biology **16**:2434–2439. Available from https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982206023670 (accessed September 30, 2022).

Bijoux JP, Dagorn L, Berke G, Cowley PD, Soria M, Gaertner J-C, Robinson J. 2013. Temporal dynamics, residency and site fidelity of spawning aggregations of a herbivorous tropical reef fish Siganus sutor. Marine Ecology Progress Series **475**:233–247. Available from https://www.int-res.com/abstracts/meps/v475/p233-247/ (accessed February 20, 2023).

Bonaldo RM, Pires MM, Junior PRG, Hoey AS, Hay ME. 2017. Small Marine Protected Areas in Fiji Provide Refuge for Reef Fish Assemblages, Feeding Groups, and Corals. PLOS ONE **12**:e0170638. Public Library of Science. Available from https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0170638 (accessed October 28, 2022).

Brandl SJ, Rasher DB, Côté IM, Casey JM, Darling ES, Lefcheck JS, Duffy JE. 2019. Coral reef ecosystem functioning: eight core processes and the role of biodiversity. Frontiers in Ecology and the Environment **17**:445–454. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/fee.2088 (accessed September 28, 2022).

Bruno JF, Côté IM, Toth LT. 2019. Climate Change, Coral Loss, and the Curious Case of the Parrotfish Paradigm: Why Don't Marine Protected Areas Improve Reef Resilience? Annual Review of Marine Science **11**. Available from https://par.nsf.gov/biblio/10105498-climate-change-coral-loss-curious-case-parrotfish-paradigm-why-don-marine-protected-areas-improve-reef-resilience (accessed December 20, 2022).

Burke L, Reytar K, Spalding M, Perry A. 2011. Reefs at Risk Revisited. Page Reefs at Risk Revisited.

Catano LB, Barton MB, Boswell KM, Burkepile DE. 2017. Predator identity and time of day interact to shape the risk–reward trade-off for herbivorous coral reef fishes. Oecologia **183**:763–773. Available from https://doi.org/10.1007/s00442-016-3794-z (accessed February 15, 2023).

Fouda, El-Sayed. 1996. Distribution and Feeding Habits ofTwo Surgeonfish, Zebrasoma xanthurum and

Ctenochaetus striatus in the Gulf of Aqaba. Red Sea. Marine Sciences **17**:1–2.

Fox R, Bellwood D. 2008a. Direct versus indirect methods of quantifying herbivore grazing impact on a coral reef. Marine Biology **154**:325–334.

Fox RJ, Bellwood DR. 2008b. Remote video bioassays reveal the potential feeding impact of the rabbitfish Siganus canaliculatus (f: Siganidae) on an inner-shelf reef of the Great Barrier Reef. Coral Reefs **27**:605–615. Available from https://doi.org/10.1007/s00338-008-0359-6 (accessed February 8, 2023).

Froese, Pauly. 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication. Available from www.fishbase.org.

Gibson K, Olofsson J, Mooers AØ, Monroe MJ. 2021. Pulse grazing by reindeer (Rangifer tarandus) can increase the phylogenetic diversity of vascular plant communities in the Fennoscandian tundra. Ecology and Evolution **11**:14598–14614. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ece3.8131 (accessed January 25, 2022).

Graham NAJ, Chabanet P, Evans RD, Jennings S, Letourneur Y, Aaron MacNeil M, McClanahan TR, Öhman MC, Polunin NVC, Wilson SK. 2011. Extinction vulnerability of coral reef fishes. Ecology Letters **14**:341–348. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1461-0248.2011.01592.x (accessed March 10, 2023).

Hoey AS, Bellwood DR. 2009. Limited Functional Redundancy in a High Diversity System: Single Species Dominates Key Ecological Process on Coral Reefs. Ecosystems **12**:1316–1328. Available from https://doi.org/10.1007/s10021-009-9291-z (accessed February 8, 2023).

Kerry JT, Bellwood DR. 2015. The functional role of tabular structures for large reef fishes: avoiding predators or solar irradiance? Coral Reefs **34**:693–702. Available from https://doi.org/10.1007/s00338-015-1275-1 (accessed February 8, 2023).

Lehodey P et al. 2006. Climate Variability, Fish, and Fisheries. Journal of Climate **19**:5009–5030. American Meteorological Society. Available from https://journals.ametsoc.org/view/journals/clim/19/20/jcli3898.1.xml (accessed February 20, 2023).

Longo GO, Hay ME, Ferreira CEL, Floeter SR. 2019. Trophic interactions across 61 degrees of latitude in the Western Atlantic. Global Ecology and Biogeography **28**:107–117. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/geb.12806 (accessed January 24, 2022).

Luise Bach L, Smith B. 2021. Within and between day variability in coral reef fish assemblages: implications for fish community surveys. Journal of Applied Ichthyology **37**:847–856. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jai.14267 (accessed December 7, 2022).

Magneville C, Leréec-le-Bricquir M-L, Dailianis T, Skouradakis G, Claverie T, Villéger S. 2022. Long-duration remote underwater videos reveal that grazing by fishes is highly variable through time and dominated by non-

indigenous species. Remote Sensing in Ecology and Evolution **In Press**.

Magurran AE, Henderson PA. 2010. Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **365**:3611–3620. Royal Society. Available from https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2010.0285 (accessed February 8, 2023).

Micheli F, Halpern BS, Botsford LW, Warner RR. 2004. Trajectories and Correlates of Community Change in No-Take Marine Reserves. Ecological Applications **14**:1709–1723. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/03-5260 (accessed December 19, 2022).

Mumby PJ et al. 2006. Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. Science (New York, N.Y.) **311**:98–101.

Nash KL, Abesamis RA, Graham NAJ, McClure EC, Moland E. 2016. Drivers of herbivory on coral reefs: species, habitat and management effects. Marine Ecology Progress Series **554**:129–140. Available from https://www.int-res.com/abstracts/meps/v554/p129-140/ (accessed October 28, 2022).

Parravicini V et al. 2020. Delineating reef fish trophic guilds with global gut content data synthesis and phylogeny. PLOS Biology **18**:e3000702. Public Library of Science. Available from https://journals.plos.org/plosbiology/article?id=10.1371/journal.pbio.3000702 (accessed September 21, 2022).

Price NW, Chen K-S, Chen CA, Wen CK-C. 2021. Scraping and grazing herbivorous/detritivorous fish display opposite feeding behaviours under different protection regulations. Marine Biology Research **17**:876–891. Taylor & Francis. Available from https://doi.org/10.1080/17451000.2022.2037002 (accessed December 19, 2022).

Robinson J, Aumeeruddy R, Jörgensen TL, Öhman MC. 2008. Dynamics of Camouflage (Epinephelus Polyphekadion) and Brown Marbled Grouper (Epinephelus Fuscoguttatus) Spawning Aggregations at a Remote Reef Site, Seychelles. Bulletin of Marine Science **83**:415–431.

Semmler RF, Brandl SJ, Keith SA, Bellwood DR. 2021. Fine-scale foraging behavior reveals differences in the functional roles of herbivorous reef fishes. Ecology and Evolution **11**:4898–4908. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ece3.7398 (accessed February 8, 2023).

Shapiro Goldberg D, Rilov G, Villéger S, Belmaker J. 2021. Predation Cues Lead to Reduced Foraging of Invasive Siganus rivulatus in the Mediterranean. Frontiers In Marine Science **8**. Frontiers Media SA. Available from https://archimer.ifremer.fr/doc/00705/81676/ (accessed January 25, 2022).

Streit RP, Hoey AS, Bellwood DR. 2015. Feeding characteristics reveal functional distinctions among browsing herbivorous fishes on coral reefs. Coral Reefs **34**:1037–1047. Available from https://doi.org/10.1007/s00338-015-1322-y (accessed February 14, 2023).

Taborsky M, Limberger D. 1980. The Activity Rhythm of Blennius sanguinolentus Pallas*. Marine Ecology **1**:143–153. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1439-0485.1980.tb00216.x (accessed January 25, 2022).

Topor ZM, Rasher DB, Duffy JE, Brandl SJ. 2019. Marine protected areas enhance coral reef functioning by promoting fish biodiversity. Conservation Letters **12**:e12638. Available from https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/conl.12638 (accessed October 28, 2022).

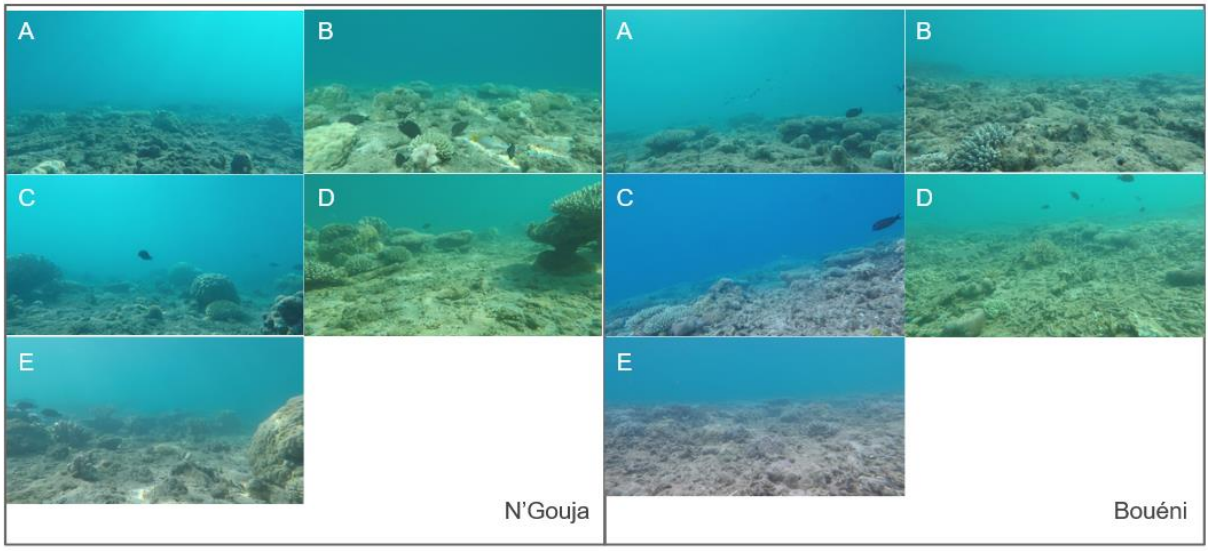
Vergés A, Tomas F, Ballesteros E. 2012. Interactive effects of depth and marine protection on predation and herbivory patterns. Marine Ecology Progress Series **450**:55–65. Available from https://www.int-res.com/abstracts/meps/v450/p55-65/ (accessed December 19, 2022).

Whalen MA et al. 2020. Climate drives the geography of marine consumption by changing predator communities. Proceedings of the National Academy of Sciences **117**:28160–28166. Proceedings of the National Academy of Sciences. Available from https://www.pnas.org/doi/10.1073/pnas.2005255117 (accessed March 10, 2023).

White WL, Choat J, Clements K. 2002. A re-evaluation of the diel feeding hypothesis for marine herbivorous fishes. Marine Biology **141**:571–579.

Supplementary Informations

Supplementary Figure 1: Captions of the field-of-view of the six cameras recording in the two studied sites.



Supplementary Table 1: Results of Analysis of Deviance Table based on the Generalised Linear Mixed Model testing the effect of site and time slots on feeding activities intensities with surveyed day being a random effect.

