



**HAL**  
open science

# Effets combinés de la pêche et des perturbations naturelles sur la dynamique des écosystèmes coralliens

Mélodie Dubois

► **To cite this version:**

Mélodie Dubois. Effets combinés de la pêche et des perturbations naturelles sur la dynamique des écosystèmes coralliens. Ecosystèmes. Université Paris sciences et lettres, 2019. Français. NNT : 2019PSLEP021 . tel-02873651

**HAL Id: tel-02873651**

**<https://theses.hal.science/tel-02873651v1>**

Submitted on 18 Jun 2020

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

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

# THÈSE DE DOCTORAT

de l'Université de recherche Paris Sciences et Lettres  
PSL Research University

Préparée à l'École Pratique des Hautes Études

## EFFETS COMBINÉS DE LA PÊCHE ET DES PERTURBATIONS NATURELLES SUR LA DYNAMIQUE DES ÉCOSYSTÈMES CORALLIENS

École doctorale de l'EPHE – ED 472

Spécialité : SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT MARIN

Soutenue par :

**Mélodie DUBOIS**

le 24 mai 2019

Dirigée par :

**Joachim CLAUDET**

### COMPOSITION DU JURY :

M. Michel KULBICKI  
IRD  
Rapporteur

M. Jérémy LOBRY  
IRSTEA  
Rapporteur

M. Valeriano PARRAVICINI  
EPHE  
Examineur

M. Vincent ROSSI  
CNRS  
Examineur

M. Joachim CLAUDET  
CNRS  
Directeur de thèse



École Pratique  
des Hautes Études





## Abstract

Coral reef provide coastal communities with vital and valuable ecosystem services, such as food and coastal protection, sources of income, and contribute to their societal and cultural identity. However, coral reef ecosystems are subjected to a combination of increasing natural disturbance regimes and increasing multiple human stressors. This may cause irreversible shifts in community structure and, thus, in the delivery of ecosystem services. Understanding the dynamics of these state shifts is fundamental to sustainably manage coral reef social-ecological systems.

The overarching goal of this PhD thesis is to better develop system modeling methods to better inform sustainability management. We used two main modeling approaches : Ecopath with Ecosim (EwE) and Agent Based Modeling. We used the coral reef social-ecological system of Moorea, French Polynesia, as a case study. Firstly, we collected and integrated various ecological and social data to build three food web models of Moorea, *before*, *during* and *after* a natural disturbance-driven coral mortality. Then, we used an ecosystem network approach to assess recovery pathways of that coral reef ecosystem. We showed that, while benthic communities recovered in a decade after the disturbance, the ecosystem as a whole presented a recovery debt. To investigate how fisheries dynamics interact with this ecosystem dynamic, we developed a dynamic food web model that revisits a natural disturbance regime under different fishing scenarios. We showed that indirect effect of fisheries can maintain intermediate level of fished populations, thus buffering the impact of the disturbance regime on local society. Finally, to better predict local fisheries management initiatives, we developed an agent-based model that accounts for more realist fisheries dynamics. We showed that a network of Marine Protected Areas (MPA) could in the long-term benefit both marine resources and fisheries production, but under a scenario without disturbance regime. Some of our results give new insights on how both natural disturbances and fisheries activities interact to shape coral reef ecosystems.



## Résumé

Les récifs coralliens fournissent des services écosystémiques critiques aux populations côtières qui en dépendent pour leur mode de vie et leur bien-être. Cependant, les écosystèmes coralliens sont soumis à une combinaison de perturbations naturelles et de facteurs de stress anthropiques de plus en plus importants. Ces pressions peuvent entraîner des changements abruptes et parfois irréversibles dans la structure et le fonctionnement des communautés et, donc, dans les services écosystémiques délivrés par ces écosystèmes. Comprendre la dynamique de ces changements de régime est fondamentale pour gérer durablement les systèmes socio-écologiques des récifs coralliens.

L'objectif principal de cette thèse est de développer de meilleurs systèmes de modélisation afin de mieux informer les initiatives de gestion. Deux approches de modélisation ont été utilisées : Ecopath avec Ecosim (EwE) et la modélisation multi-agents. Le système socio-écologique corallien de Moorea, en Polynésie française, a servi de cas d'étude. Dans un premier temps, nous avons recueilli et intégré diverses données écologiques et sociales pour modéliser le réseau trophique de Moorea, *avant, pendant et après* une perturbation d'origine naturelle. Nous avons ensuite utilisé une analyse de réseau écologique pour évaluer les voies de récupération de cet écosystème corallien. Nous avons montré que, bien que les communautés benthiques se soient rétablies en une dizaine d'années après la perturbation, l'écosystème dans son ensemble présentait des trajectoires de récupération incomplètes. Pour explorer les effets de la pêche sur les dynamiques de l'écosystème, nous avons développé un modèle de réseau trophique dynamique qui revisite un régime de perturbation naturelle selon différents scénarios de pêche. Nous avons montré que l'effet indirect de la pêche peut maintenir un niveau intermédiaire de populations de poissons, atténuant ainsi l'impact des régimes de perturbations naturelles sur la société locale. Finalement, pour mieux prédire l'efficacité des initiatives de gestion des pêches, nous avons développé un modèle multi-agents qui tient compte des dynamiques de pêche plus réalistes. Nous avons montré qu'un réseau d'aires marines protégées (AMP) pourrait, à long terme, avoir des effets positifs sur les populations marines et sur la production halieutique, mais à condition que l'écosystème n'ait pas subi de perturbation naturelle. Cette thèse donne de nouvelles informations sur la manière dont les perturbations naturelles et les activités de pêche façonnent la dynamique des récifs coralliens.



# Table des matières

<b>Abstract</b>	<b>ii</b>
<b>Résumé</b>	<b>iv</b>
<b>Table des matières</b>	<b>ix</b>
<b>Table des figures</b>	<b>xiv</b>
<b>Liste des tableaux</b>	<b>xvii</b>
<b>Remerciements</b>	<b>xix</b>
<b>1 Introduction générale</b>	<b>1</b>
1.1 Biodiversité et fonctionnement des récifs coralliens . . . . .	2
1.2 Services écosystémiques des récifs coralliens . . . . .	2
1.3 La pêche lagonaire . . . . .	3
1.4 Les menaces des récifs coralliens . . . . .	4
1.5 Réponses des récifs coralliens face aux pressions . . . . .	6
1.6 La gestion des récifs coralliens . . . . .	7
1.7 Vers une recherche appliquée à la gestion . . . . .	8
1.8 Objectifs et démarche de l'étude . . . . .	9
<b>2 Building food web models of Moorea</b>	<b>13</b>
2.1 Study case of Moorea . . . . .	14
2.2 Modelling food web of Moorea reef ecosystem . . . . .	16
2.3 Model structure and species grouping . . . . .	17
2.4 Ecopath baseline model parametrization . . . . .	18
2.4.1 Estimating biomasses . . . . .	19
2.4.2 Estimating consumption rate ( $Q/B$ ) . . . . .	20
2.4.3 Estimating production rate ( $P/B$ ) . . . . .	20
2.4.4 Estimating diet composition . . . . .	23
2.4.5 Estimating catches . . . . .	24
2.4.6 Parametrization by functional group . . . . .	27
2.5 Balancing the model . . . . .	30
2.6 Incorporating uncertainty . . . . .	31



2.7	Dynamic food web model . . . . .	31
2.8	Modelling limitations and structural uncertainty . . . . .	32
<b>3</b>	<b>Recovery debts can be revealed by ecosystem network-based approaches.</b>	<b>37</b>
3.1	Introduction . . . . .	39
3.2	Methods . . . . .	41
3.2.1	Studied ecosystem and environmental disturbances . . . . .	41
3.2.2	Ecosystem model . . . . .	42
3.2.3	Incorporating uncertainty into the ecosystem model . . . . .	46
3.2.4	Analysing models outputs . . . . .	46
	a - Trophic spectra analysis . . . . .	46
	b - Ecosystem network analysis . . . . .	47
	c - Quantifying the recovery debt . . . . .	48
3.3	Results . . . . .	50
3.3.1	Overall changes in trophic structure and functioning . . . . .	50
3.3.2	Changes in network flows . . . . .	52
3.3.3	Changes in network path . . . . .	53
3.3.4	Changes in network structure . . . . .	54
3.3.5	Recovery debt . . . . .	54
3.4	Discussion . . . . .	55
3.4.1	Combined top-down and bottom-up controls buffer the disturbance in the fore reef functioning . . . . .	55
3.4.2	The off-stage impacts on the lagoon functioning . . . . .	56
3.4.3	The overlooked impact on the entire ecosystem structure . . . . .	57
3.4.4	The ecosystem recovery debt . . . . .	57
3.5	Conclusion . . . . .	58
3.6	Acknowledgements . . . . .	59
<b>4</b>	<b>Indirect effect of coral reef fisheries can maintain intermediate trophic level populations in natural disturbance regime.</b>	<b>63</b>
4.1	Introduction . . . . .	65
4.2	Methods . . . . .	66
4.2.1	Food web modelling . . . . .	66
4.2.2	Fishing scenarios simulations and analysis of the results . . . . .	68
4.3	Results . . . . .	69
4.3.1	Temporal dynamics . . . . .	69
4.3.2	Fisheries dynamics . . . . .	71
4.3.3	Fishing effort simulations . . . . .	72
4.3.4	Selective herbivores vs. piscivore fishing effort simulations . . . . .	74
4.4	Discussion . . . . .	75
4.4.1	Implication for coral reef management : . . . . .	77
4.4.2	Modelling limitations and future developments : . . . . .	78

4.5	Conclusions . . . . .	78
<b>5</b>	<b>Scénarios de gestion : impacts sur l’environnement et la pêche</b>	<b>81</b>
5.1	Introduction . . . . .	82
5.2	Méthode . . . . .	84
5.2.1	Présentation du modèle multi-agents . . . . .	84
5.2.2	Dynamiques écologiques . . . . .	85
a -	Modèle Lotka-Volterra . . . . .	85
b -	Perturbation environnementale et mortalité par pêche . . . . .	87
c -	Dispersion des organismes marins . . . . .	88
5.2.3	Dynamique des pêcheurs . . . . .	88
a -	Les agents . . . . .	88
b -	Facteurs influençant les activités de pêche . . . . .	88
c -	Règles de déplacement . . . . .	93
d -	Conflits entre pêcheurs et opérateurs touristiques . . . . .	95
e -	Captures . . . . .	95
5.2.4	Données spatiales initiales . . . . .	95
a -	Recouvrement algue/corail . . . . .	95
b -	Biomasse des poissons . . . . .	95
c -	Pression touristique . . . . .	97
d -	Habitats préférentiels de pêche . . . . .	97
5.2.5	Scenario de gestion . . . . .	98
5.2.6	Structuration des résultats . . . . .	99
a -	Sorties du modèle . . . . .	99
b -	Annalyse des captures par unité d’effort . . . . .	100
c -	Calculs d’indicateurs . . . . .	100
5.3	Résultats . . . . .	101
a -	Comportement général du modèle . . . . .	101
b -	Analyse des captures par unité d’effort . . . . .	103
c -	Comparaison des scénarios au cours du temps . . . . .	104
d -	Hétérogénéité spatiale des scénarios . . . . .	106
5.4	Discussion . . . . .	111
5.4.1	Aide financière pour l’acquisition d’un bateau moteur : . . . . .	111
5.4.2	Mise en place d’un quota journalier : . . . . .	112
5.4.3	Respect du réseau d’AMP actuel : . . . . .	113
5.4.4	Limitations du modèle et perspectives : . . . . .	114
<b>6</b>	<b>Discussion générale</b>	<b>115</b>
6.1	Intégration des résultats . . . . .	116
6.1.1	Effets combinés de la pêche et de la perturbation naturelle sur les populations marines . . . . .	116

6.1.2	Effets combinés de la pêche et de la perturbation naturelle sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème . . . . .	119
6.1.3	Effets combinés de la pêche et de la perturbation naturelle sur les services écosystémiques . . . . .	120
6.2	Implication pour la gestion de Moorea . . . . .	121
6.3	Limites de l'étude . . . . .	123
6.4	Directions futures . . . . .	124
6.5	Remarques finales . . . . .	124
<b>Appendices</b>		<b>157</b>
<b>A Static food web models</b>		<b>159</b>
A.1	Table of all species included under each functional group used in the Ecopath models . . . . .	161
A.2	Time series for each functional groups of the food web model from CRIOBE annual surveys. . . . .	167
A.3	Table of biological parameters of model species collected from <i>FishBase</i> . . . . .	168
A.4	Diet matrix used in the 2006 ECOPATH model. . . . .	173
A.5	Table of the pedigree scores and corresponding uncertainties . . . . .	174
A.6	Pre-balanced diagnosis (PREBAL) of Moorea Ecopath model in 2006. . . . .	175
A.7	Comparison of the trophic levels of the fish groups estimated by the model and those of collected in Fishbase . . . . .	176
<b>B Dynamic food web model</b>		<b>177</b>
B.1	Table of the various time series data used in the dynamic food web model. . . . .	179
B.2	Mediation functions used in the dynamic food web model. . . . .	180
B.3	Functions used to force biomass and fishing effort used to drive the dynamic food web model. . . . .	181
B.4	Catches of all exploited functional groups of the dynamic food web model. . . . .	182
B.5	Biomass of all functional groups of the dynamic food web model according to different relative fishing effort. . . . .	183
B.6	Relationship between the catches and overall fishing effort for each targeted fish groups in 2010. . . . .	184
<b>C Modèle multi-agents</b>		<b>185</b>
C.1	Grille de résolution du modèle multi-agents . . . . .	187
C.2	Carte du nombre de pêcheurs et des variables associées à la pêche par district. . . . .	188
C.3	Nombre et pourcentage des différents types de pêcheurs par comité de pêche . . . . .	189
C.4	Boxplot des captures par unité d'effort (CPUE) par pêcheur en fonction des scénarios avec ou sans perturbations. . . . .	190
C.5	Changement relatif du nombre de conflits pour les scénarios avec perturbation . . . . .	191
C.6	Répartition spatiales des biomasses, captures et rencontres pour le scénario «Statu quo» sans perturbation, A. à la première année de simulation et B. moyennées sur les 4 dernières années de simulations . . . . .	192
C.7	Questionnaire des enquêtes sociales conduites en 2015. . . . .	193

C.8	Questionnaire à destination des pêcheurs de Moorea diffusé sur un réseau social. . . . .	203
<b>D</b>	<b>Article scientifique</b>	<b>205</b>



# Table des figures

2.1	Map of Moorea island. Colorbar illustrate the coral cover. Black dots are locations of annual transect surveys conducted by the CRIOBE. Gray areas are Moorea Marine Protected Areas (MPA). . . . .	14
2.2	Temporal dynamics in living coral cover at a Moorea’s fore reef from 1979 to 2011. Colors refer to a period of recovery before the 1991 hurricane, a period of decline following the hurricane in 1991, a new period of recovery prior to the 2006 COTS outbreak and a new period of decline following the 2006 COTS outbreak (taken from <i>Lamy et al.</i> [2016]). . . . .	15
2.3	Presentation of the Moorea baseline food web model. <i>FC</i> means Piscivores species, <i>IMF</i> means Invertebrate Mobile Feeders and <i>Expl.</i> means species that are targeted by Moorea fisheries. . . . .	18
2.4	Mediation functions used in the dynamic food web model. . . . .	32
3.1	Biomass and cover of key reef species groups, inside and outside the lagoon for sedentary species and across those two subsystems for mobile species, along the disturbance (COTS outbreak that started in late 2006 and cyclone in 2010). Before, During and After disturbance periods used in subsequent analyses are highlighted. See Table.3.1 for more details on functional groups. . . . .	43
3.2	Flow diagram of the three Ecopath models (i.e. <i>before</i> , <i>during</i> and <i>after</i> the disturbance). Each node represent functional groups within the system and its size is logarithmically proportional to its biomass. Each line represents the trophic interaction among two given groups; the width of the line is scaled to flow proportion and colours are proportional to the magnitude of the flux. The light grey horizontal lines indicate trophic levels of the groups. . . . .	51
3.3	Trophic spectra of biomass (in $g/m^2$ ) for the fore reef and lagoon subsystems <i>before</i> , <i>during</i> and <i>after</i> disturbance. . . . .	52
3.4	Flow related indicators trajectories along the disturbance. Coloured indicators show significant variations (pvalue<0.05) among the 3 periods. Blue arrows indicate indicators showing signs of recovery. . . . .	53
3.5	Path related indicators trajectories along the disturbance. Coloured indicators show significant variations (pvalue<0.05) among the 3 periods. Blue arrows indicate indicators showing signs of recovery. . . . .	53

3.6	Structure related indicators trajectories along the disturbance. Coloured indicators show significant variations (pvalue<0.05) among the 3 periods. Blue arrows indicate indicators showing signs of recovery . . . . .	54
3.7	Schematic representation of the resulting losses of whole ecosystem structure and functioning of Moorea’s coral reef after disturbance. . . . .	59
4.1	Temporal dynamic Ecosim model fitting results. Blue lines are biomass predicted by the model and dots are time series of observations used to calibrate the model. Grey dots are time series used as forcing functions. Red line represents the dynamique of Crown of Thorn Starfish. . . . .	70
4.2	Fisheries dynamics. A) Temporal dynamic of the catches for all exploited groups. B) Trophic spectra of the catches for the year 2006. C) Total catches according to relative fishing effort for the year 2006. . . . .	71
4.3	A) Biomass temporal dynamics of <i>Large</i> and <i>Small Piscivores</i> , <i>Generalist Carnivores</i> , <i>Planktivores Omnivores</i> and <i>Large</i> and <i>Small Herbivores</i> for each fishing scenario. Top panels indicate biomass dynamic unharvested species and bottom panels for harvested species. Colorbar indicates the multiplier of fishing effort used in each scenario and the black line indicates the scenario with current fishing effort. B) Biomass temporal dynamic of the totale fish biomass for each fishing scenario. Colorbar indicates the multiplier of fishing effort and the black line indicates the scenario with current fishing effort. C) Predation mortality average at the ecosystem scale for each fishing scenario. . . . .	72
4.4	Trophic structure shapes showing the relative fish biomass of each trophic guild (TG1[2-2.5] in green, TG2[2.5-3] in yellow, TG3[3-3.5] in orange, TG4[3.5-4] in red) before (in 2006), during (in 2010) and after (in 2016) the ecological disturbance according to fishing effort used. . . . .	73
4.5	Relative change from f=1 of the two ecosystem indicators along the simulation and according to different fishing effort multiplier. . . . .	74
4.6	Isoplethe of all <i>Piscivores</i> and <i>Herbivores</i> biomass predictions, before (in 2006), during (in 2010) and after disturbance (in 2016), according to fishing effort on <i>Piscivores</i> ( $x$ ) and on <i>Herbivores</i> ( $y$ ). . . . .	75
5.1	Présentation des agents du modèle et de leurs interactions. Les flèches correspondent à des interactions positives (i.e. ressource alimentaire et captures), les autres à des interactions négatives (i.e. prédation, mortalité par pêche, déplacement du pêcheur) . . . . .	84
5.2	Arbre de régression multivariée des captures annuelles par logement estimées d’après les résultats d’enquêtes sociales (cf Chapitre 2, Méthode). . . . .	90
5.3	Illustration de la « zone potentielle de pêche » et de la zone de pêche. . . . .	94
5.4	Carte des biomasses (Herbivores, Corallivores, Piscivores) et recouvrements (Corail, Algues) utilisées initialement dans le modèle. . . . .	96

5.5	Carte d'indice de pression touristique autour de Moorea. ( <i>source : Loiseau et al., 2019</i> ) . . . . .	97
5.6	Carte de préférence de pêche. ( <i>source : Thiault et al., 2017</i> ) . . . . .	98
5.7	Illustration des effets des trois scénarios de gestion (i.e. <i>Zéro braconnage, Quota, Aide financière</i> ) sur les différentes variables associées aux pêcheurs (i.e. <i>durée de pêche « Durée », capturabilité « Capt. », probabilité de braconnage « Brac. », sélectivité « Selec. », période de pêche « Period. », dépendance à la ressource « Dep. », habitat préférentielle de pêche « Pref. », rayon de pêche « Radius », zone de pêche « Zone P. »</i> ) et leurs répercussions sur les variables de sortie du modèle (i.e. les <i>Captures, Biomasses</i> et <i>Conflits</i> ). . . . .	99
5.8	Biomasse moyenne des Piscivores (rouge), Corallivores (jaune), Herbivores (bleu) et recouvrement moyen des Algues (vert) et du Corail (violet) au cours du temps dans la pente externe et pour les scénarios « Statu quo » sans perturbation (A) et avec perturbation (B). La ligne verticale grise correspond au début de la perturbation écologique. . . . .	101
5.9	Biomasse moyenne des Piscivores (rouge) et Herbivores (bleu) des zones non pêchées (A) et pêchées (B) pour le scénario «AMP »(i.e. sans braconnage) sans perturbation. . . . .	102
5.10	Boxplot des captures par unité d'effort (CPUE) par pêcheur en fonction du rayon de pêche (en haut à droite) et la durée de sortie de pêche (en haut à gauche). Les groupes n'ayant pas de différence significative selon le test de Tukey sont représentés de la même couleur. Relation entre les CPUE par pêcheur et la sélectivité (en bas à gauche), et la dépendance à la ressource (en bas à droite). . . . .	103
5.11	Changement relatif moyen de la biomasse annuelle de poissons par rapport au « Statu quo » pour les scénarios sans perturbation (en haut) et avec perturbation (en bas). . . . .	104
5.12	Changement relatif moyen des captures totales annuelles par rapport au « Statu quo » pour les scénarios sans perturbation (panneaux du haut) et avec perturbation (panneaux du bas). . . . .	105
5.13	Changement relatif moyen par rapport au «Statu quo» du nombre de rencontres annuelles entre pêcheurs (panneaux du haut) et avec des opérateurs touristiques (panneaux du bas) pour les scénarios sans perturbation (voir Annexe C.5 pour les scénarios avec perturbation). . . . .	106
5.14	Répartition spatiale du changement relatif moyen sur les 4 dernières années de la biomasse de poisson annuelle pour les scénarios «Aide financière», «Zéro braconnage» et «Quota» sans perturbation . . . . .	107
5.15	Répartition spatiale du changement relatif moyen sur les 4 dernières années des captures annuelles pour les scénarios «Aide financière», «Zéro braconnage» et «Quota» sans perturbation . . . . .	109



---

5.16 Répartition spatiale du changement relatif moyen sur les 4 dernières années du nombre de rencontres annuelles totales (i.e. entre pêcheurs et avec des touristes) pour les scénarios «Aide financière», «Zéro braconnage» et «Quota» sans perturbation . . . . .	110
---	-----

# Liste des tableaux

2.1	Moorea habitat areas. Values were estimated based on satellite maps. . . . .	19
2.2	Table summarizing basic inputs of the three ECOPATH models. . . . .	22
2.3	Quantitative diet information collected from Kulbiki's database. . . . .	23
2.4	Catches used in the three ECOPATH models. . . . .	26
3.1	Basic estimates of the three models ( <i>before</i> , <i>during</i> and <i>after</i> the disturbance) for each functional group. Parameters in bold are parameters estimated by the model. . . . .	45
3.2	Ecosystem network indicators. . . . .	49
3.3	Recovery debt per annum estimated at the whole ecosystem scale. . . . .	55
5.1	Nature des interactions écologiques entre les agents du modèle inclus dans la dynamique de Lotka-Volterra. . . . .	85
5.2	Taux de croissance $\alpha$ utilisés dans la dynamique Lotka-Volterra. . . . .	87
5.3	Variables prédictives expliquant le comportement potentiel des pêcheurs, testés dans l'arbre de régression multivariée. . . . .	89
5.4	Valeurs et explication des paramètres utilisés pour modéliser le comportement de chaque pêcheur. . . . .	92
5.5	Présentation des scénarios de gestion. . . . .	98



## Remerciements

Mes premiers remerciements s'adressent à mon directeur de thèse Joachim Claudet pour m'avoir donné l'opportunité d'entreprendre cette thèse, et m'avoir fait confiance dans cette aventure. Merci Joachim pour ton soutien, pour avoir su me guider dans les moments où je me sentais perdue dans ma recherche et pour ta disponibilité malgré un emploi du temps surchargé.

Je remercie également les membres du jury : Jérémy Lobry, Michel Kulbicki, Vincent Rossi et Valeriano Parravicini d'avoir accepté de juger mon travail. Merci notamment à Vincent de m'avoir initiée au monde de la recherche il y a 5 ans et de participer aujourd'hui au jury de ma thèse.

Je tiens à remercier chaleureusement Didier Gascuel et Marta Coll qui ont tant apporté à mes travaux de recherche. Merci à tous les deux pour m'avoir accueillie de nombreuses fois à Rennes et Barcelone et m'avoir accompagnée dans une partie importante de mon travail. Sans votre soutien précieux cette thèse n'aurait certainement pas pu se faire.

Merci également à l'équipe du projet Across : Olivier Thébault, Luc Doyen, Joachim Claudet et Adrien Lagarde pour les échanges et projets scientifiques que nous avons pu aborder ensemble, et leurs conseils avisés qui ont gardé ma thèse sur la bonne voie.

Un grand merci à tous les chercheurs et personnels du CRIOBE qui m'ont accueillie à Perpignan, pour leur bonne humeur et leur aide à certains moments de ma thèse : Aurélie, Nathalie, Bruno, Fabien, Catherine, Guillaume et bien sûr à toute l'équipe des chimistes pour leur bonne humeur continue : Bernard, Marylou, Isa, Suzie. Un merci tout particulier à Peter pour partager mes convictions et avoir toujours été de bon conseil dans mes problèmes informatiques.

Je tiens à remercier également toutes les personnes du CRIOBE qui ont contribué à la collecte des données sans lesquelles cette thèse n'aurait jamais été possible. Merci donc à

Pauline Fabre pour ses qualités d'anthropologue, et à tous les techniciens de Moorea pour vos yeux experts et pour votre accueil chaleureux lors de mes passages à Moorea : Pascal Ung, Benoît Espiau, Yannick Chancerelle et Gilles Siu.

Merci à tous mes amis pour nos délires et soirées partagés ensemble qui ont contribué à mon bien-être psychologique ces dernières années et ont certainement forgé mes projets futurs. Je pense particulièrement (et sans aucun ordre) à : La Puise, La Pipe, Lauric, Nao, Céline, La Guich, Guigui, Charles, Mathieu, Carole, Cricri. Merci à tous pour tous ces moments précieux passés ensemble ! Cette thèse se termine mais certainement pas notre amitié.

Merci bien entendu à ma famille : ma mère, mon père et ma sœur pour avoir toujours cru en moi et m'avoir soutenue dans mes projets quels qu'ils soient, même si cela impliquait de partir à l'autre bout du monde. Merci également à Nath, Denis&Alina, Alain, Titi&Path, Jeanot&Violette, Gilou, Nath&Cricri, Nadine&Nanar pour m'avoir inspirée et guidée dans mes réflexions. Rien de tout cela n'aurait été possible sans vous tous !

Enfin merci à toi Louis car c'est avec toi que j'ai passé les meilleurs moments de cette thèse. Merci d'avoir été à mes côtés jusqu'au bout de cette aventure et de me donner l'envie d'en commencer maintenant une nouvelle.

*A ma famille et mes amis.*

*A Nanar, parti trop tôt, mais qui m'a fait tenir cette promesse...*



CHAPITRE 1

**Introduction générale**



## 1.1 Biodiversité et fonctionnement des récifs coralliens

Les récifs coralliens sont des écosystèmes uniques au monde capables de créer des « *hot-spot* » de biodiversité à partir d'un environnement oligotrophe (i.e. pauvre en éléments nutritifs) [Muscatine and Porter, 1977]. Une des caractéristiques majeures de ces écosystèmes est leur extrême productivité comparée à l'océan environnant [Sorokin, 1990]. Leur production primaire est l'une des plus élevée du monde marin et demeure élevée en permanence contrairement aux écosystèmes pélagiques [Sorokin, 1993]. Cette production primaire élevée supporte l'existence de communautés exceptionnellement denses de zoobenthos et de poissons . Une telle productivité est assurée par une utilisation efficace des sources primaires à travers deux mécanismes principaux : la dynamique trophique dans la chaîne alimentaire qui assure la production trophique des niveaux supérieures [Polovina, 1984; Atkinson and Grigg, 1984] et le recyclage efficace de la matière organique libérée par les communautés biotiques [Hatcher, 1983; Crossman et al., 2001].

Les récifs coralliens sont ainsi les plus grands réservoirs de biodiversité au monde [Sorokin, 1990; Groombridge et al., 2002; Bouchet and Duarte, 2006]. Leur diversité a été estimée entre 600 000 et plus de 9 millions d'espèces, correspondant à près d'un tiers de la biodiversité marine mondiale [Reaka-Kudla, 1997]. C'est dans le centre de l'Indo-Pacifique ("Triangle de corail") que sont concentrées les plus grandes diversités d'espèces avec notamment plus de 550 espèces de coraux répertoriés [Hughes et al., 2002].

Les coraux sont les organismes à la base de ces écosystèmes. Ils constituent un substrat propice à la colonisation de nombreuses espèces benthiques, construisent des habitats complexes qui abritent une grande diversité de poissons et d'invertébrés associés aux récifs, incluant des espèces à valeur commerciale, et servent de ressource alimentaire à divers animaux [Coker et al., 2014; Pratchett et al., 2014].

## 1.2 Services écosystémiques des récifs coralliens

Près de 275 millions de personnes dans le monde dépendent directement des services écosystémiques fournis par les récifs coralliens [Newton et al., 2007; Cinner, 2014].

Les récifs coralliens assurent une protection côtière indispensable au développement de la biodiversité terrestres et aux infrastructures humaines [Harris et al., 2018]). Formant souvent de longues étendues peu profondes adjacentes au rivage et une crête bien distincte, les barrières de

corail protègent le littoral des vagues lors des tempêtes et des cyclones et permettent également une atténuation des ondes de tsunamis [*Kunkel et al.*, 2006].

De par leur forte productivité et diversité, les récifs coralliens génèrent une grande variété de poissons, mollusques, crustacés et d'algues consommables par les populations humaines [*Moberg and Folke*, 1999]. Pendant des siècles, les ressources marines des récifs coralliens ont été la principale source de protéines animales pour les communautés côtières et insulaires. Aujourd'hui on estime que l'exploitation marine de récifs nourrit des millions de personnes [*Whittingham et al.*, 2003; *Cinner et al.*, 2012]. La pêche commerciale ou de loisir génère de nombreux emplois et assure une sécurité alimentaire aux communautés insulaires, particulièrement cruciale aux pays en voie de développement, et est donc socialement et économiquement importante pour le maintien de leurs moyens de subsistance [*Moberg and Folke*, 1999].

Un service plus difficile à estimer mais pourtant essentiel est la valeur culturelle et spirituelle des récifs coralliens [*Cinner*, 2014]. Dans le Pacifique par exemple, des relations étroites entre les hommes et les écosystèmes récifaux se sont développées au travers des croyances populaires et des services écosystémiques essentiels à leur subsistance. De nombreuses populations insulaires, considèrent l'océan comme le tout premier lieux de cérémonies rituelles et appliquent des modes de gestion traditionnels qui servent en retour à la régulation des ressources [*Rolett*, 2002]. Pour beaucoup d'entre elles, ces pratiques traditionnelles sont encore maintenues et reconnues par les gouvernements locaux.

Le tourisme lié au récifs coralliens génère également chaque année un nombre considérable d'emplois avec des revenus associés aux activités touristiques qui s'élèvent à près de 11,5 milliards de dollars par an à travers le monde [*Cesar et al.*, 2003].

### **1.3 La pêche lagonaire**

Parmi les différents usages des récifs coralliens, l'exploitation des ressources marines est l'une des activités humaines les plus importantes. La description des ces systèmes d'exploitation est particulièrement difficile étant donné qu'une centaine de pays tropicaux, aux cultures très diverses, possèdent des systèmes de pêcheries différentes, allant de la pêche de subsistance à la pêche industrielle. De ce fait nous distinguerons ici la pêche hauturière de la pêche dite lagonaire (ou récifale), qui se pratique dans les espaces lagonaire et jusqu'à la limite du développement des coraux [*Galzin et al.*, 1989; *SPE*, 2006].

Excluant les techniques de pêches industrielles, les pêcheries lagunaires sont essentiellement considérées comme des pêcheries artisanales. Ces pêcheurs utilisent des technologies simples telles que le fusil sous-marin, le filet, la ligne ou le harpon, le plus souvent adaptées aux saisons et phases lunaires, et à des espèces bien particulières [Yonger, 2002]. Elles sont qualifiées de multi-spécifiques et multi-engins du fait de la grande diversité des espèces exploitées et de techniques utilisées, et ce parfois pour un même pêcheur. Les types d'embarcation des pêcheurs vont de la pirogue au petit bateau moteur, et un grand nombre d'entre eux peuvent partir du bord de mer à la nage. Selon le niveau de vie des pêcheurs et leur dépendance à la pêche [Cinner, 2014], les motivations de pêche sont variées (pêche professionnelle, récréative ou de subsistance), et peuvent s'imbriquer les unes aux autres, avec des pêcheurs pouvant à la fois pêcher pour leur propre consommation et vendre une partie de leurs captures localement. Du fait de leur forte productivité, on estime que les récifs coralliens peuvent supporter des rendements de pêche importants avec des captures allant de 0.1 à 50 tonnes/km<sup>2</sup>/an [McClanahan, 2006]. Néanmoins, la complexité des systèmes d'exploitation des récifs coralliens [Mahon et al., 2008], associée à des productions écologiques variables, rend l'estimation des rendements de pêche difficile [Leenhardt et al., 2016].

## 1.4 Les menaces des récifs coralliens

Les récifs coralliens ont toujours été soumis à un large éventail de perturbations naturelles telles que des tempêtes cycloniques, des variations du niveau de la mer, des pics d'invasion d'espèces prédatrices, et divers événements géologiques (e.g. éruptions volcaniques, tremblements de terre, tsunamis). Bien que ces perturbations peuvent conduire à une dégradation brutale et généralisée du corail, elles permettent à de nouveaux organismes de se développer, et joueraient donc un rôle important dans l'évolution des récifs coralliens [Kauffman and Fagerstrom, 1993; Pandolfi, 1999; Nyström et al., 2000].

Cependant les pressions anthropiques exercées sur ces écosystèmes augmentent l'ampleur de ces régimes de perturbations naturelles [Hughes et al., 2003; Wilkinson, 2008; Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010; Hughes et al., 2017b] et génèrent des sources de stress additionnelles [Crain et al., 2008; Halpern et al., 2015], réduisant la capacité de récupération des récifs coralliens [Darling and Côté, 2018].

### **Facteurs de stress locaux**

Due à l'augmentation de la population humaine et du développement économique associé, la consommation des produits de la mer a considérablement augmenté, conduisant à la surexploitation d'un grand nombre de récifs coralliens [Newton et al., 2007; Teh et al., 2015; Kadison et al., 2017]. L'effort de pêche et les taux de capture ont augmenté avec l'évolution des techniques de pêche. L'introduction de bateaux moteurs, de filets maillant, de scaphandres, de fusils et de lampe sous-marines (pour capturer les poissons endormis), ont facilité l'exploitation des ressources marines. Les pratiques de pêches destructrices d'habitats comme l'utilisation de cyanures ou d'explosifs sont également des menaces sérieuses [Johannes and Riepen, 1995; Mous et al., 2000].

La qualité de l'eau est également un facteur environnemental important pour la santé des récifs coralliens [Vega Thurber et al., 2014; Wenger et al., 2015; O'connor et al., 2016]. Les récifs coralliens sont menacés par un large éventail de pollutions, comme la pollution chimique avec l'utilisation croissante d'herbicides, l'excès de nutriments déversés par une mauvaise gestion des eaux usées et la surcharge de particules sédimentaires due aux aménagements côtiers. Une exposition des récifs à une eau de mauvaise qualité a montré une augmentation significative de la couverture en macroalgues, une réduction du recrutement des coraux [Fabricius et al., 2012; Vega Thurber et al., 2014] et des poissons récifaux [O'connor et al., 2016].

### **Changement climatique global**

Les populations du monde entier affectent indirectement l'état des récifs en contribuant aux émissions de gaz à effet de serre qui entraînent une augmentation de la température des océans, une élévation du niveau de la mer et une acidification des océans [Hoegh-Guldberg et al., 2018], affectant directement les conditions de développement des coraux. Les océans séquestrent jusqu'à un tiers des émissions de  $CO_2$  produit par l'homme [Feely et al., 2004], modifiant ainsi leur chimie en altérant l'équilibre carbonates-bicarbonate (i.e. réduction de la concentration en ions carbonate et diminution du pH). Cette acidification a une incidence directe sur les taux de calcification des coraux [Fabry et al., 2008; Albright et al., 2016], avec des répercussions sur la structure physique des récifs coralliens. L'augmentation des anomalies de température favorise des épisodes de blanchissement massifs des coraux, conduisant fréquemment à une mort généralisée des récifs [Hughes et al., 2018]. La virulence de certaines maladies coralliennes semble également s'intensifier avec le réchauffement des eaux [Rosenberg and Ben-Haim, 2002]. On es-

time que les conditions nécessaires à la croissance des récifs coralliens pourraient être quasi absentes d'ici 2100 si les émissions de gaz à effet de serre continuent leur progression [Doney *et al.*, 2011].