Feeding activity	Effect studied	ChiSq	Pvalue
Corallivory	Site	22.79	< 0.01
Corallivory	Time of the day	9.14	< 0.01
Herbivory	Site	4.25	< 0.01
Herbivory	Time of the day	9.34	< 0.01
Invertivory	Site	0	0.998
Invertivory	Time of the day	2.117	0.346

Supplementary Table 2: Results of the Analysis of Deviance Table based on the Generalised Linear Mixed Model testing the effect of time slots on feeding activities intensities with surveyed day being a random effect.

Protection level	Feeding activity	ChiSq	Pvalue
N'Gouja	Corallivory	2.03	0.361
Bouéni	Corallivory	14.06	< 0.01
N'Gouja	Herbivory	1.249	0.536
Bouéni	Herbivory	22.149	< 0.01
N'Gouja	Invertivory	1.189	0.552
Bouéni	Invertivory	1.624	0.444

Supplementary Table 3: Results of the analysis of variance to test difference in variation in species composition over time slots or sites for each feeding activity (permdisp test)

Feeding Activity	Variable	F	Pvalue
Corallivory	Time slots	0.036	0.965
Corallivory	Site	0.214	0.887
Herbivory	Time slots	0.462	0.644
Herbivory	Site	0.056	0.818
Invertivory	Time slots	0.620	0.560
Invertivory	Site	0.349	0.568

Supplementary Table 4: Results of the PERMANOVA testing for effect of site and time slots on species composition.

Feeding Activity	Effect studied	F	Pvalue
Corallivory	Time slots	1.190	0.320
	Site	0.840	0.589
Herbivory	Time slots	1.600	0.124
	Site	1.567	0.155
Invertivory	Time slots	0.680	0.899
	Site	1.667	0.069

Supplementary Table 5: Results of the analysis of variance to test of difference in variation in the distribution of feeding activities over time slots or sites (permdisp test)

Feeding Activity	Variable	F	Pvalue
Corallivory	Time slots	0.017	0.983
Corallivory	Site	0.110	0.747
Herbivory	Time slots	0.002	0.998
Herbivory	Site	0.023	0.882
Invertivory	Time slots	0.339	0.721
Invertivory	Site	0.412	0.535

Supplementary Table 6: Results of the PERMANOVA testing for effect of site and time slots in the contribution of species to feeding activities.

Feeding Activity	Effect studied	F	Pvalue
Corallivory	Time slots	0.610	0.747
	Site	5.910	< 0.01
Herbivory	Time slots	0.591	0.706
	Site	3.99	< 0.01
Invertivory	Time slots	0.889	0.616
	Site	1.730	0.061

Supplementary Table 7: Spearman's correlations test between feeding activities based on sequences bites number in N'Gouja and in Bouéni separately

Protection level	Pair	Rho	S	Pvalue
N'Gouja	Corallivory/Invertivory	0.382	789.61	0.065
N'Gouja	Corallivory/Herbivory	-0.1636	2676.6	0.444
N'Gouja	Invertivory/Herbivory	0.322	2139.3	0.124
Bouéni	Corallivory/Invertivory	0.626	859.37	< 0.01
Bouéni	Corallivory/Herbivory	0.344	1508.8	0.099
Bouéni	Invertivory/Herbivory	0.402	1313.8	0.051

Chapitre 7

Discussion générale et perspectives

1. Ecologie fonctionnelle des communautés : vers une intégration des variations intra-spécifique et des approches multi-taxons

L'étude de la diversité fonctionnelle se multiplie depuis le début des années 2000 pour répondre à de nombreuses problématiques (McGill et al. 2006; Violle et al. 2014) mais aucun outil n'existait jusqu'alors pour calculer et représenter les indices fonctionnels de façon reproductible. J'ai alors dirigé et contribué à la conception d'un package R appelé *mFD* ("*multifaceted Functional Diversity*") (Magneville et al. 2022) (Manuscrit A) permettant de réaliser les analyses fonctionnelles en délimitant les étapes clefs du processus dans différentes fonctions. Pour encourager son utilisation, j'ai codé six tutoriels disponibles sur le site internet du package (https://cmlmagneville.github.io/mFD/) qui développent les flux de travail de l'outil sur des exemples concrets. J'ai de plus co-organisé et réalisé une formation lors de la conférence dirigée par la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB) "Des espèces aux fonctions" (Juin 2022, CEFE - Montpellier). Aujourd'hui ce package compte plus de 8000 téléchargements (nombre de téléchargements au 03/04/2023). Cette approche par les traits donne un précieux aperçu des patrons de diversité. Elle estime cependant le **rôle potentiel** d'une espèce compte tenu de ces caractéristiques fonctionnelles. Il est alors important de mesurer directement les processus clefs dirigés par les espèces qui régissent le fonctionnement des écosystèmes. Il serait alors intéressant de lier la diversité de traits et la diversité des rôles réalisés afin de tester si dans les assemblages arborant une grande diversité de traits, plus de rôles écologiques sont réalisés ou de façon plus intense.

À partir des caractéristiques des espèces, il est possible de quantifier leur rareté fonctionnelle (Violle et al. 2017). Celle-ci est définie à travers un gradient de spécificité des combinaisons de traits que les espèces portent et de leur abondance. L'abondance d'une espèce varie au cours du temps, que ce soit à l'échelle des années, des saisons, des jours ou encore instantanément. La présence d'une espèce qui a un rôle fonctionnel distinct de celui des autres espèces et qui est en grande abondance relative dans l'environnement, peut alors être plus ou moins variable et régulière dans le temps. Le rôle de l'espèce dans le fonctionnement du système est donc changeante en fonction de la *rareté temporelle* de l'espèce. J'ai développé trois indices complémentaires quantifiant la quantité, la variabilité et la régularité de l'abondance au cours du temps (Manuscrit D). Afin de faciliter l'usage de ces indices, j'ai développé un package R appelé *tempvar* (https://github.com/CmlMagneville/tempvar) qui calcule ces trois indices et possède un tutoriel d'utilisation des fonctions clefs. J'ai ainsi présenté une façon d'étudier ces indices en parallèle du travail de Violle et al. (2017) pour préciser le rôle fonctionnel des espèces. J'ai ensuite illustré l'utilisation de ces métriques en utilisant des données décrivant la variabilité temporelle de l'abondance de 16 espèces de poissons récifaux. Cette illustration

a permis de mettre en évidence que les métriques diffèrent en cas réels lorsque les espèces ont des patrons de distribution temporelle distincts.

Si l'approche fonctionnelle s'intéresse au fonctionnement des écosystèmes par le biais des caractéristiques des organismes et non des espèces présentes, elle reste centrée sur des taxons particuliers. Cependant, pour comprendre le fonctionnement global d'un écosystème, il serait intéressant de diriger des **études multi-taxons** incluant des groupes différents d'espèces (Schleuning et al. 2023) qui permettraient notamment d'inclure les interactions entre niveaux trophiques (Schmitz et al. 2015; Seibold et al. 2018). Une des perspectives à mes travaux de thèse serait d'étudier en parallèle les poissons osseux et les invertébrés. Ces derniers constituent une ressource trophique importante et contribuent au recyclage des nutriments. Junker et al. (2023) ont ainsi développé une telle approche fonctionnelle en la testant sur six clades d'espèces terrestres (amphibiens, araignées, insectes, mammifères, oiseaux et reptiles). Si une grande partie des traits utilisés sont spécifiques aux taxons étudiés, il est nécessaire pour diriger ce type d'approche multi-taxons d'utiliser des traits décrivant les différents types d'organismes. Des traits relatifs à la physiologie de l'organisme, tels que la taille à l'âge adulte ou le régime alimentaire, et à son utilisation de l'habitat dans lequel il évolue, comme sa mobilité ou sa relation avec le substrat, peuvent être utilisés car comparables entre un grand nombre d'organismes. De nouvelles bases de données se développent alors pour regrouper les traits de différents groupes d'animaux (Herberstein et al. 2022).

Les caractéristiques fonctionnelles d'une espèce évoluent en fonction du stade de développement (stade ontogénique) de l'organisme. L'exemple type est la taille : elle évolue au cours de la vie de l'individu et c'est elle qui détermine la taille absolue de la bouche et de l'intestin et donc la taille et la quantité de nourriture que l'organisme peut ingérer (Villéger et al. 2017). La position dans la colonne d'eau, elle, varie entre juvéniles et adultes : les herbiers représentent par exemple un habitat de protection pour beaucoup de juvéniles en Méditerranée (Cheminée et al. 2017) alors que les adultes de ces mêmes espèces nagent en pleine eau. De même, le régime alimentaire varie au cours de la vie d'un poisson (Sánchez-Hernández et al. 2019), en fonction des saisons (Eriksen et al. 2021) mais aussi entre individus d'un même stade ontogénique (Zhao et al. 2014). Un individu d'une espèce donnée peut ainsi être distinct fonctionnellement des autres espèces à un certain stade de vie et/ou à une certaine saison mais être redondant fonctionnellement à un autre stade de vie et/ou saison. Si, cette **prise en compte de la variabilité intra-spécifique** est clef pour saisir le fonctionnement réel des écosystèmes marins côtiers, elle nécessite une connaissance plus précise des espèces animales afin de regrouper des bases de traits intra-spécifiques. Pour quantifier cette variabilité intra-spécifique, (Violle et al. 2012) ont proposé trois métriques qui permettent d'intégrer la variabilité intra-spécifique à

l'étude des communautés d'espèces. Intégrer cette variabilité dans des flux d'analyses fonctionnelles tels que *mFD* peut être réalisé en considérant soit les individus, soit des groupes d'individus homogènes (exemples : stades de vie et/ou sexes) comme unité de mesure des traits (Zhao et al. 2019).

2. Variabilité des processus fonctionnels au sein d'une journée : comprendre les facteurs qui la dirige

Un écosystème est un système dynamique dont les processus agissant dans son fonctionnement varient dans l'espace et le temps. Si de nombreuses études se sont intéressées à la variabilité spatiale des processus, allant de l'échelle du microhabitat (Brandl & Bellwood 2014) à l'échelle des océans (Longo et al. 2019), l'étude de la variabilité temporelle est axée sur de grandes échelles de temps telles que les années, les mois ou les saisons (Lefèvre & Bellwood 2011; Holzer et al. 2013). Cependant, les processus fonctionnels varient aussi à de plus petites échelles, entre et au sein des journées. Mes travaux de thèse ont ainsi mis en évidence que les activités d'alimentation étudiées en milieu tropical et tempéré se réalisent principalement lors d'événements intenses d'activité, lors de quelques pics responsables d'une grande partie de l'activité d'alimentation observée dans une journée. De plus, j'ai montré que certaines activités d'alimentation sont plus intenses à certains moments de la journée : la corallivorie est par exemple plus importante le matin que l'après-midi alors que l'herbivorie montre la tendance inverse en milieu tropical et tempéré (Manuscrit E et Manuscrit G).

Il est maintenant essentiel de **répliquer spatialement** l'estimation directe des processus fonctionnels. Ainsi il sera possible de tester si les résultats observés ici sont généralisables à d'autres localisations géographiques présentant des habitats semblables. De même, il serait intéressant de répliquer ces études sur différents habitats. Je me suis intéressée par exemple aux activités d'alimentation en milieu tropical au niveau du lagon. Les activités d'alimentation pourraient montrer une variabilité temporelle différente au niveau du platier ou de l'arrière-récif qui présentent d'autres conditions environnementales (courants, températures, profondeurs, exposition aux vagues) qui pourraient contraindre le comportement des espèces.

Une activité d'herbivorie plus importante l'après-midi a été répertoriée chez d'autres espèces herbivores (poissons coralliens (White et al. 2002)). Cette tendance a été précédemment expliquée par (Taborsky & Limberger 1980) qui ont émis l'hypothèse d'une relation entre cette haute activité et la qualité nutritive des algues. Deux des trois hypothèses sur lesquelles se base cette théorie ont été testées avec succès par (White et al. 2002) (*cf* Introduction - 2.2) mais l'une d'entre elles demeure non

vérifiée : les **variations dans la composition nutritive des algues sont-elles détectées par les poissons** ? Pour tester cette hypothèse, des expériences en mésocosmes pourraient être réalisées en proposant à des individus préalablement accoutumés à leurs ressources trophiques, des algues de qualité nutritive diverses à différents moments de la journée. La périodicité journalière a été recensée chez des espèces non herbivores. C'est par exemple le cas du Grondin poule, *Prionotus punctatus*, qui se nourrit principalement de crevettes ou de crabes suivant les saisons (Soares & Apelbaum 1994) ou encore du mâle de la Blennie paon, *Salaria pavo*, qui se nourrit d'invertébrés benthiques (Uiblein 1993). Ces observations remettent en question le fait qu'une plus forte activité en après-midi soit dirigée par la composition algale puisqu'aussi observée chez des espèces non herbivores (White et al. 2002). Cette périodicité pourrait être liée à une **synchronie des processus fonctionnels**. De la même façon que des espèces non carnivores sont attirées par la présence d'espèces carnivores autour des caméras appâtées (Watson et al. 2005; Cappo et al. 2007), les espèces non herbivores pourraient être attirées par l'activité des espèces herbivores. Cette périodicité journalière pourrait aussi être dûe à l'évolution d'éléments fluctuant dans l'environnement marin avec le rayonnement solaire comme l'oxygène dissous dans l'eau ou encore des nutriments.

3. Quantification de la biodiversité en poissons : vers une utilisation des caméras longue-durée

Les contraintes de déplacement dans le milieu marin ont longtemps limité son étude. Grâce à l'invention du scaphandre autonome, des techniques d'évaluation de la biodiversité marine basées sur les UVC se sont développées et sont encore aujourd'hui utilisées dans de nombreux programmes de conservation (Murphy et al. 2010) et d'évaluation des stocks (Labrosse et al. 2002). Si ces méthodologies permettent une rapide quantification de la diversité, elles présentent des biais de par la présence des plongeurs. Évaluer la biodiversité en se centrant sur les données vidéos collectées par des caméras à distance, permet notamment de se défaire de ces biais. Cependant, la plupart des études utilisant cette technique se réalisent sur de courtes durées (mais voir : (Birt et al. 2012; Harvey et al. 2012; Chabanet et al. 2012; Myers et al. 2016; Tebbett et al. 2020; Nunes et al. 2020; Luise Bach & Smith 2021; Marques et al. 2021)) et ne prennent alors pas en compte la variabilité temporelle de la diversité et des processus écologiques.

Pendant ma thèse, j'ai développé un système de caméras fixes et un protocole associé permettant de filmer en haute définition tous les individus sur un habitat pendant une durée supérieure à 12 heures. Cette méthode consiste en un réseau de multiples caméras synchronisées

posées sur le fond marin filmant chacune une surface standardisée. En utilisant cette méthodologie, j'ai développé un nouvel indice, le *SmaxN*, qui tient compte de la synchronisation temporelle entre caméras et de la vitesse de nage des poissons pour améliorer l'estimation d'abondance communément utilisée (l'indice *maxN*). Pour faciliter l'utilisation de cet indice, j'ai développé un package R permettant de l'utiliser (https://github.com/CmlMagneville/SmaxN). Grâce à ces systèmes, j'ai montré que l'accumulation de la diversité au sein d'une journée et entre jours est continue, ce qui est particulièrement dû aux espèces rares temporellement qui représentent les espèces les plus distinctes fonctionnellement (Manuscrit F). J'ai de plus montré, en milieu tempéré et tropical, que les processus fonctionnels sont très variables temporellement (Manuscrit E et Manuscrit G) même si certains sont préférentiellement réalisés à certains moments de la journée. Ces résultats montrent la nécessité des approches d'observation sur de longues durées qui sont donc basées sur l'utilisation de caméras.

L'annotation des vidéos issues des approches longue durée est un processus fastidieux. Le travail d'annotation des 384 heures de vidéos analysées pendant ma thèse par plus de 20 étudiants a ainsi nécessité un temps total de travail équivalent à 26.5 mois ! Afin de conserver un temps d'annotation "raisonnable" tout en gardant une bonne représentativité de la diversité mesurée, un sous-échantillonnage temporel a parfois été réalisé. Par exemple, 1min40s ont été annotées toutes les 10 minutes de vidéos lors de l'étude de l'herbivorie en contexte invasif (Manuscrit E) ou encore 5 minutes ont été annotées toutes les 15 minutes de vidéos lors de l'étude des activités d'alimentation sur les récifs coralliens (Manuscrit G). Cependant ces sous-échantillonnages peuvent ne pas prendre en compte des événements d'activités intenses ou le passage d'espèces rares. Le développement d'**algorithmes d'*apprentissage profond*** (appelé *deep learning* en anglais) pour aider l'humain à détecter et identifier les espèces de poissons sur les vidéos est nécessaire pour pouvoir utiliser à long terme les données vidéos. Bien que très diffusé dans le domaine de l'écologie terrestre, le développement d'algorithmes de reconnaissance automatique est jusqu'alors très peu exploité en milieu marin (Ditria et al. 2020). La construction de tels modèles s'effectue sur des bases de données d'entraînement constituées d'un ensemble d'images manuellement identifiées, puis sur des bases de données de tests contenant un ensemble d'images non identifiées sur lesquelles l'algorithme effectue des prédictions. Cependant, les bases de données d'images couramment utilisées (comme ImageNet - https://www.image-net.org/) ne contiennent qu'un faible nombre d'espèces marines et ne présentent qu'une faible diversité d'images pour chaque espèce (Goodwin et al. 2022). Les fonds sous-marins sont des environnements à la structure complexe dont la vision peut facilement être altérée en fonction de la turbidité de l'eau ou du rayonnement solaire. De plus, certaines espèces changent de couleur en fonction de l'heure de la journée ou suite à un stimulus environnemental. L'existence de bases de données importantes comme celle qui a été récupérée lors de ma thèse, multipliant les arrières plans

et les individus annotés, est alors cruciale pour le développement de tels algorithmes. Les annotations réalisées sur les vidéos de Méditerranée ont par exemple servi à développer un algorithme de détection des espèces invasives *Siganus luridus* et *Siganus rivulatus* grâce à 31 285 annotations d'espèces de Méditerranée (thèse de Valentine Fleuré). La plateforme WAVE utilisée dans ma thèse pour annoter la biodiversité et les comportements, permet alors une synergie entre les analyses écologiques et le développement informatique. En effet, elle permet de collecter des données utilisables pour traiter des questions écologiques comme la présence/absence des espèces au cours du temps et crée ainsi une banque d'images d'espèces identifiées comprenant une grande variété d'arrière-plans disponibles pour l'entraînement et les tests d'algorithmes d'apprentissage profond.

Les systèmes de caméras développés pendant ma thèse permettent d'étudier l'impact fonctionnel des poissons à travers leur comportement. Cependant, l'impact fonctionnel d'un individu varie en fonction de sa taille. Dans le cas de l'herbivorie par exemple, des individus de grande taille réalisent des morsures plus grandes que les individus plus petits et ainsi ingèrent plus de biomasse algale (Bellwood et al. 2003). Il serait alors intéressant d'adapter nos systèmes en utilisant des **caméras stéréo** pour mesurer la taille des individus et ainsi préciser leur impact fonctionnel. L'utilisation de caméras stéréo permettrait aussi de calculer la vitesse de nage des poissons (utilisée dans le calcul du *SmaxN*) et de standardiser le volume observé de façon objective.

Certaines espèces de poissons échappent à l'oeil humain lors des annotations ou se cachent : c'est le cas des **espèces crypto benthiques**, c'est-à-dire des espèces dont la taille à l'âge adulte ne dépasse pas 5 cm et qui se confondent avec le substrat (Depczynski & Bellwood 2003). Si ces espèces ne sont pas souvent recensées, elles représentent pourtant au moins 40% des espèces présentes sur le récif et 50% des individus (Ackerman & Bellwood 2000), si bien qu'elles représentent la "moitié cachée" des récifs (expression utilisée par (Brandl et al. 2018)). Elles jouent un rôle clef dans le fonctionnement des récifs puisqu'elles contribuent au recyclage des nutriments en se nourrissant de proies microscopiques et fournissent un approvisionnement constant en larves tout au long de l'année (larves qui sont ensuite mangées par de plus hauts niveaux trophiques) (Brandl et al. 2018). La prédation sur les récifs est dominée par certaines de ces espèces, fortes consommatrices de larves et juvéniles d'espèces non crypto benthiques (Goatley et al. 2017; Mihalitsis et al. 2022). Toutes les espèces relarguent dans le milieu des cellules notamment cutanées et intestinales via la desquamation et la défécation (Polanco F. et al. 2022). Après filtration de l'eau de mer et extraction de l'ADN qui s'y trouve, des séquences spécifiques de certains gènes permettant d'identifier les espèces d'un groupe sont amplifiées (multipliées). Puis, en confrontant ces séquences à des bases de données de référence qui contiennent l'équivalence entre identité des espèces et construction nucléotidique des séquences

amplifiées, on peut estimer la diversité présente sur un site. Il a été montré que le recensement de la diversité à travers cet **ADN environnemental** (ADNe) surpasse la biodiversité mesurée par des caméras longue durée en détectant plus de diversité taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle (Marques et al. 2021). Cependant, la durée de vie dans l'eau des fragments d'ADN est très variable et ne permet pas de quantifier la biodiversité présente à un instant *t*. D'autre part, l'utilisation d'ADNe ne permet pas d'estimer les abondances des espèces ni leurs rôles. L'approche complémentaire ADNe/caméras longue durée, permet alors de connaître la totalité de la biodiversité présente sur un site (ADNe) dont les espèces crypto benthiques, tout en étudiant des processus fonctionnels importants (caméras). Par cette approche on pourrait alors étudier si une plus grande diversité de traits va de paire avec une plus grande intensité des processus fonctionnels (*cf* questionnement Chapitre 7 - 1).

4. Changements globaux et fonctionnement des écosystèmes marins côtiers

Les changements globaux actuels causent un déclin de la diversité et impactent le fonctionnement des écosystèmes. Les vidéos collectées pendant ma thèse avec des protocoles standardisés et archivées avec leurs métadonnées constituent un état des lieux de la biodiversité en 2019-2020 et pourront être utilisées comme point de comparaison dans le futur. Les menaces pesant sur la biodiversité marine sont diverses et je me suis particulièrement intéressée aux invasions biologiques dont l'intensité a augmenté suite aux échanges commerciaux internationaux toujours plus nombreux et fréquents (Seebens et al. 2017). Les espèces invasives impactent l'écosystème receveur en causant par exemple une restructuration complète de l'habitat comme c'est le cas dans l'Est de la Méditerranée (Sala et al. 2011; Vergés et al. 2014). Dans une région où les quatre espèces herbivores natives et invasives sont abondantes (Crète), j'ai montré que l'une des deux espèces herbivores invasives est responsable de la majorité de l'élimination des algues bien que sa présence n'impacte pas l'activité d'alimentation des deux espèces natives. Ces résultats suggèrent que le succès des espèces invasives dans l'Est de la Méditerranée n'est pas dû à des interactions comportementales directes entre invasives et natives (Magneville et al. 2023) (Manuscrit E).