Outre les conséquences sur le développement des coraux, le changement climatique pourrait également engendré une augmentation des régimes de perturbations naturelles telle que les tempête cycloniques et les invasion d'étoiles de mer prédatrices du corail [Bellwood *et al.*, 2004; Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010]. Bien que ces perturbations n'étaient pas considérées comme un problème majeur il y a 50 ans, leur récente intensification à travers le monde est devenue préoccupante [Hughes *et al.*, 2003; Wilkinson, 2008; Hughes *et al.*, 2018]. Dans son dernier rapport, le GIEC suggère que les cyclones tropicaux pourraient s'intensifier dans les conditions d'un réchauffement climatique de 2°C [Hoegh-Guldberg *et al.*, 2018].

Aujourd'hui, les scientifiques s'entendent à dire que les récifs coralliens à travers le monde sont en danger. Le Réseau Mondial de Surveillance des Récifs Coralliens (*Global Coral Reef Monitoring Network, GCRMN*) a déclaré dans son rapport de 2008 qu'environ 19% des récifs coralliens dans le monde avaient été gravement menacés, sans perspectives immédiates de rétablissement, 15% sont soumis à un risque imminent de dégradation au cours des 20 prochaines années et 20% dans les 20 à 40 prochaines années [Wilkinson, 2008; Wilkinson *et al.*, 2016].

## 1.5 Réponses des récifs coralliens face aux pressions

Suite à une dégradation majeure des coraux, les récifs coralliens peuvent soit suivre une trajectoire de récupération et retourner à leur état initial de dominance corallienne, soit subir un changement de régime vers un autre état de l'écosystème [Nyström *et al.*, 2000]. Jusqu'à récemment, les communautés coralliennes ont démontré leur capacité à retrouver leur état initial à la suite de perturbations d'origine naturelle telles que des cyclones et des épisodes de blanchissement [Jackson, 1992; Pandolfi *et al.*, 2003]. Toutefois, les observations faites ces deux dernières décennies montrent que des perturbations majeures peuvent causer des changement de régime de l'écosystème abruptes et parfois irréversibles. Le changement de régime connu des récifs coralliens est le passage d'un état dominé par le corail, supportant une structure complexe et une diversité d'espèces, à état dominé par les macroalgues dans lequel la structure du récif n'est plus maintenue [Hughes, 1994; Rogers and Miller, 2006; Bruno and Selig, 2007]. Ce

changement d'état est souvent considéré comme un état alternatif stable [Mumby, 2009]. Des efforts importants ont été déployés afin de comprendre les causes sous-jacentes à ces changements d'états [Bellwood *et al.*, 2004; Mumby, 2009]. La pêche et la pollution (en particulier la charge en éléments nutritifs) sont deux des principaux facteurs qui peuvent favoriser la croissance des macroalgues et réduire la capacité de récupération de ces systèmes [Bellwood *et al.*, 2004; Bruno *et al.*, 2009; Fabricius *et al.*, 2012; Zaneveld *et al.*, 2016]. Une étude réalisée aux Seychelles, a également suggéré que les récifs qui suivaient une trajectoire de récupération présentaient une complexité structurelle élevée, de fortes densités de coraux juvéniles et de poissons herbivores, étaient situés dans les eaux les plus profondes et présentaient de faibles apports en nutriments dans le système [Graham *et al.*, 2015].

## 1.6 La gestion des récifs coralliens

L'objectif global de la gestion des récifs coralliens est donc de favoriser les trajectoires de récupération positives afin de maintenir la capacité des récifs tropicaux à fournir les biens et services écosystémiques dont dépend le bien-être humain. Favoriser les trajectoires de récupération passe par 1) minimiser les stress anthropiques additionnels imposés aux récifs qui pourraient réduire leur résilience intrinsèque et 2) faire en sorte que ces régimes de perturbations naturelles n'augmentent pas dans le futur.

Les administrations locales étant globalement limitées dans leur capacité à réduire les menaces liées au changement climatique, elles peuvent néanmoins jouer un rôle important dans les trajectoires de récupération des écosystèmes coralliens en jouant sur les sources de stress locales [Hughes *et al.*, 2010; Kennedy *et al.*, 2013]. Une part essentielle de la gestion locale est de limiter les facteurs de stress qui affectent la compétition entre les algues et le corail [Baskett *et al.*, 2010; Gilmour *et al.*, 2013]. Cette approche passe notamment par le maintien des populations d'herbivores jouant un rôle clé sur processus de récupération [Bellwood *et al.*, 2006; Mumby *et al.*, 2007; Bozec *et al.*, 2016]. Pour ce faire, les options de gestion sont les mêmes que pour toutes autres systèmes de pêche. Ils incluent des régulations de captures totales, de l'effort de pêche et des zones de pêche, afin de réduire la mortalité par pêche et ainsi prévenir la surexploitation. Toutefois, leur efficacité est controversée dans beaucoup de récifs coralliens [Darling, 2014; Cox *et al.*, 2017; Thiault *et al.*, 2019]. Cette inefficacité de la gestion a de nombreuses causes, mais comprend principalement un manque de considération des dépendances sociales et des dynamiques

humaines complexes [Cinner, 2011; Fulton et al., 2011a] et une compréhension écosystémique limitée des impacts cumulés dans les récifs coralliens [Aswani et al., 2015; Harborne et al., 2017].

## 1.7 Vers une recherche appliquée à la gestion

Une gestion efficace doit reposer sur une bonne compréhension des récifs coralliens en tant qu'écosystèmes et des impacts complexes des différents facteurs de stress locaux, tout en tenant compte des dépendances sociales et économiques de ces ressources marines. La science joue donc un rôle central dans cette compréhension, et peut proposer différents outils d'aide à la décision.

Parmi ces outils, la construction de modèles peut aider à la compréhension du fonctionnement des récifs coralliens. Différents aspects écologiques et sociaux des récifs coralliens peuvent être explorés tels que la dynamique des changements d'état [Mumby, 2006; Żychaluk et al., 2012], la connectivité larvaire [Andréfouët et al., 2002; Mayorga-Adame et al., 2017], l'impact de la pêche [Arias-González et al., 2004; Bozec et al., 2016], l'efficacité des stratégies de gestion [Weijerman et al., 2018] et les dynamiques socio-écologiques [Davies et al., 2016; Leenhardt et al., 2017].

Fournissant une vision synthétique du fonctionnement des écosystèmes et de leurs dynamiques, la modélisation écosystémique est un outil efficace qui peut être utilisé pour informer les gestionnaires. Une façon commune de représenter un écosystème (*sensus Lindeman*) est d'organiser les espèces sous la forme de réseaux trophiques où les transferts d'énergie d'une entité organique à une autre définissent les relations alimentaires [Elton, 1927]. Sur cette représentation, de nombreux modèles écosystémiques ont été développés et appliqués à différents écosystèmes marins (e.g. Christensen and Pauly [1992]; Shin and Cury [2004]; Fulton et al. [2011b]). Parmi ces différentes approches, la modélisation Ecopath with Ecosim (EwE) a largement été utilisée à travers le monde afin d'explorer des questions en lien avec les écosystèmes et leur exploitation [Christensen and Pauly, 1992; Christensen and Walters, 2004] et constitue une structure efficace pour capturer les processus écologiques complexes rencontrés dans les récifs coralliens [Polovina, 1984; Pauly et al., 2000]. La modélisation EwE se base sur un schéma simple de transfert de flux de matière et d'énergie entre les composants d'un système donné et suppose un équilibre des masses pour chaque groupe du système [Christensen and Walters, 2004; Heymans et al., 2016]. Deux modules constituent l'approche EwE : la modélisation Ecopath permettant une représentation statique du réseau trophique d'un écosystème pour une période donnée, et la modélisation Ecosim simulant la dynamique temporelle de l'écosystème décrit sous Ecopath.

Informar la gestion par l'utilisation de modèles écosystémiques nécessite toutefois le développement d'indicateurs quantitatifs afin de mettre en évidence les propriétés émergentes du système et de pouvoir suivre leurs évolutions. De nombreux indicateurs dérivés des modèles ont été développés afin d'informer sur l'état de l'écosystème (e.g. *Cury and Christensen* [2005]; *Fath et al.* [2007]; *Heymans et al.* [2014]; *Coll and Steenbeek* [2017]). L'analyse de réseaux écologiques (*ENA, Ecological Network Analysis*) (*Ulanowicz and Abarca-Arenas* [1997]), issues de la théorie de communication, inclue des indices combinant à la fois les aspects qualitatifs (diversité des flux) et quantitatifs (quantité des flux) de la dynamique trophique [*Kones et al.*, 2009]. Ils permettent une quantification de la structure trophique, des processus de recyclage de la matière organique, de la taille de l'écosystème et de son organisation [*Fath et al.*, 2007]. Donnant ainsi la possibilité aux gestionnaires d'évaluer non pas juste les processus dominants mais bien l'ensemble du réseau trophique, les indices *ENA* ont le potentiel d'être des outils efficaces d'aide à la gestion.

Bien que la modélisation écosystémique tende vers une vision holistique des systèmes écologiques, l'homme est souvent considéré comme une entité externe à ces modèles, négligeant ainsi l'incertitude associée au comportement humain [*Fulton et al.*, 2011a]. Proposer des stratégies de gestions efficaces, nécessite d'intégrer dans nos approches modélistiques le contexte socio-économique et socio-écologique qui influence comment les sociétés interagissent avec l'écosystème. Les approches de modélisation basées sur des agents peuvent intégrer ces concepts en modélisant le comportement individuel des pêcheurs qui peut être soumis à un large éventail de règles de décision [*Utomo et al.*, 2018].

## 1.8 Objectifs et démarche de l'étude

Comme nous l'avons vu, les récifs coralliens fournissent des services écosystémiques essentiels aux populations insulaires mais évoluent aujourd'hui dans des régimes de perturbations qui dépassent leur capacité d'adaptation rendant les trajectoires de récupération incertaines. Contrairement aux Caraïbes, certaines îles du Pacifique affichent encore des capacités de récupération importantes mais une gestion efficace des usages locaux est essentielle pour le maintien de ces capacités. Il devient donc urgent d'identifier les mécanismes naturels et humains qui sous-tendent ces capacités de récupération et de déterminer les stratégies de gestion qui permettent de les favoriser.



Cette thèse propose donc, au travers de différentes approches modélistiques, de revisiter une période de perturbation naturelle d'un récif corallien du Pacifique, au cours de laquelle le corail a présenté une trajectoire de récupération.

- *Comment une perturbation naturelle se propage-t-elle le long de la chaîne trophique ? Le système récupère-t-il vraiment ? Quelle est sa trajectoire ? Et, en retour, comment la réponse à la perturbation s'organise-t-elle le long de la chaîne trophique ?* Ces questions seront abordées dans le **Chapitre 3**.
  
- *Comment la pêche influence-t-elle les trajectoires de récupérations de l'écosystème ? La récupération est-elle une propriété intrinsèque de certains écosystèmes quand le niveau de pression anthropique ne dépasse pas des seuils donnés ? Les pêcheurs, sont-ils juste bénéficiaires de cette apparente résilience des écosystèmes coralliens ou en sont-ils des acteurs ?* Ces questions seront abordées dans le **Chapitre 4**.
  
- *Comment appréhender le comportement des pêcheurs face à différents plans de gestion ? Quels sont les comportements à favoriser ? Ceux à éviter ? Quelles stratégies de gestion faut-il mettre en place pour assurer des bénéfices à la fois écologiques et sociaux ? Les mêmes plans de gestion doivent-ils être à l'œuvre selon que l'écosystème subit ou non une perturbation environnementale ?* Ces questions seront abordées dans les **Chapitres 5 et 6**.

Cette thèse se compose de 6 chapitres : Le **Chapitre 1** est constitué par cette présente introduction. Le **Chapitre 2** présente la méthodologie utilisée pour la construction des modèles écosystémiques. Il présente le récif corallien de Moorea, en Polynésie Française, utilisé comme cas d'étude tout au long de cette thèse, l'approche de modélisation EwE utilisée dans les Chapitres 3 et 4 et rassemble un ensemble de données scientifiques collectées en grande partie par des études et des suivis conduits à Moorea au sein du CRIOBE. Le **Chapitre 3**, présente une analyse de réseaux écosystémique (*ENA*) de trois modèles trophiques construits *avant, pendant* et *après* une perturbation naturelle. Dans ce chapitre nous analysons les différentes trajectoires de récupération de l'écosystème corallien de Moorea. Ce chapitre a fait l'objet d'un article publié dans la revue scientifique *Ecosystems* [Dubois et al., 2018]. Dans le **Chapitre 4**, différents scé-

narios d'effort de pêche ont été appliqués à un modèle trophique dynamique afin de comprendre l'influence de la pêche sur l'écosystème corallien et ses trajectoires de récupération. Dans le **Chapitre 5** nous présentons un travail de modélisation multi-agents dans lequel différents scénarios de gestion ont été testés. Finalement le **Chapitre 6** présente une discussion transversale de l'ensemble des résultats de cette étude et ses perspectives.

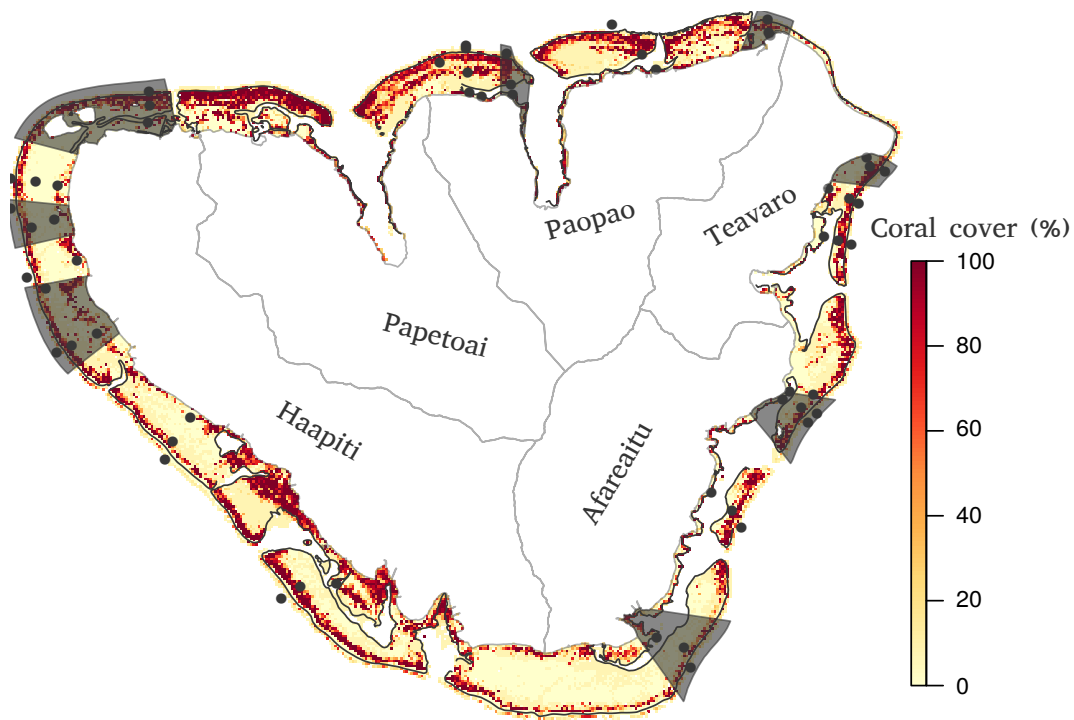


# Building food web models of Moorea

*Mérodie Dubois, Didier Gascuel, Marta Coll, Joachim Claudet*

## 2.1 Study case of Moorea

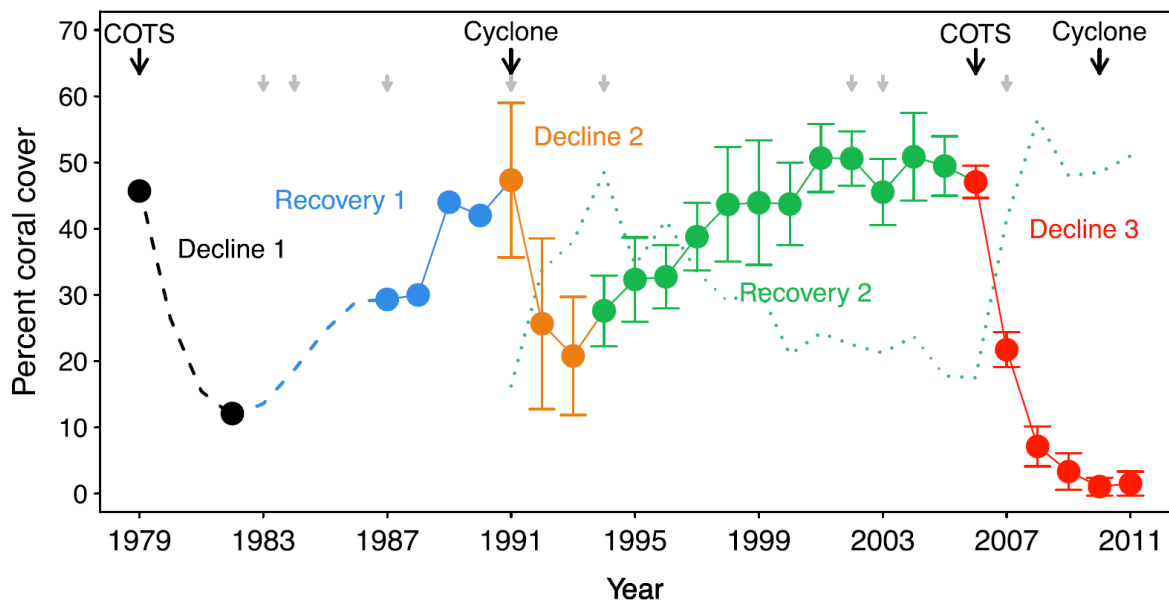
Moorea is a volcanic high island located in the central south Pacific, 20 km north-west of Tahiti, at 17°29'S and 149°50'W. The island is enclosed by an offshore barrier reef, the fore reef, that defines a shallow lagoon (Figure 2.1). The island has three types of coral reef habitats : fringing reef, back reef and fore reef.



**Figure 2.1** – Map of Moorea island. Colorbar illustrate the coral cover. Black dots are locations of annual transect surveys conducted by the CRIOBE. Gray areas are Moorea Marine Protected Areas (MPA).

In the past several decades, the coral communities of Moorea have been subjected to repeated disturbances, including cyclones, bleaching events and outbreaks of COTS (Crown-of-Thorns Seastars) [Done *et al.*, 1991; Adjeroud *et al.*, 2009; Adam *et al.*, 2011; Trapon *et al.*, 2011]. In each case, these have resulted in drastic loss of coral cover on the fore reef, as well as a turnover in fish communities, followed by a return to coral dominance within about a decade (Adjeroud *et al.* [2009]; Kayal *et al.* [2012] Figure 2.2). The last two major disturbances occurred in 2007 and 2010 (Figure 2.2). The first was an outbreak of COTS that rapidly reduced the cover of live coral on the fore reef. The second was a cyclone that hit the island in February 2010. Immediately after those disturbances, coral cover in the fore reef was close to 0%. The fore reef has been covered by a mixture of filamentous turf algae and crustose coralline algae, but

young coral is rapidly becoming established. Between 2008 and 2010, roving herbivorous fishes such as parrotfishes on the fore reef doubled in density and tripled in total biomass, and they have remained elevated since. This tremendous numerical and biomass response was the key factor in the control of macroalgae on the forereef [Adam *et al.*, 2011]. Reefs are now recovered to levels around 40% similar to those before the environmental disturbances, suggesting that system will not undergoing phase shift. The coral reef shifts and subsequent recovery on Moorea present a unique opportunity to explore which mechanisms may favour recovery trajectory of these ecosystems.



**Figure 2.2** – Temporal dynamics in living coral cover at a Moorea’s fore reef from 1979 to 2011. Colors refer to a period of recovery before the 1991 hurricane, a period of decline following the hurricane in 1991, a new period of recovery prior to the 2006 COTS outbreak and a new period of decline following the 2006 COTS outbreak (taken from *Lamy et al.* [2016]).

The island has over 17,000 inhabitants [*Insee-ISPF*, 2012] and reliance on reef fish for income and food security is high [*Aubanel*, 1993; *Kronen et al.*, 2008; *Leenhardt et al.*, 2012]. Per capita consumption of fish in French Polynesia is one of the highest in the world and Moorea is no exception with annual consumption of 110 kg per inhabitant. Approximately 23% of Moorea’s population is involved in some kind of reef fishing or gleaning activity with spear fishing as the most widely employed technique [*Brenier*, 2009]. Fishing activities are important in socio-economic terms because they provide cash as well as food security and subsistence

[Aubanel, 1993]. The island is also popular tourism destination with about 70,000 visitors every years [Insee-ISPF, 2012]. Moorea's population experienced a high growth rate (annual mean of 2.39% over the past 36 years), which in turn impacts the vulnerability of coral reef ecosystems to environmental stressors.

In response to these threats, French Polynesian government has establish in 2004 a "Management Plan for Marine Areas" named PGEM (Plan de Gestion de l'Espace Maritime) for Moorea, including eight marine protected areas (MPAs) (Figure 2.1). The ecological and social effectiveness of the PGEM, however, is controversial, with many reported conflicts between the various stakeholders and widespread non-compliance by local communities [Thiault *et al.*, 2017b, 2019]. The differing aims of subsistence fishing and tourist development have been especially problematic [Gaspar and Bambridge, 2008; Mahe, 2005].

## 2.2 Modelling food web of Moorea reef ecosystem

Different Moorea food web models were developped to simulate the network of trophic interactions among the key reef functional groups and the effects of threats to Moorea's corals and ecosystem. The two threats considered here were 1) the effect of the outbreak of Crown-of-Thorns Starfish (COTS), and 2) reef fisheries. Models were built using the Ecopath with Ecosim (EwE) modelling approach [Christensen and Pauly, 1992; Christensen *et al.*, 2005].

As a first step, three Ecopath models were developped to represent Moorea's ecosystem states *before* (2006), *during* (2010) and *after* (2016) the environmental disturbance (COTS outbreak and cyclone). The Ecopath module of EwE enables the development of a static representation of the food-web in a given ecosystem for a specific period of time. The model is build in the form of functional groups that can consist of a single specie, ontogenic phase of a species (e.g. juveniles, adults) or groups of species sharing ecological similarities. Each functional group  $i$  is represented by a production and consumption equation that ensure the mass balance within the system. The production for the group  $i$  is modelled as function of its total mortality so that :

$$P_i = Y_i + B_i.M2_i + E_i + BA_i + P_i.(1 - EE_i) \quad (2.1)$$

where  $P_i$  is the production ( $t.km^{-2}.year^{-1}$ ) for the group  $i$ ,  $Y_i$  the catch ( $t.km^{-2}.year^{-1}$ ),  $B_i$  the biomass ( $t.km^{-2}$ ),  $M2_i$  the mortality predation rate ( $year^{-1}$ ),  $E_i$  the net migration ( $t.km^{-2}.year^{-1}$ ),  $BA_i$  the biomass accumulation ( $t.km^{-2}.year^{-1}$ ) and  $P_i.(1 - EE_i)$  is the flow to detritus related to the other mortality ( $t.km^{-2}.year^{-1}$ ), with  $EE$  the ecotrophic efficiency of the group i.e. the proportion of the production that is used (consumed,harvested or accumulated) in the system. Consumption for the group  $i$  ( $t.km^{-2}.year^{-1}$ ) was given by :

$$Q_i = P_i + R_i + GS_i \quad (2.2)$$

where  $R_i$  and  $GS_i$  are the respiration and egestion flows ( $t.km^{-2}.year^{-1}$ ) respectively.

Then we used the temporal dynamic model Ecosim [*Walters et al.*, 1997; *Christensen and Walters*, 2004] to simulates changes in Moorea starting from the Ecopath baseline model. Based on the initial parametrization, the predator-preys interactions are modelled by the two basic equations :

$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \sum_j Q_{ji} - \sum_j Q_{ij} + I - (M_i + F_i + e_i)B_i \quad (2.3)$$

and

$$Q_{ij} = \frac{v_{ij}.a_{ij}.B_i.B_j}{v_{ij} + v'_{ij} + a_{ij} + B_j} \quad (2.4)$$

where  $dB_i/dt$  is the net production of the functional group  $i$  during the interval  $dt$ ,  $g$  is the growth efficiency (production/consumption ratio),  $M$  and  $F$  are natural and fishing mortalities respectively and  $I$  and  $e$  are the immigration and exportation of biomass.  $Q_{ij}$  is the consumption rate of  $i$  by  $j$ .  $a_{ij}$  represents the effective research rate by predator  $j$  for prey  $i$  and  $v$  and  $v'$  are the vulnerability parameter.

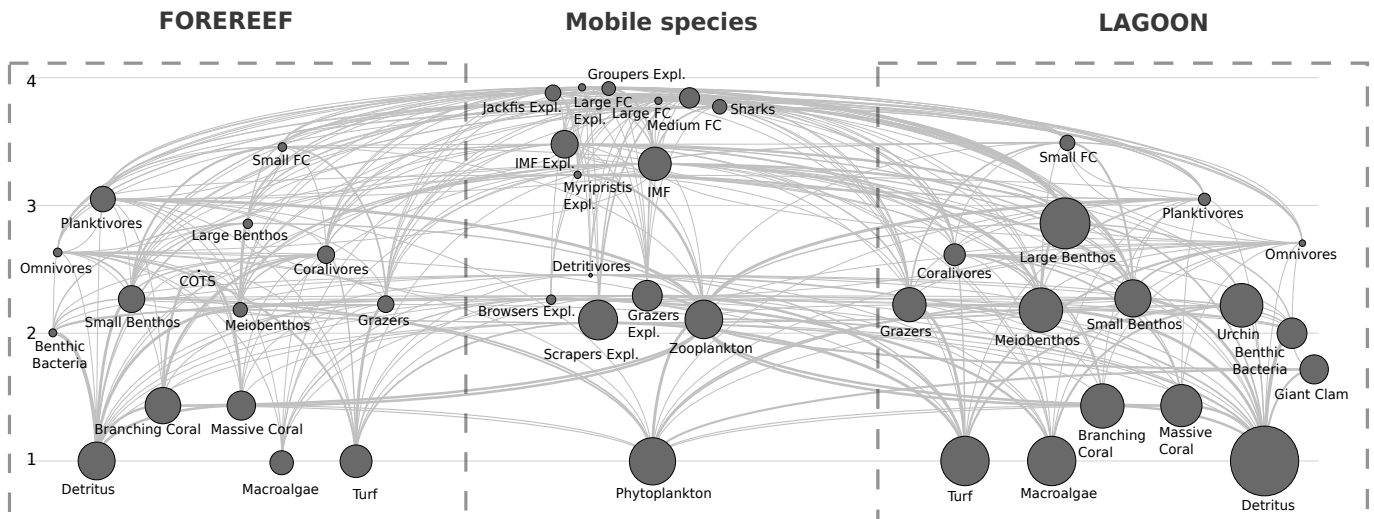
## 2.3 Model structure and species grouping

The three Ecopath models as well as the Ecosim model developed in this study were structured using forty-five functional groups (Table 3.1). To better discriminate the two pressures (human and ecological), we accounted for the spatial structures in the ecosystem by assigning, where relevant, functional groups either to the fore reef or to the lagoon (see similar approaches in [*Gu enette et al.*, 2014; *Piroddi et al.*, 2015, 2017]). All benthic species and small territorial



fishes were considered separately for the fore reef and lagoon, while larger and often mobile species were assumed to interact between the two habitats (Figure 2.3).

The reef fish groups represent the aggregation of 330 fish species recorded by CRIOBE diver surveys. The aggregation was primarily based on the fish diet (i.e. Piscivores (FC), Herbivorous, Detritivores, Corallivores, Mobile Invertebrate Feeders (MIF), Zooplanktivores (PK) and Omnivores (OM)). Herbivores fishes were subdivided into 3 functional groups (Scrapers, Grazer and Browsers) according to what they consume and how they impact the underlying substratum. In second step, we distinguished “exploited” and “unexploited” species in order to highlight the impact of fisheries. We also took into account of size of species for Piscivores (since they supposedly eat on different size classes of fish). The size class for the other fish groups were in same order. Piscivores species smaller than 30cm were considered as "Small", "Medium" if mean length was between 30 cm and 100 cm, and "Large" if they were larger than 100cm. Resulting grouping is shown in appendix A.1



**Figure 2.3** – Presentation of the Moorea baseline food web model. *FC* means Piscivores species, *IMF* means Invertebrate Mobile Feeders and *Expl.* means species that are targeted by Moorea fisheries.

## 2.4 Ecopath baseline model parametrization

The parametrization of an Ecopath model requires at least five key inputs parameters : the biomass ( $B$ ), production/biomass ratio ( $P/B$ ), consumption/biomass ratio ( $Q/B$ ), trophic interactions in a form of a diet matrix ( $DC_{ij}$ ) linking functional groups, and fisheries catches.

### 2.4.1 Estimating biomasses

**Reef-fish groups :** Biomass data for fishes were collected from CRIOBE annual transect surveys. These surveys are conducted from 2004 to 2016 on a five by ten meters transect. Abundances and size of each fish observed are estimated along 3 replicate transects in each of 3 habitats (Forereef, Barrier reef and Fringing reef) in each of 13 sites around Moorea for a total of 117 transects by campaign (Fig.2.1). The biomass ( $g.m^{-2}$ ) was averaged for each habitat and multiplied by the percentage of the surface area occupied by each habitat in the total system :

$$Btot_i = \sum_{h=1}^N (B_{h,i} * prop_h) \quad (2.5)$$

where  $Btot_i$  is the total biomass of species  $i$  in the entire area,  $B_{h,i}$  the biomass of species  $i$  associated to the habitat  $h$  and  $prop_h$  the percentage of the habitat  $h$  in the total area (see Table 2.1). In the same way we calculated the total biomass for the Lagoon (including Barrier reef, Fringing reef, Channel and Bay) for species groups which are distinguished from Lagoon to Forereef. Biomasses can be found in Table 2.2.

Table 2.1 – Moorea habitat areas. Values were estimated based on satellite maps.

<b>Habitat</b>	<b>Surface (<math>km^2</math>)</b>	<b>Area proportion</b>
Forereef	6.13	10.4%
Lagoon (fringing reef, barrier reef, channels and bays)	52.91	89.6%
Total	59.04	100%

**No fish groups :** When abundance or cover data were available, we calculated biomass by assuming a weight per animal or a weight per m2 (from literature or from old surveys carried out in Tiahura sector in 1972, see section 2.4.6 for detailed information), and we related this biomass to the habitat ratio. Results are summarized in Table 2.2.

### 2.4.2 Estimating consumption rate ( $Q/B$ )

**Reef-fish groups :** When data were available, Fishbase was the preferential source to estimate  $Q/B$ . If not, we used an empirical model of *Palomares and Pauly* [1998] to estimate  $Q/B$  :

$$\log(Q/B) = 7.964 - 0.204\log(W_{inf}) - 1.965T + 0.083A + 0.532h + 0.398d \quad (2.6)$$

where  $A$  is aspect ratio defined as (tail height/area)<sup>2</sup> (extracted from FishBase),  $h$  and  $d$  refer to the type of food consumed (i.e., for herbivores  $h = 1$ ,  $d = 0$ ; for carnivores  $h = 0$ ,  $d = 0$ ; for detritivores  $d = 1$ ,  $h = 0$ ); and  $T$  is the water temperature expressed as  $1000/(T + 273.15)$ . The biological parameters  $A$  and  $W_{inf}$  have been collected from Fishbase data base for each species and can be found in appendix A.3.

**No fish groups :**  $Q/B$  for the other groups was taken from literature (see section 2.4.6 for detailed information).

$Q/B$  was set individually for all species and then averaged to obtain functional group parameters.  $Q/B$  were considered as biological characteristics and thus assumed constant over time. Results are summarized in Table 2.2.

### 2.4.3 Estimating production rate ( $P/B$ )

**Reef-fish groups :**  $P/B$  is estimated as the sum of natural mortality ( $M$ ) and fishing mortality ( $F$ ). When species are not exploited, we can thus consider that annual production rate is represented by the natural mortality ( $M$ ). When  $K$  was available in *Fishbase*, the natural mortality was estimated from the empirical relationship of *Gislason et al.* [2010] :

$$\ln(M) = 0.66 - 1.69\ln(L_{inf}) + 0.9\ln(K) \quad (2.7)$$

where  $K$  is the growth coefficient of Von Bertalanffy ( $an^1$ );  $L$  and  $L_{inf}$ <sup>1</sup> are the length and asymptotic length ( $cm$ ) respectively. If  $K$  could not be determined, then we used the empirical

---

1. For all species, we assumed that  $L_{inf} = 0.95 * L_{max}$

relationship of *Gascuel et al.* [2008] to estimate  $P/B$  based on the Trophic Level :

$$M = 20.19 * TL^{-3.26} * e^{0.041*T} \quad (2.8)$$

Finally, when no estimates of  $K$  and  $TL$  were available,  $P/B$  was calculated using unpublished empirical relationship (*Froese and Pauly* [2000], used in *Bozec et al.* [2004]'s model)

$$P/B = 10^{0.566-0.718\log(L_{inf})} + 0.02T \quad (2.9)$$

When species are exploited,  $P/B$  was estimated as the sum of  $M + F$ . Fishing mortality was calculated as the following ratio :

$$F = Catch/Biomass \quad (2.10)$$

**No fish groups :** If no data were available in the literature, the  $P/B$  ratio of invertebrate functional groups was obtained by empirical relationship of *Hoenig* [1983] when the longevity was available in *Fishbase* or in the literature :

$$M = e^{1.46-1.01*\ln(A_{max})} \quad (2.11)$$

where  $A_{max}$  is the maximum age (*years*).

As for  $Q/B$ ,  $P/B$  rate was set individually for all species and then averaged to obtain functional group parameters.  $P/B$  was assumed constant over time, except for mobile target species, where  $P/B$  was assumed to change according to fisheries changes. Results are summarized in Table 2.2.

Table 2.2 – Table summarizing basic inputs of the three ECOPATH models.

Group names	Habitat area (fraction)	Biomass in habitat area (t/km <sup>2</sup> )			Production / biomass (/year)			Consumption / Ecotrophic Efficiency biomass (/year)			Production / consumption		Unassim. consumption	
		Before	During	After	Before	During	After	Before	During	After	Before	During	After	After
1 Sharks	1	0.9	0.9	0.9	0.22	0.22	0.22	3.7						0.2
2 Jackfish expl.	1							7.75	0.8		0.2			0.2
3 Groupers expl.	1							7.8	0.8		0.2			0.2
4 Piscivores large expl.	1							7.29	0.8		0.2			0.2
5 Piscivores large	1							7.26	0.8		0.2			0.2
6 Piscivores medium	1	0.43	0.66	0.2	0.64	0.64	0.64	8.15						0.2
7 Piscivores small Fo.	0.1	1.42	1.62	2.17				12.1			0.24			0.2
8 Piscivores small Lag.	0.9	0.5	0.13	0.4				12.1			0.24			0.2
9 Invertebrate Mobile Feeders expl.	1	2.27	5.54	4.06	1.91	1.91	2.14	10.3						0.2
10 Invertebrate Mobile Feeders	1	4.46	9.1	5.14	1.16	1.16	1.16	10.8						0.2
11 Myripristis expl.	1							11.01	0.8		0.2			0.2
12 Planktivores Fo.	0.1	17.05	31.21	24.46	1.44	1.44	1.44	15.5						0.2
13 Planktivores Lag.	0.9	0.32	1.17	3.44	1.44	1.44	1.44	15.5						0.2
14 Omnivores Fo.	0.1	1.5	6.52	1.66	1.77	1.77	1.77	16.4						0.2
15 Omnivores Lag.	0.9	0.1	0.321	0.49	1.77	1.77	1.77	16.4						0.2
16 Coralivores Fo.	0.1	6.2	4.32	5.32	1.58	1.58	1.58	13.5						0.2
17 Coralivores Lag.	0.9	1.17	3.16	2.15	1.58	1.58	1.58	13.5						0.2
18 Scrapers expl.	1	17	28.64	28.37	4.06	4.06	3.82	9.6						0.3
19 Grazers Fo.	0.1	5.7	8.39	3.83	2.95	2.95	2.95	38						0.3
20 Grazers Lag.	0.9	5.43	7.74	29.75	2.95	2.95	2.95	38						0.3
21 Grazers expl.	1	3.16	7.12	1.92	3.36	3.36	3.83	38.7						0.3
22 Browsers expl.	1							19.3	0.8		0.2			0.3
24 COTS Fo.	0.1	0.001	8.75	0.001	0.527	0.527	0.527	9.42						0.2
25 Urchins	1	14.6	12.35	0.33	0.699	0.699	0.699	3.58						0.3
26 Giant Clam	1	2.8	17	18.3	0.54	0.54	0.54				0.5			0.3
27 Large Benthos Fo.	0.1	1.7	2.25	1.2	1.5	1.5	1.5	7.9						0.2
28 Large Benthos Lag.	0.9	36.3	32.04	15.68	1.5	1.5	1.5	7.9						0.2
29 Small Benthos Fo.	0.1	21.4	40.11	25.85	5.4	5.4	5.4	21.35						0.3
30 Small Benthos Lag.	0.9	7.55	12.13	12.7	5.4	5.4	5.4	21.35						0.3
31 Meio Benthos Fo.	0.1	4.1	6.12	3.62	39.5	39.5	39.5	196						0.4
32 Meio Benthos Lag.	0.9	17.8	12.03	14.5	39.5	39.5	39.5	196						0.4
33 Coral Massive Fo.	0.1	26	3.41	19.12	1.1	1.1	1.1				0.5			0.3
34 Coral Massive Lag.	0.9	17.2	32.79	16.83	1.1	1.1	1.1				0.5			0.3
35 Coral Branching Fo.	0.1	65.5	5.1	63.21	1.1	1.1	1.1				0.5			0.3
36 Coral Branching Lag.	0.9	13.3	10.65	11.44	1.1	1.1	1.1				0.5			0.3
37 Benthic Bacteria Fo.	0.1				289	289	289		0.6		0.5			0.4
38 Benthic Bacteria Lag.	0.9				289	289	289		0.6		0.5			0.4
39 Zooplankton	1				40	40	40	160	0.8					0.4
40 Phytoplankton	0.1	24.5	35.8	33	10.3	10.3	10.3							
41 Macroalgae Fo.	0.9	33.2	16.35	57.65	8.43	8.43	8.43							
42 Macroalgae Lag.	0.1	112	211.7	133	37.07	37.07	37.07							
43 Turf Fo.	0.9	33.2	60.14	55.44	37.07	37.07	37.07							
44 Turf Lag.	1				70	70	70		0.98					
45 Detritus Fo.	0.1	76	116	68										
46 Detritus Lag.	0.9	328	226	273										

### 2.4.4 Estimating diet composition

**Reef-fish groups** Quantitative diet composition was obtained from a database summarizing 282 dietary information of reef fishes found in the literature (Kulbiki, unpublished data). In this database, food items were classified into 8 categories :

- N : nekton
- C1 : large benthic invertebrates
- C2 : small benthic invertebrates
- Z : plankton
- Ma : macroalgae and sea grass
- Mi : microalgae (turf), blue-green algae
- Cn : sessile invertebrates (coral and sponge mainly)
- D : detritus or unidentified organic matter

When several studies reported, for the same species, different quantitative composition we took the mean value. From this database, 69 reef fish species had available quantitative diet information and 213 only qualitative information. Diet information was set for each individual fish species and then averaged by functional group. Aggregated diet information can be found in Table 2.3.