Bien que leur aire de répartition actuelle s'arrête au détroit de Sicile (Azzurro & Andaloro 2005), deux individus de *Siganus luridus* ont été recensés à proximité de Marseille en 2008 (Daniel et al. 2009). L'utilisation combinée des caméras longue durée et d'algorithmes d'apprentissage profond pourrait alors être utilisée pour **détecter** de manière précoce **l'arrivée puis l'installation de telles espèces non-indigènes**. Suivre la propagation de telles espèces lorsque la population ne s'est pas encore établie et l'évolution de leurs abondances permet de comprendre les impacts écologiques de

ces espèces. La répartition spatiale des *Siganus spp.* est très fortement liée à la température de la mer (Vergés et al. 2014) et ne semble pas être impactée par la présence ou l'absence de prédateurs natifs (Sala et al. 2012; Vergés et al. 2014). Cependant, de **nouvelles interactions** pourraient apparaître **entre espèces invasives**. Bien que les individus du poisson lion *Pterois miles* soient plus à même de se nourrir de proies natives car celles-ci sont *naïves* face à sa présence (DAgostino et al. 2020) et ne le considèrent pas comme un prédateur, ils pourraient prédater des juvéniles de *Siganus spp.* ce qui contribuerait à réduire leur population. *Pterois miles* et *Siganus spp.* étant des espèces venant de Mer Rouge, on pourrait cependant faire l'hypothèse inverse d'une reconnaissance mutuelle de ces deux espèces. Dans ce cas, la présence de *Pterois miles* pourrait diminuer l'intensité de recherche de nourriture de *Siganus spp.* qui peut décroître suite à la présence de signaux de prédation visuels ou chimiques (Catano et al. 2017; Shapiro Goldberg et al. 2021).

Face aux impacts anthropiques causant un déclin de la biodiversité, des stratégies de conservation se sont mises en place. Les Aires Marines Protégées constituent l'une d'entre elles et elles se divisent en différents niveaux, présentant une restriction plus ou moins forte des activités (Grorud-Colvert et al. 2021). En étudiant la diversité présente sur les récifs coralliens de Mayotte (Océan Indien), j'ai ainsi appuyé l'importance de l'étude de la composition des assemblages taxonomiques, fonctionnels et phylogénétiques (identité des espèces, de leur traits et leur histoires évolutives) plutôt que des richesses associées aux trois diversités afin d'évaluer des méthodes de conservation (Manuscrit F) (Boulanger et al. 2021; Loiseau et al. 2021). Les résultats du Manuscrit F appuient l'importance des approches longue durée pour évaluer l'efficacité d'une Aire Marine Protégée puisque les différences de diversités entre les deux niveaux de protection étudiés ne s'observent qu'après un jour complet de recensement. De plus, dans notre cas d'étude, j'ai montré (Manuscrit G) que plusieurs processus écologiques (ici la corallivorie, l'herbivorie ou l'invertivorie) peuvent présenter une plus faible intensité dans des zones fortement protégées que dans des zones faiblement protégées. Cela peut être dû à des effets cascades comme la présence plus importante d'espèces prédatrices dans la zone fortement protégée qui pourrait diminuer l'activité de recherche de nourriture comme cela a été montré chez les espèces herbivores (Catano et al. 2017; Shapiro Goldberg et al. 2021). Ce résultat témoigne de l'importance d'intégrer une compréhension globale du système afin d'évaluer de façon fiable des mesures de conservation.

Si les processus fonctionnels varient au sein et entre journées, l'activité anthropique peut modifier ces variations (Gilbert et al. 2023). Cela peut être dû au fait que l'Homme est vu comme un prédateur, sa présence crée alors un changement de la temporalité des processus dirigé par la peur. La temporalité des processus réalisés par une espèce peut aussi changer suite à la modification par

l'Homme de l'abondance, la répartition ou l'activité d'espèces prédatrices ou compétitrices de l'espèce. Celle-ci s'adapte alors à la nouvelle distribution temporelle de ces prédateurs ou compétiteurs et change sa distribution temporelle. Indirectement, l'action de l'Homme par les changements climatiques peut amener une espèce à changer sa distribution temporelle pour s'adapter au mieux à l'évolution des températures. Au-delà d'impacter la physiologie des espèces, ces changements de distribution temporelle peuvent impacter les flux de nutriments au sein des écosystèmes en favorisant ou empêchant certaines interactions entre espèces (El-Sabaawi 2018). Il serait alors intéressant de tester si dans des milieux plus ou moins exposés à la **pression anthropique**, la **distribution temporelle journalière** de certains processus clefs **varie**. En quantifiant l'activité d'herbivorie suivant un gradient de pêche en milieu côtier, on pourrait s'attendre à observer une activité concentrée à certains moments de la journée dans les zones pêchées mais une activité plus diffuse dans les zones non pêchées. De plus, il serait pertinent de tester si l'impact des actions anthropiques sur la distribution temporelle varie avec la latitude comme le suggère (Gilbert et al. 2023). Une hypothèse est que l'impact d'un changement de distribution temporelle des activités sur le fonctionnement de l'écosystème serait plus fort aux basses latitudes. En effet, dans ces zones hautement diversifiées, on s'attend à un partitionnement temporel plus fin entre activités. Le changement de distribution temporelle de l'une d'entre elles créerait alors plus de discordances entre espèces que dans les communautés aux plus hautes latitudes et impacterait alors plus fortement les interactions entre espèces.

Si la communication de ces résultats parus ou à paraître dans des revues scientifiques est importante, il est aussi crucial de **sensibiliser le grand public** à ces enjeux actuels. C'est dans cette optique que j'ai réalisé la formation "Ma Thèse en 180 secondes" (2021-2022) qui m'a permis de développer les compétences nécessaires pour vulgariser mon sujet de thèse en trois minutes devant un public de quatre-cents personnes en Mars 2022 (passage en ligne: https://www.youtube.com/watch?v=vf_43KJPgkE) (texte en Appendice A1). Dans le cadre de la Journée Mondiale des Océans (8 Juin 2023), je sensibiliserai le jeune public à l'écologie fonctionnelle en conceptualisant et réalisant des ateliers en binôme autour de cette thématique pour des élèves de CM1-CM2 (événement réalisé par l'UMR MARBEC - Sète).

5. Résumé graphique

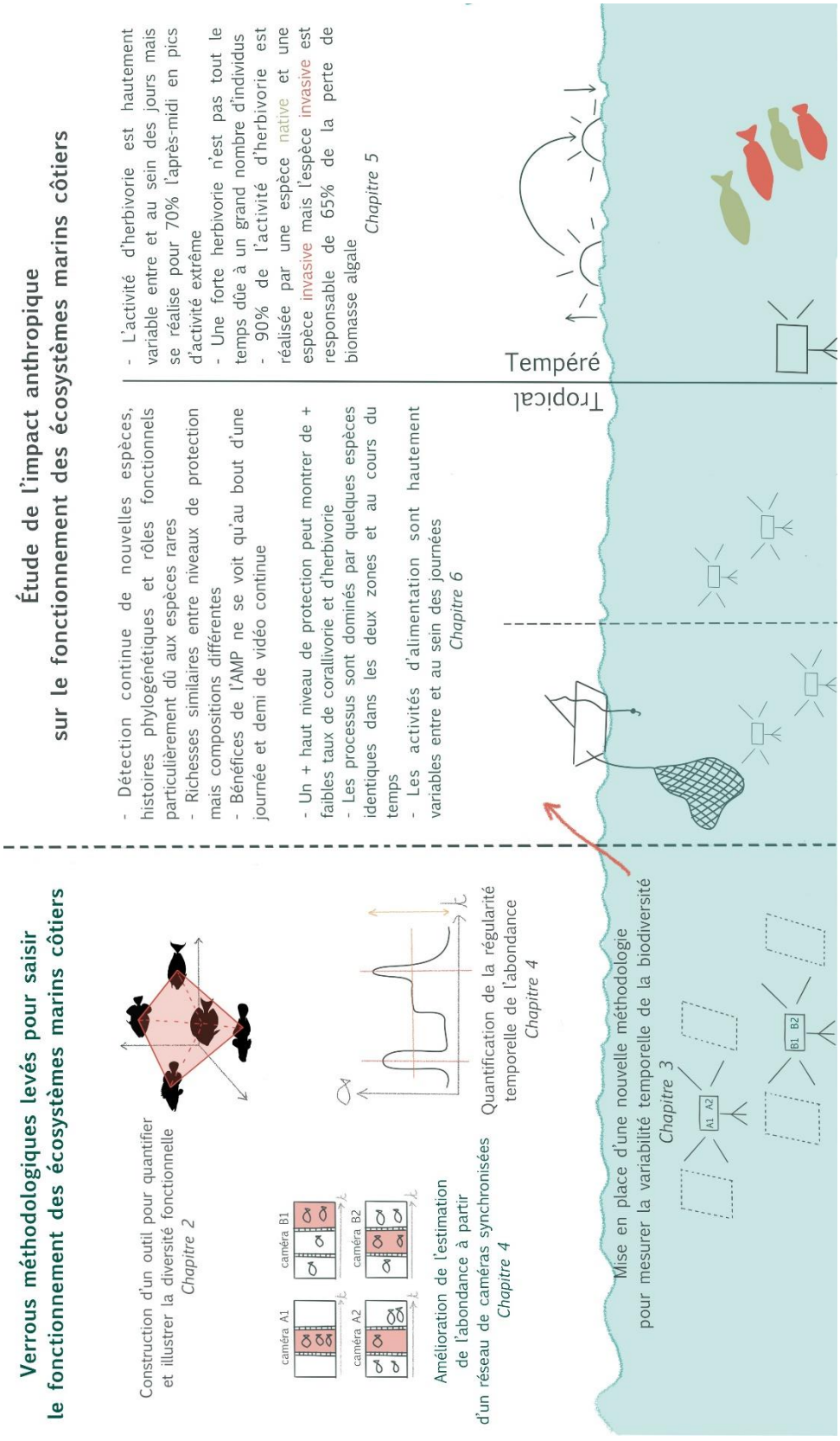


Figure 7. 1 : Résumé graphique des questionnements de la thèse

Appendices

Appendice A1: Texte joué lors de la finale régionale Occitanie du Concours “Ma Thèse en 180 secondes”

Imaginez-vous au bord d’un lagon. Il fait chaud. Très chaud. Trop chaud. Alors vous vous dirigez vers l’eau turquoise et après avoir pris une grande inspiration, vous plongez, masque sur les yeux… Entre deux patates de corail, vous admirez une dizaine d’espèces de poissons colorés. Là, avec vous, je m'interroge sur leur contribution au fonctionnement du récif: leurs “**rôles fonctionnels”**…

Je m’explique: une petite ville contient un certain nombre d’habitants mais ce qui m’intéresse c’est la diversité des métiers qu’on va y trouver. Si deux villes ont le même nombre d’habitants mais que la première comme ici comprend une grande diversité de métiers (des boulangers, des médecins, des agriculteurs), alors que la seconde comme là ne comprend que des boulangers. Eh bien, la première fonctionnera bien mieux que la seconde !

Mais revenons à nos poissons ! Vous observez ces espèces onduler sur le récif mais moi, ça ne m’éclaire toujours pas sur leur contribution au fonctionnement du milieu ! En effet, les observer présentes sur le récif ne veut pas forcément dire qu’elles contribuent à son fonctionnement. C’est un peu comme moi après un bon repas : je suis présente physiquement devant mon ordinateur mais pas fonctionnellement !