Table 2.3 – Quantitative diet information collected from Kulbiki’s database.

Functional group	N	C1	C2	Z	Pk	Ma	Mi	Cn	Det	Total
Browser_expl	0.01	0.02	0.06	0.14	0.00	0.55	0.20	0.00	0.04	1.00
Coralivor	0.00	0.17	0.16	0.00	0.00	0.01	0.15	0.49	0.01	1.00
Detritivor	0.00	0.13	0.13	0.13	0.00	0.13	0.25	0.00	0.25	1.00
FC.large	0.69	0.27	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
FC.large_expl	0.43	0.56	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
FC.med	0.62	0.33	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
FC.small	0.52	0.39	0.07	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
Grazer	0.01	0.03	0.08	0.04	0.00	0.07	0.58	0.08	0.12	1.00
Grazer_expl	0.00	0.02	0.02	0.22	0.00	0.13	0.58	0.00	0.03	1.00
Grouper_expl	0.65	0.34	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
IM	0.10	0.43	0.32	0.05	0.00	0.01	0.03	0.03	0.03	1.00
IM_expl	0.27	0.60	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
Jackfish_expl	0.61	0.37	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	1.00
Myripristis_expl	0.10	0.38	0.09	0.43	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
OM	0.09	0.09	0.27	0.01	0.01	0.08	0.37	0.03	0.05	1.00
PK	0.12	0.08	0.08	0.58	0.01	0.01	0.09	0.01	0.01	1.00
Scraper_expl	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.79	0.05	0.10	1.00

These items were then adapted to functional groups of this study.

Since food items may shift considerably according to food availability and that mobile predators are using resource on both the fore reef and the lagoon habitats, their diet was divided according to the relative prey density observed in the system in 2006, 2010 and 2016, so that :

$$DC_{i,j,h} = DC_{i,j} * B_{i,h}/B_i \quad (2.12)$$

where  $DC_{i,j,h}$  is the predation exerted by species  $j$  on species  $i$  in the habitat  $h$  and  $B_{i,h}$  the biomass of the prey  $i$  on habitat  $h$ .

**No fish groups** Diet composition of large invertebrates, COTS, corals and urchins was taken from *Wabnitz et al.* [2010]. Zooplankton were assumed to feed mainly on phytoplankton, and giant clam to feed as corals.

Diet matrices were then modified during the process of balancing. The diet matrix used in the 2006 ECOPATH model is presented in appendix A.4.

#### 2.4.5 Estimating catches

Annual catch was indirectly estimated from local consumption of food fishes assessed from social surveys [*Fabre et al.*, 2019]. From August to December 2015, social surveys were carrying out in three representative Moorea's villages to examine the dimension of the adaptive capacity at household scale. A total of one hundred semi-structured interviews were conducted (by randomly choosing households in each of the three villages). From these surveys, various kind of information have been obtained, especially the use of marine resources (e.g. consumed and fished species)

**Catch estimates at household scale :** To estimate catches by species and at household scale we assumed that the total consumption of reef fishes by household  $ConsTot_h$  ( $kg.year^{-1}$ ) is function of the consumption frequency and the number of people in the household :

$$Cons.Tot_h = 0.5 * 52 * Cons.Freq_h * Size_h \quad (2.13)$$

where  $Cons.Freq_h$  is the number of time that a household  $h$  consumes reef fishes per week,  $Size_h$  is the number of people living in the household  $h$ , 0.5 is the mean individual portion ( $kg$ )

of fish consumed and 52 the number of weeks per year.

From the social surveys we obtained the qualitative information of which species is consumed in the household,  $Cons.Fish_{i,h}$  (equal = 1 if species  $i$  is consumed, and 0 if not). We assumed here that their consumption should reflect the available resource in the ecosystem at year  $y$  (so there is no adaptive behaviour through time), which allows us to estimate a consumption  $kg.year^{-1}$  of each species  $i$  by household  $h$  at a given year  $y$  :

$$Cons_{i,h,y} = \frac{Cons.Tot_h * Cons.Fish_{i,h} * A.relat_{i,y}}{N.sp_h} \quad (2.14)$$

Where  $Cons.Fish_{i,h}$  is the qualitative information of the consumption of species  $i$  in the household  $h$  (1 or 0),  $A.relat_{i,y}$  is the relative abundance of the species  $i$  in the ecosystem at year  $y$  and  $N.sp_h$  is the number of reef fishes consumed in the household  $h$ .

Using the information of the resource use (i.e. which species comes from purchase, catch or gift and which harvested species is then sold, consumed or given) obtained from these surveys we were able to estimate the total catches (i.e. catch for personal consumption, for sell and for gift) of species  $i$  in the household  $h$  at year  $y$  in  $kg.year^{-1}$  as :

$$Catch_{i,h,y} = \frac{Cons_{i,h,y} * prop.FromCatch_{i,h}}{prop.ToCons_{i,h}} \quad (2.15)$$

Where  $prop.FromCatch_{i,h}$  is the part of the consumption of species  $i$  that comes from the catch of the household  $h$  (i.e. removing part coming from purchase or gift) and  $prop.ToCons_{i,h}$  is the part of the catches of species  $i$  that is for the personal consumption of the household  $h$  (i.e. not sold or given). This means that a household fishing for its personal consumption and also for sale or as gifts is assumed to have higher total catches than a household that only fishes for personal consumption.

These catches were expressed for each fish species and each surveyed household from 2006 to 2016 in  $kg.year^{-1}$ .

**Total catch estimates in Moorea :** For the whole island, the total catches ( $kg.year^{-1}$ ) of the species  $i$  at year  $y$ , was assumed to be the mean catches of the one hundred surveyed



household multiplied by the total number of households in Moorea at year  $y$ , so that :

$$Catch.Moorea_{i,y} = \frac{Catch_{i,h,y}}{N.HHsurvey * N.HHmoorea_y} \quad (2.16)$$

Where  $N.HHmoorea_y$  is the number of households in Moorea at year  $y$  (assuming that there is an annual population growth rate of 2.39%, *Leenhardt et al.* [2012]; *Insee-ISPF* [2007, 2012]) and  $N.HHsurveys$  the number of household surveys conducted in Moorea (i.e. 100).

Then reported to the total surface area (in  $kg.km^{-2}.year^{-1}$ ) :

$$Catch.Moorea_{i,y} = \frac{Catch.Moorea_{i,y}}{Surf.Moorea_g} \quad (2.17)$$

where  $Surf_g$  is the total area of the habitat  $g$  (Table S2.1) Results are shown in Table S2.4.

Table 2.4 – Catches used in the three ECOPATH models.

Group name	Fleet1 ( $t/km^2/year$ )		
	2006	2010	2016
1 Sharks	0	0	0
2 Jackfish_expl	0.36	0.33	0.38
3 Groupers_expl	0.07	0.25	0.15
4 FC_large_expl	0.003	0.004	0.002
5 FC_large	0	0	0
6 FC_med	0	0	0
7 FC_small_Fo	0	0	0
8 FC_small_Lag	0	0	0
9 IMF_expl	1.24	2.9	3.15
10 IMF	0	0	0
11 Myripristis_expl	0.09	0.7	0.28
12 PK_Fo	0	0	0
13 PK_Lag	0	0	0
14 OM_Fo	0	0	0
15 OM_Lag	0	0	0
16 Coralivore_Fo	0	0	0
17 Coralivore_Lag	0	0	0
18 Scrapers_expl	11.5	9.65	12.08
19 Grazers_Fo	0	0	0
20 Grazers_Lag	0	0	0
21 Grazers_expl	0.57	1.3	1.23
22 Browsers_expl	0.17	0.33	0.05
<b>TOTAL</b>	<b>14</b>	<b>15.46</b>	<b>17.32</b>

### 2.4.6 Parametrization by functional group

**Reef fish groups :** For the following species : *Jackfish*, *Groupers*, *FC<sub>large</sub>*, *Myrispristis* and *Browsers* we decided to let the model estimate the biomasses. Indeed these species are highly targeted by the fisheries in Moorea and have a high flight distance that under-estimate the biomass. So for these species we set an *EE* of 0.8 (appropriate for highly harvested species) and a *P/Q* of 0.22 (value used in *Guénette and Hill* [2009]) and let the model estimate the biomass and the *P/B*. For the FCsmall group (i.e. small piscivores), little life history trait were available in *Fishbase*, so we chose to let the model estimate the *P/B* by assuming a *P/Q* of 0.24, appropriate for small fishes.

**Reef sharks :** The biomass of sharks (blacktip, whitetip and lemon sharks) in Moorea was estimated to  $0.89 \text{ t.km}^{-2}$  based on *Mourier et al.* [2013]'s estimates in a sector of Moorea and considering whitetip shark population is half of blacktip shark population. The annual growth production of blacktip sharks and lemon sharks is estimated to  $1100 \text{ kg.year}^{-1}$  and  $340 \text{ kg.year}^{-1}$  respectively [*Mourier et al.*, 2016]. Given associated biomass in the same sector ( $4.2 \text{ t}$  of blacktip sharks and  $2.6 \text{ t}$  of lemon sharks), we estimated an average *P/B* ratio of  $0.22 \text{ year}^{-1}$ . The *Q/B* was estimated to  $3.70 \text{ year}^{-1}$  from the daily consumption ratio of blacktip and lemon sharks ( $40 \text{ kg.d}^{-1}$  and  $30 \text{ kg.d}^{-1}$ ) and their associated biomass.

**Urchins :** The biomass for urchins is based on abundances estimates from CRIOBE survey transect. To obtain a biomass  $\text{g.m}^{-2}$  we assumed that average individual weight is  $57 \text{ gWW.ind}^{-1}$  [*Opitz*, 1996], and we referred the biomass to the habitat ratio. Natural mortality of *Echinometra mathaei* ( $0.29\text{year}^{-1}$ ) and *Tripneuste gratilla* ( $0.84\text{year}^{-1}$ ) was taken in *Pauly et al.* [1993], of *Echinotrix sp.* ( $0.32\text{year}^{-1}$ ) in *Ebert* [1982], of *Diadema sp.* ( $0.49\text{year}^{-1}$ ) in *Karlson and Levitan* [1990] and of *Echinostrephus aciculatus* ( $0.39\text{year}^{-1}$ ) in *Lawrence* [2013]. For all urchin species we assumed a *Q/B* of 3.58 [*Pauly et al.*, 1993].

**Crown-of-thorns starfish :** From surveys carried out in Tiahura sector of Moorea in 1971 [*Salvat*, 1971], we assumed an average weight of 700 gWW per animal. The biomass was then calculated from abundances estimates of CRIOBE survey transects, corrected by the habitat surface. The *P/B* was calculated from the empirical relationship of *Hoening* [1983] assuming a maximum age of 8 years [*Zann et al.*, 1990]. The *Q/B* value was taken in *Pitcher et al.* [2007]

who calculated a consumption based on those of juveniles and adults (taken in *Jangoux and Lawrence* [1982]), weighted according to the relative percentage of juveniles and adults in the population [*Engelhardt et al.*, 2001] and the average body weight of juveniles and adults [*Bass and Miller*, 1996]

### Large Benthos

**Molluscs :** The biomass for molluscs is based on abundances estimates from CRIOBE survey transect. To obtain a biomass  $g.m^{-2}$  we assumed that mean individual weight of *Octopus cyanea* is 2800  $gWW/ind$  [*Opitz*, 1996], of bivalves and gastropods is 100  $gWW/ind$ . The total biomass was then referred to the habitat ratio.  $P/B$  ( $1.82 year^{-1}$ ) for gastropods was set in *Arias-Gonzales* [1993]. The allometric equations of *Riddle et al.* [1990] and *Banse and Mosher* [1980] were used.  $P/B$  ratio for *Octopus cyanea* ( $2.85 year^{-1}$ ) was obtained from *Hoenig* [1983]'s equation by assuming  $A_{max} = 18$  months [*Cascorbi*, 1990].  $P/B$  ratio for bivalves was estimated from an average of *Richard* [1982] 1983 estimates. The author calculated  $P/B$  for 3 bivalves species (*Cardium fragum*, *Chama iostoma* and *Arca verticosa*) in Moorea. All  $P/B$  values were then averaged to obtain functional group parameters.  $Q/B$  for *Octopus cyanea* ( $7.3 year^{-1}$ ) was set in *Pauly et al.* [1993] (calculated for *O. vulgaris*) and  $Q/B$  values for bivalves and gastropods were the same as calculated by *Arias-Gonzales* [1993].

**Echinoïdes :** Biomass of sea cucumbers was estimated from CRIOBE transects abundances by assuming an individual weight of 965  $g$  (as calculated by *Desurmont* [2003] based on 20 sea cucumbers species (in *Pitcher et al.* [2007])  $P/B$  : Since these species are not exploited in Moorea and that they have low metabolism rate, we estimated  $P/B = M \approx K \approx 0.238$  (mean value of *H. atra* and *H. scabra*; *Pauly et al.* [1993]) Note that *Opitz* [1996] estimated of  $P/B$  value at  $0.29 year^{-1}$ ; *Pitcher et al.* [2007] estimated  $P/B$  value at  $0.74 year^{-1}$  from an average value for *A. echinites* and *H. scabra* (but these species are not found in Moorea) and *Pauly et al.* [1993] suggested a  $P/B = 2.66 year^{-1}$  (in case of exploited species)  $Q/B$  ( $8.248 year^{-1}$ ) was set in *Pitcher et al.* [2007] (who used an empirical model by *Cammen* [1979] calculated for 20 sea cucumber species).

Biomass of *Culcita sp.* was estimated from CRIOBE transects abundances by assuming an individual weight of 750  $g$  (by averaging of individual weight recorded in 1971, [*Salvat*, 1971])  $P/B$  ( $0.49 year^{-1}$ ) and  $Q/B$  ( $3.24 year^{-1}$ ) values were set in *Opitz* [1996] (from "Asteroïdes" functional group)

**Crustaceans :** Biomass estimations of lobster and shrimp are based on CRIOBE transect abundances by assuming a mean live weight per individual of 200 g ( individual weight of *P. argus* [217 g/Ind; Munro [1983]] )  $M$  ( $0.28 \text{ year}^{-1}$ ) was estimated from Hoenig [1983]’s equation by assuming a longevity of 20 years [Gu enette and Hill, 2009]. Since lobsters are know to be targeted and probably over-fished in 2006 we assumed that  $F = 2 * M$ , so  $P/B = 0.84 \text{ year}^{-1}$ . (Note that Pitcher et al. [2007] estimated a  $P/B$  value of 0.446/year for “Lobsters” and Gu enette and Hill [2009] equal to  $0.67 \text{ year}^{-1}$  for *P. argus*)  $Q/B$  ( $7.36 \text{ year}^{-1}$ ) was set from Opitz [1996] (for *P. homarus* at 28 C).

Biomass estimates of crabs are based on CRIOBE transect abundances by assuming a mean live weight per individual of 1000 gWW [Pitcher et al., 2007].  $P/B$  ( $4.1 \text{ year}^{-1}$ ) was obtained from Hoenig [1983]’s equation by assuming  $A_{max} = 3 \text{ years}$  and, like other crustaceans we assumed that  $F = 2 * M$   $Q/B$  value of  $14.55 \text{ year}^{-1}$  was set in Pitcher et al. [2007] (from “Large crabs” functional group). This value was calculated from consumption and biomass estimates in Jorgensen et al. [1991] (in Florida Bay). Note that Gu enette and Hill [2009] estimated a very lower  $Q/B$  ( $0.15 \text{ year}^{-1}$ ) for “crabs and shrimp”, but it was estimated from a study in North East Pacific, thus in colder water.

**Giant Clam :** From surveys carry out in Tiahura sector of Moorea in 1971 [Salvat, 1971], we can estimate an average individual weight about 700 gWW per animal. However to take into account of the overexploitation occurring these last years, we set a biomass of 100 gWW per animal. Biomass estimates were then calculated from CRIOBE transects abundances. Richard [1982] estimated a natural mortality  $M$  value of  $0.18 \text{ year}^{-1}$  for *Tridacna maxima* in Moorea. We assumed a fishing mortality equal to  $2 * M$  to take into account the overexploitation of the species, giving a  $P/B$  equal to 0.54.

**Benthic bacteria :** Bacteria  $P/B$  ( $289 \text{ year}^{-1}$ ) value is the average of the 2 values estimated by Arias-Gonzales [1993] in Moorea’s Barrier Reef ( $281 \text{ year}^{-1}$ ) and Fringing Reef ( $296 \text{ year}^{-1}$ ). We assumed a moderate  $EE$  of 0.6 [Arias-Gonzales, 1993] and  $P/Q$  equal to 0.5 appropriate for bacteria groups.

**Meiofauna :** Meiofauna biomass was estimated from a mean density of  $19.5 \text{ gWW.m}^{-2}$  (Fringing reef) and of  $54.4 \text{ gWW.m}^{-2}$  (Barrier reef) measured in the sediment of Tiahura sector (Moorea) in 1980 [Vaugelas, 1980]. We corrected these values according to the cover of sediment

for 2006, 2010 and 2016.  $P/B$  value ( $39.44 \text{ year}^{-1}$ ) is an average of the 2 values estimated by *Arias-Gonzales* [1993] in the barrier reef ( $30.61 \text{ year}^{-1}$ ) and fringing reef ( $48.27 \text{ year}^{-1}$ ).  $Q/B$  value ( $196 \text{ year}^{-1}$ ) is an average of *Arias-Gonzales* [1993]'s estimates in the barrier reef ( $164 \text{ year}^{-1}$ ) and fringing reef ( $228 \text{ year}^{-1}$ ).

**Coral :** The living coral cover was estimated from CRIOBE's transects surveys. This cover was converted to dry weight assuming that mean biomass of polyp tissue was  $6.95 \text{ mgDW.cm}^{-2}$  of skeleton coral [*Thornhill et al.*, 2011], and then converted to wet weight using a conversion factor from *Opitz* [1996] (dry weight = 22.5% of wet weight).  $P/B$  ( $1.1 \text{ year}^{-1}$ ) was set in *Polovina* [1984]. We assumed a high  $P/Q$  ratio of 0.5 (which is appropriate for a partially consumer) giving a  $Q/B$  of  $2.2 \text{ year}^{-1}$ .

**Macroalgae :** The algal cover was estimated from CRIOBE's transect surveys. To obtain a biomass in  $\text{g.m}^{-2}$ , we assumed a biomass of  $1108 \text{ g.m}^{-2}$  of algae (based on surveys carry out in 1971, *Salvat* [1971])  $P/B$  was set in *Arias-Gonzales* [1993]'s model in the Barrier reef ( $10.27 \text{ year}^{-1}$ ) and Fringing reef ( $8.43 \text{ year}^{-1}$ ). These values were taken in *Payri* [1987].

**Turf algae :** The turf cover was estimated from CRIOBE's transect surveys. As suggested in *Miller et al.* [2009], the biomass of  $1 \text{ m}^2$  of macroalgae is twice as large as the biomass of  $1 \text{ m}^2$  of turf. So, we assumed a biomass of  $277 \text{ g.m}^{-2}$  of algae turf.  $P/B$  was set in *Arias-Gonzales* [1993] for the Barrier reef model ( $37.09 \text{ year}^{-1}$ ) and Fringing reef model ( $37.07 \text{ year}^{-1}$ ). These values were taken in *Payri* [1987].

**Detritus :** Detritus biomass has been estimated at  $177.6 \text{ gDW.m}^{-2}$  in the fringing reef and  $163.7 \text{ gDW.m}^{-2}$  in the barrier reef [*Vaugelas*, 1980]. These two values were averaged and converted in wet weight assuming a factor of 25% [*Opitz*, 1996]. The detritus biomass was thus estimated at  $682.5 \text{ gWW.m}^{-2}$  of sand, and then extrapolated to the annual cover of sand.

## 2.5 Balancing the model

Ecopath with Ecosim modelling approach is governed by the mass-balance principle. Therefore, once all parameters are entered in the software, some adjustments are needed to maintain the thermodynamic laws. The present Ecopath models were balanced following ecological rules

described by [Heymans *et al.*, 2016] and results were checked for consistency through a PREBAL analysis [Link, 2010] and a Trophic Levels (TL) comparison (see Appendices A.7 and A.6)

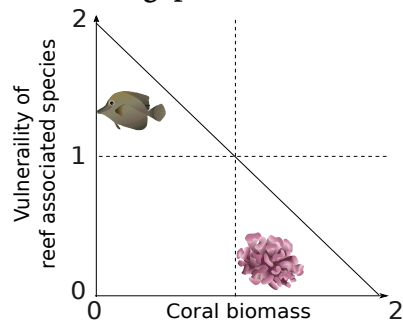
## 2.6 Incorporating uncertainty

Model uncertainty was incorporated into initial parametrization options. For each input parameter (i.e. B, P/B, Q/B and DC), a log-normal probability distribution was applied following the pre-defined table of the Pedigree Index [Pauly *et al.*, 2000; Funtowicz and Ravetz, 1990; Christensen *et al.*, 2005]. The Pedigree module included in EwE allows for a score to be assigned to each individual input variable based on quality of data origin. According to Christensen *et al.* [2005], this score is then converted to a default value of a confidence interval expressed as  $+/- \%$ . For instance, reef fish biomass data, which are locally collected by annual surveys, were assigned a Pedigree score of 5 conventionally assuming an uncertainty of 30% (Appendix A.5). We then generated, for each period, an ensemble of 1000 Ecopath models, meeting the ecotrophic efficiency balance ( $EE < 1$ ), with input parameters varying within the uncertainty limits, using a Monte Carlo resampling routine. These Ecopath models were used to calculate the output result indicators and their respective confidence limits. This procedure used a suite of Matlab functions provided by Guesnet *et al.* [2015].

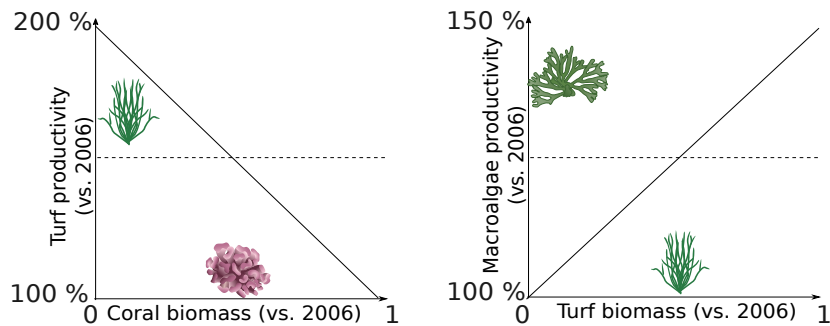
## 2.7 Dynamic food web model

Based on the Ecopath pre-disturbance model, we developed a dynamic simulation model through the Ecosim module [Walters *et al.*, 1997; Christensen and Walters, 2004]. In addition to the Ecosim temporal dynamic (described above), we developed a mediation function to integrate the level of specie's dependency on coral, where the vulnerability of small reef-associated species to predators changes according to a mediating group, the coral (Figure 2.4.A). Two other mediation functions were also developed to represent the change of benthic algae productivity following the coral decline in the fore reef. These were modelled so that the productivity of 1) the turf algae decreased linearly according to the coral biomass and 2) the macroalgae increased linearly according to the turf biomass (Figure 2.4.B).

## A) Reef-building protection



## B) Space competition interactions



**Figure 2.4** – Mediation functions used in the dynamic food web model.

Contrary to the fore reef where the dynamic of benthic communities can be well explained by the disturbance, modelling benthic communities inside the lagoon was more challenging. The model therefore included forcing functions to directly drive these communities (i.e. *Corals*, *Algae* and *Small* and *Meio-Benthos*) to make it reproduce observations available from time series (Appendix B.3).

The model was calibrated by fitting biomass to the empirical time series from CRIOBE dive surveys, representing the period 2006-2016 (Appendix B.2), minimizing the sum of square error, following best practices and established methods [Heymans *et al.*, 2016; Scott *et al.*, 2016].

## 2.8 Modelling limitations and structural uncertainty

It is well worth noting that the way that scientists construct the model can greatly influence the model predictions and its capacity to reflect the "reality" [Pinnegar *et al.*, 2005; Dame and Christian, 2007]. In order to limit biases in system properties (e.g. due to the level of model aggregation), the present model has been built without emphasis on a particular part of the food web, so that all type of organisms (basal material, invertebrates, fish and high predators)

are well considered. Moreover, the classification we used is based on ecological similarities rather than taxonomic relationships in order to better reflect specie-level patterns [*Thiault et al.*, 2015]. Consequently, our set of functional groups are representative of the major components of the ecological web and is consistent with other coral reef modelling studies [*Bozec et al.*, 2004; *Cheung and Sumaila*, 2008; *Okey et al.*, 2004]. The uncertainty associated with the structure of a model can also be reduced when the food webs that are compared are built following the same structure [*Coll et al.*, 2006; *Heymans et al.*, 2004, 2014], as in our study. While cautions has been exercised to reduce this uncertainty, it still exist and furthers studies should fully address this concern to improve management recommendations.





Le premier chapitre de cette thèse nous a permis de rassembler et de synthétiser un grand nombre de données écologiques et sociales collectées à Moorea, et de les intégrer à une modélisation écosystémique.

Dans le prochain chapitre nous présenterons les résultats de cette modélisation dans laquelle nous avons exploré la nature même de la récupération de l'écosystème de Moorea.



# Recovery debts can be revealed by ecosystem network-based approaches.

*Mélodie Dubois, Didier Gascuel, Marta Coll, Joachim Claudet*

Published in *Ecosystems*

## HIGHLIGHTS

Ecosystems that appear resilient to disturbance can hide recovery debts.

Ecosystem network indicators derived from trophic models can be used to identify and quantify recovery debts.

Impacts of disturbance and recovery debts can propagate through trophic interactions into ecosystems and habitats that are not directly exposed to a disturbance.

### Abstract

Ecosystems are increasingly disturbed by natural disturbances and human stressors. Understanding how a disturbance can propagate through an entire ecosystem and how induced changes can last after apparent recovery is key to guide management and ecosystem restoration strategies. Monitoring programs and impact assessment studies rely mostly on indicators based only on species relative abundance and biomass, potentially misinforming management efforts. Impacts on ecosystem structure and functioning, and subsequent delivery of ecosystem services, are too often overlooked. Here we use an ecosystem network approach to assess the recovery pathway and potential recovery debts of a coral reef ecosystem, following a pulse disturbance. We show that, while species abundance and biomass indicators recovered in a decade after the perturbation, the ecosystem as a whole presented a recovery debt. The ecosystem structure lost complexity (became "food chain like") and lost about 29% of its overall cycling efficiency and 9% of its transfer efficiency. While the ecosystem trophic network in the fore reef may have maintained its general functioning, the ecosystem network in the lagoon, not directly exposed to the disturbance, presented a stronger recovery debt. Our results give new insights on how ecosystem network approaches can help identify ecosystem impacts and recovery pathways.

### 3.1 Introduction

Despite conservation efforts, ecosystems are increasingly being degraded worldwide [Maxwell *et al.*, 2016]. Chronic human stressors play an important role in altering ecosystems [Vanbergen *et al.*, 2013; Crouther *et al.*, 2015; Halpern *et al.*, 2015], but pulse natural disturbance events can also lead to deep changes in composition of biological communities [Dulvy *et al.*, 2003; Scheffer *et al.*, 2009]. Such changes can affect ecosystem functioning, thus altering the delivery of ecosystem services [Worm *et al.*, 2006; Balvanera *et al.*, 2013]. Managing for sustainability not only requires an understanding of how an impact may propagate through a whole ecosystem but also the identification of recovery pathways at the ecosystem level [Lotze *et al.*, 2011].

Estimating the recovery time of a specific population or a whole ecosystem following a disturbance is not straightforward [Lotze *et al.*, 2011]. Recovery is considered as "a return to the initial state" of a specific response variable [Lotze *et al.*, 2011]. It can be measured through changes in species abundance [Alter *et al.*, 2007] or cover [Osborne *et al.*, 2017], spawning stock size [Hutchings and Reynolds, 2004], demographic metrics [Gerber and Heppell, 2004] or more recently changes in trophic structure [Hempson *et al.*, 2018]. However, time-lags might exist at ecosystem scale and populations do not necessarily respond at the same pace [Tilman *et al.*, 1994; Dullinger *et al.*, 2013]. Time-delayed response of species to disturbance, also called the "extinction debts" [Tilman *et al.*, 1994], might cause serious underestimation of the impact of the disturbance at the whole ecosystem scale, and the system might exhibit a "recovery debt" [Moreno-Mateos *et al.*, 2017].

'Recovery debt' was recently conceptualized as the resulting deficit in biodiversity and ecosystem functions during the process of recovery [Moreno-Mateos *et al.*, 2017]. Even if signs of recovery exist in many impacted ecosystems [Jones and Schmitz, 2009; Graham *et al.*, 2015; Cole *et al.*, 2014], ecosystems might not have fully recovered and will potentially not in the future [Moreno-Mateos *et al.*, 2017; Jones *et al.*, 2018]. As humans rely on fully functioning ecosystem, recovery debt is expected to affect ecosystem services supply [Isbell *et al.*, 2015] and be of pivotal importance for sustainability of the social-ecological systems [Lafuite *et al.*, 2017].

Evaluation of changes in ecosystem structure and functioning following a disturbance can be achieved through the use of a diversity of quantitative ecosystem indicators [Heymans *et al.*, 2014; Coll and Steenbeek, 2017]. Indicators derived from the Ecosystem Network Analysis (ENA) [Ulanowicz and Abarca-Arenas, 1997], which use network theory information, have the advantage of quantifying direct and indirect interactions and identifying emergent food-web properties, without reducing the model to only few dominant processes [Fath *et al.*, 2007; Kones *et al.*, 2009]. These indicators have been widely used to analyze food-web changes over time [e.g. Heymans *et al.*, 2004, 2007; Tomczak *et al.*, 2013] to compare ecosystems functioning [Heymans *et al.*, 2014] or to test the sensitivity of candidate indicators to a given pressure [Bourdaud *et al.*, 2016; Chaalali *et al.*, 2016]. Due to the complexity of considering uncertainty in complex food web models, most older analyses using food web models relied on single indicator values. However, to identify significant changes over time and improve interpretation of model, derived indices of uncertainty should be accounted for in model parametrization [Fulton, 2010; Guesnet *et al.*, 2015; Corrales *et al.*, 2017; Piroddi *et al.*, 2017].

Coral reefs provide good case studies for the investigation of ecosystem network approaches and candidate indicators aimed at identifying recovery pathways following disturbances. They are biologically and functionally rich ecosystems [Bellwood *et al.*, 2003] that provide vital and valuable services to coastal communities such as coastal protection, food production and recreational activities contributing to social and cultural identity [Moberg and Folke, 1999]. Coral reefs are also among the most vulnerable ecosystems [Halpern *et al.*, 2007; Holbrook *et al.*, 2015]. They evolve under several natural disturbance regimes, such as extreme climatic events, outbreak of corallivorous crown-of-thorns sea stars (COTS), or mass bleaching events [Ban *et al.*, 2014; Hughes *et al.*, 2017b]. In their evolutionary history, coral communities have demonstrated the capacity to recover from these cycles of disturbances [Jackson, 1992; Gilmour *et al.*, 2013; Lamy *et al.*, 2016]. Today, global change and human population pressures are rapidly altering the dynamics of these ecosystems [Bozec and Mumby, 2015; Williams *et al.*, 2015] : Coral reefs are increasingly shifting from a coral-dominated, biologically diverse, productive, states to macroalgae-dominated, poorer, less productive states [Gardner *et al.*, 2003; Bruno and Selig, 2007; Ainsworth *et al.*, 2015; Hughes *et al.*, 2017b]. Seen as major threat, overfishing is one of the most studied stressors on coral reef ecosystem components [Arias-González *et al.*, 2004; Weijerman *et al.*, 2013; Graham *et al.*, 2017]. However less is

known about how natural disturbance regimes affect exploited reef structure and functioning [Ainsworth *et al.*, 2015; Hempson *et al.*, 2017]. Furthermore, most coral reef studies have only addressed changes of small subsets of ecosystem interactions [Mumby, 2009; Adam *et al.*, 2014; Pratchett *et al.*, 2011], neglecting wider off-stage changes on ecosystem structuring and functioning and the potential recovery debt.

Here, we investigate how a pulse disturbance affecting coral communities can cascade through a whole coral reef ecosystem and we assess ecosystem transformations along its recovery pathways. We use as case study, the coral reef ecosystem of Moorea Island (French Polynesia) that underwent a serious decline in coral cover and shift in fish species composition following a crown-of-thorns sea stars outbreak and a cyclone [Lamy *et al.*, 2015, 2016] but that currently shows large signs of recovery. Based on time series, we developed three food-web models *before*, *during* and *after* the disturbance, respectively and assessed trajectories of ecosystem structure and functioning using ecosystem network indicators. The variability of those indicators was accounted for by incorporating uncertainty distributions of model parameters in 1000 simulations for each model.

## 3.2 Methods

### 3.2.1 Studied ecosystem and environmental disturbances

Moorea is a volcanic high island located in the central south Pacific, 20 km north-west of Tahiti. This island is enclosed by an offshore barrier reef, the fore reef, that defines a shallow lagoon. In the past several decades, the offshore coral communities were severely impacted by repeated disturbances, including cyclones, bleaching events and crown-of-thorns sea stars (COTS) outbreaks [Adjeroud *et al.*, 2009; Lamy *et al.*, 2016]. Each event resulted in a drastic decline of living coral cover, as well as a turnover in fish communities [Adam *et al.*, 2011; Lamy *et al.*, 2015]. However, until now, Moorea's offshore reef has displayed a high recovery potential by returning to a coral dominated ecosystems within a decade [Adjeroud *et al.*, 2009; Adam *et al.*, 2011; Lamy *et al.*, 2016].