Alors j’étudie un processus précis : l’**herbivorie**, c’est l’action de manger des produits végétaux. C’est un processus qui façonne le monde marin : par exemple, au niveau des récifs coralliens, les herbivores empêchent la prolifération des algues et permettent ainsi la croissance des coraux ! Dans l’herbivorie, c’est la variabilité temporelle qui m'intéresse. En gros, je regarde quand les poissons mangent et si les espèces mangent en même temps. C’est une question cruciale pour protéger le milieu marin, car pour le protéger, il faut savoir comment il fonctionne ! Or aujourd’hui encore nous ignorons à quoi ressemblent 24h dans la vie d’un poisson ! En effet, l’activité des poissons est actuellement mesurée par les scientifiques sur un temps court, environ **1h**. Mais c'est un peu comme si on voulait mesurer l’activité d’une ville en s’asseyant une heure sur un banc et en regardant ce qu’il se passe… si on s’assoit sur le banc à 3h du matin ou à 4h de l’après-midi, on aura des conclusions très différentes puisque nos activités sont variables dans le temps.

Pour prendre en compte cette variabilité temporelle, j’ai donc développé une méthode basée sur des caméras synchronisées filmant du lever au coucher du soleil. Grâce à cette méthode j’ai montré que l’herbivorie est plus importante l’après-midi, ce qui serait dû à une meilleure qualité nutritive des

algues et que les poissons sont de frénétiques affamés : ils ne mangent rien… et d'un seul coup, festin !

ll est maintenant temps de remonter à la surface, d'ailleurs nos poissons sont partis depuis bien longtemps... J'espère qu'après cette plongée vous regarderez au-delà des espèces et vous intéresserez aux métiers des poissons ! Et je suis fière de nous, tenir 3 minutes en apnée, c'est une sacrée victoire !

References

Ackerman JL, Bellwood DR. 2000. Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. Marine Ecology Progress Series 206:227–237.

Albouy C et al. 2019. The marine fish food web is globally connected. Nature Ecology & Evolution 3:1153–1161.

Allgeier JE, Layman CA, Mumby PJ, Rosemond AD. 2014. Consistent nutrient storage and supply mediated by diverse fish communities in coral reef ecosystems. Global Change Biology 20:2459–2472.

Allgeier JE, Speare KE, Burkepile DE. 2018. Estimates of fish and coral larvae as nutrient subsidies to coral reef ecosystems. Ecosphere 9:e02216.

Allgeier JE, Wenger SJ, Rosemond AD, Schindler DE, Layman CA. 2015. Metabolic theory and taxonomic identity predict nutrient recycling in a diverse food web. Proceedings of the National Academy of Sciences 112:E2640–E2647.

Appeltans W et al. 2012. The Magnitude of Global Marine Species Diversity. Current Biology 22:2189–2202.

Azzurro E, Andaloro F. 2005. A new settled population of the Lessepsian migrant Siganus luridus (Pisces: Siganidae) in Linosa Island - Sicily Strait. Journal of the Marine Biological Association of the UK 84:819-821.

Azzurro E, Smeraldo S, D'Amen M. 2022. Spatio-temporal dynamics of exotic fish species in the Mediterranean Sea: Over a century of invasion reconstructed. Global Change Biology 28:6268–6279.

Bacheler NM, Shertzer KW, Runde BJ, Rudershausen PJ, Buckel JA. 2021. Environmental conditions, diel period, and fish size influence the horizontal and vertical movements of red snapper. Scientific Reports 11:9580.

Barbier EB. 2012. Progress and Challenges in Valuing Coastal and Marine Ecosystem Services. Review of Environmental Economics and Policy 6:1–19.

Barnes H. 1952. Under-Water Television and Marine Biology. Nature 169:477–479.

Barnosky AD et al. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? Nature 471:51–57.

Baselga A et al. 2023, March 13. betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components.

Baselga A, Orme CDL. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. Methods in Ecology and Evolution 3:808–812.

Baum JK, Worm B. 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. Journal of Animal Ecology 78:699–714.

Bazzaz FA, Catovsky S. 2001. Resource Partitioning. Pages 429–437 in Levin SA, editor. Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition). Academic Press, Waltham.

Bejarano S, Jouffray J-B, Chollett I, Allen R, Roff G, Marshell A, Steneck R, Ferse SCA, Mumby PJ. 2017. The shape of success in a turbulent world: wave exposure filtering of coral reef herbivory. Functional Ecology 31:1312–1324.

Bellard C, Marino C, Courchamp F. 2022. Ranking threats to biodiversity and why it doesn't matter. Nature Communications 13:2616.

Bellwood DR. 1995. Direct estimate of bioerosion by two parrotfish species, Chlorurus gibbus and C. sordidus, on the Great Barrier Reef, Australia. Marine Biology 121:419–429.

Bellwood DR, Hoey AS, Choat JH. 2003. Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. Ecology Letters 6:281–285.

Bellwood DR, Hughes TP, Hoey AS. 2006a. Sleeping Functional Group Drives Coral-Reef Recovery. Current Biology 16:2434–2439.

Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M. 2004. Confronting the coral reef crisis. Nature 429:827–833.

Bellwood DR, Streit RP, Brandl SJ, Tebbett SB. 2019. The meaning of the term 'function' in ecology: A coral reef perspective. Functional Ecology 33:948–961.

Bellwood DR, Wainwright PC, Fulton CJ, Hoey AS. 2006b. Functional versatility supports coral reef biodiversity. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 273:101–107.

Ben Rais Lasram F, Guilhaumon F, Albouy C, Somot S, Thuiller W, Mouillot D. 2010. The Mediterranean Sea as a 'cul-de-sac' for endemic fishes facing climate change. Global Change Biology 16:3233–3245.

Ben Rais Lasram F, Guilhaumon F, Mouillot D. 2009. Fish diversity patterns in the Mediterranean Sea: deviations from a mid-domain model. Marine Ecology Progress Series 376:253–267.

Bennett S et al. 2021. Climate-driven impacts of exotic species on marine ecosystems. Global Ecology and Biogeography 30:1043–1055.

Bennett S, Bellwood DR. 2011. Latitudinal variation in macroalgal consumption by fishes on the Great Barrier Reef. Marine Ecology Progress Series 426:241–252.

Bernard ATF, Götz A. 2012. Bait increases the precision in count data from remote underwater video for most subtidal reef fish in the warm-temperate Agulhas bioregion. Marine Ecology Progress Series 471:235–252.

Bianchi CN, Morri C. 2000. Marine Biodiversity of the Mediterranean Sea: Situation, Problems and Prospects for Future Research. Marine Pollution Bulletin 40:367–376.

Bianchi CN, Morri C. 2003. Global sea warming and “tropicalization” of the Mediterranean Sea: biogeographic and ecological aspects. Biogeographia – The Journal of Integrative Biogeography 24.

Bianchi D, Carozza DA, Galbraith ED, Guiet J, DeVries T. 2021. Estimating global biomass and biogeochemical cycling of marine fish with and without fishing. Science Advances 7:eabd7554.

Bijoux JP, Dagorn L, Berke G, Cowley PD, Soria M, Gaertner J-C, Robinson J. 2013. Temporal dynamics, residency and site fidelity of spawning aggregations of a herbivorous tropical reef fish Siganus sutor. Marine Ecology Progress Series 475:233–247.

Birt MJ, Harvey ES, Langlois TJ. 2012. Within and between day variability in temperate reef fish assemblages: Learned response to baited video. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 416–417:92–100.

Blair JM, Collins SL, Knapp AK. 2000. Ecosystems as Functional Units in Nature. Natural Resources & Environment 14:150–155.

Blonder B, Morrow CB, Maitner B, Harris DJ, Lamanna C, Violle C, Enquist BJ, Kerkhoff AJ. 2018. New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. Methods in Ecology and Evolution 9:305–319.

Blowes SA, Belmaker J, Chase JM. 2017. Global reef fish richness gradients emerge from divergent and scale-dependent component changes. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 284:20170947.

Bonaldo RM, Hoey AS, Bellwood DR. 2014. The Ecosystem Roles of Parrotfishes on Tropical Reefs. Page Oceanography and Marine Biology. CRC Press.

Bonaldo RM, Pires MM, Junior PRG, Hoey AS, Hay ME. 2017. Small Marine Protected Areas in Fiji Provide Refuge for Reef Fish Assemblages, Feeding Groups, and Corals. PLOS ONE 12:e0170638.

Boulanger E et al. 2021. Environmental DNA metabarcoding reveals and unpacks a biodiversity conservation paradox in Mediterranean marine reserves. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 288:20210112.

Bracken MES, Low NHN. 2012. Realistic losses of rare species disproportionately impact higher trophic levels. Ecology Letters 15:461–467.

Brandl SJ, Bellwood DR. 2014. Individual-based analyses reveal limited functional overlap in a coral reef fish community. Journal of Animal Ecology 83:661–670.

Brandl SJ, Goatley CHR, Bellwood DR, Tornabene L. 2018. The hidden half: ecology and evolution of cryptobenthic fishes on coral reefs. Biological Reviews 93:1846–1873.

Brandl SJ, Rasher DB, Côté IM, Casey JM, Darling ES, Lefcheck JS, Duffy JE. 2019a. Coral reef ecosystem functioning: eight core processes and the role of biodiversity. Frontiers in Ecology and the Environment 17:445–454.

Brandl SJ, Tornabene L, Goatley CHR, Casey JM, Morais RA, Côté IM, Baldwin CC, Parravicini V, Schiettekatte NMD, Bellwood DR. 2019b. Demographic dynamics of the smallest marine vertebrates fuel coral reef ecosystem functioning. Science 364:1189–1192.

Brock VE. 1954. A Preliminary Report on a Method of Estimating Reef Fish Populations. The Journal of Wildlife Management 18:297–308.

Brodie JF, Redford KH, Doak DF. 2018. Ecological Function Analysis: Incorporating Species Roles into Conservation. Trends in Ecology & Evolution 33:840–850.

Bruno JF, Côté IM, Toth LT. 2019. Climate Change, Coral Loss, and the Curious Case of the Parrotfish Paradigm: Why Don't Marine Protected Areas Improve Reef Resilience? Annual Review of Marine Science 11.

Burke L, Reytar K, Spalding M, Perry A. 2011. Reefs at Risk Revisited. Page Reefs at Risk Revisited.

Caldwell ZR, Zgliczynski BJ, Williams GJ, Sandin SA. 2016. Reef Fish Survey Techniques: Assessing the Potential for Standardizing Methodologies. PLOS ONE 11:e0153066.

Campbell MD, Pollack AG, Gledhill CT, Switzer TS, DeVries DA. 2015. Comparison of relative abundance indices calculated from two methods of generating video count data. Fisheries Research 170:125–133.

Cappo M, De'ath G, Speare P. 2007. Inter-reef vertebrate communities of the Great Barrier Reef Marine Park determined by baited remote underwater video stations. Marine Ecology Progress Series 350:209–221.

Cappo M, Harvey E, Malcolm H, Speare P. 2003. Potential of video techniques to monitor diversity, abundance and size of fish in studies of Marine Protected Areas. Aquatic Protected Areas-what works best and how do we know. 1:455–464.

Cardoso P, Rigal F, Carvalho JC. 2015. BAT – Biodiversity Assessment Tools, an R package for the measurement and estimation of alpha and beta taxon, phylogenetic and functional diversity. Methods in Ecology and Evolution 6:232–236.