Here, we focus on the last COTS outbreak (2007-2010) and cyclone (2010) that occurred in Moorea. Immediately after those disturbances, coral cover in the fore reef was close to 0% but recovered after to levels around 40% similar to those before the environmental disturbances

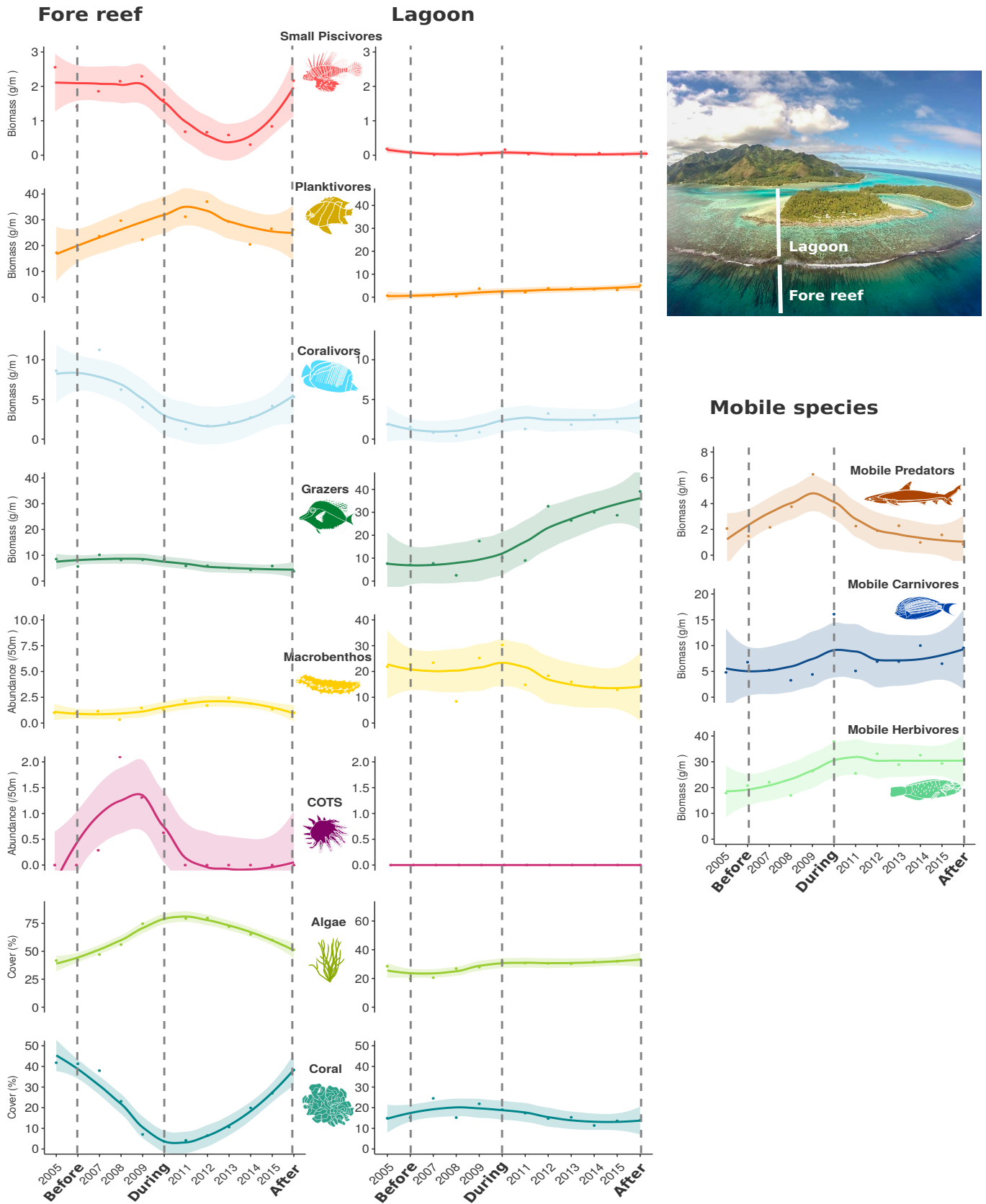


within about a decade (Fig. 3.1). Filamentous turf algae cover was inversely related to coral cover, and herbivorous fishes (such as parrot-fishes) doubled in biomass after the disturbance, thus controlling macro-algae development on the fore reef.

Coral communities inside the lagoon were not directly affected by the cyclone or COTS outbreak, so limited changes in coral cover and fish communities were observed in the lagoon (Fig. 3.1). Unlike the fore reef, the lagoon is subjected to land-based and marine anthropogenic drivers. However, over the time period considered here, no clear interactions were identified between these pressures and the ecosystem state [Leenhardt *et al.*, 2017].

### 3.2.2 Ecosystem model

Three food web models were developed to represent ecosystem states *before* (2006), *during* (2010) and *after* (2016) the environmental disturbance (COTS outbreak and cyclone), respectively. In order to properly assess changes in ecosystem structure and network functioning, models were built with the same structure and area modelled using the Ecopath with Ecosim (EwE) modelling approach [Christensen and Pauly, 1992; Christensen *et al.*, 2005]. Ecopath with Ecosim provides a powerful framework to capture complex ecological processes like those encountered in coral reefs. The Ecopath module of EwE enables the development of a static representation of the food-web in a given ecosystem for a specific period of time. The three Moorea Ecopath models developed in this study were structured using forty-five functional groups (Table. 3.1). Since the Ecopath model, the static module of the EwE approach, does not explicitly include any spatial dimension, we accounted for the spatial structures in the ecosystem by assigning, where relevant, functional groups either to the fore reef or to the lagoon (see similar approaches in [Guénette *et al.*, 2014; Piroddi *et al.*, 2015, 2017]). All benthic species and small territorial fishes were considered separately for the fore reef and lagoon, while larger and often mobile species were assumed to interact between the two habitats.



**Figure 3.1** – Biomass and cover of key reef species groups, inside and outside the lagoon for sedentary species and across those two subsystems for mobile species, along the disturbance (COTS outbreak that started in late 2006 and cyclone in 2010). Before, During and After disturbance periods used in subsequent analyses are highlighted. See Table.3.1 for more details on functional groups.

Each functional group  $i$  was represented by a production and consumption equation that ensure the mass balance within the system. The production for the group  $i$  was modelled as function of its total mortality so that :

$$P_i = Y_i + B_i.M2_i + E_i + BA_i + P_i.(1 - EE_i) \quad (3.1)$$

where  $P_i$  is the production ( $t.km^{-2}.year^{-1}$ ) for the group  $i$ ,  $Y_i$  the catch ( $t.km^{-2}.year^{-1}$ ),  $B_i$  the biomass ( $t.km^{-2}$ ),  $M2_i$  the mortality predation rate ( $year^{-1}$ ),  $E_i$  the net migration ( $t.km^{-2}.year^{-1}$ ),  $BA_i$  the biomass accumulation ( $t.km^{-2}.year^{-1}$ ) and  $P_i.(1 - EE_i)$  is the flow to detritus related to the other mortality ( $t.km^{-2}.year^{-1}$ ), with  $EE$  the ecotrophic efficiency of the group i.e. the proportion of the production that is used (consumed,harvested or accumulated) in the system. Consumption for the group  $i$  ( $t.km^{-2}.year^{-1}$ ) was given by :

$$Q_i = P_i + R_i + GS_i \quad (3.2)$$

where  $R_i$  and  $GS_i$  are the respiration and egestion flows ( $t.km^{-2}.year^{-1}$ ) respectively.

The parametrization of an Ecopath model requires at least five key inputs parameters : the biomass ( $B$ ), production/biomass ratio ( $P/B$ ), consumption/biomass ratio ( $Q/B$ ), trophic interactions in a form of a diet matrix ( $DC_{ij}$ ) linking functional groups, and fisheries catches. Most of biomass data were obtained from *insitu* observations (i.e. the CRIOBE annual transect surveys) and production and consumption over biomass ratios were calculated using empirical relationships or using values from the scientific literature on similar ecosystems (Chapter 2). Diet composition of sedentary fish groups was estimated from a database summarizing dietary information of 282 reef fishes (Kulbicki, unpublished data) and adapted to biomass in the habitat of the study. Since mobile predators are using resource on both the fore reef and the lagoon habitats, their diet was divided according to the relative prey density, so that :

$$DC_{i,j,h} = DC_{i,j} * B_{i,h}/B_i \quad (3.3)$$

where  $DC_{i,j,h}$  is the predation exerted by species  $j$  on species  $i$  in the habitat  $h$  and  $B_{i,h}$  the biomass of the prey  $i$  on habitat  $h$ . Diet composition of benthic invertebrates was taken from *Wabnitz et al.* [2010]. Annual catches were indirectly estimated from local consumption of food fishes assessed from social surveys [*Fabre et al.*, 2019], and were assumed to increase from 2006

### 3.2 Methods

to 2016 as the local human population increased [*Insee-ISPF*, 2007, 2012]. Basic input used to parametrize the models are listed in Table.3.1 and detailed information is located in Chapter 2.

Table 3.1 – Basic estimates of the three models (*before*, *during* and *after* the disturbance) for each functional group. Parameters in bold are parameters estimated by the model.

	Group names	Trophic level			Biomass (t/km <sup>2</sup> )			Production / biomass (year)			Consumption / biomass (year)			Ecotrophic Efficiency			Production / Consumption		
		<i>Before</i>	<i>During</i>	<i>After</i>	<i>Before</i>	<i>During</i>	<i>After</i>	<i>Before</i>	<i>During</i>	<i>After</i>	<i>Before</i>	<i>During</i>	<i>After</i>	<i>Before</i>	<i>During</i>	<i>After</i>	<i>Before</i>	<i>During</i>	<i>After</i>
<b>Predators</b>	Sharks	<b>3.84</b>	<b>3.63</b>	<b>3.61</b>	0.90	0.90	0.90	0.22	0.22	0.22	3.70	3.70	3.70	<b>0.34</b>	<b>0.34</b>	<b>0.34</b>	<b>0.06</b>	<b>0.06</b>	<b>0.06</b>
	Jackfish expl.	<b>3.88</b>	<b>3.74</b>	<b>3.74</b>	<b>0.52</b>	<b>0.41</b>	<b>0.45</b>	<b>1.55</b>	<b>1.55</b>	<b>1.55</b>	7.75	7.75	7.75	0.80	0.80	0.80	0.20	0.20	0.20
	Groupers expl.	<b>3.91</b>	<b>3.92</b>	<b>3.71</b>	<b>0.36</b>	<b>0.37</b>	<b>0.30</b>	<b>1.56</b>	<b>1.56</b>	<b>1.56</b>	7.80	7.80	7.80	0.80	0.80	0.80	0.20	0.20	0.20
	Piscivores large expl.	<b>3.92</b>	<b>3.80</b>	<b>3.86</b>	<b>0.12</b>	<b>0.09</b>	<b>0.09</b>	<b>1.46</b>	<b>1.46</b>	<b>1.46</b>	7.29	7.29	7.29	0.80	0.80	0.80	0.20	0.20	0.20
	Piscivores large	<b>3.82</b>	<b>3.75</b>	<b>3.60</b>	<b>0.11</b>	<b>0.06</b>	<b>0.09</b>	<b>1.45</b>	<b>1.45</b>	<b>1.45</b>	7.26	7.26	7.26	0.80	0.80	0.80	0.20	0.20	0.20
	Piscivores medium	<b>3.77</b>	<b>3.80</b>	<b>3.60</b>	0.43	0.66	0.20	0.64	0.64	0.64	8.15	8.15	8.15	<b>0.77</b>	<b>0.49</b>	<b>0.81</b>	<b>0.10</b>	<b>0.10</b>	<b>0.10</b>
<b>Generalist carnivores</b>	Piscivores small Fo.	<b>3.46</b>	<b>3.50</b>	<b>3.49</b>	0.14	0.16	0.22	<b>2.90</b>	<b>2.90</b>	<b>2.90</b>	12.10	12.10	12.10	<b>0.90</b>	<b>0.35</b>	<b>0.91</b>	0.24	0.24	0.24
	Piscivores small Lag.	<b>3.49</b>	<b>3.55</b>	<b>3.36</b>	0.45	0.12	0.36	<b>2.90</b>	<b>2.90</b>	<b>2.90</b>	12.10	12.10	12.10	<b>0.96</b>	<b>0.78</b>	<b>0.78</b>	0.24	0.24	0.24
	Invertebrate Mobile Feeders expl.	<b>3.48</b>	<b>3.41</b>	<b>3.29</b>	2.27	5.54	4.06	1.91	1.91	2.14	10.30	10.30	10.30	<b>0.88</b>	<b>0.92</b>	<b>0.75</b>	<b>0.19</b>	<b>0.19</b>	<b>0.21</b>
	Invertebrate Mobile Feeders	<b>3.33</b>	<b>3.28</b>	<b>3.31</b>	4.46	9.10	5.14	1.16	1.16	1.16	10.80	10.80	10.80	<b>0.98</b>	<b>0.93</b>	<b>0.80</b>	<b>0.11</b>	<b>0.11</b>	<b>0.11</b>
	Myripristis expl.	<b>3.24</b>	<b>3.33</b>	<b>3.36</b>	<b>0.12</b>	<b>0.47</b>	<b>0.22</b>	<b>2.20</b>	<b>2.20</b>	<b>2.20</b>	11.01	11.01	11.01	0.80	0.80	0.80	0.20	0.20	0.20
<b>Planktivores &amp; Omnivores</b>	Planktivores Fo.	<b>3.05</b>	<b>2.92</b>	<b>3.02</b>	1.71	3.12	2.45	1.44	1.44	1.44	15.50	15.50	15.50	<b>0.37</b>	<b>0.52</b>	0.57	<b>0.10</b>	<b>0.10</b>	<b>0.10</b>
	Planktivores Lag.	<b>3.05</b>	<b>2.97</b>	<b>3.00</b>	0.29	1.05	3.10	1.44	1.44	1.44	15.50	15.50	15.50	<b>0.71</b>	<b>0.81</b>	0.74	<b>0.10</b>	<b>0.10</b>	<b>0.10</b>
	Omnivores Fo.	<b>2.63</b>	<b>2.61</b>	<b>2.61</b>	0.15	0.65	0.17	1.77	1.77	1.77	16.40	16.40	16.40	<b>0.77</b>	<b>0.75</b>	0.96	<b>0.11</b>	<b>0.11</b>	<b>0.11</b>
	Omnivores Lag.	<b>2.71</b>	<b>2.63</b>	<b>2.68</b>	0.09	0.29	0.44	1.77	1.77	1.77	16.40	16.40	16.40	<b>0.92</b>	<b>0.91</b>	0.73	<b>0.11</b>	<b>0.11</b>	<b>0.11</b>
	Coralivores Fo.	<b>2.61</b>	<b>2.82</b>	<b>2.62</b>	0.62	0.43	0.53	1.58	1.58	1.58	13.50	13.50	13.50	<b>0.92</b>	<b>0.89</b>	0.64	<b>0.12</b>	<b>0.12</b>	<b>0.12</b>
	Coralivores Lag.	<b>2.61</b>	<b>2.58</b>	<b>2.57</b>	1.05	2.84	1.94	1.58	1.58	1.58	13.50	13.50	13.50	<b>0.96</b>	<b>0.82</b>	0.88	<b>0.12</b>	<b>0.12</b>	<b>0.12</b>
<b>Herbivores &amp; Detritivores</b>	Scrapers expl.	<b>2.08</b>	<b>2.06</b>	<b>2.06</b>	17.00	28.64	28.37	4.06	4.06	3.82	9.60	9.60	9.60	<b>0.19</b>	<b>0.10</b>	0.13	<b>0.32</b>	<b>0.32</b>	<b>0.33</b>
	Grazers Fo.	<b>2.22</b>	<b>2.18</b>	<b>2.20</b>	0.57	0.84	0.38	2.95	2.95	2.95	38.00	38.00	38.00	<b>0.93</b>	<b>0.97</b>	0.72	<b>0.10</b>	<b>0.10</b>	<b>0.10</b>
	Grazers Lag.	<b>2.22</b>	<b>2.13</b>	<b>2.14</b>	4.89	6.97	26.78	2.95	2.95	2.95	38.00	38.00	38.00	<b>0.50</b>	<b>0.86</b>	0.48	<b>0.10</b>	<b>0.10</b>	<b>0.10</b>
	Grazers expl.	<b>2.29</b>	<b>2.19</b>	<b>2.21</b>	3.16	7.12	1.92	3.36	3.36	3.83	38.70	38.70	38.70	<b>0.39</b>	<b>0.77</b>	0.90	<b>0.10</b>	<b>0.10</b>	<b>0.10</b>
	Browsers expl.	<b>2.27</b>	<b>2.25</b>	<b>2.18</b>	0.17	0.19	0.09	3.86	3.86	3.86	19.30	19.30	19.30	0.80	0.80	0.80	0.20	0.20	0.20
<b>Benthos</b>	COTS Fo.	<b>2.49</b>	<b>2.20</b>	<b>2.49</b>	0.00	0.88	0.00	0.53	0.53	0.53	9.42	9.42	9.42	<b>0.89</b>	<b>0.96</b>	<b>0.89</b>	<b>0.06</b>	<b>0.06</b>	<b>0.06</b>
	Urchins	<b>2.22</b>	<b>2.16</b>	<b>2.20</b>	14.60	12.35	0.33	0.70	0.70	0.70	3.58	3.58	3.58	<b>0.07</b>	<b>0.47</b>	<b>0.00</b>	<b>0.20</b>	<b>0.20</b>	<b>0.20</b>
	Giant Clam	<b>1.72</b>	<b>1.74</b>	<b>1.73</b>	2.80	17.00	18.30	0.54	0.54	0.54	<b>1.08</b>	<b>1.08</b>	<b>1.08</b>	<b>0.00</b>	<b>0.25</b>	<b>0.00</b>	0.50	0.50	0.50
	Large Benthos Fo.	<b>2.86</b>	<b>2.82</b>	<b>2.87</b>	0.17	0.23	0.12	1.50	1.50	1.50	7.90	7.90	7.90	<b>0.91</b>	<b>0.90</b>	<b>0.79</b>	<b>0.19</b>	<b>0.19</b>	<b>0.19</b>
	Large Benthos Lag.	<b>2.86</b>	<b>2.92</b>	<b>2.88</b>	32.67	28.84	14.11	1.50	1.50	1.50	7.90	7.90	7.90	<b>0.54</b>	<b>0.98</b>	<b>0.71</b>	<b>0.19</b>	<b>0.19</b>	<b>0.19</b>
	Small Benthos Fo.	<b>2.27</b>	<b>2.25</b>	<b>2.29</b>	2.14	4.01	2.59	5.40	5.40	5.40	21.35	21.35	21.35	<b>0.96</b>	<b>0.95</b>	<b>0.98</b>	<b>0.25</b>	<b>0.25</b>	<b>0.25</b>
	Small Benthos Lag.	<b>2.27</b>	<b>2.31</b>	<b>2.31</b>	6.80	10.92	11.43	5.40	5.40	5.40	21.35	21.35	21.35	<b>0.96</b>	<b>0.98</b>	<b>0.96</b>	<b>0.25</b>	<b>0.25</b>	<b>0.25</b>
	Meio Benthos Fo.	<b>2.18</b>	<b>2.14</b>	<b>2.19</b>	0.41	0.61	0.36	39.50	39.50	39.50	196.00	196.00	196.00	<b>0.95</b>	<b>0.98</b>	<b>0.95</b>	<b>0.20</b>	<b>0.20</b>	<b>0.20</b>
	Meio Benthos Lag.	<b>2.18</b>	<b>2.22</b>	<b>2.20</b>	16.02	10.83	13.05	39.50	39.50	39.50	196.00	196.00	196.00	<b>0.36</b>	<b>0.45</b>	<b>0.39</b>	<b>0.20</b>	<b>0.20</b>	<b>0.20</b>
<b>Corals</b>	Coral Massive Fo.	<b>1.43</b>	<b>1.41</b>	<b>1.44</b>	2.60	0.34	1.91	1.10	1.10	1.10	<b>2.20</b>	<b>2.20</b>	<b>2.20</b>	<b>0.79</b>	<b>0.93</b>	<b>0.36</b>	0.50	0.50	0.50
	Coral Massive Lag.	<b>1.43</b>	<b>1.46</b>	<b>1.45</b>	15.48	29.51	15.15	1.10	1.10	1.10	<b>2.20</b>	<b>2.20</b>	<b>2.20</b>	<b>0.96</b>	<b>0.81</b>	<b>0.72</b>	0.50	0.50	0.50
	Coral Branching Fo.	<b>1.43</b>	<b>1.41</b>	<b>1.44</b>	6.55	0.51	6.32	1.10	1.10	1.10	<b>2.20</b>	<b>2.20</b>	<b>2.20</b>	<b>0.84</b>	<b>0.94</b>	<b>0.52</b>	0.50	0.50	0.50
	Coral Branching Lag.	<b>1.43</b>	<b>1.46</b>	<b>1.45</b>	11.97	9.58	10.30	1.10	1.10	1.10	<b>2.20</b>	<b>2.20</b>	<b>2.20</b>	<b>0.96</b>	<b>0.88</b>	<b>0.83</b>	0.50	0.50	0.50
<b>Bacteria</b>	Benthic Bacteria Fo.	<b>2.00</b>	<b>2.00</b>	<b>2.00</b>	<b>0.12</b>	<b>0.14</b>	<b>0.12</b>	289.00	289.00	289.00	<b>578.00</b>	<b>578.00</b>	<b>578.00</b>	0.60	0.60	0.60	0.50	0.50	0.50
	Benthic Bacteria Lag.	<b>2.00</b>	<b>2.00</b>	<b>2.00</b>	<b>3.29</b>	<b>2.98</b>	<b>3.08</b>	289.00	289.00	289.00	<b>578.00</b>	<b>578.00</b>	<b>578.00</b>	0.60	0.60	0.60	0.50	0.50	0.50
<b>Plankton</b>	Zooplankton	<b>2.11</b>	<b>2.11</b>	<b>2.11</b>	<b>7.91</b>	<b>11.16</b>	<b>10.07</b>	40.00	40.00	40.00	160.00	160.00	160.00	0.80	0.80	0.80	<b>0.25</b>	<b>0.25</b>	<b>0.25</b>
	Phytoplankton	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	<b>2.45</b>	<b>3.58</b>	<b>3.30</b>	10.30	10.30	10.30				0.25	0.36	0.15			
<b>Algae</b>	Macroalgae Fo.	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	29.88	14.72	51.89	8.43	8.43	8.43				<b>0.16</b>	<b>0.28</b>	<b>0.19</b>			
	Macroalgae Lag.	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	11.20	21.17	13.30	37.07	37.07	37.07				<b>0.14</b>	<b>0.22</b>	<b>0.14</b>			
	Turf Fo.	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	29.88	54.13	49.90	37.07	37.07	37.07				<b>0.26</b>	<b>0.27</b>	<b>0.53</b>			
	Turf Lag.	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	22.08	27.60	25.62	70.00	70.00	70.00				<b>0.98</b>	<b>0.98</b>	<b>0.98</b>			
<b>Detritus</b>	Detritus Fo.	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	7.60	116.00	6.80							<b>0.29</b>	<b>0.27</b>	<b>0.23</b>			
	Detritus Lag.	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	295.20	203.40	245.70							<b>0.92</b>	<b>0.69</b>	<b>0.78</b>			

### 3.2.3 Incorporating uncertainty into the ecosystem model

Model uncertainty was incorporated into initial parametrization options. For each input parameter (i.e. B, P/B, Q/B and DC), a log-normal probability distribution was applied following the pre-defined table of the Pedigree Index [Pauly *et al.*, 2000; Funtowicz and Ravetz, 1990; Christensen *et al.*, 2005]. The Pedigree module included in EwE allows for a score to be assigned to each individual input variable based on quality of data origin. According to Christensen *et al.* [2005], this score is then converted to a default value of a confidence interval expressed as  $+/- \%$ . For instance, reef fish biomass data, which are locally collected by annual surveys, were assigned a Pedigree score of 5 conventionally assuming an uncertainty of 30% (Appendix A.5). We then generated, for each period, an ensemble of 1000 Ecopath models, meeting the ecotrophic efficiency balance ( $EE < 1$ ), with input parameters varying within the uncertainty limits, using a Monte Carlo resampling routine. These Ecopath models were used to calculate the output result indicators and their respective confidence limits. This procedure used a suite of Matlab functions provided by Guesnet *et al.* [2015].

### 3.2.4 Analysing models outputs

#### a - Trophic spectra analysis

Once food web models are balanced and results are checked for consistency, changes in ecosystem structure and functioning were firstly assessed through trophic spectra i.e. the biomass distribution across trophic levels [Gascuel *et al.*, 2005; Gascuel and Pauly, 2009]. This allowed us to analyse how the overall structure of the fore reef and lagoon sub-systems changed over time. The trophic spectra were calculated using *before*, *during* and *after* disturbance models for both habitats (i.e. fore reef and lagoon) using the Ecotroph routine [Coll  ter *et al.*, 2013] in R and the Ecopath results. For a given model and a given habitat, the trophic spectrum is built including each functional group of that habitat (i.e. sedentary and mobile groups) and represented as the sum of all groups' spectra. Since no data were available on the relative contribution of mobile groups on each habitat, we accounted for differential contribution according to the total surface area of each habitat. As fore reef accounts for 10% of the total area of the system, biomass of mobile species were assumed equal to 10% of their total biomass in the fore reef and 90% was assigned inside the lagoon which is inline with observed fish biomass Figure.3.1.

**b - Ecosystem network analysis**

Changes in ecosystem structure and functioning between the *before*, *during* and *after* periods were also assessed by comparing trajectories of 12 ecosystem network analysis indicators (Table.3.2). Here we considered three indicator categories : flow related indicators, path related indicators and structure related indicators.

**Flow related indicators :** In this category we computed main flows of the ecosystem related to the *Total System Throughput*. The *Total System Throughput (TST)* is measured as the total flow magnitude of a network and has been defined as the size the system [Finn, 1976]. Related to *TST* we computed the sum of all flows coming to the *Detritus (FD/TST)*, lost through the *Respiration (R/TST)* and coming from the *Consumption (Q/TST)*. The *Ecotrophic Efficiency* is defined as the fraction of the production of group that is used in a system [Christensen et al., 2005]. The mean *Ecotrophic Efficiency (Mean<sub>TL2</sub>)* was thus computed as the average of the *Ecotrophic Efficiency* of all functional groups with a trophic level (TL) higher than 2.

**Path related indicators :** These indicators have been computed to analyse all direct and indirect pathways of the system. The *Average Path Length (APL)* is the average number of groups through which each inflow passes weighted by the size of the inflows [Kones et al., 2009]. *FCI* was proposed by Finn [1980] to quantify the cycling capacity of an ecosystem and is computed as the total throughflow that is recycled to the total system throughflow. The *Production to Biomass* ratio of the communities with  $TL > 2$  ( $P/B_{TL2}$ ), averaged at the network scale, informs about the kinetics of trophic flows [Gascuel et al., 2008]. The *Efficiency Cumulated Indicator (ECI)* was recently proposed by [Maureaud et al., 2017] to quantify the fraction of production passing from  $TL = 2.0$  to  $TL = 4.0$ . *ECI* is computed as the product of all partial *Production to Consumption ratio* within each trophic class of the entire foodweb.

**Structure-related indicators :** This category refers to the whole network interactions. The *Average Mutual Information (AMI)* comes from the communication theory and is used to measure the amount of constraint in the network organization [Ulanowicz, 2004]. ‘Constraint’ refers to the degree to which flow patterns in a system are well-organized (non-random). The stability of a network can be measured as the difference between the amount of its uncertainty (*Hc*, which can refer to any indirect flow pattern), and of its constraint (*AMI*) and is called

the *Conditional Uncertainty (DR)* [Latham II, 2006]. The *Realized Uncertainty (RU)* is the ratio of *AMI* to *Hc* and refers to the proportion of the total uncertainty [Latham II, 2006]. The *System Omnivory Index (SOI)* measures the degree of feeding on several trophic levels and reflects the complexity of a system linkage [Ulanowicz and Abarca-Arenas, 1997].

These indicators were computed on the basis of the *Kones et al.* [2009]'s Matlab function. They were calculated separately for the lagoon and the fore reef habitats by considering mobile species as common species in both habitat.

The state of indicators among the three periods were compared using permutational ANOVAs [Anderson, 2001]. Significant differences and confidence limits were further considered using the multiple comparison procedure of Tukey-Kramer method based on means comparisons [Tukey, 1949].

### c - Quantifying the recovery debt

The recovery debt, defined as the interim loss that accumulates during the recovery process was assessed, for each of our ecosystem indicators, at the whole ecosystem scale. Following *Moreno-Mateos et al.* [2017], we quantified the recovery debt as :

$$RD = X_r * T - AUC \quad (3.4)$$

with  $X_r$  the value of the variable before the disturbance (i.e. the reference value),  $T$  the recovery period (i.e. from 2010 to 2016) and AUC (the Area Under the Curve). AUC were assessed using an exponential approximation. If the value in 2010 exceeded the pre-disturbance value we proceeded to an inverse-transformation as proposed by *Moreno-Mateos et al.* [2017]. The recovery debt was then expressed as percentage :

$$RD_{\%} = 100 * \frac{RD}{X_r} \quad (3.5)$$

Table 3.2 – Ecosystem network indicators.

Indicator category	Indicator name	Code	Formula *	Unit	Definition
Flow related indicators	Flow to Detritus / Total System Throughput	FD/TST	$\frac{\sum_i Flow\ to\ detritus}{TST}$	%	Proportion of total trophic flows that flow into the detritus box.
	Respiration / Total System Throughput	R/TST	$\frac{\sum_i Respiration}{TST}$	%	Proportion of total trophic flows that is lost through dissipation.
	Consumption / Total System Throughput	Q/TST	$\frac{\sum_i T_j}{TST}$	%	Proportion of total trophic flows that is consumed.
Path related indicators	Mean ecotrophic efficiency of the communities with TL>2	meanEE <sub>TL2</sub>		%	Proportion of the production of communities with TL >2 that is utilized in the system.
	Average path Length	APL	$\frac{TST}{\sum_i Exports + \sum_i Respiration}$		Measures the average number of compartments through which each inflow passes, weighted by the sizes of the inflow.
	Finn's Cycling Index	FCI	$\frac{TST_c}{TST}$	%	Proportion of flow involved in microbial loops.
Structure related indicators	Production / Biomass of communities with TL>2	P/B <sub>TL2</sub>	$\frac{\sum_i Production_{TL>2}}{\sum_i Biomass_{TL>2}}$		System turnover rate of the communities with TL>2.
	Efficiency Cumulated Indicator	ECI	$\prod_{TL=2}^{TL=4} \left(\frac{P}{Q}\right)^{ATL}$	%	Proportion of production transferred from lower to higher trophic levels through consumption
	Average Mutual Information	AMI	$\sum_{i,j} \left(\frac{T_{ij}}{TST}\right) * \log\left(\frac{T_{ij} * TST}{T_i * T_j}\right)$	t/km <sup>2</sup> /year/bit	Measures the organization of the exchanges among components.
	Conditional Uncertainty	DR	$-\sum_{ij} \frac{T_{ij}}{TST} * \log\left(\frac{T_{ij}}{T_i * T_j}\right)$	t/km <sup>2</sup> /year/bit	Measures the residual (conditional) diversity and/or freedom. Commonly known as the conditional entropy in information theory
	Realized Uncertainty	RU	$\frac{AMI}{H_c}$	%	Measures the proportion of total uncertainty accounted by the network structure as measured by the AMI. Measures the degree of constraint across systems
	System Omnivory Index	SOI	$\frac{\sum_i OI_i * \log(Q_i)}{\sum_i \log(Q_i)}$		Measure the degree of feeding on several trophic levels

\*where :

T<sub>i</sub> is the sum of all material leaving the i<sup>th</sup> componentT<sub>j</sub> is the sum of all flows entering the j<sup>th</sup> componentTST is the Total System Throughput calculated as :  $TST = \sum_{ij} T_{ij}$ T<sub>ca</sub> the total system cycled throughflowOI<sub>i</sub> is the omnivory index of i<sup>th</sup> component calculated as :  $OI_i = \sum_j (TL_j - (TL_i - 1)) * DC_{ij}$ C is the Developpement Capacity of the system calculated as :  $C = \sum_{ij} T_{ij} \log\left(\frac{T_{ij}}{TST}\right) = A + O$ H is the system Entropy calculated as :  $H = -\sum_{ij} \frac{T_{ij}}{TST} * \log\left(\frac{T_{ij}}{TST}\right) = AMI + H_c$

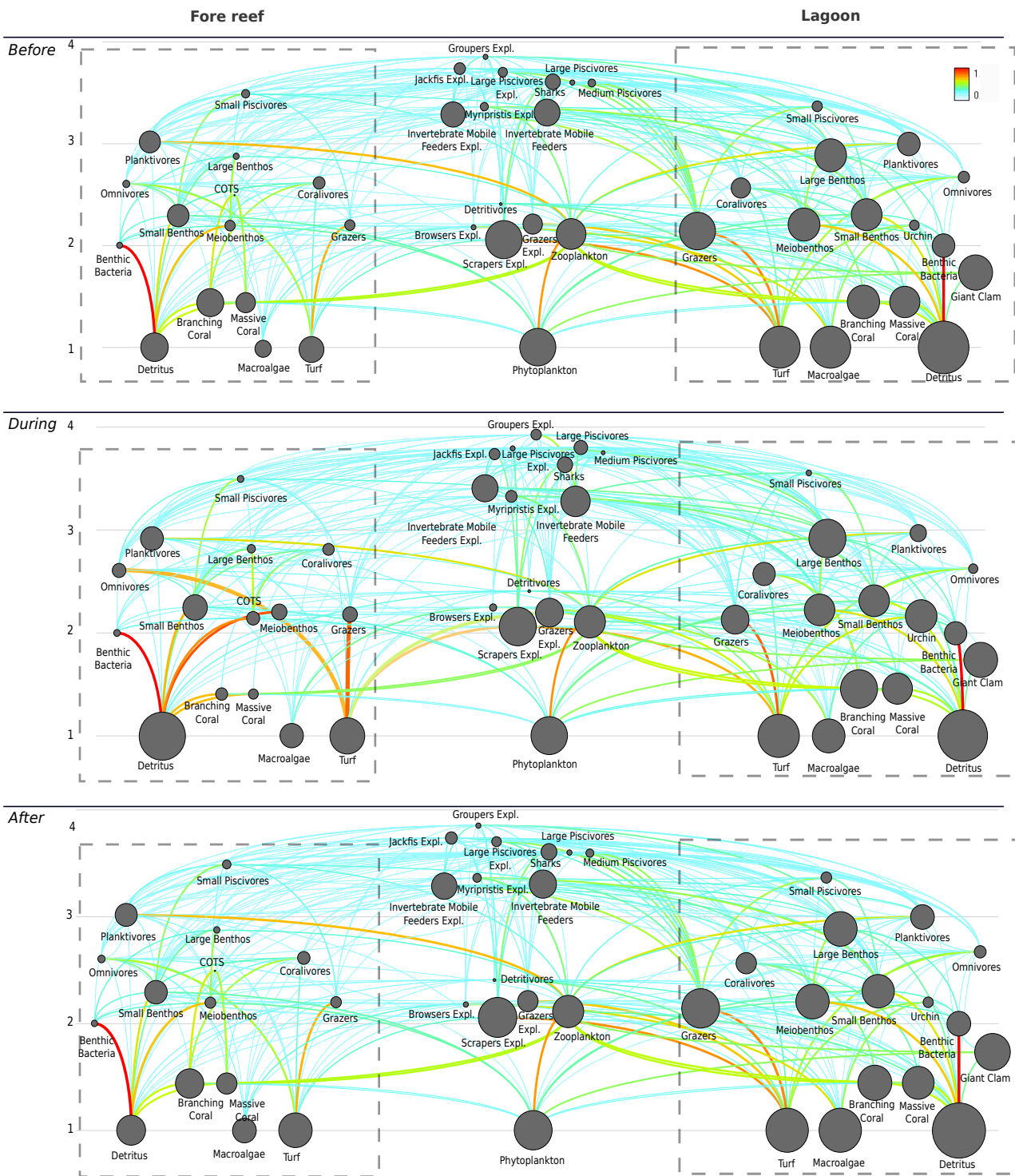


## 3.3 Results

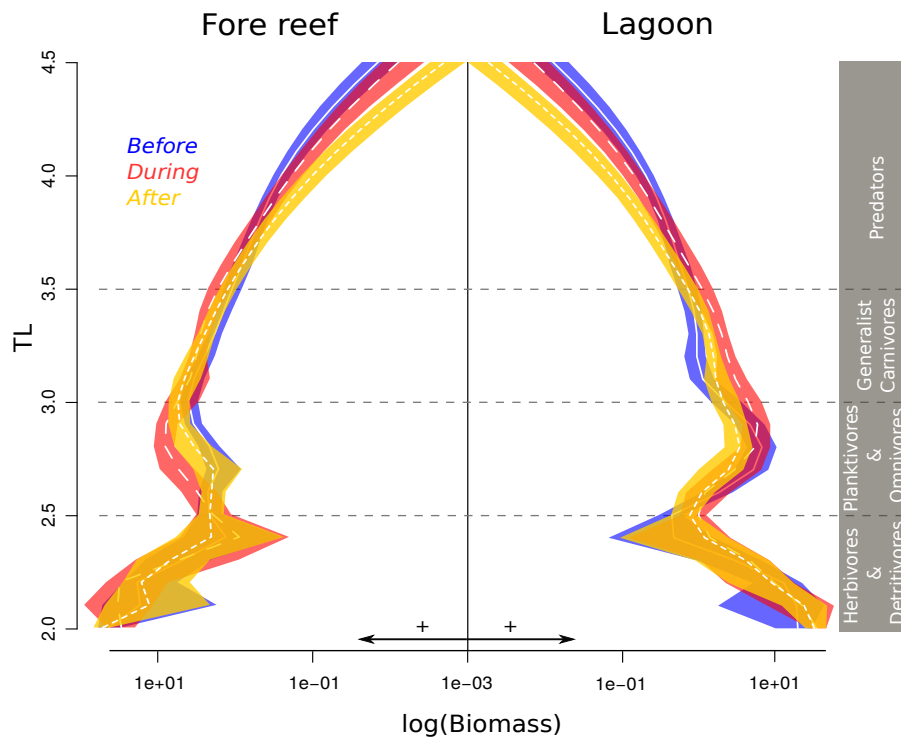
### 3.3.1 Overall changes in trophic structure and functioning

Flow diagrams generated by Ecopath for the lagoon and fore-reef sub-webs and their connection through pelagic pathways are indicated in Fig. 3.2. The highest degrees of connection come from the pools of detritus and turf which are the largest source of energy for the benthos and herbivorous fishes. Even if corals represent high biomass in the study area, they only marginally contribute to the transfer of energy in the foodweb as few connections stem from them. The benthic fauna biomass is substantially more represented in the lagoon than in the fore reef. The highest trophic levels are represented by mobile predators (such as Groupers, Jackfish, Large piscivores and Sharks) with trophic values up to 4. Changes between models representing different time periods are mainly observed in the fore reef, with a biomass decrease of coral communities and an increase of detritus and algae during the disturbance, resulting in a significantly higher bottom activity.

Biomass is unequally distributed across trophic levels (Fig. 3.3). Herbivore and detritivore species ( $2 < TLs < 2.5$ ) always hold the largest biomasses in the fore reef and lagoon, while high trophic level communities ( $TLs > 3.5$ ) are less represented. In both habitats the biomass of predators decreases during the disturbance period. In contrast intermediate trophic levels seems to benefit from the disturbance, with increasing biomass. Nevertheless, this increase does not affect the same trophic levels in the two habitat sub-webs. In the fore reef it is significant between trophic levels 2.5 and 3.0 (mainly omnivores), while in the lagoon the increase during disturbance affects trophic levels ranging from 3.0 to 3.5 (mainly generalist carnivores). After the disturbance the biomass of intermediate TLs seems to have recovered in the fore reef, while biomass of trophic levels between 2.5 and 3 continues to decrease in the lagoon. In both habitats the decrease in biomass is also observed for predators ( $TLs > 3.5$ ).



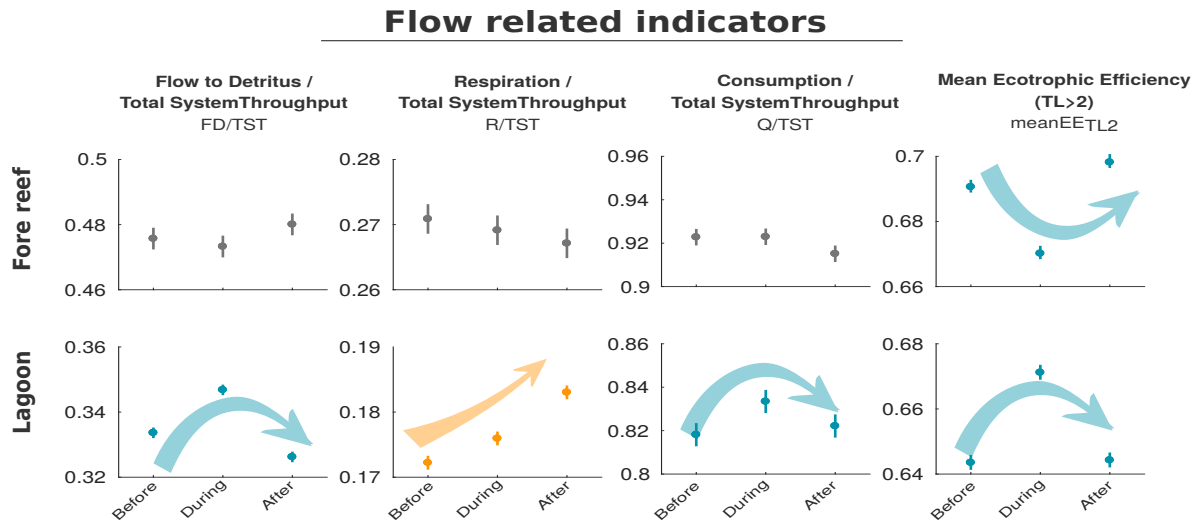
**Figure 3.2** – Flow diagram of the three Ecopath models (i.e. *before*, *during* and *after* the disturbance). Each node represent functional groups within the system and its size is logarithmically proportional to its biomass. Each line represents the trophic interaction among two given groups; the width of the line is scaled to flow proportion and colours are proportional to the magnitude of the flux. The light grey horizontal lines indicate trophic levels of the groups.



**Figure 3.3** – Trophic spectra of biomass (in  $g/m^2$ ) for the fore reef and lagoon subsystems *before*, *during* and *after* disturbance.

### 3.3.2 Changes in network flows

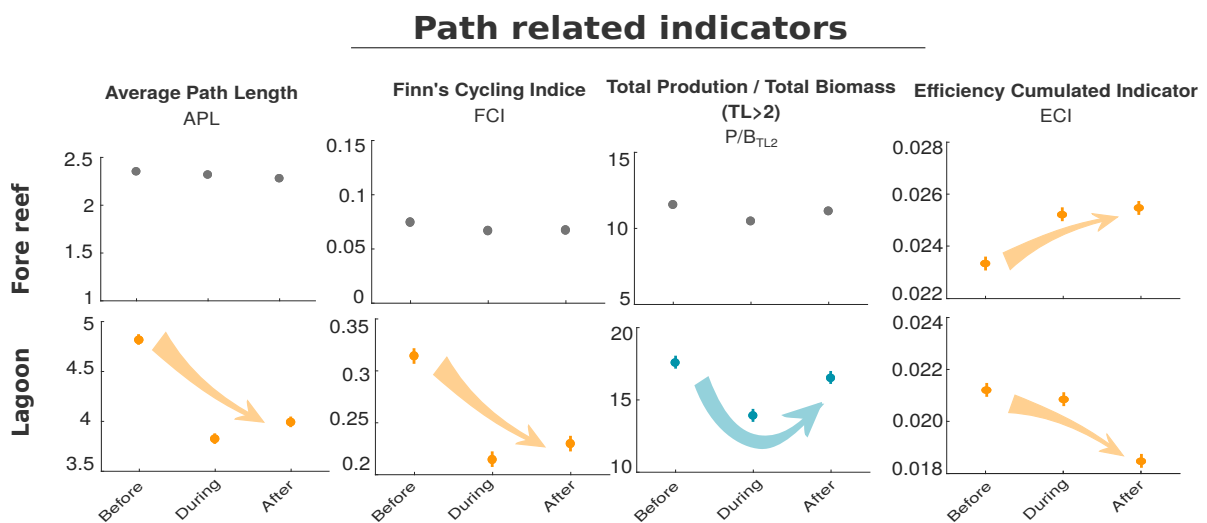
The disturbance of the coral reef ecosystem also affected the ecosystem flows differently in the fore reef and lagoon habitats (Fig. 3.4). In the lagoon the Flow to Detritus ( $FD/TST$ ), total Dissipation ( $R/TST$ ) and Consumption ( $Q/TST$ ) were larger (+6%, +3% and +2.5% respectively) during the disturbance period compared to before and after the disturbance. Such changes were not observed in the fore reef, with a constant low flow to detritus and constant high rate for dissipation and consumption. The Mean Ecotrophic Efficiency ( $meanEE_{TL>2}$ ) was oppositely affected in the lagoon (5.4% increasing) and the fore reef (2.9% decreasing) during the disturbance, with a return to its initial value in both systems.



**Figure 3.4** – Flow related indicators trajectories along the disturbance. Coloured indicators show significant variations ( $p$ value $<0.05$ ) among the 3 periods. Blue arrows indicate indicators showing signs of recovery.

### 3.3.3 Changes in network path

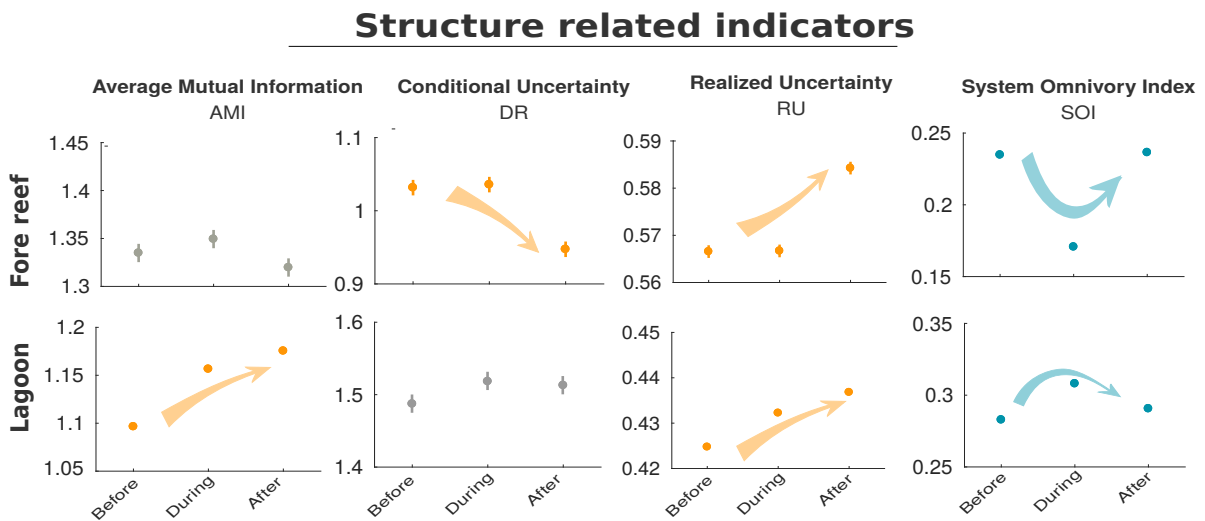
In the lagoon, the Average Path Length ( $APL$ ) and the recycling capacity of the system (Finn's Cycling Indice,  $FCI$ ) decreased by 21% and 36%, respectively, during the disturbance, with no (or slight) return to previous values after the disturbance (Fig. 3.5). The total Production over Biomass ( $P/B_{TL>2}$ ), remained unchanged in the fore reef but decreased by 20% in the lagoon during the disturbance before returning to its initial value after. The Efficiency Cumulating indice ( $ECI$ ), increased by 10.8% in the fore reef while it decreased inside the lagoon along the disturbance pathway.



**Figure 3.5** – Path related indicators trajectories along the disturbance. Coloured indicators show significant variations ( $p$ value $<0.05$ ) among the 3 periods. Blue arrows indicate indicators showing signs of recovery.

### 3.3.4 Changes in network structure

In the lagoon, the Average Mutual Information ( $AMI$ ), measuring the degree of a system organization, increased by 6.5% during and after the disturbance (Fig. 3.6) while no changes were observed in the fore reef. The pattern was opposite for the Conditional Uncertainty ( $H_c$ ), measuring the diversity of the system, with a decrease in the fore reef (-9.7 %) and no change in the lagoon. The Realized Uncertainty ( $RU$ ), that is the ratio of AMI over H, increased (+4.7%) in the lagoon during and after the disturbance while it increased (+4.4%) only after the disturbance in the fore reef. The System Omnivory Index ( $SOI$ ) responded in opposite ways in the fore reef and in the lagoon with a decrease (-26%) and an increase (+10.7%), respectively, during the disturbance.



**Figure 3.6** – Structure related indicators trajectories along the disturbance. Coloured indicators show significant variations ( $p$ -value < 0.05) among the 3 periods. Blue arrows indicate indicators showing signs of recovery

### 3.3.5 Recovery debt

After 6 years of recovery, highest debt is found in the cycling processes (28.85% FCI). The Average Path Length (APL) is 17.43% shorter compared to the pre-disturbance value and the turnover ( $P/B_{TL>2}$ ) is 10% slower. The whole ecosystem shows high transfer efficiency debt (9.17%) as well as constraint structure debt (8.61%  $AMI$ , 5.58%  $SOI$  and 5.54%  $RU$ ).

Table 3.3 – Recovery debt per annum estimated at the whole ecosystem scale.

<b>Indicator</b>	<b>Recovery debt (%)</b>	<b>Standard error</b>
FCI	28.85	0.07
APL	17.43	0.05
$P/B_{TL2}$	10.29	0.05
ECI	9.17	0.03
AMI	8.61	0.04
SOI	5.58	0.01
RU	5.54	0.01
R/TST	2.83	0.04
DR	2.24	0.03
FD/TST	1.47	0.04
Q/TST	0.58	0.04
meanEE <sub>TL2</sub>	0.46	0.01

### 3.4 Discussion

Fish biomass and coral cover indicators, as used in previous ecosystem assessment [e.g *Adam et al.*, 2011, 2014; *Lamy et al.*, 2015] suggest that the ecosystem has fully recovered from the last disturbances. However, using an ecosystem network approach, we show for the first time, that the studied ecosystem highlights an important recovery debt as evidenced by its changes in ecosystem structural and functional properties.

#### 3.4.1 Combined top-down and bottom-up controls buffer the disturbance in the fore reef functioning

In many ecosystems, stress is expected to alter energy fluxes in food webs [*Gascuel et al.*, 2008; *Coll et al.*, 2009; *Trebilco et al.*, 2013; *Maureaud et al.*, 2017]. In coral reefs, this has been evidenced for instance through a shift from long-lived species to high turnover species during a coral-algae transition state [*Ainsworth et al.*, 2015]. Here we show that, even if biomass and flow changed during the depletion of coral cover, relative flows ( $FD/TST$ ,  $R/TST$  and  $Q/TST$ ) and cycling indicators ( $APL$ ,  $FCI$  and  $P/B_{TL2}$ ) in the fore reef were not significantly changed over time suggesting that its functioning remained almost unaffected by the disturbance. Indeed, following the pulse natural disturbance, Moorea’s fore reef experienced trophic cascading effects due to combined effects of top-down and bottom-up controls that buffered the effect of the

disturbance on the fore reef general functioning. *Hempson et al.* [2017] recently highlighted that during an algae transition-state reefs displayed a concave trophic structure characterized by a decline in mid trophic levels (from 2.5 to 3), due to the loss of coral habitat making these mid trophic level organisms more vulnerable to the predation by upper trophic levels. Our trophic pyramid (Fig. 3.3) shows contrasting results. The decline in coral-dependent fishes were compensated at the same time by an increase in other small territorial fishes (such as planktivorous damselfishes and omnivores fishes) that probably benefited from the release of predation from the mobile predators and consequently buffer the effect of the habitat loss on that trophic class. As a consequence of this biomass re-organization, fore reef turn over rate remains almost constant. The increase of mobile herbivores with high turn over was compensated at the same time by an increase in planktivores reef fishes with low turn over, and the cycling capacity was also unaffected since detritivorous species (such as macrobenthos and omnivorous fishes) were not reduced.

Trophic cascades following the declines of predators have been observed in many marine environments [*Estes et al.*, 1998; *Dulvy et al.*, 2004; *Baum and Worm*, 2009] but a debate exists on the top-down control in coral reefs [*Ruppert et al.*, 2013], that can be explained by the high diversity of trophic interactions in these systems [*Thompson et al.*, 2007] weakening possible cascade effects [*Casey et al.*, 2016]. Here we add evidence that the removal of predators can lead to an increase in planktivorous damselfishes, but we also evidence that this top-down effect can also counteract the bottom-up control due to coral decline.

### 3.4.2 The off-stage impacts on the lagoon functioning

While the lagoon was not directly impacted by the studied environmental disturbances, our network analysis reveals deep indirect changes in its functioning through time. During the disturbance, biomass of mobile species such as herbivores and invertebrate mobile feeders was considerably increased, disrupting its functioning. Contrary to the fore reef where there were changes in bottom composition, the lagoon sub-web did not experience a bottom up re-organization that likely buffered the increase of flows entering the system. Following the disturbances, the cycling and transfer of biomass in the lagoon were strongly affected. The loss of biomass of omnivores species (mainly macrobenthos) decreased the recycling processes and the food web chain was shortened compared to the before period (as indicated by the *Average Path Length*). This decrease is likely the result of the increase of the generalist carnivores that feed on both in-

vertebrates and fishes. This generates a stress in the lagoon sub-system that is highly dependent on matter recycling for its overall functioning.

### 3.4.3 The overlooked impact on the entire ecosystem structure

Although "channelling" networks are increasingly observed in ecosystems enduring anthropogenic stressors [Tomczak *et al.*, 2013; Ainsworth *et al.*, 2015], we show that environmental disturbances can also lead to a simplification of food webs. Following the disturbance, mobile herbivorous species substantially increased in response to the food availability in the fore reef. As most energy is concentrated at low trophic levels, this high biomass production resulted in more organized flow pathways in the fore reef (as indicated by the decrease of *Conditional Uncertainty* and the increase of *Realized Uncertainty*) and less diversified (as indicated by the *System Omnivory Index*). The decrease in flow diversity is also likely the result of the loss of habitat structural complexity, with associated loss of coral-dependent species.

Beyond the structural change of the fore reef network, we show that the flows into the lagoon displayed a more constrained organisation during the disturbance (as indicated by *Average Mutual Information*). In contrast to the fore reef, this degree of organisation was not related to a decreased diversity of flows, since the *System Omnivory Index* tended to increase during the disturbance (and was reduced in the fore reef). This constrained organisation of flows in the lagoon reefs was likely the result of an increase in mobile fish biomass entering into the system that created new possible pathways especially through the increase of more generalist carnivores that take advantage during the fore reef disturbance.

While previous studies always showed a decrease of ecosystem diversity in regime shifted reefs [Ainsworth *et al.*, 2015; Hempson *et al.*, 2017], our structure-related indicators strongly suggest that even in case of recovered reefs, diversity of flows can be altered, leading to a more food chain-like system with evident changes at the structural and functioning levels.

### 3.4.4 The ecosystem recovery debt

We show that the system exhibits a recovery debt. The structural and functional traits of the lagoon and fore reef sub-webs did not fully recover, despite full recovery of pre-disturbance abundances of corals and fishes [Adam *et al.*, 2011, 2014; Lamy *et al.*, 2015].

We provide evidence here that disturbance of Moorea fore reef was propagated into the lagoon functioning, with overall recycling capacity reduced about 29% compared to levels prior

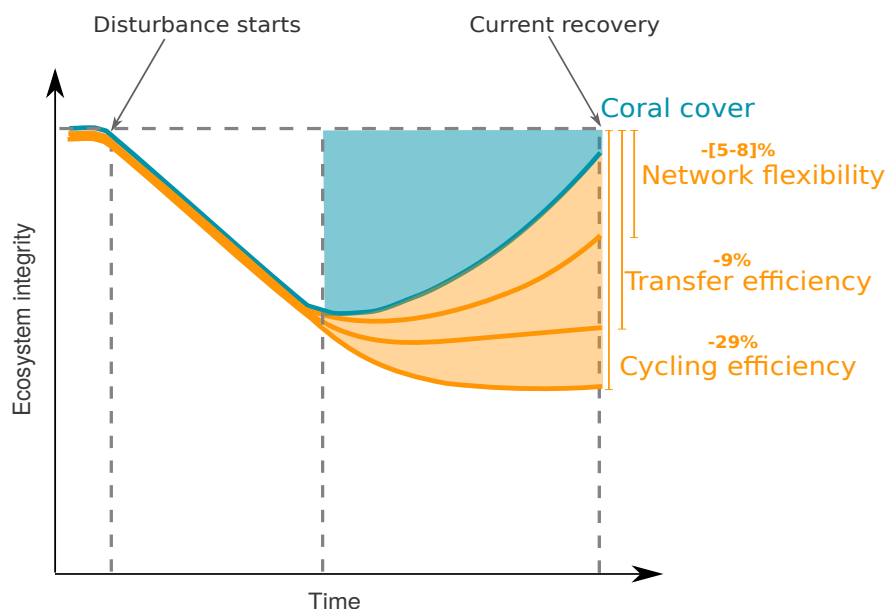


the disturbance, after 6 years of recovery (Fig. 3.5 and 3.7). With a reduction in detritivorous species (like most of the benthos), the ecosystem is therefore switching from a productive state, mainly based on detrital pathways to a less productive state with slower nutrient cycling. Detrital pathways are an important source of organic matter entering the coral reef food web that greatly contribute to the transfer efficiency of primary production across the food web [Cebrian, 1999, 2002]. As cycling capacity is still low, transfer efficiency was also reduced and remained 9% less efficient in the whole system than before disturbance (Fig. 3.5). As *Efficiency Cumulating Index* only focus on transfers coming from growth and reproductive processes, our results suggest that communities still suffer higher metabolic losses than before the disturbance. Following the disturbance, higher predation mortality was exercised on communities (especially inside the lagoon), which were stressed and responded with higher respiration. As a result of this predation, small-bodied fishes were replaced during the disturbance by slow growing larger species (like generalist carnivores), resulting in a high debt in ecosystem turnover (about 10% slower).

Structure-related indicators revealed that both sub-webs changed from a web-like structure to a more chain-like system, with no apparent recovery. Eleven years after the disturbance, the whole ecosystem has lost [5-8]% of its internal structure flexibility, exhibiting more constrained flows than pre-disturbance state. These losses of ecosystem structural and functional traits may jeopardize future capacity of the system to recover from future natural or anthropogenic disturbance. The disturbance therefore created a disequilibrium between the organized and non-organized part of the system (appraised by the *Average Mutual Information* and the *Conditional Uncertainty* respectively), which can alter its capacity to outlast future disturbances [Saint-Béat *et al.*, 2015].

### 3.5 Conclusion

Here we show that even when ecosystems appear resilient an ecosystem network approach can reveal a recovery debt. As such a debt can pertain to the intrinsic functioning of the ecosystem this can have serious implications for ecosystem services delivery. Those implications can be even stronger in coral reefs where societies highly depend on ecosystem services for their livelihoods. Monitoring programs, impact assessments and resilience based management should not only account for species-based indicators but also track ecosystem network indicators that better reveal the functioning of ecosystems.



**Figure 3.7** – Schematic representation of the resulting losses of whole ecosystem structure and functioning of Moorea's coral reef after disturbance.

### 3.6 Acknowledgements

Service d'Observation CORAIL from CRILOBE kindly provided the ecological monitoring data. This work was made possible through financial support from ANR (ANR-14-CE03-0001-01) and Fondation de France (INTHENSE). MC was partially funded by the European Union's Horizon research program grant agreement No 689518 for the MERCES project.



Le chapitre précédent nous a permis de mettre en avant que les écosystèmes même résilients pouvaient présenter des trajectoires de récupération incomplètes. Nous avons pu souligner que, dans le cas de Moorea, la perturbation naturelle avait également eu des répercussions indirectes sur les communautés inféodées au lagon par le biais des interactions trophiques complexes de l'écosystème. Sachant que la pêche interfère avec ces interactions trophiques, notre questionnement s'est ensuite porté sur l'effet de la pêche sur les trajectoires de récupération.

Dans le chapitre suivant nous testerons donc différents scénarios de pêche et explorerons quelles auraient pu être les dynamiques de l'écosystème de Moorea au cours de la perturbation naturelle si la pêche avait été absente.



**Indirect effect of coral reef fisheries  
can maintain intermediate trophic  
level populations in natural  
disturbance regime.**

*Mélodie Dubois, Didier Gascuel, Marta Coll, Joachim Claudet*

### Abstract

Ecosystem functioning and dynamics, and ultimately resilience, can be altered by environmental disturbance and human-induced multiple stressors. Managing for sustainability requires understanding all direct and indirect ecological effects of human uses on natural resources.

Here, we use the coral reef fishery of Moorea, French Polynesia, as a case study, where local communities strongly depend on fishing as a source of food, income and identity. The ecosystem underwent several strong disturbances along the last 40 years. However, it always recovered and fishing activities appeared not altered. We question here whether fisheries were only benefiting of the natural system intrinsic resilience or whether fishermen were actors of the fish recovery. We developed a dynamic trophic model that explores different fishing scenarios to investigate how fisheries dynamics shape the ecosystem dynamics, while subjected to a natural disturbance. We show that the current fisheries distribution and level of exploitation in Moorea can mediate the natural mortality through predator-prey interactions, thus maintaining biomass in intermediate trophic levels during a disturbance-driven coral mortality. Through trophic cascade, a controlled fishing pressure were able to minimize the effects of coral degradation on these small reef-dependent fishes. Not releasing the fishing pressure on under-exploited coral reef ecosystems undergoing a natural disturbance can help the exploited system recover faster.

## 4.1 Introduction

Understanding how humans interact and shape ecosystems is a critical challenge for managing natural resources. Trophic and non-trophic relationships make ecosystems highly complex and dynamic, creating potential indirect effects of human [Dill *et al.*, 2003; Holt and Huxel, 2007]. For instance, human activity can help endangered species by influencing distribution of their predators, thus creating spatial refuge from predation [Muhly *et al.*, 2011; Leighton *et al.*, 2010]. Understanding and managing tradeoffs between positive and negative effects of human is crucial when assessing sustainable human uses [Kareiva *et al.*, 2007]. Yet, few attempts have been done to manage human activity taking into account these indirect effects.

Insights about human effects can be gained about human effects by studying systems where interactions between human and nature are tight, such as in coral reef resource system. Coral reef fisheries are highly complex systems where people rely on fishes for food, for subsistence economy and for population's identity [Hicks and Cinner, 2014]. In most of reef societies, fishing is part of social norms and lifestyle creating places with strong attachment to fishing [Cinner, 2014]. Due to their simple technologies and limited economic extent, reef fisheries are often considered as small-scale fisheries, supplying only local coastal populations [Leenhardt *et al.*, 2016].

Despite their importance, the sustainability of coral reef fisheries have been largely questioned [Labrosse *et al.*, 2006; Mumby, 2006; McClanahan *et al.*, 2008; Johnson, 2010; McClanahan, 2018]. Coral reefs are dynamic ecosystems subject to recurrent disturbance-driven coral mortality (e.g. cyclones, coral bleaching, crown of thorns seastar outbreaks (COTS)) [Shulman and Robertson, 1996; Gardner *et al.*, 2003; Bruno and Selig, 2007; Adjeroud *et al.*, 2009; Hughes *et al.*, 2017b]. Periodic shifts in benthic communities structure cause important changes on abundances and diversity of reef-dependent fishes [Gratwicke and Speight, 2005a; Pratchett *et al.*, 2011], which further strongly affect reef production [Hatcher, 1997] with contrasting consequences on associated fisheries [Rogers *et al.*, 2014; Ainsworth *et al.*, 2015; Rogers *et al.*, 2018a; Robinson *et al.*, 2018]. Evidences of persistent macroalgal regime shifts in often over-exploited coral reefs, has come to the conclusion that reef fisheries may slowdown recovery processes and disrupt the natural resilience of these ecosystems. However, little consi-



deration has been provided on how fisheries may interact in resilient and less exploited coral reefs.

Here we explore the likely implication of small-scale fisheries on the recovery of reef fish biomass. We are interested in understanding whether fisheries, in recovering reef, only benefit from the natural system intrinsic resilience or whether fishermen might have indirect effect on the fish recovery. To do so, we developed a tropho-dynamic ecosystem model that we used to explore different fishing scenarios to investigate how fisheries dynamics shape the ecosystem dynamics, while interacting with a natural disturbance. Those interactions were explored using small-scale coral reef fishery on Moorea, French Polynesia. Like most of coral reefs, Moorea has been periodically exposed to natural disturbance events over which coral cover declines. In each case, the reef returned to a coral dominance within about a decade, suggesting that its reefs were resilient to disturbance regimes. While aware of the disturbances, local communities did not perceive changes in their catches and fish consumption [Rassweiler *et al.*, 2019].

## 4.2 Methods

### 4.2.1 Food web modelling

**Study area and baseline model :** The present dynamic simulation model was based on a previously published Ecopath model [Christensen and Walters, 2004] representing a pre-disturbance steady-state of a coral reef ecosystem of Moorea, French Polynesia [Dubois *et al.*, 2018]. Moorea coral reef is composed by an offshore barrier reef, the fore reef, and shallow lagoon. In 2007 and 2010 respectively, the offshore barrier reef, was subjected to a crown-of-thorns sea stars (COTS) outbreaks and a cyclone. Both disturbances resulted in a strong decline in living coral cover offshore, which also impacted the whole ecosystem [Lamy *et al.*, 2015]. Within a decade, coral communities were able to return to levels similar to those before disturbances, but the ecosystem still suffers from a recovery debt [Dubois *et al.*, 2018].

The pre-disturbance model was based on forty-five functional groups including basal material (primary producers and detritus), zooplankton, invertebrates, reef fishes and sharks. Spatial structure in the ecosystem was integrated by assigning functional groups either to the fore reef or to the lagoon and mobile species able to interact between the two habitats. Model parametrization included data coming from diving survey, household interviews and literature

reviews. A detailed technical description of the Ecopath model is available in Chapter 2 Section 2.2.

**Temporal dynamic model :** We used the temporal dynamic model Ecosim [*Walters et al., 1997; Christensen and Walters, 2004*] to simulate changes in Moorea starting from the Ecopath baseline. Based on the initial parametrization, the predator-prey interactions are modelled by the two basic equations :

$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \sum_J Q_{ji} - \sum_J Q_{ij} + I - (M_i + F_i + e_i)B_i \quad (4.1)$$

and

$$Q_{ij} = \frac{v_{ij} \cdot a_{ij} \cdot B_i \cdot B_j}{v_{ij} + v'_{ij} + a_{ij} + B_j} \quad (4.2)$$

where  $dB_i/dt$  is the net production of the functional group  $i$  during the interval  $dt$ ,  $g$  is the growth efficiency (production/consumption ratio),  $M$  and  $F$  are natural and fishing mortalities respectively and  $I$  and  $e$  are the immigration and exportation of biomass.  $Q_{ij}$  is the consumption rate of  $i$  by  $j$ .  $a_{ij}$  represents the effective research rate by predator  $j$  for prey  $i$  and  $v$  and  $v'$  are the vulnerability parameter. The vulnerability is an important parameter, estimated by fitting the model to time series of observations (see below), and that controls the foraging behaviour of the functional groups [*Ahrens et al., 2012*]. The higher the vulnerability, the stronger the predator-prey relationship and the faster the prey will respond to a change in predator abundance and predation mortality.

Change in  $Q_{ij}$  can also reflect the mediation of non-trophic behaviours and be represented through use of EwE's mediation functions [*Christensen et al., 2005; Harvey, 2014*]. Here we developed a mediation function to integrate the level of specie's dependency on coral, where the vulnerability of small reef-associated species to predators changes according to a mediating group, the coral (Chapter 2 Section 2.7). We assumed that the protection provided by corals affect in inverse linear proportion the vulnerability of small bodied fishes and invertebrates (thus more coral implies lower vulnerability of smaller organisms to predators), which is in line with observed historical patterns (Figure 4.1). Two other mediation functions were also developed to represent the change of benthic algae productivity following the coral decline

in the fore reef. These were modelled so that the productivity of 1) the turf algae decreased linearly according to the coral biomass and 2) the macroalgae increased linearly according to the turf biomass (Chapter 2 Section 2.7).

Contrary to the fore reef where the dynamic of benthic communities can be well explained by the disturbance, modelling benthic communities inside the lagoon was more challenging. The model therefore included forcing functions to directly drive these communities (i.e. *Corals*, *Algae* and *Small and Meio-Benthos*) to fit it to observations available from time series (Figure 4.1).

The model was calibrated by fitting biomass to the empirical time series from CRIOBE surveys, representing the period 2006-2016, minimizing the sum of square error, following best practices and established methods [Heymans *et al.*, 2016; Scott *et al.*, 2016].

#### 4.2.2 Fishing scenarios simulations and analysis of the results

The Ecosim model fitted to data was then run from 2006 to 2016 under different fishing scenarios to study what would have been the effects of higher or lower fishing effort in the fish biomass recovery. The simulations were performed under : 1) a change in overall fishing effort, without any selective behaviour ; 2) a change in fishing effort only on target herbivores species and 3) only on target piscivores species. In each scenario we applied a multiplier of fishing effort ranging from 0 to 3 with intervals of 0.1.

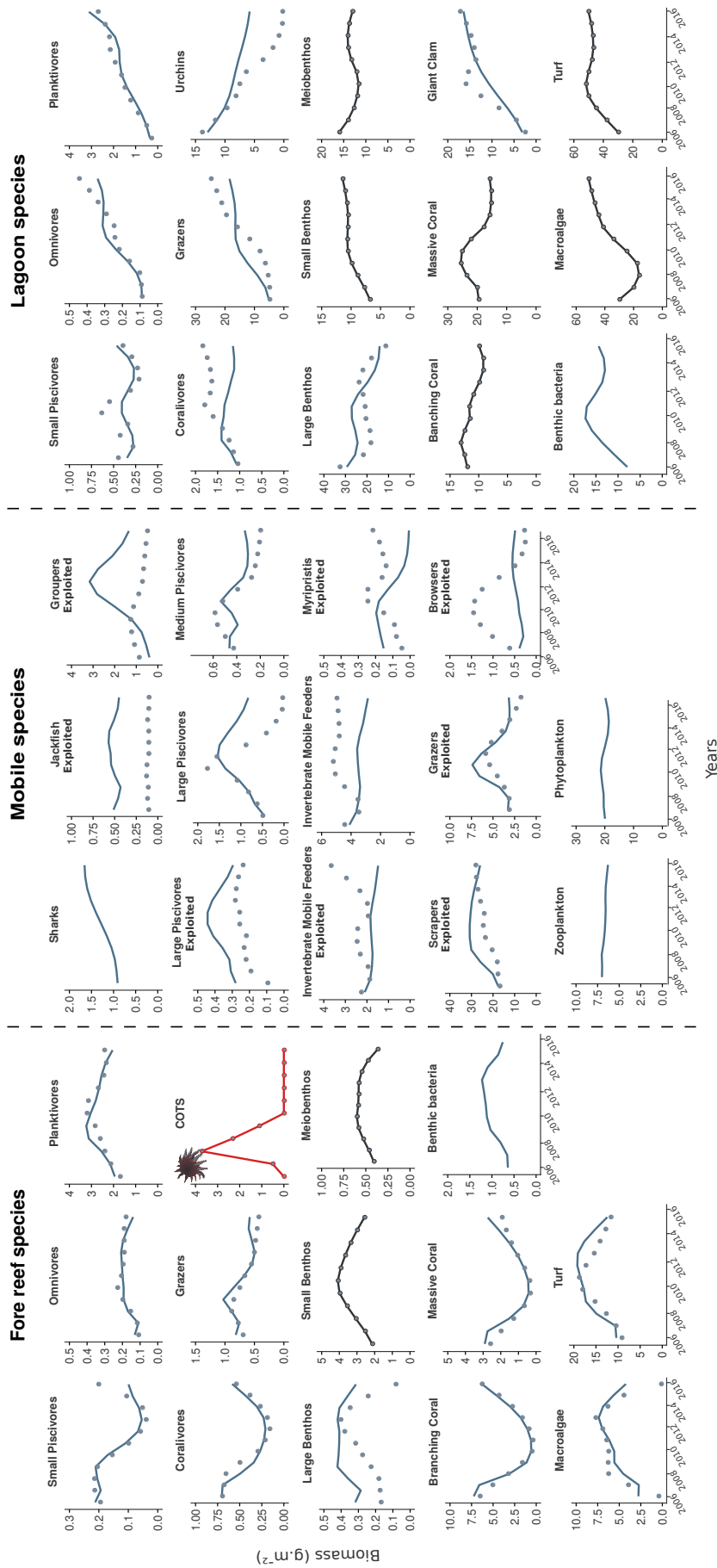
To determine the effects of fishing in fish recovery, different outputs were analysed for each scenario. The first was the temporal dynamic of fish biomass and catches (in  $g.m^{-2}$ ) according to the multiplier of fishing effort. We also analysed the changes in trophic structure shape of the fish community by computing the relative biomass of each trophic guild  $i$  (from TL=2 to 4 with a bin of 0.5) by dividing the absolute biomass of the trophic guild  $i$  by the total biomass [Graham *et al.*, 2017]. Changes in ecosystem functioning were addressed using two ecosystem network indicators that reflect two important basic functioning traits of the coral reef : the *Realized Uncertainty*, ( $RU$ ) and the *Finn's cycling Index*, ( $FCI$ ). The *Realize Uncertainty* measures the fraction of the total uncertainty accounted by the network structure and is useful to compare the degree of ecosystem constrain [Latham and Scully, 2002]. The *Finn's cycling Index* quantifies the cycling capacity of the ecosystem and is the fraction of the total system throughflow that

is recycled to total system throughflow [Finn, 1980]. These two indicators were computed using the capabilities of *Kones et al.* [2009]'s MATLAB function.

### 4.3 Results

#### 4.3.1 Temporal dynamics

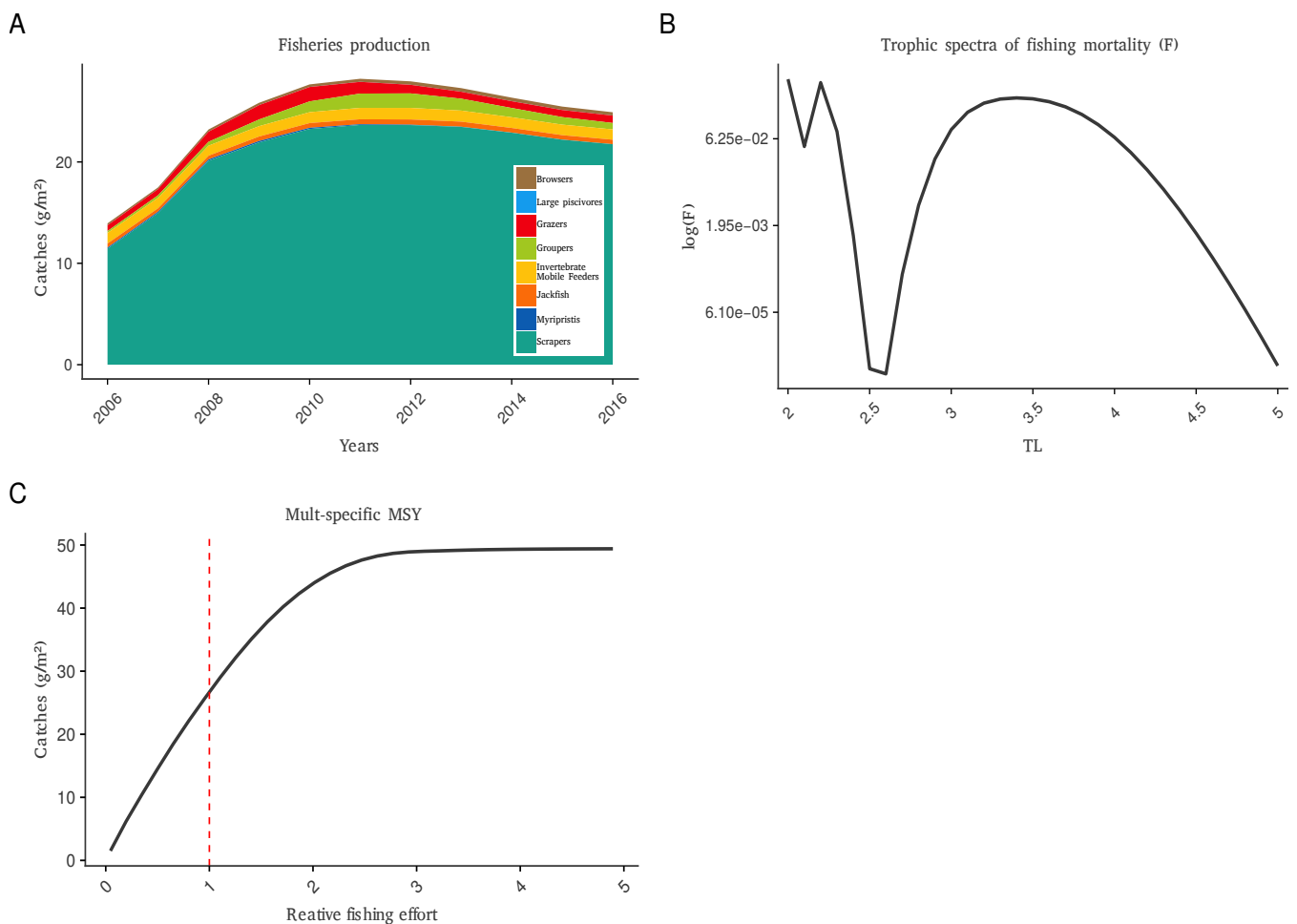
The food web temporal model was able to explain 59% of the variance of the data (Figure 4.1). Biomass trends were well reproduced by the model : In the fore reef, when coral declined, turf and macroalgae increased by 100% and 200% respectively. Some fishes with specific diet showed severe depletions (corallivores -66%, small piscivores -80%, grazers -44%). Mobile herbivorous fishes (scrapers exploited and grazers exploited) responded positively to coral decline with an average of 70% of increase.