Carpenter RC. 1986. Partitioning Herbivory and Its Effects on Coral Reef Algal Communities. Ecological Monographs 56:345–364.

Catano LB, Barton MB, Boswell KM, Burkepile DE. 2017. Predator identity and time of day interact to shape the risk–reward trade-off for herbivorous coral reef fishes. Oecologia 183:763–773.

Ceballos G, Ehrlich PR. 2002. Mammal Population Losses and the Extinction Crisis. Science 296:904–907.

Ceballos G, Ehrlich PR. 2018. The misunderstood sixth mass extinction. Science 360:1080–1081.

Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM, Palmer TM. 2015. Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. Science Advances 1:e1400253.

Chabanet P, Loiseau N, Join J-L, Ponton D. 2012. VideoSolo, an autonomous video system for high-frequency monitoring of aquatic biota, applied to coral reef fishes in the Glorioso Islands (SWIO). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 430–431:10–16.

Chao A, Ricotta C. 2019. Quantifying evenness and linking it to diversity, beta diversity, and similarity. Ecology 100:e02852.

Cheminée A, Pastor J, Bianchimani O, Thiriet P, Sala E, Cottalorda J-M, Dominici J-M, Lejeune P, Francour P. 2017. Juvenile fish assemblages in temperate rocky reefs are shaped by the presence of macro-algae canopy and its three-dimensional structure. Scientific Reports 7:14638.

Choat JH, Clements KD. 1993. Daily feeding rates in herbivorous labroid fishes. Marine Biology 117:205–211.

Cinner J. 2014. Coral reef livelihoods. Current Opinion in Environmental Sustainability 7:65–71.

Cinner J, Daw T, Huchery C, Thoya P, Wamukota A, Cedras M, Abunge C. 2014. Winners and Losers in Marine Conservation: Fishers' Displacement and Livelihood Benefits from Marine Reserves. Society & Natural Resources 27:994–1005.

Cinner J, Huchery C. 2014. A Comparison of Social Outcomes Associated with Different Fisheries Co-Management Institutions: Fisheries co-management. Conservation Letters 7:224–232.

Clark NJ, Kerry JT, Fraser CI. 2020. Rapid winter warming could disrupt coastal marine fish community structure. Nature Climate Change 10:862–867.

Clarke TM, Whitmarsh SK, Fairweather PG, Huveneers C. 2019. Overlap in fish assemblages observed using pelagic and benthic baited remote underwater video stations. Marine and Freshwater Research 70:870–880.

Claudet J et al. 2008. Marine reserves: size and age do matter. Ecology Letters 11:481–489.

Claudet J. 2018. Six conditions under which MPAs might not appear effective (when they are). ICES Journal of Marine Science 75:1172–1174.

Colton DE, Alevizon WS. 1981. Diurnal variability in a fish assemblage of a Bahamian coral reef. Environmental Biology of Fishes 6:341–345.

Connell JH. 1961. Effects of Competition, Predation by Thais lapillus, and Other Factors on Natural Populations of the Barnacle Balanus balanoides. Ecological Monographs 31:61–104.

Convention on Biological Diversity. 2020. SYNTHESIS OF VIEWS OF PARTIES AND OBSERVERS ON THE SCOPE AND CONTENT OF THE POST-2020 GLOBAL BIODIVERSITY FRAMEWORK:23.

Cornwell WK, Schwilk DW, Ackerly DD. 2006. A Trait-Based Test for Habitat Filtering: Convex Hull Volume. Ecology 87:1465–1471.

Costanza R et al. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387:253–260.

Costello MJ, Wilson S, Houlding B. 2012. Predicting Total Global Species Richness Using Rates of Species Description and Estimates of Taxonomic Effort. Systematic Biology 61:871.

Crain CM, Halpern BS, Beck MW, Kappel CV. 2009. Understanding and Managing Human Threats to the Coastal Marine Environment. Annals of the New York Academy of Sciences 1162:39–62.

D'agata S, Mouillot D, Wantiez L, Friedlander AM, Kulbicki M, Vigliola L. 2016. Marine reserves lag behind wilderness in the conservation of key functional roles. Nature Communications 7:12000.

DAgostino D, Jimenez C, Reader T, Hadjioannou L, Heyworth S, Aplikioti M, Argyrou M, Feary DA. 2020. Behavioural traits and feeding ecology of Mediterranean lionfish and naiveté of native species to lionfish predation. Marine Ecology Progress Series 638:123–135.

Daniel B, Piro S, FranCour P. 2009. Lessepsian rabbitfish Siganus luridus reached the French Mediterranean coasts. Ichtyological Notes 33:163–164.

Dearden P, Theberge M, Yasué M. 2010. Using underwater cameras to assess the effects of snorkeler and SCUBA diver presence on coral reef fish abundance, family richness, and species composition. Environmental Monitoring and Assessment 163:531–538.

Depczynski M, Bellwood D. 2003. The role of cryptobenthic reef fishes in coral reef trophodynamics. Marine Ecology Progress Series 256:183–191.

Díaz S, Malhi Y. 2022. Biodiversity: Concepts, Patterns, Trends, and Perspectives. Annual Review of Environment and Resources 47:annurev-environ-120120-054300.

Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution 16:646–655.

Dickens LC, Goatley CHR, Tanner JK, Bellwood DR. 2011. Quantifying Relative Diver Effects in Underwater Visual Censuses. PLOS ONE 6:e18965.

Duffy JE. 2009. Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. Frontiers in Ecology and the Environment 7:437–444.

Duffy JE. 2021. Ocean Ecology: Marine Life in the Age of Humans. Princeton University Press.

Edgar GJ et al. 2014. Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. Nature 506:216–220.

Edgar GJ, Alexander TJ, Lefcheck JS, Bates AE, Kininmonth SJ, Thomson RJ, Duffy JE, Costello MJ, Stuart-Smith RD. 2017. Abundance and local-scale processes contribute to multi-phyla gradients in global marine diversity. Science Advances 3:e1700419.

Edgar GJ, Barrett NS, Morton AJ. 2004. Biases associated with the use of underwater visual census techniques to quantify the density and size-structure of fish populations. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 308:269–290.

Eddy TD, Lam VWY, Reygondeau G, Cisneros-Montemayor AM, Greer K, Palomares MLD, Bruno JF, Ota Y, Cheung WWL. 2021. Global decline in capacity of coral reefs to provide ecosystem services. One Earth 4:1278–1285.

Edgar GJ, Stuart-Smith RD. 2014. Systematic global assessment of reef fish communities by the Reef Life Survey program. Scientific Data 1:140007.

Ellis DM, De Martini EE. 1995. Evaluation of a video camera technique for indexing the abundances of juvenile pink snapper, Pristipomoides filamentosus, and other Hawaiian insular shelf fishes. Fishery Bulletin 93:67–77.

El-Sabaawi R. 2018. Trophic structure in a rapidly urbanizing planet. Functional Ecology 32:1718–1728.

Emslie MJ, Cheal AJ, MacNeil MA, Miller IR, Sweatman HPA. 2018. Reef fish communities are spooked by scuba surveys and may take hours to recover. PeerJ 6:e4886.

Eriksen E, Skjoldal HR, Dolgov AV, Strand E, Keulder-Stenevik F, Prokopchuk IP, Prokhorova TA, Prozorkevich D, Benzik AN. 2021. Diet and trophic structure of fishes in the Barents Sea: Seasonal and spatial variations. Progress in Oceanography 197:102663.

Ferguson AM, Harvey ES, Taylor MD, Knott NA. 2013. A Herbivore Knows Its Patch: Luderick, Girella tricuspidata, Exhibit Strong Site Fidelity on Shallow Subtidal Reefs in a Temperate Marine Park. PLOS ONE 8:e65838.

Ficetola GF, Miaud C, Pompanon F, Taberlet P. 2008. Species detection using environmental DNA from water samples. Biology Letters 4:423–425.

Forest F et al. 2007. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. Nature 445:757–760.

Fox R, Bellwood D. 2008. Direct versus indirect methods of quantifying herbivore grazing impact on a coral reef. Marine Biology 154:325–334.

Fraisl D et al. 2022. Citizen science in environmental and ecological sciences. Nature Reviews Methods Primers 2:1–20.

Fuhrma JA, Suttle CA. 1993. Viruses in Marine Planktonic Systems. Oceanography 6:51–63.

Garnier E et al. 2004. Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties During Secondary Succession. Ecology 85:2630–2637.

Garpe KC, Yahya SAS, Lindahl U, Öhman MC. 2006. Long-term effects of the 1998 coral bleaching event on reef fish assemblages. Marine Ecology Progress Series 315:237–247.

Gaston KJ, Fuller RA. 2008. Commonness, population depletion and conservation biology. Trends in Ecology & Evolution 23:14–19.

Gervais CR, Champion C, Pecl GT. 2021. Species on the move around the Australian coastline: A continental-scale review of climate-driven species redistribution in marine systems. Global Change Biology 27:3200–3217.

Gilbert NA et al. 2023. Daily activity timing in the Anthropocene. Trends in Ecology & Evolution 38:324–336.

Gill DA et al. 2017. Capacity shortfalls hinder the performance of marine protected areas globally. Nature 543:665–669.

Goatley CHR, González-Cabello A, Bellwood DR. 2017. Small cryptopredators contribute to high predation rates on coral reefs. Coral Reefs 36:207–212.

Golani D, Azzurro E, Dulcic J, Massuti E, Orsi-Relini L. 2021. Atlas of Exotic Fishes in the Mediterranean Sea - 2nd Edition. CIESM PUBLISHERS / Paris, Monaco.

Goodwin M, Halvorsen KT, Jiao L, Knausgård KM, Martin AH, Moyano M, Oomen RA, Rasmussen JH, Sørdalen TK, Thorbjørnsen SH. 2022. Unlocking the potential of deep learning for marine ecology: overview, applications, and outlook†. ICES Journal of Marine Science 79:319–336.

Gove JM et al. 2016. Near-island biological hotspots in barren ocean basins. Nature Communications 7:10581.

Graham NAJ, Nash KL. 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. Coral Reefs 32:315–326.

Graham NAJ, Wilson SK, Carr P, Hoey AS, Jennings S, MacNeil MA. 2018. Seabirds enhance coral reef productivity and functioning in the absence of invasive rats. Nature 559:250–253.

Grime JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. Journal of Ecology 86:902–910.

Grimm V, Wissel C. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. Oecologia 109:323–334.

Grorud-Colvert K et al. 2014. Marine Protected Area Networks: Assessing Whether the Whole Is Greater than the Sum of Its Parts. PLOS ONE 9:e102298.

Grorud-Colvert K et al. 2021. The MPA Guide: A framework to achieve global goals for the ocean. Science 373:eabf0861.

Guidetti P, Sala E. 2007. Community-wide effects of marine reserves in the Mediterranean Sea. Marine Ecology Progress Series 335:43–56.

Hall AE, Sievers KT, Kingsford MJ. 2023. Conservation benefits of no-take marine reserves outweigh modest benefits of partially protected areas for targeted coral reef fishes. Coral ReefsDOI: 10.1007/s00338-022-02340-w.

Hammerschlag N, Schmitz OJ, Flecker AS, Lafferty KD, Sih A, Atwood TB, Gallagher AJ, Irschick DJ, Skubel R, Cooke SJ. 2019. Ecosystem Function and Services of Aquatic Predators in the Anthropocene. Trends in Ecology & Evolution 34:369–383.