**Figure 4.1** – Temporal dynamic Ecosim model fitting results. Blue lines are biomass predicted by the model and dots are time series of observations used to calibrate the model. Grey dots are time series used as forcing functions. Red line represents the dynamic of Crown of Thorn Starfish.

### 4.3.2 Fisheries dynamics

Fisheries production increased during the disturbance period (Figure 4.2.A). For the current fishing effort, herbivore catches increased by 75% between 2006 and 2010, generalist carnivores increased by 10% and piscivores catches increased by 150% (Appendix B.4). Catches were also unequally distributed along Trophic Levels (TL) with very low exploitation levels for the TL around 2.5 (Figure 4.2.B). The surplus production curve, representing the total catches according to relative fishing effort, shows that the current fishing effort level ( $f=1$ ) did not reach the Multispecies Maximum Sustainable Yield (MMSY) (Figure 4.2.B).



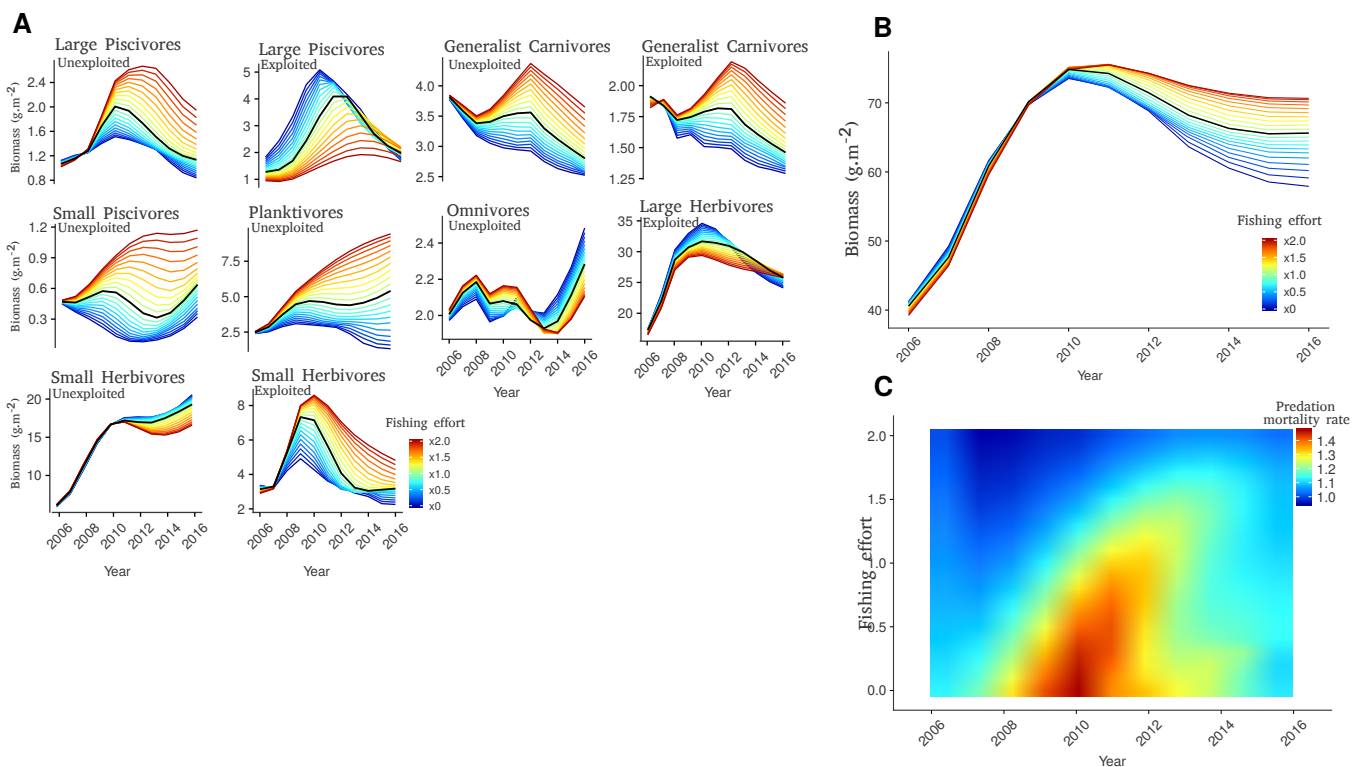
**Figure 4.2** – Fisheries dynamics. A) Temporal dynamic of the catches for all exploited groups. B) Trophic spectra of the catches for the year 2006. C) Total catches according to relative fishing effort for the year 2006.

### 4.3.3 Fishing effort simulations

Among the unexploited species, biomass of *Small Piscivores*, *Generalist Carnivores* and *Planktivores* were considerably favoured by an overall increase in fishing effort (Figure 4.3.A, top panels). Biomass of exploited *Large Piscivores* declined with fishing effort by an average of 23% from current fishing effort (black line) over the whole time period, while biomass of exploited *Generalist Carnivores* and exploited *Small Herbivores* were enhanced (Figure 4.3.A, bottom panels). Herbivore biomass was slightly affected by fishing effort with a decline of only 12% over the whole time period compared to current fishing effort.

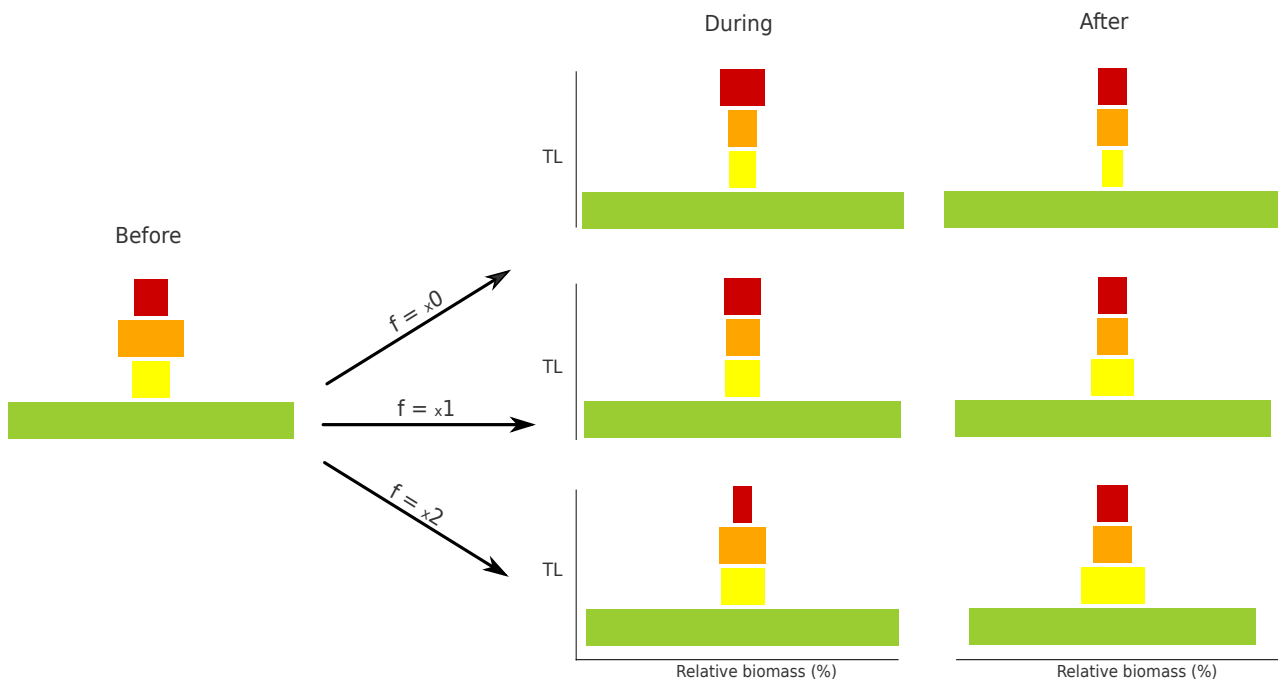
Total fish biomass was favoured by an increase in overall fishing effort (Figure 4.3.B)

Predation mortality rate average on all fishes increased during the coral decline phase, but increasing overall fishing effort attenuated this predation mortality (Figure 4.3.C).



**Figure 4.3** – A) Biomass temporal dynamics of *Large* and *Small Piscivores*, *Generalist Carnivores*, *Planktivores*, *Omnivores* and *Large* and *Small Herbivores* for each fishing scenario. Top panels indicate biomass dynamic unharvested species and bottom panels for harvested species. Colorbar indicates the multiplier of fishing effort used in each scenario and the black line indicates the scenario with current fishing effort. B) Biomass temporal dynamic of the totale fish biomass for each fishing scenario. Colorbar indicates the multiplier of fishing effort and the black line indicates the scenario with current fishing effort. C) Predation mortality average at the ecosystem scale for each fishing scenario.

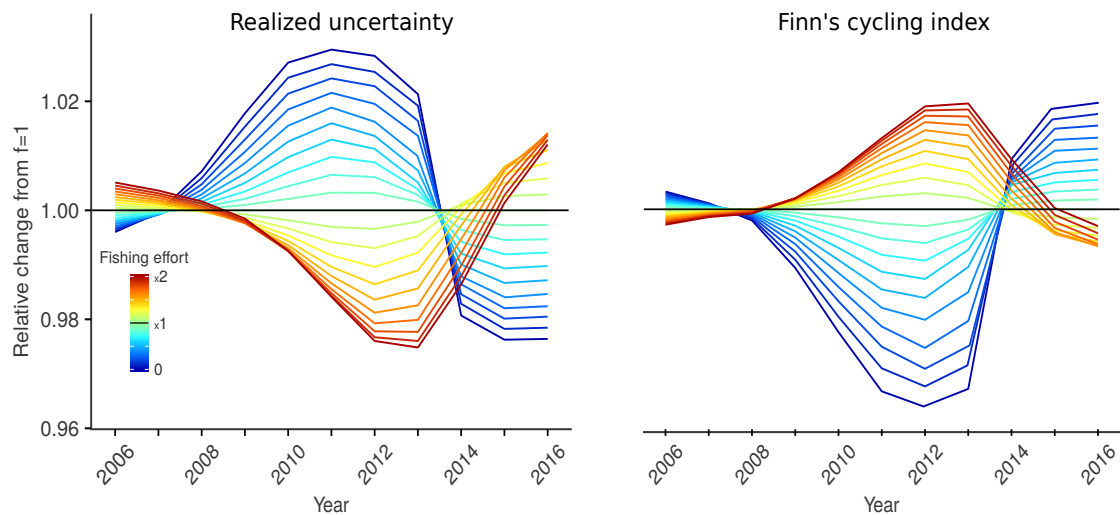
The distribution of relative biomass among trophic levels reflect different shapes according to the fishing pressure used in the simulations (Figure 4.4). The scenario with no fishing effort showed a decrease in intermediate trophic levels (from 2.5 to 3.5) and an increase in higher trophic levels during the ecological disturbance, creating a more concave shape. When applying fishing effort, this concave distribution appeared less apparent and even reversed when doubling fishing effort from actual level. Ten years after the ecological disturbance, in the scenario with no fishing pressure, the ecosystem did not recover biomass in intermediate trophic levels and even lost biomass in higher trophic levels, whereas, the largest the fishing pressure, the more pyramidal was the final trophic structure.



**Figure 4.4** – Trophic structure shapes showing the relative fish biomass of each trophic guild (TG1[2-2.5] in green, TG2[2.5-3] in yellow, TG3[3-3.5] in orange, TG4[3.5-4] in red) before (in 2006), during (in 2010) and after (in 2016) the ecological disturbance according to fishing effort used.



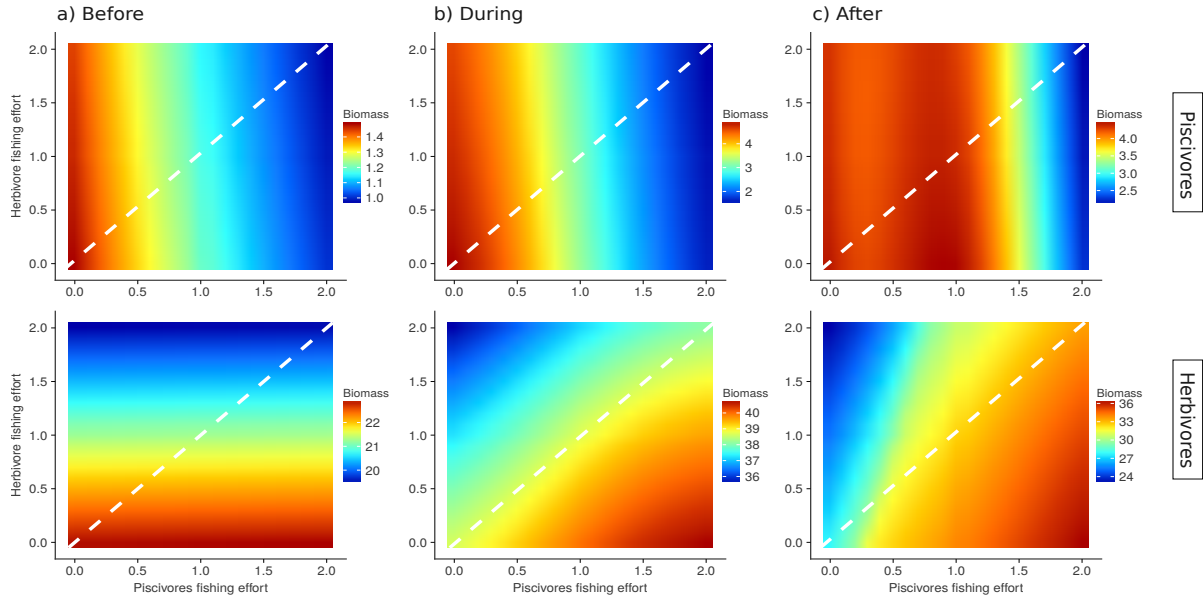
Ecosystemic indicators responded differently to fishing efforts depending on whether the ecosystem was disturbed or recovering (Figure 4.5). During the disturbed phase an increase in overall fishing effort led to a decrease in *Realized Uncertainty* indicator and an increase in *Finn's Cycling Index*. The reverse trend was observed when coral was recovering.



**Figure 4.5** – Relative change from  $f=1$  of the two ecosystem indicators along the simulation and according to different fishing effort multiplier.

#### 4.3.4 Selective herbivores vs. piscivore fishing effort simulations

During the disturbance, our results suggest that increasing or decreasing fishing effort with the same magnitude on herbivores and piscivores has no consequence on total herbivore biomass (Figure 4.6). However, the larger the deviation of fishing effort from the diagonal, the more pronounced the biomass change is. For a constant herbivore fishing effort, increasing piscivores fishing effort allowed to enhance biomass of herbivores in the system during the ecological disturbance. Inversely, biomass of piscivores was favoured by a reduced fishing effort of both herbivore and piscivores.



**Figure 4.6** – Isoplethe of all *Piscivores* and *Herbivores* biomass predictions, before (in 2006), during (in 2010) and after disturbance (in 2016), according to fishing effort on *Piscivores* ( $x$ ) and on *Herbivores* ( $y$ ).

## 4.4 Discussion

Our temporal dynamic food web model representing Moorea coral reef was able to satisfactorily reproduce the recovery patterns observed in empirical data and consequently to capture realistic variations in fish communities (Figure 4.1). By simulating different fishing scenarios using the calibrated model, this study presents the first attempt to assess how fish recovery dynamics following an ecological disturbance of an exploited coral reef system is linked to the level and the quality of the existing fisheries.

An overarching result of our study is that reef fisheries may have unexpected effects on ecosystem facing a disturbance-driven coral mortality by mediating fish natural mortality. We show that, without the current fishing pressure in Moorea, small fishes would have undergone higher predation mortality and been less abundant. This mechanism is consistent with other evidence of increasing abundance of smaller fishes as a result of reduced predation or competition due to removal of larger-bodied fishes [Carscadden *et al.*, 2001; Graham *et al.*, 2003; Vermeij *et al.*, 2015]. Our study adds thus evidence of the emergence of possible trophic cascade in coral reef. We demonstrate that this predation mortality is naturally stronger following disturbance-driven coral mortality and that a slight and controlled predator removal along the

disturbed period would limit biomass variations in intermediate trophic levels. This important result can have two implications; Firstly, by limiting the decline of small herbivores, such as the grazers, this can favour a diversity of grazing processes during the disturbed period, which can help coral recovery [*Mumby et al.*, 2007; *Marshall and Mumby*, 2015; *Holbrook et al.*, 2016]. Secondly, it could also limit changes in prey availability of large predators. Previous studies have emphasized that a long alteration of their diet can affect predator populations that may either reduce their consumption and/or feed down the food web with eventual sub-lethal effects and population declines [*Hempson et al.*, 2018].

Importantly, we show that fishing pressure and natural disturbance regimes have antagonistic effects on coral reef ecosystems. We demonstrate that fishing activity can influence trophic structure shapes to a more bottom heavy organization, which is in line with recent observations [*Graham et al.*, 2017], but we also argue that this trophic organisation actually counteracts natural trophic disruption that emerges following a cyclone or bleaching event. Before disturbance, the trophic structure of Moorea fishes was mainly dominated by herbivorous species with considerable biomass in intermediate and upper trophic levels. During the low coral cover period, a concave structure emerges under the scenario of zero fishing effort while a more bottom heavy pyramid emerges under a doubled fishing effort. Our results support previous findings in Seychelles illustrating that only recovering reefs were able to regain a classic pyramidal organisation after a bleaching event, while regime-shifted reefs transitioned to a more concave structure [*Hempson et al.*, 2018]. Here we extended the scope of these two previous studies by considering both the impact of fisheries and natural disturbance in the trophic structure shapes of a recovering reef. We illustrated that, these two pressures, fisheries and coral degradation following extreme event, can have antagonist impacts on the fish communities.

An additional important observation that emerges from our study is that the ecosystem reacted differently to fishing variations depending on whether it was under a disturbed or recovering trajectory. Previous studies have demonstrated that fisheries tend to decrease recycling processes and increase ecosystem constraint [*Arias-González et al.*, 2004; *Heymans et al.*, 2007; *Layman et al.*, 2011; *Tomczak et al.*, 2013]. However, here we show that this trend is reversed when coral has been damaged. Following a natural disturbance, our model predicted that decreasing fishing effort from the actual level would increase the actual level of ecosystem

constraint (*Realized Uncertainty*) and decrease the cycling capacity (*Finn's cycling index*). This is in line with the described increase of small-bodied fishes that allow 1) a greater diversity of preys to piscivores, creating thus more pathways under which energy can pass and 2) higher cycling activity as some of them (such as *Stegastes*, *Centropyges* and *Zebrasoma* species) participate to the cycling of the organic matter [Wilson *et al.*, 2003; McClanahan *et al.*, 2000; Feitosa *et al.*, 2012].

#### 4.4.1 Implication for coral reef management :

All of what we showed concur to the need for adaptive management to changing environments. As ecosystems react differently when a pulse natural disturbance has just occurred, fisheries will have different impacts and implementing management strategies without a good understanding of those impacts could be counterproductive. For instance, we predict that reducing overall fishing effort during the disturbance in order to enhance the grazing impact of herbivores, will be useless. As predation mortality is acerbated during the disturbance, increasing herbivores biomass in the system will be achieved only if the multiplier of fishing effort is higher on piscivores than herbivores. The larger the deviation of fishing effort from the diagonal (Figure 4.6), the more pronounced the biomass change will be.

While we demonstrate that a slight fishing pressure can buffer the disturbance impact on reef fishes, we also argue that controls are needed to prevent overfishing. Before the ecological disturbance, the level of total harvests in Moorea ( $28 \text{ g.m}^{-2}$ ) were lower than the Multi-Maximum Sustainable Yield (*MMSY*) (Figure 4.2.c), suggesting that the overall ecosystem was underexploited. This quite low exploitation level, allowed to maintain in Moorea a mean total fish biomass above  $65 \text{ g.m}^{-2}$  during the disturbed period, which has been suggested as the reference to support piscivores fisheries [Graham *et al.*, 2017]. However, since fisheries productivity was increased during the disturbance regime (Figure 4.2.A and supported by Rogers *et al.* [2018a]; Robinson *et al.* [2018]), and will probably return to its level before disturbance, further efforts will be needed to maintain the sustainability of these fisheries, especially regarding piscivores exploitation (such as Jackfish and Groupers) that almost reach the *MSY* (Appendix B.6).

#### 4.4.2 Modelling limitations and future developments :

Our temporal dynamic food web model uses a mediation function to moderate the algae productivity according to the coral cover. However our approach was limited in integrating the reverse interaction, i.e. how much algae cover can affect coral recruitment due to the limited space. This means that we cannot explicitly estimate how herbivore fisheries (and changes in grazing impact) can indirectly affect the coral recovery. Nevertheless, previous studies have emphasized that grazing processes are not alone responsible of coral recovery and that other drivers including reef depth, structural complexity, ocean connectivity and eutrophication can have key importance in coral resilience [Graham *et al.*, 2015]. In this study we thus assume that intrinsic resilience factors of the reef are conserved and that coral communities are able to recover after disturbance, whatever the fishing effort.

We excluded from our food web model the very large predators (such as *Galeocerdo cuvier*, *Negaprion acutidens*, *Carcharhinus amblyrhynchos*). These species are often highly mobile and can move from one reef to another and feed on non-reef energy pathways. In order to avoid the possible external subsidies and also because few data were available, we decided to exclude these groups from our model. This trophic guild was not represented in the pyramids, meaning that our model may probably underestimate the predation mortality on reef fishes. Nevertheless, we argue that a faster recovery of small coral dependent fishes would also help to maintain the population of these higher predators.

## 4.5 Conclusions

While without human intervention, fish biomass would probably eventually recover, we demonstrate that a light and controlled fishing pressure on predators can counteract changes in fish biomass that occur following a natural disturbance regime, thus limiting the impacts on local society. Our model provides the bases to inform adaptive management to help sustain coral reef fisheries.

Dans le chapitre précédent nous avons vu que la pêche pouvait avoir des effets indirects sur les écosystèmes coralliens ayant subi une perturbation d'origine naturelle. L'intensification des relations proies-prédateurs durant cette période, suggère que la pêche n'a pas le même impact suivant si l'écosystème a été perturbé ou non. Ce qui signifie que la gestion des pêches devrait s'adapter aux changements d'état du corail.

Afin de guider plus efficacement les choix de gestion, il est toutefois important de prendre en compte des dynamiques de pêche plus réalistes. Dans le chapitre suivant nous présenterons donc les résultats d'un modèle multi-agents qui explore les bénéfices écologiques et halieutiques de différents scénarios de gestion.



# Scénarios de gestion : impacts sur l'environnement et la pêche

*Mélodie Dubois, Olivier Rousselle, Patrick Taillandier, Joachim Claudet*



## 5.1 Introduction

L'efficacité de la gestion actuelle des ressources marines reste encore insatisfaisante malgré la diversité d'approches et de mesures utilisées. De nombreux exemples montrent que des implémentations de réglementation strictes sur l'activité de pêche peuvent avoir des résultats sur la ressource souvent inattendus voire même contraires aux objectifs visés [Abbott and Haynie, 2012; Stevenson et al., 2013]. Il est certain que le faible respect des réglementations a contribué à l'inefficacité de nombreux plans de gestion [Alcala and Russ, 2002; Cinner, 2011]. Le comportement humain, et particulièrement des pêcheurs, joue un rôle considérable dans l'incertitude à produire des effets positifs sur la ressource [Fulton et al., 2011a]. Afin d'informer efficacement les mesures de gestion, il est donc important d'intégrer au même titre que la dynamique des ressources, la réponse des pêcheurs face à des stratégies alternatives de gestion.

Les pêcheries sont des systèmes particulièrement complexes et adaptatifs et ne peuvent être compris que dans une perspective de systèmes socio-écologiques [Allison and Hobbs, 2003; Branch et al., 2006; Mahon et al., 2008; Ommer et al., 2012]. Dans les récifs coralliens, la pêche artisanale lagonaire est souvent source de revenus et de protéines animales pour les pêcheurs et leurs familles mais fait également partie intégrante de la culture locale. Par conséquent, des facteurs autres que le profit économique peuvent avoir une grande influence sur la dynamique de pêche. Les pêcheurs artisanaux tendent également à avoir des captures hétérogènes, ciblant de nombreuses espèces et utilisant diverses techniques [Leenhardt et al., 2016], de sorte que leurs réactions face à des initiatives de gestion peuvent elles aussi être très diversifiées [Salas and Gaertner, 2004]. Malgré cette réalité, la dynamique complexe de pêche a rarement été prise en considération lors de la mise en œuvre de plans de gestion, ayant certainement contribué à leurs manque d'efficacité.

Anticiper la façon dont à la fois les ressources et les pêcheurs peuvent répondre à des stratégies alternatives de gestion peut être fait par le biais de modèles. Un outil adapté à la modélisation de système complexes évoluant au cours du temps et considérant aussi bien des processus écologiques que sociaux, est la modélisation à base d'agents. L'approche par modélisation multi-agents consiste à étudier un système en considérant chaque entité (i.e. individu, organisme ou autres entités géospatiales, sociales ou écologiques) comme des agents

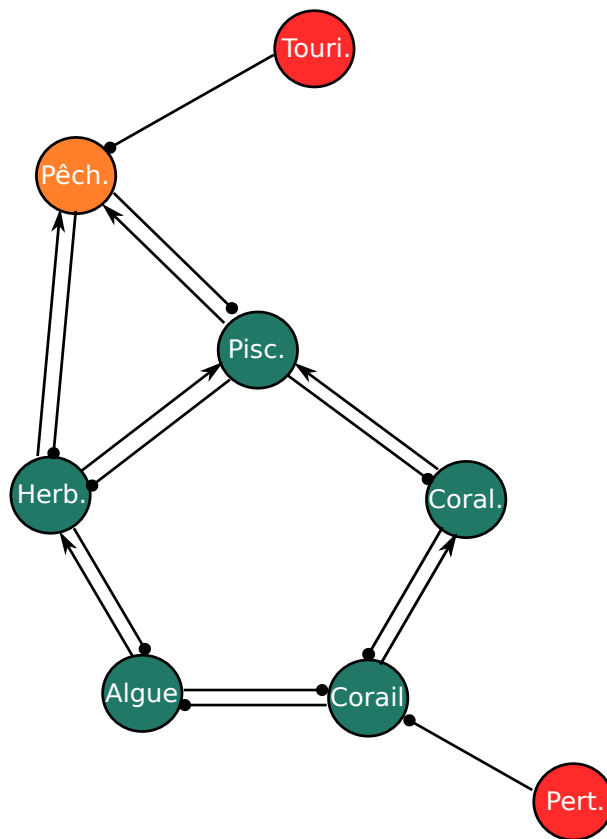
dont le comportement est gouverné par leurs propres caractéristiques internes, les conditions environnementales et le comportement des autres agents, permettent ainsi l'émergence d'une dynamique globale du système. Des modèles sur la base d'agents ont largement été utilisés dans le domaine de l'agriculture et des chaînes d'approvisionnement agro-alimentaires dans le but d'expliquer l'utilisation des terres ou prédire la performance du système d'approvisionnement, considérant une large gamme de facteurs influençant le comportement des agents [Utomo *et al.*, 2018]. Peu encore ont été développés pour prédire le comportement des pêcheurs dans le temps et l'espace (mais voir Soulié and Thébaud [2006]). La capacité des modèles multi-agents à intégrer un grand degré de complexité explique leur intérêt grandissant dans les études de ressources naturelles [Walsh and Mena, 2016; Grimm *et al.*, 2017; Plank *et al.*, 2017].

Afin de d'aider à anticiper quelle pourrait être la réponse du systèmes socio-écologique pêcheurs-poissons à Moorea à différentes stratégie de gestion discutées entre services administratifs et pêcheurs, un modèle multi-agents de la pêche lagonaire a été développé. Depuis 2004, Moorea possède un système de gestion centralisé de l'espace maritime (PGEM), qui entre 2007 et 2017 a mis en place, entre autres réglementations, un réseau de huit Aires Marines Protégées (AMP) permanentes dans un but de conservation de l'écosystème lagonaire et des espèces menacées [de Loma *et al.*, 2008; Walker and Robinson, 2009]. Cependant, bien que présentes pendant 11 ans, ces initiatives de gestion n'ont jamais été bien acceptées par la population locale, et par conséquent pleinement respectées et appliquées [Gaspar and Bambridge, 2008]. Suite aux faibles bénéfices écologiques reportés [Thiault *et al.*, 2017b, 2019], une révision du plan de gestion a été effectuée en 2018, proposant cette fois-ci une gestion construite à l'échelle des cinq comités de pêche de Moorea. Ici nous explorons l'implication des dynamiques de pêche complexes sur l'efficacité de différentes initiatives de gestion, à l'échelle l'île et des comités de pêche. Nous considérons le système avec et sans perturbation écologique, afin de déterminer si l'avènement d'une perturbation environnementale appelle à un changement de stratégie de gestion. La dynamique générale de pêche est modélisée ici comme le résultat de dynamiques individuelles en interaction avec les conditions sociales et écologiques.

## 5.2 Méthode

### 5.2.1 Présentation du modèle multi-agents

Un modèle spatialisé à base d'agents a été développé afin d'explorer différents comportements potentiels de pêcheurs à Moorea et leurs conséquences sur le système écologique. Le modèle a été développé à l'aide de la plateforme GAMA [Grignard et al., 2013] et utilise une résolution de 100m x 100m (Annexe C.1) et un pas de temps de 12 heures afin de prendre en compte les alternances jour-nuit. Les agents du modèle et la nature de leur interactions sont représentés en Figure 5.1. Les pêcheurs interagissent avec la dynamique écologique par le biais des captures sur les poissons Herbivores et Piscivores. Les touristes affectent négativement les pêcheurs en influençant leur zone de pêche (voir section 5.2.3). Suivant les scénarios, une perturbation naturelle affectant le corail de la pente externe a été intégrée.



**Figure 5.1** – Présentation des agents du modèle et de leurs interactions. Les flèches correspondent à des interactions positives (i.e. ressource alimentaire et captures), les autres à des interactions négatives (i.e. prédation, mortalité par pêche, déplacement du pêcheur)

## 5.2.2 Dynamiques écologiques

### a - Modèle Lotka-Volterra

Le modèle écologique décrit les interactions sur chaque unité spatiale entre cinq groupes fonctionnels : le corail (C) et les algues (A), qui sont en compétition tous les deux pour l'espace (effet mutuel négatif), et les poissons herbivores (H), corallivores (Co) et piscivores (P) qui interagissent entre eux et le substrat via des relations proies-prédateurs. (Figure 5.1). L'ensemble des dynamiques écologiques sont régies ici par des interactions de type Lotka-Volterra, généralisées à plus de deux agents. Chaque agent présente une équation du type :

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i(\alpha_i - \gamma_i - N_j \cdot \beta_{ij} + N_h \sigma_{ih}) \quad (5.1)$$

avec  $N_i$  l'abondance de l'agent  $i$  ( $kg$ ) et  $\frac{dN_i}{dt}$  le taux de variation de  $i$  ( $kg \cdot j^{-1}$ ),  $\alpha_i$  le taux de croissance intrinsèque de  $i$  ( $jour^{-1}$ ),  $\gamma_i$  le taux de mortalité naturelle de  $i$  ( $j^{-1}$ ),  $N_j$  l'abondance de la (ou des) espèce(s) inhibitrices (rôle de prédateur ou de compétiteur) ( $kg$ ),  $\beta_{ij}$  le taux de mortalité/inhibition de l'agent  $i$  dû à  $j$  ( $jour^{-1} \cdot kg^{-1}$ ),  $N_h$  l'abondance de (ou des) espèce(s) favorisantes (rôle de proie ou relation de commensalisme ou mutualisme) ( $kg$ ),  $\sigma_{hi}$  le taux de croissance de  $i$  dû à l'agent  $h$  ( $jour^{-1} \cdot kg^{-1}$ ).

Le tableau 5.1 présente la nature des interactions utilisées dans les dynamiques de Lotka-Volterra.

Tableau 5.1 – Nature des interactions écologiques entre les agents du modèle inclus dans la dynamique de Lotka-Volterra.

<i>Impactant / Impacté</i>	Corail	Algues	Herbivores	Corallivores	Piscivores
<b>Corail</b>		-		+	
<b>Algues</b>	-		+		
<b>Herbivores</b>		-			+
<b>Corallivores</b>	-				+
<b>Piscivores</b>			-	-	
<b>Pêcheur</b>			-		-
<b>COTS</b>	-				

Les équations Lotka-Volterra spécifiques aux différents agents du modèle sont :

$$\frac{dC}{dt} = C(\alpha_C - \beta_A * A - \beta_{Co} * Co - Coeff_{destruction} * Perturbation) \quad (5.2)$$

$$\frac{dA}{dt} = A(\alpha_a - \beta_A * A - \beta_C * C) \quad (5.3)$$

$$\frac{dH}{dt} = H(\alpha_H - \gamma_H - \beta_P * P - \beta_{pêche} * Nb_{pêcheurs} + \sigma_A * A) \quad (5.4)$$

$$\frac{dCo}{dt} = Co(\alpha_{Co} - \gamma_{Co} - \beta_P * P + \sigma_C * C) \quad (5.5)$$

$$\frac{dP}{dt} = P(\alpha_P - \gamma_P - \beta_{pêche} * Nb_{pêcheurs} + \sigma_H * H + \sigma_{Co} * Co) \quad (5.6)$$

avec  $C$ ,  $A$ ,  $H$ ,  $Co$  et  $P$  respectivement les abondances des groupes Corail, Algues, Herbivores, Corallivores et Piscivores,  $\alpha$  le taux de croissance intrinsèque du groupe en indice,  $\gamma$  le taux de mortalité naturelle du groupe en indice,  $\beta$  le taux de mortalité dû au groupe en indice,  $\sigma$  le taux de croissance dû au groupe en indice,  $Perturbation$  l'indicateur de présence d'une perturbation (0 si absent et 1 si présente),  $Coeff_{destruction}$  coefficient de destruction du corail par la perturbation,  $\beta_{pêche}$  le taux de mortalité par pêche et  $Nb_{pêcheurs}$  le nombre de pêcheurs.

L'ensemble des paramètres du modèle Lotka-Volterra sont calibrés en considérant le système initial à l'équilibre :

$$\left\{ \begin{array}{l} \alpha = \gamma \\ \beta = \frac{\alpha}{y_0} \\ \sigma = \frac{\gamma}{z_0} \end{array} \right.$$

avec  $y_0$  et  $z_0$  les abondances initiales des prédateurs et proies respectivement de l'agent  $i$

Pour chaque groupe fonctionnel, le taux de croissance naturelle  $\alpha$  a été initialement paramétré à partir des paramètres biologiques estimés pour le modèle trophique de Moorea [Dubois et al., 2018] puis a été ajusté aux dynamiques observées dans les séries temporelles du CRIOBE. Les taux de croissance  $\alpha$  obtenus sont indiqués dans la tableau 5.2, et sont exprimés en  $jour^{-1}$ .

Tableau 5.2 – Taux de croissance  $\alpha$  utilisés dans la dynamique Lotka-Volterra.

<b>Taux de croissance <math>\alpha</math></b>	
<b>Corail</b>	$3.0 \cdot 10^{-5}$
<b>Algues</b>	$1.0 \cdot 10^{-2}$
<b>Herbivores</b>	$9.4 \cdot 10^{-4}$
<b>Corallivores</b>	$4.2 \cdot 10^{-4}$
<b>Piscivores</b>	$4.4 \cdot 10^{-4}$

### b - Perturbation environnementale et mortalité par pêche

Nous nous intéressons aux conséquences d'une perturbation environnementale sur le corail, sans distinguer s'il s'agit d'un évènement d'invasion d'étoile de mer prédatrice du corail (*COTS* i.e. *Crown of Thorns Starfish*) ou d'un cyclone. Un taux de destruction du corail de la pente externe  $coef f_{destruction}$  a donc été introduit dans l'équation de Lotka-Volterra (Eq. 5.2) et définit comme :

$$Coeff_{destruction} = \frac{\ln\left(\frac{C_{2010}}{C_{2006}}\right)}{\Delta t} = 9.2 * 10^{-4} j^{-1} \quad (5.7)$$

avec  $C_{2006}$ ,  $C_{2010}$  la recouvrement corallien en 2006 et 2010 respectivement et  $\Delta t$  égale à 1440 jours.

La mortalité par pêche  $\beta_{pecheur}$ , intervenant sur les groupes de poissons piscivores et herbivores (Eq. 5.6, 5.4) est définit comme :

$$\beta_{pecheur} = \frac{\alpha_{poisson}}{Nmoy_{pecheurs}} \quad (5.8)$$

avec

$$Nmoy_{pecheurs} = \frac{Ntot_{pecheurs}}{Ntot_{cases}} = \frac{2244}{5320} = 0.42 \quad (5.9)$$

### c - Dispersion des organismes marins

#### Poissons

Lorsqu'une aire marine protégée est mise en place, certaines études ont observé une augmentation de biomasse pouvant aller jusqu'à deux fois la biomasse initiale [Claudet et al., 2008]. La capacité de charge  $K$  (i.e. la biomasse maximale qui peut être supportée par l'habitat) a donc été définie pour chaque groupe de poisson et par case comme :

$$K = 2 * Biomasse_{initiale} \quad (5.10)$$

Un coefficient de *spillover* a également été introduit afin de rendre compte du déplacement des poissons entre cases [Di Lorenzo et al., 2016]. Ce dernier a été fixé à 0,9 suggérant que lorsque la biomasse de poissons atteint 90% de sa capacité de charge, 10% (100% - 90%) de cette biomasse initiale est déplacée aux cases voisines.

#### Substrats

Dans un souci de simplification, aucune dispersion du corail et des algues n'a été considérée. Le modèle assume qu'au cours du temps  $t$  le recouvrement en corail et en algue dans une unité spatiale  $k$ , ne peut dépasser le recouvrement total initial, i.e. :

$$Corail_{k,t} + Turf_{k,t} \leq Corail_{k,t0} + Turf_{k,t0} \quad (5.11)$$

### 5.2.3 Dynamique des pêcheurs

#### a - Les agents

Le modèle comprend un total de 2244 pêcheurs (recensement 2012, *Insee-ISPF* [2012]). Nous considérons deux types de pêcheurs lagunaires : les pêcheurs professionnels (i.e. ceux pouvant vendre tout ou une partie de leur production) au nombre de 440 et les pêcheurs annexes (i.e. utilisant la pêche comme activité annexe et pour leur propre consommation) comprenant 1804 pêcheurs.

#### b - Facteurs influençant les activités de pêche

Dans un premier temps nous avons cherché à identifier les principaux facteurs pouvant expliquer les différents types et niveaux d'exploitation actuels des ressources lagunaires par les

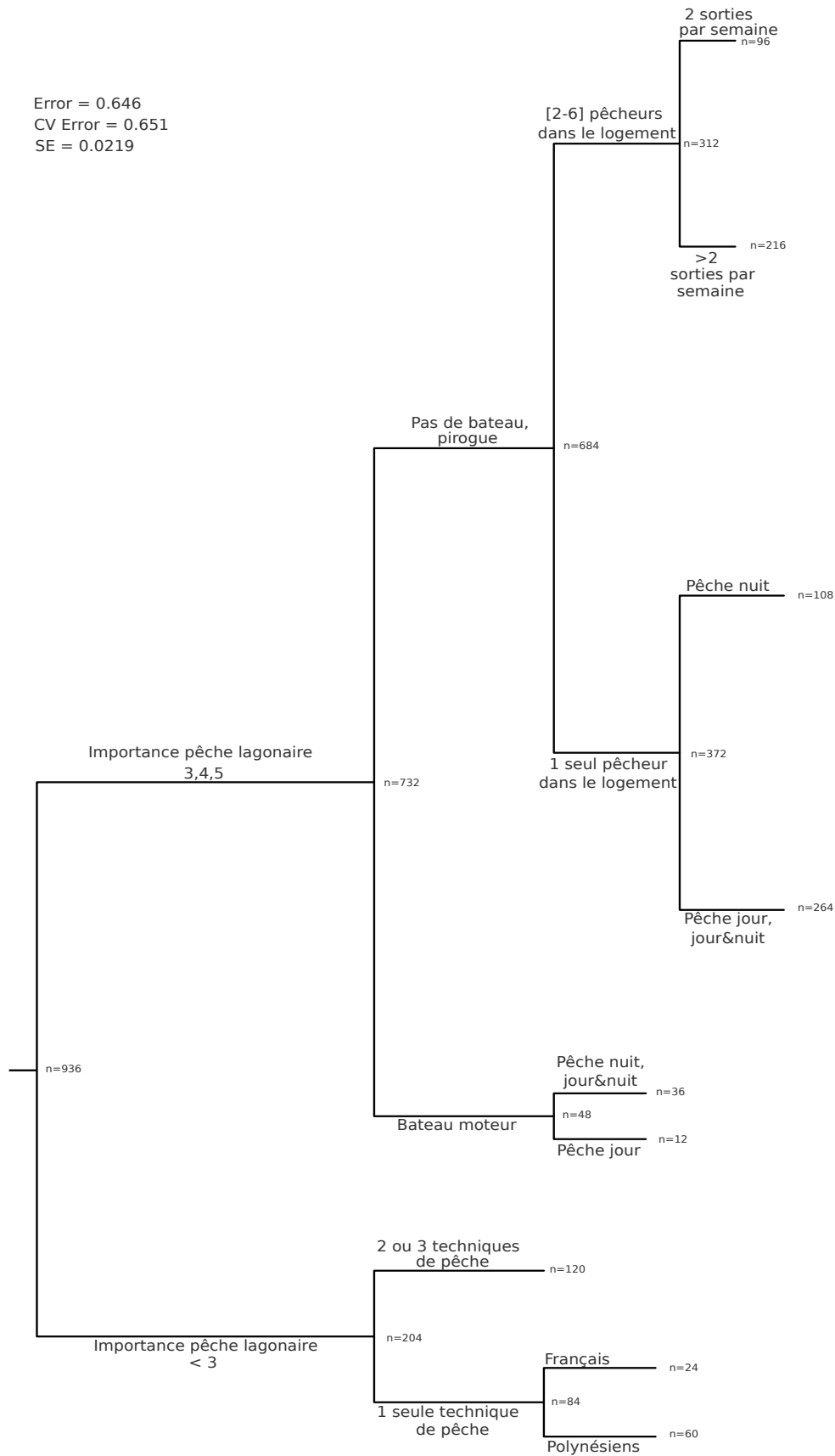
populations de pêcheurs de Moorea. Pour ce faire, un arbre de régression multivariée a été réalisée sur les captures annuelles estimées à l'échelle du logement (cf. Chapitre 2, Méthode). Les variables réponses utilisées sont les captures spécifiques annuelles totales de 2006 à 2016 d'un échantillon de 78 foyers de Moorea. A chaque logement (et captures) sont associées plusieurs variables sociales et économiques, collectées lors des enquêtes conduites en 2015 [Fabre *et al.*, 2019] (Annexe C.7). Les variables prédictives utilisées pour la régression sont présentées en tableau 5.3. Les captures annuelles à l'échelle du logement ont été log-transformées pour l'analyse.

Tableau 5.3 – Variables prédictives expliquant le comportement potentiel des pêcheurs, testés dans l'arbre de régression multivariée.

<b>Variables prédictives</b>	<b>Valeurs</b>	<b>Explications</b>
<b>Accès à la mer</b>	Facile, Moyen, Faible	Dépend de l'emplacement du logement
<b>Origine</b>	Française, Polynésienne, Autres	
<b>Nombre de biens matériels</b>	[0-6]	Cf Annexe ...
<b>Type d'embarcation</b>	Pas de bateau, bateau pirogue, bateau moteur	
<b>Voiture</b>	Oui, Non	
<b>Nombre d'activités</b>	[0-4]	Activités impliquées dans leurs subsistances (rémunérées ou pas)
<b>Importance de la pêche lagonaire</b>	[0-5]	Dans leurs moyens de subsistance
<b>Importance de la pêche pélagique</b>	[0-5]	Dans leurs moyens de subsistance
<b>Importance du tourisme</b>	[0-5]	Dans leurs moyens de subsistance
<b>Importance de l'agriculture</b>	[0-5]	Dans leurs moyens de subsistance
<b>Importance du salaire</b>	[0-5]	Dans leurs moyens de subsistance
<b>Variabilité du revenus</b>	Oui, Non	
<b>Nombre de pêcheurs</b>	[1-6]	Professionnels ou pas
<b>Nombre de sorties de pêche par semaine</b>	[1-7]	
<b>Nombre de techniques de pêche utilisées</b>	[1-3]	
<b>Technique de pêche principale</b>	Ligne,Fusil,Filet	

L'analyse a révélé que 35% de la variance des captures au sein des logements peut être expliquée par un ensemble de six facteurs : l' *importance de la pêche lagonaire* dans leurs "gagne-pain", le *type d'embarcation* pour pêcher, le *nombre de techniques de pêche* utilisées, la *période de pêche* (jour/nuit), le *nombre de pêcheurs* par foyer ainsi que le *nombre de sorties de pêche* par semaine (Figure 5.2).





**Figure 5.2** – Arbre de régression multivariée des captures annuelles par logement estimées d’après les résultats d’enquêtes sociales (cf Chapitre 2, Méthode).

L'*importance de la pêche lagonaire* reflète l'intensité à laquelle un foyer est dépendant à la ressource marine lagonaire dans son mode de vie. Par conséquent, plus grande sera la dépendance à la ressource d'un logement, plus faible sera la capacité d'adaptation du pêcheur face à un changement écologique et/ou de réglementation. La dépendance à la ressource a donc été considérée ici comme un facteur influençant la **probabilité de braconnage** du pêcheur.

Le *type d'embarcation* reflète ici la mobilité du pêcheur. Un pêcheur possédant un bateau à moteur aura une capacité à se déplacer plus loin qu'un pêcheur ne possédant qu'une pirogue ou aucun bateau. Le type d'embarcation a donc servi à calibrer le **rayon de pêche** du pêcheur.

Nous avons considéré ici que le *nombre de techniques de pêche* utilisées pouvait s'apparenter à la sélectivité du pêcheur. La **sélectivité** a donc été considérée comme une variable de pêche.

La *période de pêche* joue un rôle important sur la capturabilité. La pêche est majoritairement pratiquée durant la nuit à Moorea car cela permet des rendements par sortie de pêche bien plus importants que durant la journée [Leenhardt et al., 2016]. Chaque pêcheur a donc été défini par une **période de pêche** (jour ou nuit) et avec une **capturabilité** différente entre jour et nuit.

Le *nombre de sorties hebdomadaires* a été intégré au sein d'une **probabilité de pêche** pour chaque pêcheur.

Chaque pêcheur du modèle a donc été défini par un ensemble de sept variables : un **rayon de pêche**, une **durée de pêche**, un **nombre de sorties de pêche hebdomadaires**, une **sélectivité**, une **période de pêche** (jour/nuit), une **probabilité de braconnage** et une **capturabilité** (Tableau 5.4) :

Tableau 5.4 – Valeurs et explication des paramètres utilisés pour modéliser le comportement de chaque pêcheur.

Paramètre	Valeur	Explication	Source
<b>Rayon de pêche</b>	Aucun bateau → 1km Pirogue → 3 km Bateau moteur → 10 km	Traduit la mobilité du pêcheur	ISPF, "Questionnaire Pêcheur"
<b>Probabilité d'aller à la pêche</b>	nombre au hasard entre: Pêcheurs annexes → $[1/7 - 3/7]$ Pêcheurs professionnels → $[2/7 - 5/7]$	A Moorea, les pêcheurs professionnels réalisent 2 à 5 sorties de pêche par semaine, les pêcheurs annexes en réalisent 1 à 3.	Leenhardt et al. 2016
<b>Durée de pêche</b>	Pêcheurs professionnels → 8 heures Pêcheurs annexes → 4 heures		"Questionnaire Pêcheur"
<b>Sélectivité</b>	Nombre au hasard entre $[0-1]$	Un pêcheur sélectif pêchera des espèces en particulier, tandis qu'un pêcheur non sélectif ne fait pas de "tri". Nous considérons ici que plus un pêcheur est sélectif, moins il pêche en biomasse.	-
<b>Periode de pêche</b>	Attribué au hasard pour chaque pêcheur avec une probabilité de : Nuit → 70% Jour → 30%	Plus de pêcheurs pêchent la nuit	Leenhardt et al. 2016
<b>Probabilité de braconnage</b>	Jour → $1/(1+\text{surveillance})$ Nuit → $\text{Dépendance\_ressource}/(1+\text{surveillance})$	Correspond à la probabilité qu'a un pêcheur à aller pêcher dans une AMP. Fonction de la dépendance à la ressource du pêcheur, de la période de pêche et de l'efficacité de surveillance. Le paramètre de surveillance est fixé à 20%.	Thiault et al. 2017
<b>Capturabilité</b>	Jour → $0.002 \text{ j}^{-1}$ Nuit → $2 * 0.002 \text{ j}^{-1}$	La nuit la capturabilité est deux fois plus importante que le jour.	"Questionnaire Pêcheur"

La calibration de ces variables a pu se faire à partir de différentes sources :

- **Questionnaire Pêcheurs** - Afin d'avoir un ordre de grandeur des valeurs des différents paramètres sociologiques, un questionnaire à destination des pêcheurs de Moorea a été réalisé et diffusé sur un réseau social (Facebook « Mooz select fishing »), regroupant différents pêcheurs de Moorea. A partir des 64 réponses, des valeurs moyennes ont pu être attribuées à certaines variables telles que : le rayon de pêche moyen, traduisant la mobilité du pêcheur (1,3 ou 10km suivant l'équipement bateau), la durée moyenne d'une sortie de pêche (4 heures ou 8 heures selon si pêcheur annexe ou professionnel) ainsi que la capturabilité en journée (calculée comme les captures (kg) moyennes par pêcheur par heure de pêche). Les pêcheurs interviewés exerçaient pour la plupart la pêche en activité secondaire. Le questionnaire en détail peut être trouvé en Annexe C.8.
- **Données Recensement ISPF** - Les résultats des questionnaires de recensement conduits en 2012 [*Insee-ISPF*, 2012] ont permis d'estimer le nombre de pêcheurs par ménage en distinguant les pêcheurs professionnels des pêcheurs annexes ainsi que d'identifier les ménages ayant accès à un bateau moteur, une pirogue ou aucun bateau.

### c - Règles de déplacement

Partant de la côte, les pêcheurs se voient attribuer une case marine côtière correspondant à l'accès le plus proche de son foyer. Chaque pêcheur est défini par une « zone potentielle de pêche ». Cette zone correspond à l'ensemble des cases où il est susceptible d'aller pêcher. Plus précisément, il s'agit des cases qui se trouvent à des distances incluses dans le « rayon de pêche ». Il ne s'agit pas d'une distance à vol d'oiseau, mais elle prend en compte les obstacles éventuels. Par exemple, pour aller sur la pente externe, les pêcheurs ne peuvent pas franchir le récif barrière et doivent donc faire un détour et passer par les passes. Parmi ces cases « potentielles », le pêcheur va choisir une case qui deviendra la zone de pêche (Figure 5.3).

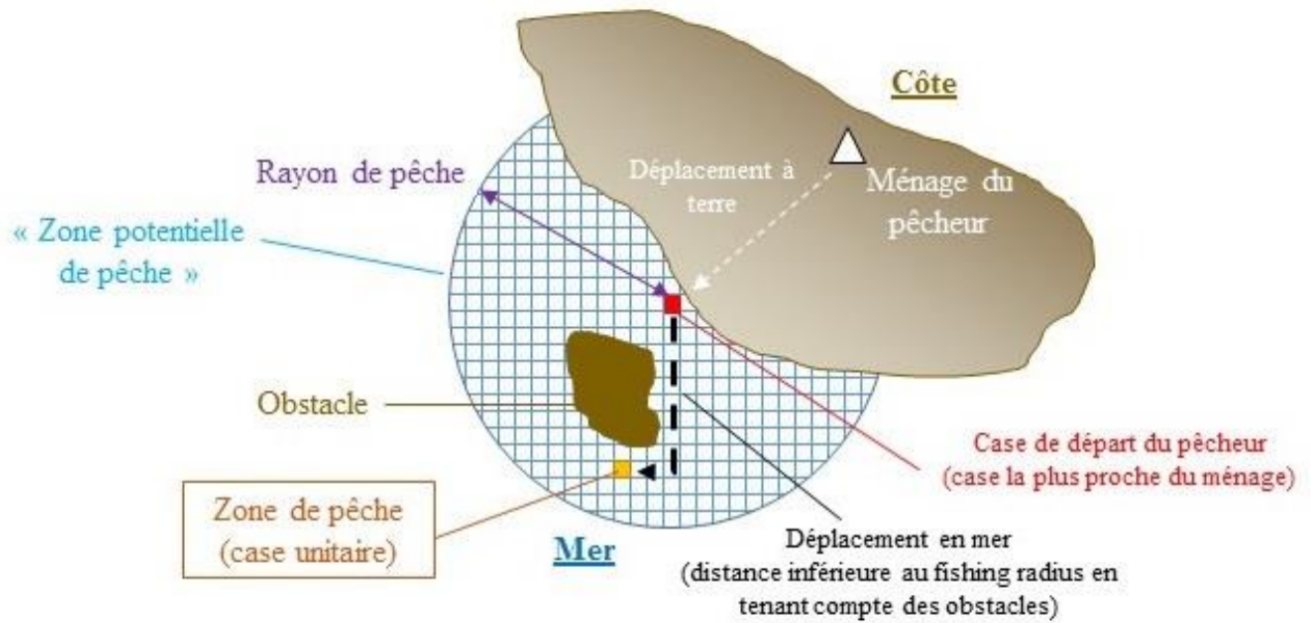


Figure 5.3 – Illustration de la « zone potentielle de pêche » et de la zone de pêche.

A l'intérieur de la « zone potentielle de pêche », le pêcheur a une plus grande probabilité de choisir la case où la combinaison de la préférence de pêche, la biomasse de poissons, et l'inverse de la distance à parcourir est maximale, et où il n'y a pas déjà un pêcheur ou un opérateur touristique.

$$Preference_{criterion} = \frac{\ln\left(\frac{Preference}{Preference_{max}} + 1\right)}{\ln(2)} \quad (5.12)$$

$$Biomasse_{criterion} = \frac{\ln\left(\frac{Biomasse}{Biomasse_{max}} + 1\right)}{\ln(2)} \quad (5.13)$$

$$Tourisme_{criterion} = 1 - \frac{\ln\left(\frac{Tourisme}{Tourisme_{max}} + 1\right)}{\ln(2)} \quad (5.14)$$

$$Distance_{criterion} = 1 - \frac{\ln\left(\frac{Distance}{Rayon_{pecheMax}} + 1\right)}{\ln(2)} \quad (5.15)$$

Ces transformations ont pour but de lisser les valeurs, et d'obtenir des valeurs de critère entre 0 et 1. Un pêcheur a moins de chance d'aller dans une case où un pêcheur est présent, par rapport à une case sans pêcheur. Pour cela nous avons créé un paramètre *pecheur criterion* qui vaut 0.4 s'il n'y a pas de pêcheur et 0.2 s'il y en a un ou plusieurs. Ainsi, le pêcheur a une plus

grande probabilité de choisir une case dans sa zone potentielle de pêche qui maximise la somme :

$$Preference_{criterion} + Biomasse_{criterion} + Tourisme_{criterion} + Distance_{criterion} + Pecheur_{criterion}$$

Si un autre pêcheur se trouve déjà dans la zone de pêche, le pêcheur se déplace dans une des cases voisines. Quand le pêcheur ne pêche pas, sa localisation se situe au niveau de son ménage.

#### d - Conflits entre pêcheurs et opérateurs touristiques

Un conflit se produit lorsqu'un pêcheur rencontre un autre pêcheur et/ou un opérateur touristique au niveau de sa zone de pêche. Lorsqu'il y a une rencontre, le pêcheur choisit une autre case vide à proximité.

#### e - Captures

Une fois la zone de pêche choisie, le pêcheur extrait une certaine quantité d'herbivores et de carnivores (les corallivores n'étant pas pêchés). A chaque pas de temps, les captures de l'espèce  $i$  dans la case  $h$  par le pêcheur  $p$  sont calculées comme suit :

$$Capture_{i,h,p} = Biomasse_{i,h} * Temps_p * (1 - Sélectivité_p) * Capturabilité_p \quad (5.16)$$

### 5.2.4 Données spatiales initiales

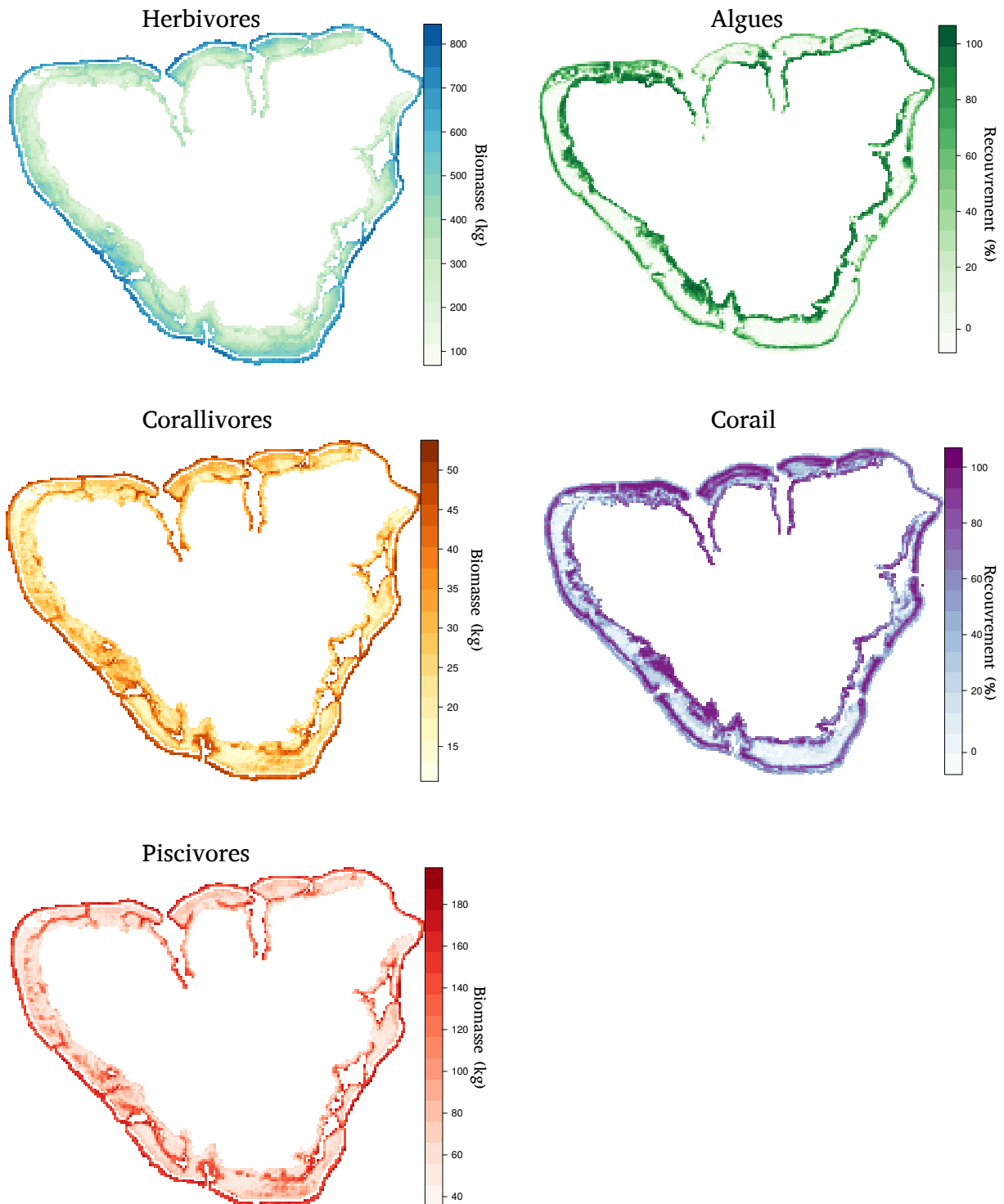
#### a - Recouvrement algue/corail

La carte de répartition du corail a été produite dans le cadre des travaux de *Collin et al.* [2018] à partir de données satellites datant de 2010.

#### b - Biomasse des poissons

Les biomasses de poissons (herbivores, corallivores, piscivores) ont été estimées pour 19 sites tout autour de l'île à partir des données de suivis du CRIOBE et du LTER pour la période 2006-2007 (avant perturbation COTS) puis prédites pour les sites non échantillonnés à l'aide de différents indicateurs spatialisés extraits à partir d'images satellites (i.e. profondeur, pente, recouvrement corallien, recouvrement en sédiment, distance à la côte, distance à la passe et

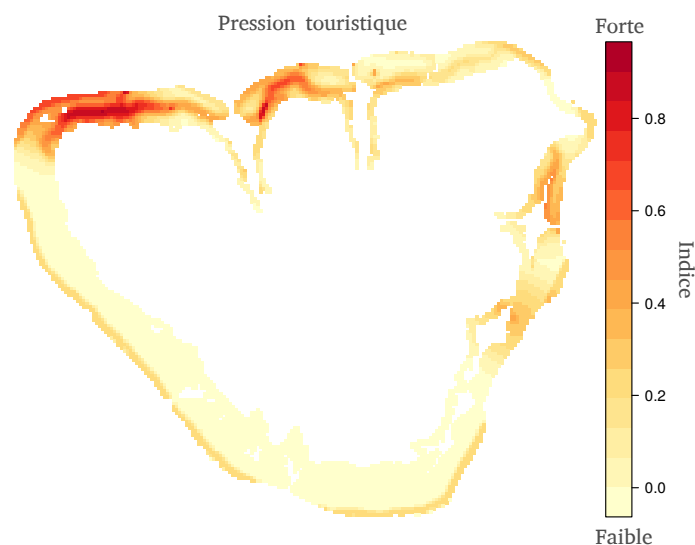
rugosité du substrat) et utilisés dans un arbre de régression renforcé (Boosted Regression Tree, BRT [Elith *et al.*, 2008]) pour générer une carte continue des biomasses [Thiault *et al.*, 2018]. Le modèle BRT a été réalisé à l'aide du package *dismo* [Hijmans *et al.*, 2016] et les analyses spatiales à l'aide des paquets *raster* [Hijmans and Van Etten, 2015] et *rgdal* [Bivand *et al.*, 2016] implémentés sous R.



**Figure 5.4** – Carte des biomasses (Herbivores, Corallivores, Piscivores) et recouvrements (Corail, Algues) utilisées initialement dans le modèle.

### c - Pression touristique

Une carte de pression touristique a été produite dans le cadre des travaux de *Loiseau et al.* [2019]. L'indice de pression touristique, tel que représenté sur la figure 5.5, correspond au nombre de passages journaliers moyen d'opérateurs touristiques (plongées, sorties bateaux, croisières...) dans une zone donnée. Notons que dans le modèle, la pression touristique a été considérée seulement en journée.



**Figure 5.5** – Carte d'indice de pression touristique autour de Moorea. (source : *Loiseau et al.,2019*)

### d - Habitats préférentiels de pêche

Dans le cadre des enquêtes sociales et des travaux menés par *Thiault et al.* [2017a] un indice de préférence de pêche a été calculé en fonction de : la distance à la côte, profondeur, distance à la passe, pente, substrat (corail, algue, sédiment). Afin d'évaluer le poids de ces différents critères sur la préférence, 52 pêcheurs de Moorea ont été interviewés. Les différents critères ont été cartographiés à partir d'images satellite. En croisant les données satellitaires et les résultats des enquêtes, une carte de préférence moyenne des pêcheurs autour de l'île a été produite (Figure 5.6).



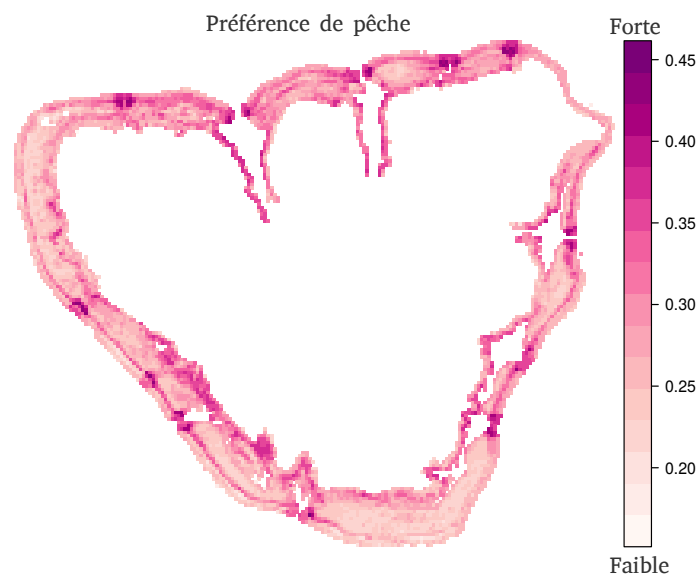


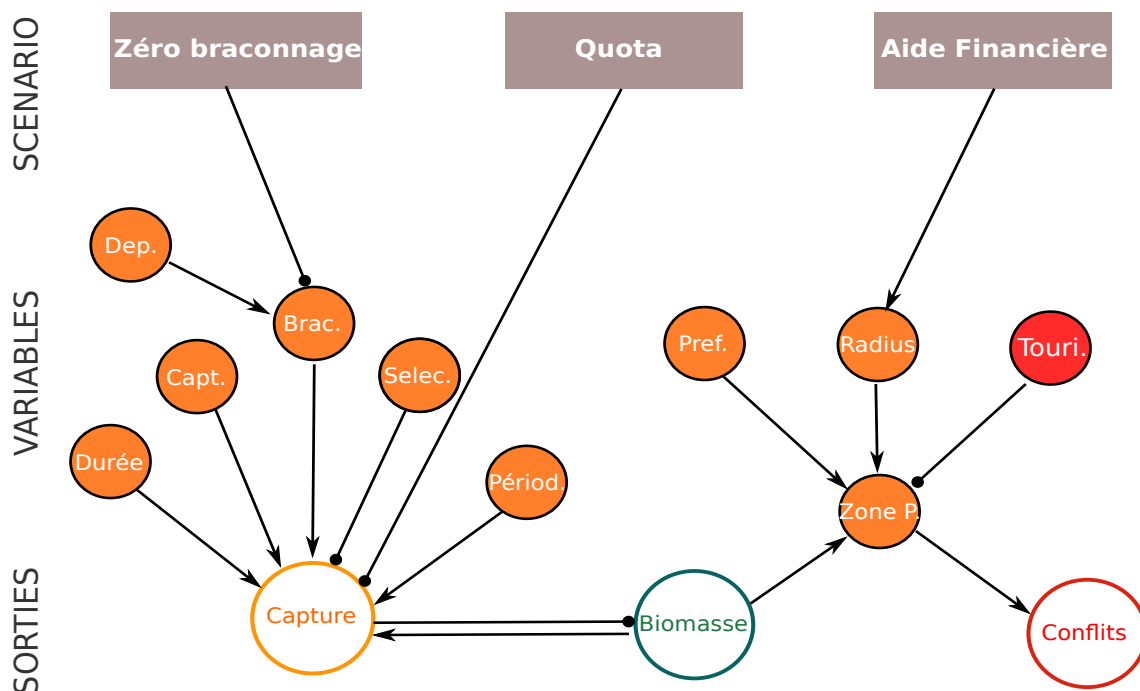
Figure 5.6 – Carte de préférence de pêche. (source : Thiault et al., 2017)

### 5.2.5 Scénario de gestion

Dans le cadre de la révision du plan de gestion de l'espace maritime (PGEM), différents scénarios sont actuellement envisagés. Les scénarios suivants ont été simulés puis comparés (Tableau 5.5). Chaque scénario se traduit dans le modèle par la modification d'un paramètre social (Figure 5.7). Chaque scénario a été simulé avec et sans perturbation environnementale.

Tableau 5.5 – Présentation des scénarios de gestion.

Scénario de gestion	Conséquences sur les paramètres
<b>Statu quo</b>	-
<b>AMPs actuelles</b>	Probabilité de braconnage = 0 pour tous pêcheur (jour & nuit)
<b>Quotas journaliers</b>	quota = 5 kg / jour (valeur moyenne proposée par les pêcheurs cf annexe) Un pêcheur ne peut dépasser ce quota
<b>Aide financière</b> (pour l'acquisition de bateaux moteurs)	Augmentation de la mobilité pour les pêcheurs sans bateau ou avec pirogue. $\text{Coeff}_{\text{aide financière}} = 0,2$ $\text{Mobilité} = \text{mobilité} * (1 + \text{Coeff}_{\text{aide financière}})$



**Figure 5.7** – Illustration des effets des trois scénarios de gestion (i.e. *Zéro braconnage*, *Quota*, *Aide financière*) sur les différentes variables associées aux pêcheurs (i.e. *durée de pêche* « *Durée* », *capturabilité* « *Capt.* », *probabilité de braconnage* « *Brac.* », *sélectivité* « *Selec.* », *période de pêche* « *Period.* », *dépendance à la ressource* « *Dep.* », *habitat préférentielle de pêche* « *Pref.* », *rayon de pêche* « *Radius* », *zone de pêche* « *Zone P.* ») et leurs répercussions sur les variables de sortie du modèle (i.e. les *Captures*, *Biomasses* et *Conflits*).

## 5.2.6 Structuration des résultats

### a - Sorties du modèle

Pour chaque simulation deux types de fichier ont été produits : le fichier "Cellule" comportant l'ensemble des informations (i.e. Captures, Biomasses et Conflits) par pas de temps (14400 demi-journées) à l'échelle de la cellule (5320) (soit un fichier de plus de 76 millions de lignes) ; et un fichier "Pêcheur" comportant l'ensemble des données par pas de temps (14400) à l'échelle du pêcheur (2244) (soit un fichier de plus de 32 millions de lignes). L'enregistrement détaillé de ces informations ont eu pour avantage un large potentiel exploratoire des données. Cependant, le temps nécessaire à chaque simulation était conséquent ( $\approx 2$  jours soit près de 16 jours pour l'ensemble des scénarios) et l'analyse des données impossible à faire par l'intermédiaire direct des logiciels R et Matlab. Les données ont donc été organisées et transférées dans une base MySQL afin de pouvoir les analyser.

### b - Analyse des captures par unité d'effort

Les Captures Par Unité d'Effort (CPUE) par pêcheur et par sortie a été calculé en *kg/heure* comme :

$$CPUE = \frac{C}{T} \quad (5.17)$$

avec  $C$  les captures totales (kg) au cours d'une sortie de pêche et  $T$  le temps total (heures) de la sortie. Les valeurs moyennes des CPUE ont ensuite été comparées entre différentes catégories de pêcheurs à l'aide d'une ANOVA [Anderson, 2001]. Les différences significatives et intervalles de confiance ont ensuite été calculés à l'aide de la méthode de comparaisons multiples des moyennes de Tukey-Kramer [Tukey, 1949].