Harvey E, Fletcher D, Shortis M. 2002. Estimation of reef fish length by divers and by stereo-video A first comparison of the accuracy and precision in the field on living fish under operational conditions. Fisheries Research 57:255-265.

Harvey ES, Butler JJ, McLean DL, Shand J. 2012. Contrasting habitat use of diurnal and nocturnal fish assemblages in temperate Western Australia. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 426–427:78–86.

Harvey ES, Cappo M, Butler JJ, Hall N, Kendrick GA. 2007. Bait attraction affects the performance of remote underwater video stations in assessment of demersal fish community structure. Marine Ecology Progress Series 350:245–254.

He Q, Silliman BR. 2019. Climate Change, Human Impacts, and Coastal Ecosystems in the Anthropocene. Current Biology 29:R1021–R1035.

Herberstein ME et al. 2022. AnimalTraits - a curated animal trait database for body mass, metabolic rate and brain size. Scientific Data 9:265.

Hillebrand H. 2004a. On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. The American Naturalist 163:192–211.

Hillebrand H. 2004b. Strength, slope and variability of marine latitudinal gradients. Marine Ecology Progress Series 273:251–267.

Holzer KK, Seekell DA, McGlathery KJ. 2013. Bucktooth parrotfish Sparisoma radians grazing on Thalassia in Bermuda varies seasonally and with background nitrogen content. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 443:27–32.

Hooper DU et al. 2005. Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. Ecological Monographs 75:3–35.

Hutchings JA, Reynolds JD. 2004. Marine Fish Population Collapses: Consequences for Recovery and Extinction Risk. BioScience 54:297–309.

Hughes TP et al. 2017. Coral reefs in the Anthropocene. Nature 546:82–90.

Isaac NJB, Turvey ST, Collen B, Waterman C, Baillie JEM. 2007. Mammals on the EDGE: Conservation Priorities Based on Threat and Phylogeny. PLOS ONE 2:e296.

Jablonski D, Belanger CL, Berke SK, Huang S, Krug AZ, Roy K, Tomasovych A, Valentine JW. 2013. Out of the tropics, but how? Fossils, bridge species, and thermal ranges in the dynamics of the marine latitudinal diversity gradient. Proceedings of the National Academy of Sciences 110:10487–10494.

Jacquemont J, Blasiak R, Le Cam C, Le Gouellec M, Claudet J. 2022. Ocean conservation boosts climate change mitigation and adaptation. One Earth 5:1126–1138.

Junker RR, Albrecht J, Becker M, Keuth R, Farwig N, Schleuning M. 2023. Towards an animal economics spectrum for ecosystem research. Functional Ecology 37:57–72.

Karl TR, Trenberth KE. 2003. Modern Global Climate Change. Science 302:1719–1723.

Kimbro DL, Cheng BS, Grosholz ED. 2013. Biotic resistance in marine environments. Ecology Letters 16:821–833.

Kingsford M, MacDiarmid A. 1988. Interrelations between planktivorous reef fish and zooplankton in temperate waters. Marine Ecology Progress Series 48:103–117.

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.

Labrosse P, Kulbicki M, Ferraris J. 2002. Underwater visual fish census survey - proper use and implementation. Noumea, New Caledonia: Secretariat of the Pacific Community. REAT: Reef Resources Assessment Tools, vi, 54 p.

Lafond, Barham, Armstrong. 1961. Use of Underwater Television in Oceanographic Studies of a Shallow-water Marine Environment. Research and Development Report:32.

Lai J, Lortie CJ, Muenchen RA, Yang J, Ma K. 2019. Evaluating the popularity of R in ecology. Ecosphere 10:e02567.

Laliberté E, Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology 91:299–305.

Laliberté E, Legendre P, Shipley B. 2014. FD: Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1:0–12.

Lamy T, Legendre P, Chancerelle Y, Siu G, Claudet J. 2015. Understanding the Spatio-Temporal Response of Coral Reef Fish Communities to Natural Disturbances: Insights from Beta-Diversity Decomposition. PLOS ONE 10:e0138696.

Lefèvre CD, Bellwood DR. 2011. Temporal variation in coral reef ecosystem processes: herbivory of macroalgae by fishes. Marine Ecology Progress Series 422:239–251.

Lehodey P et al. 2006. Climate Variability, Fish, and Fisheries. Journal of Climate 19:5009–5030.

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.

Lewis MA, Petrovskii SV, Potts JR. 2016. Dynamics of Biological Invasions. Pages 19–68 in Lewis MA, Petrovskii SV, Potts JR, editors. The Mathematics Behind Biological Invasions. Springer International Publishing, Cham.

Loiseau N et al. 2021. Maximizing regional biodiversity requires a mosaic of protection levels. PLOS Biology 19:e3001195.

Longo GO, Hay ME, Ferreira CEL, Floeter SR. 2019. Trophic interactions across 61 degrees of latitude in the Western Atlantic. Global Ecology and Biogeography 28:107–117.

Luise Bach L, Smith B. 2021. Within and between day variability in coral reef fish assemblages: implications for fish community surveys. Journal of Applied Ichthyology 37:847–856.

Magneville C, Loiseau N, Albouy C, Casajus N, Claverie T, Escalas A, Leprieur F, Maire E, Mouillot D, Villéger S. 2022. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. Ecography 2022:e05904.

Magneville C, Leréec-le-Bricquir M-L, Dailianis T, Skouradakis G, Claverie T, Villéger S. 2022. Long-duration remote underwater videos reveal that grazing by fishes is highly variable through time and dominated by non-indigenous species. Remote Sensing in Ecology and Evolution In Press.

Magurran AE, Henderson PA. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. Nature 422:714–716.

Maire E, Grenouillet G, Brosse S, Villéger S. 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. Global Ecology and Biogeography 24:728–740.

Mallet D, Pelletier D. 2014. Underwater video techniques for observing coastal marine biodiversity: A review of sixty years of publications (1952–2012). Fisheries Research 154:44–62.

Marine Conservation Institute. 2023. The Marine Protection Atlas. Available from http://mpatlas.org/.

Marques V et al. 2021. Use of environmental DNA in assessment of fish functional and phylogenetic diversity. Conservation Biology 35:1944–1956.

Martínez ML, Intralawan A, Vázquez G, Pérez-Maqueo O, Sutton P, Landgrave R. 2007. The coasts of our world: Ecological, economic and social importance. Ecological Economics 63:254–272.

Mbaru EK, Graham NAJ, McClanahan TR, Cinner JE. 2020. Functional traits illuminate the selective impacts of different fishing gears on coral reefs. Journal of Applied Ecology 57:241–252.

McCauley DJ, DeSalles PA, Young HS, Dunbar RB, Dirzo R, Mills MM, Micheli F. 2012. From wing to wing: the persistence of long ecological interaction chains in less-disturbed ecosystems. Scientific Reports 2:409.

McClanahan TR, Graham NAJ, Maina J, Chabanet P, Bruggemann JH, Polunin NVC. 2007. The influence of instantaneous variation on estimates of coral reef fish populations and communities. Marine Ecology Progress Series 340:221–234.

McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution 21:178–185.

McLean MJ, Mouillot D, Goascoz N, Schlaich I, Auber A. 2019. Functional reorganization of marine fish nurseries under climate warming. Global Change Biology 25:660–674.

McLean M, Mouillot D, Lindegren M, Engelhard G, Villéger S, Marchal P, Brind'Amour A, Auber A. 2018. A Climate-Driven Functional Inversion of Connected Marine Ecosystems. Current Biology 28:3654-3660.e3.

McLean M, Stuart-Smith RD, Villéger S, Auber A, Edgar GJ, MacNeil MA, Loiseau N, Leprieur F, Mouillot D. 2021. Trait similarity in reef fish faunas across the world's oceans. Proceedings of the National Academy of Sciences 118:e2012318118.

Mihalitsis M, Morais RA, Bellwood DR. 2022. Small predators dominate fish predation in coral reef communities. PLOS Biology 20:e3001898.

Morais RA, Bellwood DR. 2018. Global drivers of reef fish growth. Fish and Fisheries 19:874–889.

Morrison TH, Hughes TP, Adger WN, Brown K, Barnett J, Lemos MC. 2019. Save reefs to rescue all ecosystems. Nature 573:333–336.

Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. Functional Ecology 24:867–876.

Mouillot D et al. 2013a. Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. PLOS Biology 11:e1001569.

Mouillot D et al. 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. Proceedings of the National Academy of Sciences 111:13757–13762.

Mouillot D, Graham NAJ, Villéger S, Mason NWH, Bellwood DR. 2013b. A functional approach reveals community responses to disturbances. Trends in Ecology & Evolution 28:167–177.

Mourier J, Maynard J, Parravicini V, Ballesta L, Clua E, Domeier ML, Planes S. 2016. Extreme Inverted Trophic Pyramid of Reef Sharks Supported by Spawning Groupers. Current Biology 26:2011–2016.

Mumby PJ et al. 2006. Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. Science (New York, N.Y.) 311:98–101.

Murphy HM, Jenkins GP. 2010. Observational methods used in marine spatial monitoring of fishes and associated habitats: a review. Marine & freshwater research. Collingwood, Victoria: CSIRO Publishing.

Myers EMV, Harvey ES, Saunders BJ, Travers MJ. 2016. Fine-scale patterns in the day, night and crepuscular composition of a temperate reef fish assemblage. Marine Ecology 37:668–678.

Myers RA, Worm B. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. Nature 423:280–283.

Nash KL, Abesamis RA, Graham NAJ, McClure EC, Moland E. 2016. Drivers of herbivory on coral reefs: species, habitat and management effects. Marine Ecology Progress Series 554:129–140.

Nunes LT, Morais RA, Longo GO, Sabino J, Floeter SR. 2020. Habitat and community structure modulate fish interactions in a neotropical clearwater river. Neotropical Ichthyology 18:e190127.

Parravicini V, Bender MG, Villéger S, Leprieur F, Pellissier L, Donati FGA, Floeter SR, Rezende EL, Mouillot D, Kulbicki M. 2021. Coral reef fishes reveal strong divergence in the prevalence of traits along the global diversity gradient. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 288:20211712.

Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres F. 1998. Fishing Down Marine Food Webs. Science 279:860–863.

Peleg O, Guy-Haim T, Yeruham E, Silverman J, Rilov G. 2020. Tropicalization may invert trophic state and carbon budget of shallow temperate rocky reefs. Journal of Ecology 108:844–854.

Petchey OL, Gaston KJ. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. Ecology Letters 5:402–411.

Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, Brooks TM, Gittleman JL, Joppa LN, Raven PH, Roberts CM, Sexton JO. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. Science 344:1246752.

Polanco F. A et al. 2022. Ecological indices from environmental DNA to contrast coastal reefs under different anthropogenic pressures. Ecology and Evolution 12:e9212.

Polechová J, Storch D. 2019. Ecological Niche. Pages 72–80 in Fath B, editor. Encyclopedia of Ecology (Second Edition). Elsevier, Oxford.

Purvis A. 2005. Phylogeny and conservation. Cambridge University Press.

Quimbayo JP, Silva FC, Mendes TC, Ferrari DS, Danielski SL, Bender MG, Parravicini V, Kulbicki M, Floeter SR. 2021. Life-history traits, geographical range, and conservation aspects of reef fishes from the Atlantic and Eastern Pacific. Ecology 102:e03298.

Radford C, Jeffs A, Tindle C, Cole R, Montgomery J. 2005. Bubbled waters: The noise generated by underwater breathing apparatus. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology 38:259–267.

Reaka-Kudla ML. 1997. The Global Biodiversity of Coral Reefs: A Comparison with Rain Forests:26. In Biodiversity 2: understanding and protecting our biological resources. pp.83-108. Joseph Henry Press.

Renault D et al. 2022. Advancing biological invasion hypothesis testing using functional diversity indices. Science of The Total Environment 834:155102.

Roberts CM et al. 2002. Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. Science (New York, N.Y.) 295:1280–1284.

Robinson J, Aumeeruddy R, Jörgensen TL, Öhman MC. 2008. Dynamics of Camouflage (Epinephelus Polyphekadion) and Brown Marbled Grouper (Epinephelus Fuscoguttatus) Spawning Aggregations at a Remote Reef Site, Seychelles. Bulletin of Marine Science 83:415–431.

Robinson JPW, McDevitt-Irwin JM, Dajka J-C, Hadj-Hammou J, Howlett S, Graba-Landry A, Hoey AS, Nash KL, Wilson SK, Graham NAJ. 2020. Habitat and fishing control grazing potential on coral reefs. Functional Ecology 34:240–251.

Rooker JR, Dennis GD. 1991. Diel, Lunar and Seasonal Changes in a Mangrove Fish Assemblage off Southwestern Puerto Rico. Bulletin of Marine Science 49:684–698.

Sala E et al. 2012. The Structure of Mediterranean Rocky Reef Ecosystems across Environmental and Human Gradients, and Conservation Implications. PLOS ONE 7:e32742.

Sala E, Costello C, Dougherty D, Heal G, Kelleher K, Murray JH, Rosenberg AA, Sumaila R. 2013. A General Business Model for Marine Reserves. PLOS ONE 8:e58799.

Sala E, Giakoumi S. 2018. No-take marine reserves are the most effective protected areas in the ocean. ICES Journal of Marine Science 75:1166–1168.

Sala E, Kizilkaya Z, Yildirim D, Ballesteros E. 2011. Alien Marine Fishes Deplete Algal Biomass in the Eastern Mediterranean. PLoS ONE 6:e17356.

Sánchez-Hernández J, Nunn AD, Adams CE, Amundsen P-A. 2019. Causes and consequences of ontogenetic dietary shifts: a global synthesis using fish models. Biological Reviews 94:539–554.

Santos MN, Monteiro CC, Gaspar MB. 2002. Diurnal variations in the fish assemblage at an artificial reef. ICES Journal of Marine Science 59:S32–S35.

Schaus MH, Vanni MJ, Wissing TE, Bremigan MT, Garvey JE, Stein RA. 1997. Nitrogen and phosphorus excretion by detritivorous gizzard shad in a reservoir ecosystem. Limnology and Oceanography 42:1386–1397.

Schiettekatte NMD et al. 2022. Biological trade-offs underpin coral reef ecosystem functioning. Nature Ecology & Evolution 6:701–708.

Schleuning M, García D, Tobias JA. 2023. Animal functional traits: Towards a trait-based ecology for whole ecosystems. Functional Ecology 37:4–12.

Schmitz OJ, Buchkowski RW, Burghardt KT, Donihue CM. 2015. Chapter Ten - Functional Traits and Trait-Mediated Interactions: Connecting Community-Level Interactions with Ecosystem Functioning. Pages 319–343 in Pawar S, Woodward G, Dell AI, editors. Advances in Ecological Research. Academic Press.

Schobernd Z, Bacheler N, Conn P. 2014. Examining the utility of alternative video monitoring metrics for indexing reef fish abundance. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 71:464-471.

Schultz AL, Malcolm HA, Ferrari R, Smith SDA. 2019. Wave energy drives biotic patterns beyond the surf zone: Factors influencing abundance and occurrence of mobile fauna adjacent to subtropical beaches. Regional Studies in Marine Science 25:100467.

Scott AL, York PH, Rasheed MA. 2021. Spatial and Temporal Patterns in Macroherbivore Grazing in a Multi-Species Tropical Seagrass Meadow of the Great Barrier Reef. Diversity 13:12.

Seebens H et al. 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. Nature Communications 8:14435.

Seibold S, Cadotte MW, MacIvor JS, Thorn S, Müller J. 2018. The Necessity of Multitrophic Approaches in Community Ecology. Trends in Ecology & Evolution 33:754–764.

Sepkoski JJ. 1986. Phanerozoic Overview of Mass Extinction. Pages 277–295 in Raup DM, Jablonski D, editors. Patterns and Processes in the History of Life. Springer, Berlin, Heidelberg.

Shantz AA, Ladd MC, Burkepile DE. 2020. Overfishing and the ecological impacts of extirpating large parrotfish from Caribbean coral reefs. Ecological Monographs 90:e01403.

Shantz AA, Ladd MC, Schrack E, Burkepile DE. 2015. Fish-derived nutrient hotspots shape coral reef benthic communities. Ecological Applications 25:2142–2152.

Shapiro Goldberg D, Rilov G, Villéger S, Belmaker J. 2021. Predation Cues Lead to Reduced Foraging of Invasive Siganus rivulatus in the Mediterranean. Frontiers In Marine Science 8-78848.

Sims DW et al. 2006. Hunt warm, rest cool: bioenergetic strategy underlying diel vertical migration of a benthic shark. Journal of Animal Ecology 75:176–190.

Soares LSH, Apelbaum R. 1994. Atividade alimentar diária da cabrinha Prionotus punctatus (Teleostei: Triglidae) do litoral de Ubatuba. Boletim do Instituto Oceanográfico.42:85–98

Steneck RS, Graham MH, Bourque BJ, Corbett D, Erlandson JM, Estes JA, Tegner MJ. 2002. Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. Environmental Conservation 29:436–459.

Strain EMA, Edgar GJ, Ceccarelli D, Stuart-Smith RD, Hosack GR, Thomson RJ. 2019. A global assessment of the direct and indirect benefits of marine protected areas for coral reef conservation. Diversity and Distributions 25:9–20.

Streftaris N, Zenetos A, Papathanassiou E. 2005. Globalisation in marine ecosystems: The story of non-indigenous marine species across European seas. Oceanography and Marine Biology 43:419–453.

Taborsky M, Limberger D. 1980. The Activity Rhythm of Blennius sanguinolentus Pallas*. Marine Ecology 1:143–153.

Tebbett S, Hoey A, Depczynski M, Wismer S, Bellwood D. 2020. Macroalgae removal on coral reefs: realised ecosystem functions transcend biogeographic locations. Coral Reefs 39:203-214.

Thompson A, Mapstone B. 2002. Intra- versus inter-annual variation in counts of reef fishes and interpretations of long-term monitoring studies. Marine Ecology Progress Series 232:247–257.

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.

Tomas F, Turon X, Romero J. 2005. Seasonal and small-scale spatial variability of herbivory pressure on the temperate seagrass Posidonia oceanica. Marine Ecology Progress Series 301:95–107.

Topor ZM, Rasher DB, Duffy JE, Brandl SJ. 2019. Marine protected areas enhance coral reef functioning by promoting fish biodiversity. Conservation Letters 12:e12638.

Trindade-Santos I, Moyes F, Magurran AE. 2020. Global change in the functional diversity of marine fisheries exploitation over the past 65 years. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 287:20200889.

Uiblein F. 1993. Diurnal foraging periodicity in male peacock blennies, Salaria pavo (Blenniidae), during reproduction: a consequence of economical timing? Z. Fischk 2:57-63.

Vergés A, McCosker E, Mayer-Pinto M, Coleman MA, Wernberg T, Ainsworth T, Steinberg PD. 2019. Tropicalisation of temperate reefs: Implications for ecosystem functions and management actions. Functional Ecology 33:1000–1013.

Vergés A, Tomas F, Ballesteros E. 2012. Interactive effects of depth and marine protection on predation and herbivory patterns. Marine Ecology Progress Series 450:55–65.

Vergés A, Tomas F, Cebrian E, Ballesteros E, Kizilkaya Z, Dendrinos P, Karamanlidis AA, Spiegel D, Sala E. 2014. Tropical rabbitfish and the deforestation of a warming temperate sea. Journal of Ecology 102:1518–1527.

Villéger S, Brosse S, Mouchet M, Mouillot D, Vanni MJ. 2017. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. Aquatic Sciences 79:783–801.

Villéger S, Mason NWH, Mouillot D. 2008. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. Ecology 89:2290–2301.

Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang L, Albert CH, Hulshof C, Jung V, Messier J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. Trends in Ecology & Evolution 27:244–252.

Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! Oikos 116:882–892.

Violle C, Reich PB, Pacala SW, Enquist BJ, Kattge J. 2014. The emergence and promise of functional biogeography. Proceedings of the National Academy of Sciences 111:13690–13696.

Violle C, Thuiller W, Mouquet N, Munoz F, Kraft NJB, Cadotte MW, Livingstone SW, Mouillot D. 2017. Functional Rarity: The Ecology of Outliers. Trends in Ecology & Evolution 32:356–367.

Waldock C, Stuart-Smith RD, Edgar GJ, Bird TJ, Bates AE. 2019. The shape of abundance distributions across temperature gradients in reef fishes. Ecology Letters 22:685–696.

Walker B, Holling CS, Carpenter S, Kinzig A. 2004. Resilience, Adaptability and Transformability in Social–ecological Systems. Ecology and Society 9:5.

Waters CN et al. 2016. The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. Science 351:aad2622.

Watson DL, Harvey ES, Anderson MJ, Kendrick GA. 2005. A comparison of temperate reef fish assemblages recorded by three underwater stereo-video techniques. Marine Biology 148:415–425.

Weiher E, Clarke GDP, Keddy PA. 1998. Community Assembly Rules, Morphological Dispersion, and the Coexistence of Plant Species. Oikos 81:309–322.

Werdelin L, Lewis ME. 2013. Temporal Change in Functional Richness and Evenness in the Eastern African Plio-Pleistocene Carnivoran Guild. PLOS ONE 8:e57944.

White WL, Choat J, Clements K. 2002. A re-evaluation of the diel feeding hypothesis for marine herbivorous fishes. Marine Biology 141:571–579.

Whitmarsh SK, Huveneers C, Fairweather PG. 2018. What are we missing? Advantages of more than one viewpoint to estimate fish assemblages using baited video. Royal Society Open Science 5:171993.

Widmer L, Heule E, Colombo M, Rueegg A, Indermaur A, Ronco F, Salzburger W. 2019. Point-Combination Transect (PCT): Incorporation of small underwater cameras to study fish communities. Methods in Ecology and Evolution 10:891–901.

Willis TJ, Badalamenti F, Milazzo M. 2006. Diel variability in counts of reef fishes and its implications for monitoring. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 331:108–120.

Winter C, Bouvier T, Weinbauer MG, Thingstad TF. 2010. Trade-Offs between Competition and Defense Specialists among Unicellular Planktonic Organisms: the “Killing the Winner” Hypothesis Revisited. Microbiology and Molecular Biology Reviews : MMBR 74:42–57.

Wolkovich EM, Cook BI, McLauchlan KK, Davies TJ. 2014. Temporal ecology in the Anthropocene. Ecology Letters 17:1365–1379.

Zarco-Perello S, Enríquez S. 2019. Remote underwater video reveals higher fish diversity and abundance in seagrass meadows, and habitat differences in trophic interactions. Scientific Reports 9:6596. Nature Publishing Group.

Zhao T, Villéger S, Cucherousset J. 2019. Accounting for intraspecific diversity when examining relationships between non-native species and functional diversity. Oecologia 189:171–183.

Zhao T, Villéger S, Lek S, Cucherousset J. 2014. High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. Ecology and Evolution 4:4649–4657.