### c - Calculs d'indicateurs

Chaque scénario a été analysé à l'aide 3 indicateurs calculés à l'échelle de la cellule et/ou du pêcheur :

*Biomasses annuelles moyennes :*

$$B_i = \frac{\sum_{i=1}^{360} b_i}{360} \quad (5.18)$$

avec  $b_i$  la biomasse (kg) de l'espèce  $i$

*Captures annuelles totales :*

$$C_i = \sum_{i=1}^{360} c_i \quad (5.19)$$

avec  $c_i$  les captures (kg) de l'espèce  $i$

*Conflits annuels totaux :*

$$Conf_a = \sum_{i=1}^{360} conf_a \quad (5.20)$$

avec  $conf_a$  les le nombre de conflits avec l'agent  $a$  (i.e. opérateur touristique ou pêcheur)

Les scénario ont ensuite été comparés en calculant le changement relatif  $\Delta$  de chaque indicateur  $Ind$  par rapport aux valeurs du scénario statu quo comme suit :

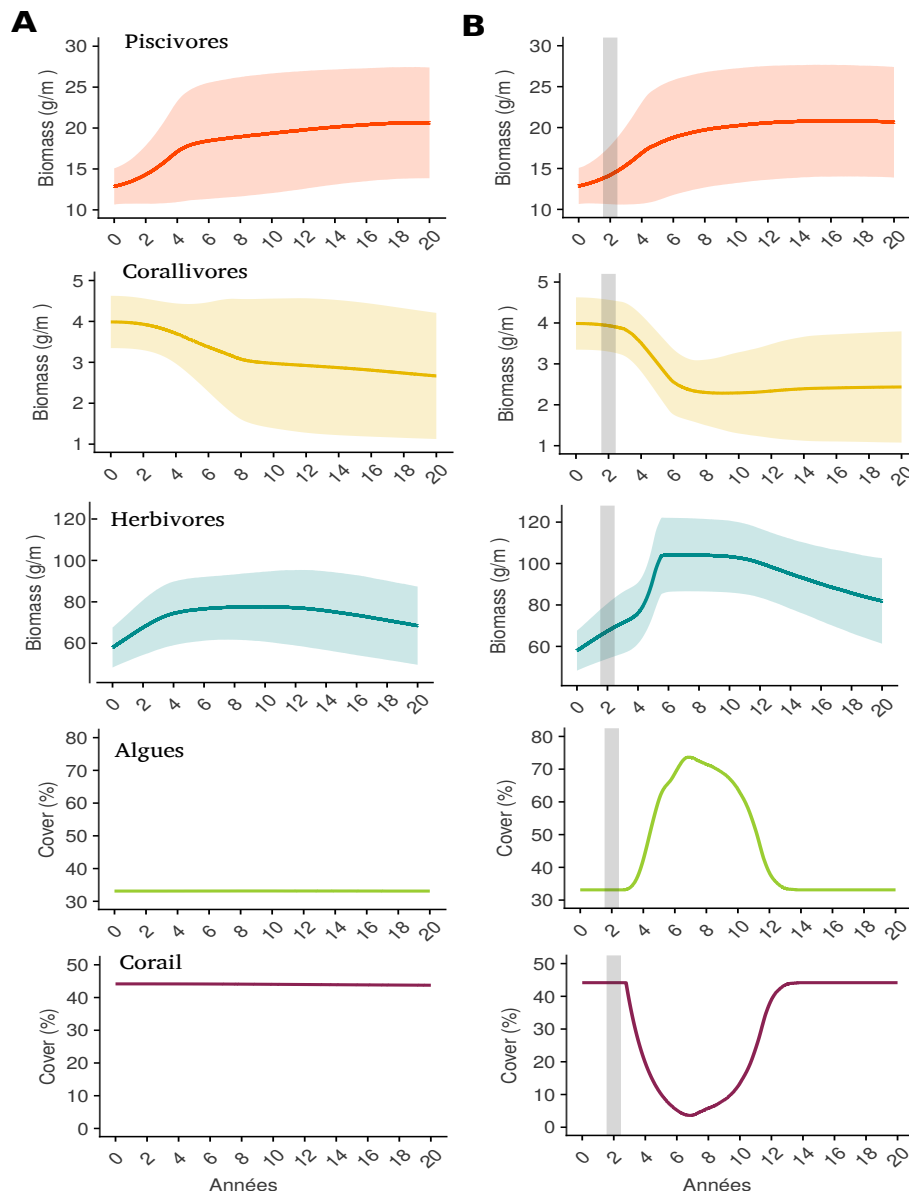
$$\Delta_{Ind} = \frac{Ind_{scénario}}{Ind_{statu quo}} \quad (5.21)$$

Pour chaque comparaison, les mêmes conditions environnementales sont considérées (i.e. avec ou sans perturbation écologique).

## 5.3 Résultats

### a - Comportement général du modèle

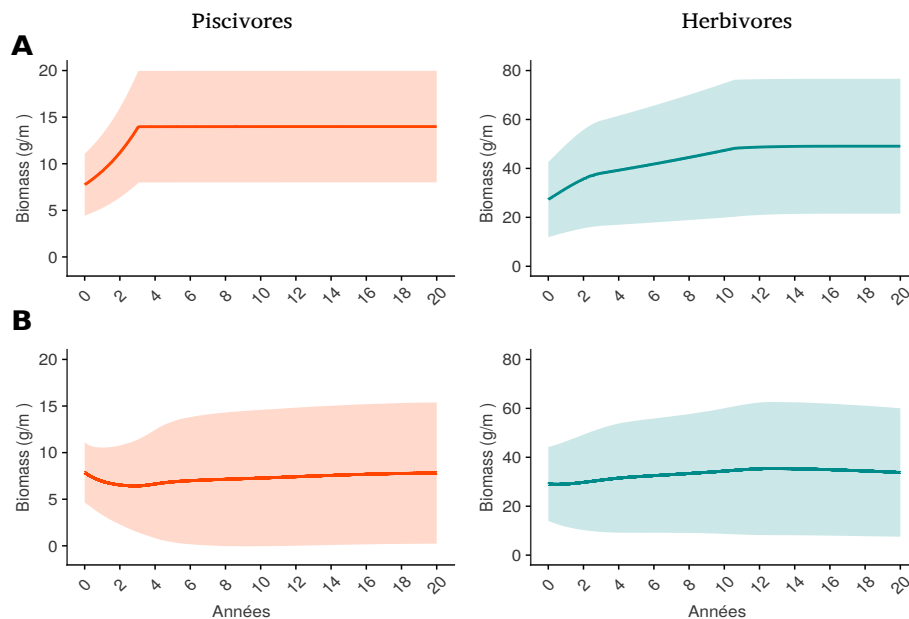
La représentation des dynamiques temporelles des différents groupes écologiques a permis dans un premier temps de valider le comportement général du modèle (Figure 5.8)



**Figure 5.8** – Biomasse moyenne des Piscivores (rouge), Corallivores (jaune), Herbivores (bleu) et recouvrement moyen des Algues (vert) et du Corail (violet) au cours du temps dans la pente externe et pour les scénarios « Statu quo » sans perturbation (A) et avec perturbation (B). La ligne verticale grise correspond au début de la perturbation écologique.

**Avec vs sans perturbation écologique :** On observe qu'une perturbation environnementale en pente externe se traduit dans le modèle par une diminution drastique du corail durant 5 ans, jusqu'à atteindre un recouvrement minimum de 4%, suivit par une récupération sur 5 ans jusqu'au retour du recouvrement initial (Figure 5.8.). Les algues ont, quant à elles, une évolution inverse : on observe une augmentation jusqu'à 70% de recouvrement, puis une diminution jusqu'au retour à leur niveau initial. En réponse à cette production algale, la biomasse d'herbivores augmente de près de 80% dans le scénario avec perturbation (contre seulement 14% dans le scénario sans perturbation).

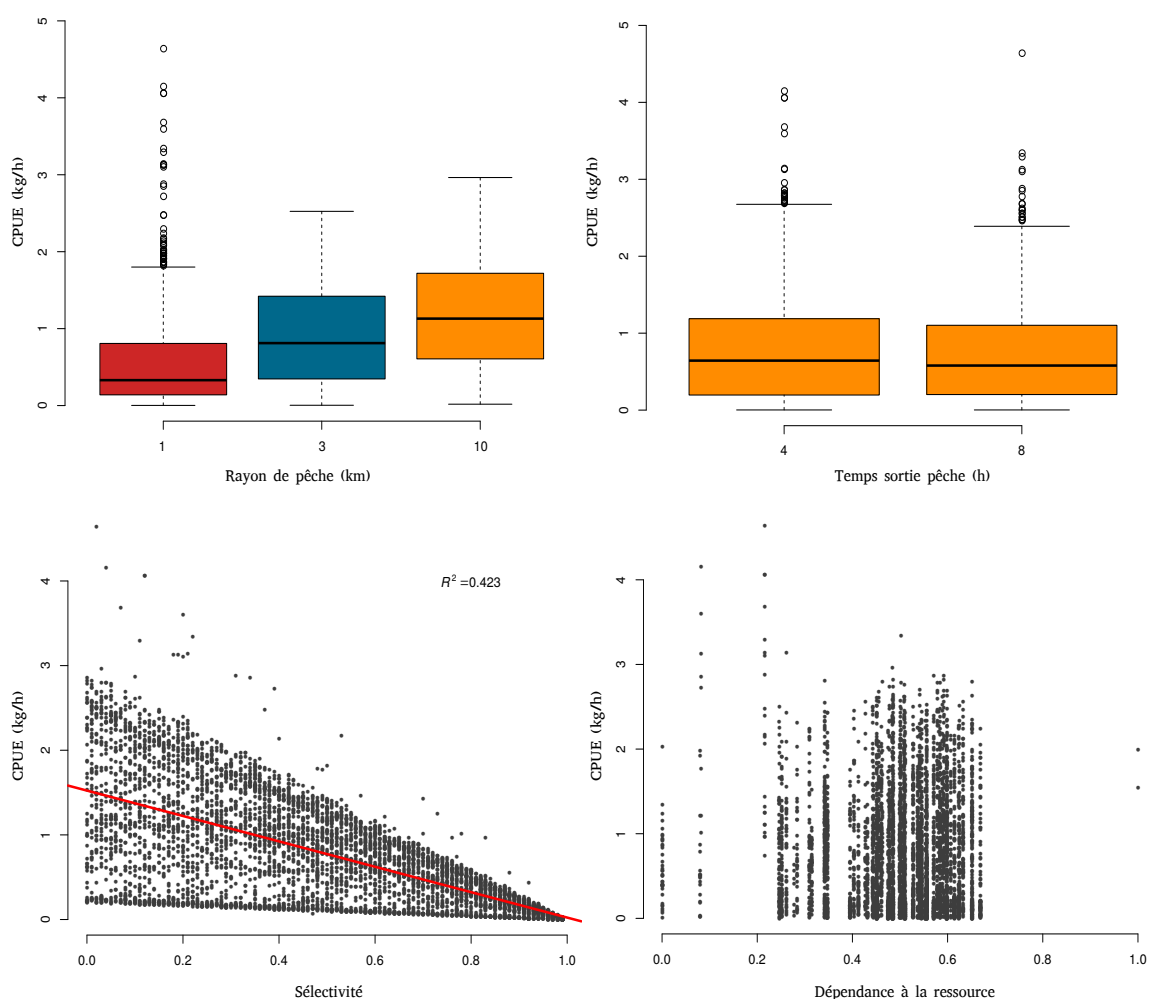
**Avec vs sans activité de pêche :** En cas de non braconnage, c'est-à-dire de respect total de la réglementation, les biomasses d'herbivores et de carnivores augmentent dans les zones non pêchées jusqu'à atteindre leur capacité de charge (à  $t = 3$  ans pour les piscivores et  $t = 11$  ans pour les herbivores).



**Figure 5.9** – Biomasse moyenne des Piscivores (rouge) et Herbivores (bleu) des zones non pêchées (A) et pêchées (B) pour le scénario «AMP» (i.e. sans braconnage) sans perturbation.

### b - Analyse des captures par unité d'effort

Aucune variation significative n'est trouvée entre les CPUE des pêcheurs ayant passé 4 heures ou 8 heures en mer ( $pvalue = 0.06$  Figure 5.10). Aucune relation n'est également trouvée avec la dépendance à la ressource du pêcheur ( $pvalue = 0.05$ ). Cependant, les CPUE varient significativement suivant la mobilité et la sélectivité du pêcheur ( $pvalue = 2 * 10^{-8}$  and  $2 * 10^{-10}$  respectivement). Les pêcheurs ayant un grand rayon de pêche ont des CPUE significativement plus importantes, de même lorsque leur sélectivité est faible (Figure 5.10)

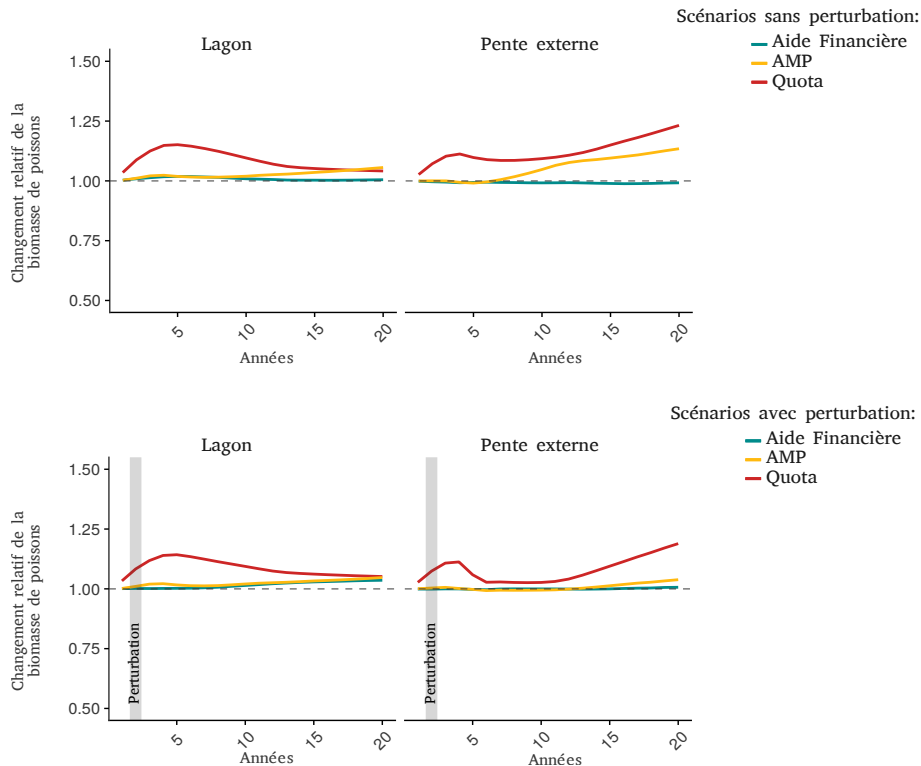


**Figure 5.10** – Boxplot des captures par unité d'effort (CPUE) par pêcheur en fonction du rayon de pêche (en haut à droite) et la durée de sortie de pêche (en haut à gauche). Les groupes n'ayant pas de différence significative selon le test de Tukey sont représentés de la même couleur. Relation entre les CPUE par pêcheur et la sélectivité (en bas à gauche), et la dépendance à la ressource (en bas à droite).

### c - Comparaison des scénarios au cours du temps

#### Conséquences sur la biomasse de poissons

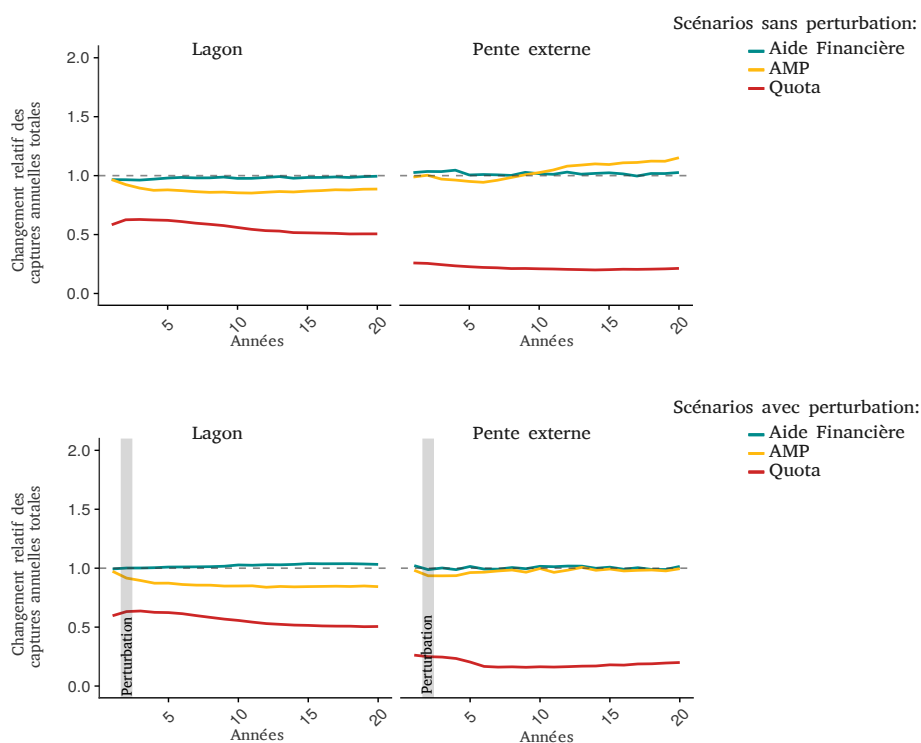
On observe qu'aucun des trois scénarios de gestion n'a d'effet négatif sur la biomasse de poisson (Figure 5.11). Soit il n'y a aucun changement relatif par rapport au « Statu quo », soit le scénario de gestion permet une augmentation de la biomasse par rapport au « Statu quo ». Dans le cas des simulations sans perturbation (Figure 5.11, panneaux du haut), le scénario « Quota » se trouve être le plus efficace aussi bien dans le lagon que la pente-externe avec une rapide augmentation par rapport au statu quo les cinq premières années. Le scénario « Zéro braconnage » permet également une meilleure biomasse à partir de la 10<sup>ième</sup> année de simulation, particulièrement en pente-externe, et se retrouve dans le lagon plus efficace que le scénario « Quota » les trois dernières années. Le scénario « Aide financière » quant à lui affecte peu la biomasse de poissons par rapport au « Statu quo ». Dans le cas d'une perturbation écologique (Figure 5.11, panneaux du bas), les résultats sont sensiblement les mêmes, si ce n'est une meilleure efficacité du scénario « Aide financière » dans le lagon, et en pente-externe, un changement relatif plus faible entre la 5<sup>ième</sup> et la 10<sup>ième</sup> années, soit pendant la phase de faible recouvrement corallien.



**Figure 5.11** – Changeement relatif moyen de la biomasse annuelle de poissons par rapport au « Statu quo » pour les scénarios sans perturbation (en haut) et avec perturbation (en bas).

### Conséquences sur les captures annuelles

La plupart des scénarios conduisent à une diminution des captures annuelles par rapport au « Statu quo », avec une diminution des captures d'au moins 50% dans le cas du scénario « Quota » (Figure 5.12). La seule augmentation des captures s'observe en pente-externe dans le scénario « Zéro braconnage » sans perturbation et à partir de la 10<sup>ième</sup> année (Figure 5.12, panneau du haut à droite). A la différence des biomasses, les changements relatifs des captures par rapport au « Statu quo » sont relativement constants dans le temps.



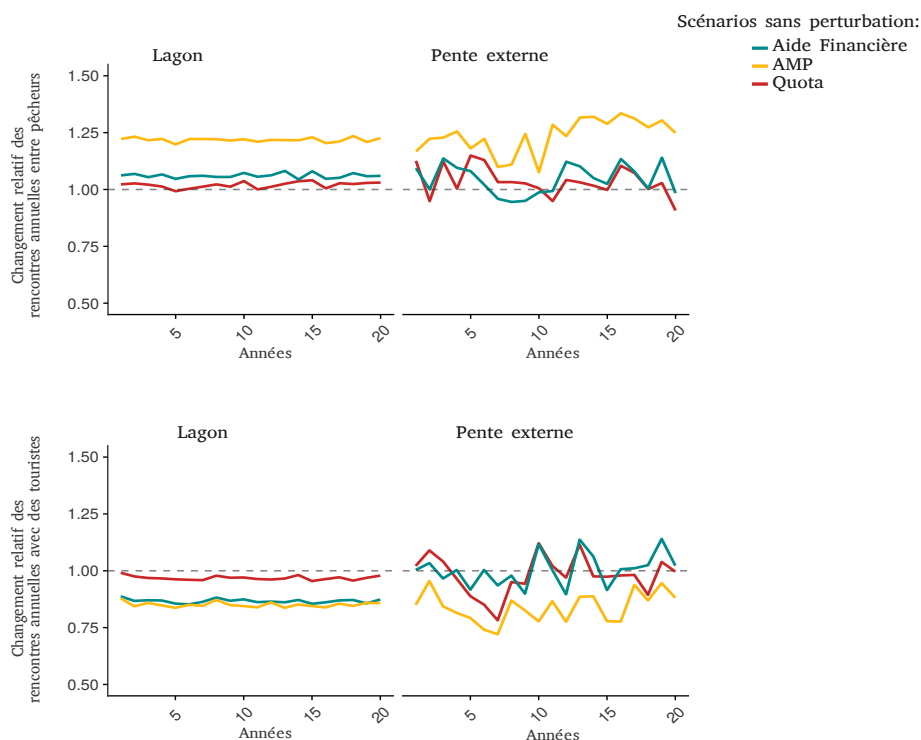
**Figure 5.12** – Changement relatif moyen des captures totales annuelles par rapport au « Statu quo » pour les scénarios sans perturbation (panneaux du haut) et avec perturbation (panneaux du bas).

### Conséquences sur les conflits annuels :

Dans le lagon, l'ensemble des scénarios conduit à une augmentation du nombre de conflits annuels entre pêcheurs et une diminution du nombre de conflits avec les opérateurs touristiques (Figures 5.13, panneaux de gauche). « Zéro braconnage » est le scénario impliquant les plus grands changements relatifs par rapport au « Statu quo », et le scénario « Quota », les plus petits changements. En pente externe, ces résultats sont moins marqués, mais le scénario « Zéro braconnage » entraîne toujours une forte augmentation des conflits entre pêcheurs et une di-



minution des conflits avec les opérateurs touristiques (Figures 5.13, panneaux de droite). Les résultats sont sensiblement les mêmes pour les scénarios avec perturbation (Annexe C.5).



**Figure 5.13** – Changement relatif moyen par rapport au « Statu quo » du nombre de rencontres annuelles entre pêcheurs (panneaux du haut) et avec des opérateurs touristiques (panneaux du bas) pour les scénarios sans perturbation (voir Annexe C.5 pour les scénarios avec perturbation).

#### d - Hétérogénéité spatiale des scénarios

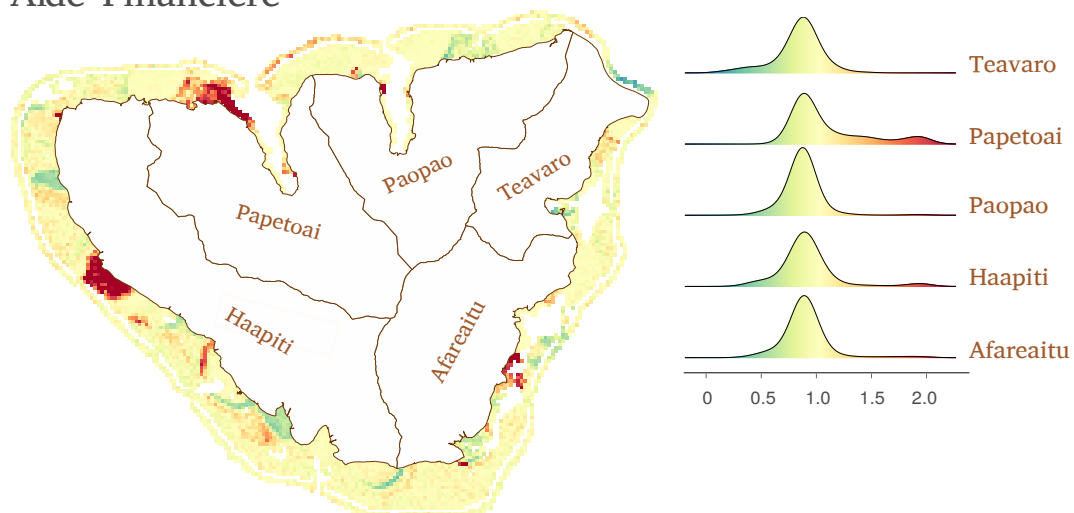
##### Conséquences sur la biomasse de poissons

Le scénario « Aide financière » conduit à peu de changements relatifs sur la biomasse de poissons (Figure 5.14). Néanmoins, deux zones à Haapiti et Papetoai semblent fortement bénéficier de ce scénario.

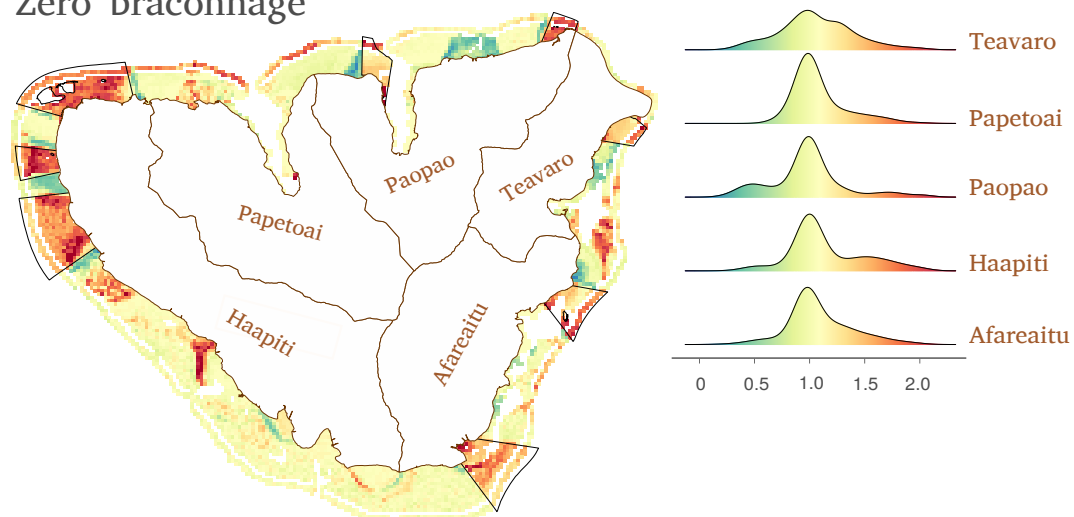
Le scénario « Zéro braconnage » est bénéfique à la biomasse de poissons principalement dans les zones protégées (AMP), mais on observe des diminutions importantes par rapport au « Statu quo » aux bordures des AMP. Bien que la commune de Papetoai ne comprenne aucune AMP, sa pente externe présente un gain de biomasse.

Le scénario « Quota » est celui qui présente le plus de contraste entre les effets positifs et négatifs sur la biomasse de poissons. On observe à nouveau un gain de biomasse dans les AMP et une perte aux bordures. La plupart des gains sont localisés loin de la côte et les pertes proches de la côte. Ce scénario conduit également une hétérogénéité à l'échelle de la commune avec une majorité de cellules ayant perdu de la biomasse en face de Paopao et une majorité de gains de biomasse pour Haapiti et Afareitu.

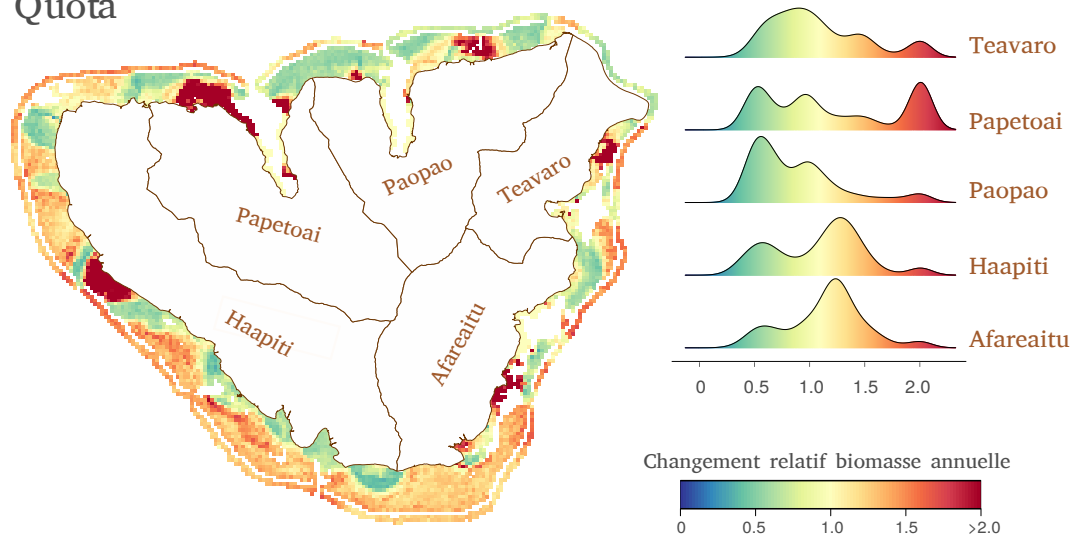
## Aide Financière



## Zéro braconnage



## Quota



**Figure 5.14** – Répartition spatiale du changement relatif moyen sur les 4 dernières années de la biomasse de poisson annuelle pour les scénarios «Aide financière», «Zéro braconnage» et «Quota» sans perturbation

### **Conséquences sur les captures annuelles**

Peu de changements des captures annuelles sont observés dans le scénario « Aide financière » si ce n'est à nouveau au niveau des deux "hot spot" de Papetoai et Haapiti (Figure 5.15).

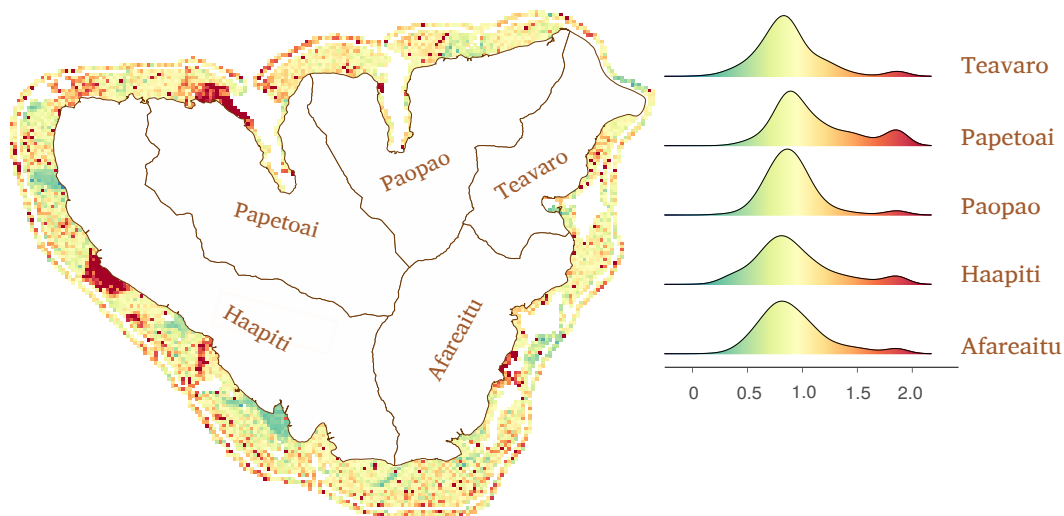
Le scénario « Zéro braconnage » présente une forte diminution des captures dans les zones AMP. La commune qui bénéficie le plus de ce scénario est Papetoai avec une augmentation importante (changement relatif  $> 2$ ) des captures visibles en pente externe.

Le scénario « Quota » a pour conséquence une diminution généralisée des captures à l'exception de certaines zones proches de la côte (principalement à Haapiti et Papetoai).

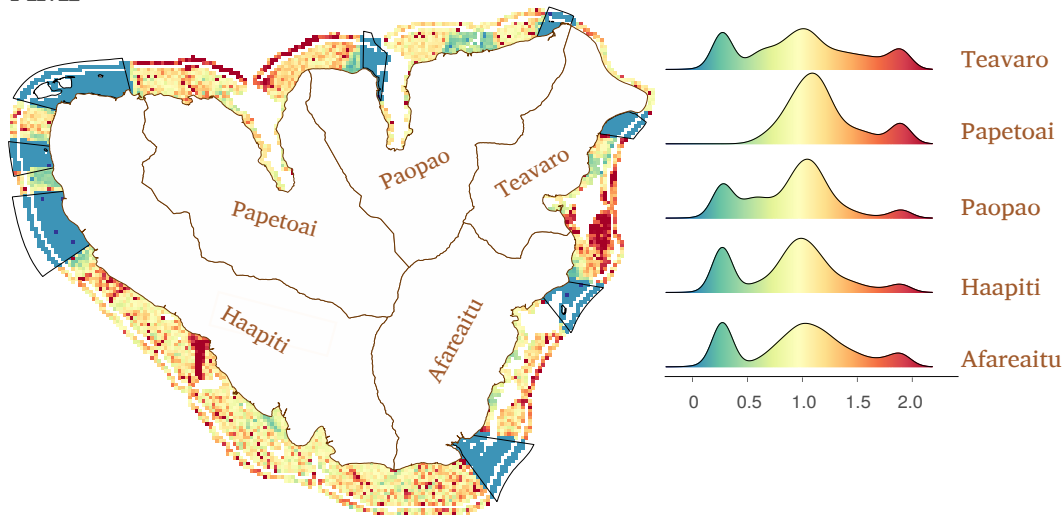
### **Conséquences sur le nombre de conflits annuels**

Concernant le nombre de conflits annuels totaux (entre pêcheurs et avec les opérateurs touristiques), les scénarios présentent des changements très dispersés tout autour de l'île. Les principales diminutions de rencontres sont observées dans les AMP du scénario « Zéro braconnage » et les principales augmentations, au niveau des bordures des AMP et dans la partie nord de l'île. On observe peu de différences entre les communes si ce n'est pour Paopao qui concentre le plus grand nombre de cellules où les rencontres sont augmentées.

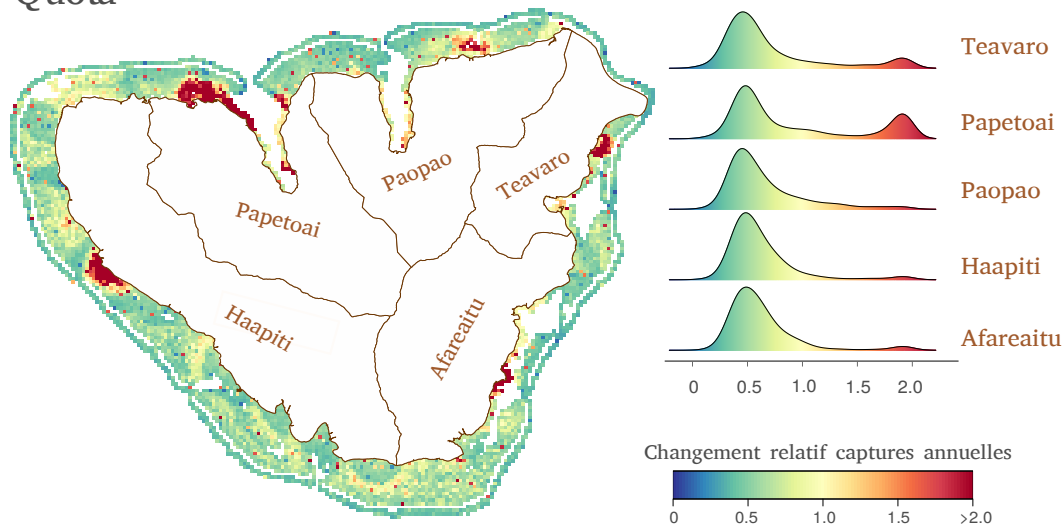
### Aide Financière



### AMP

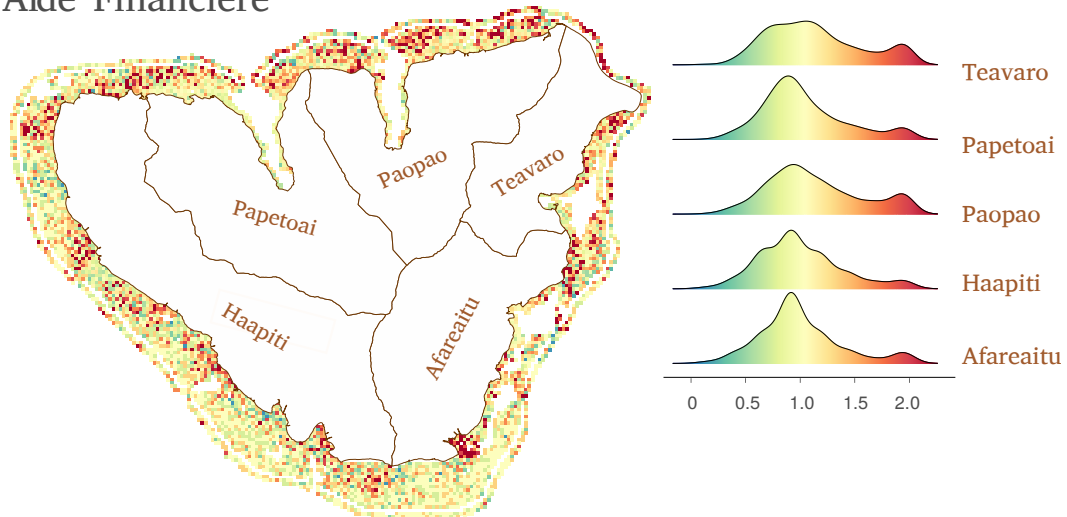


### Quota

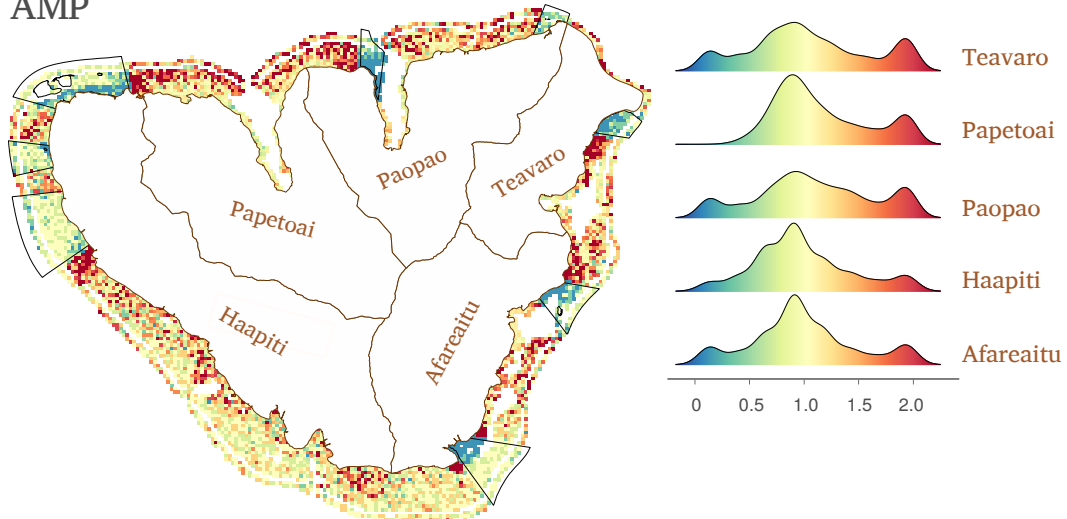


**Figure 5.15** – Répartition spatiale du changement relatif moyen sur les 4 dernières années des captures annuelles pour les scénarios «Aide financière», «Zéro braconnage» et «Quota» sans perturbation

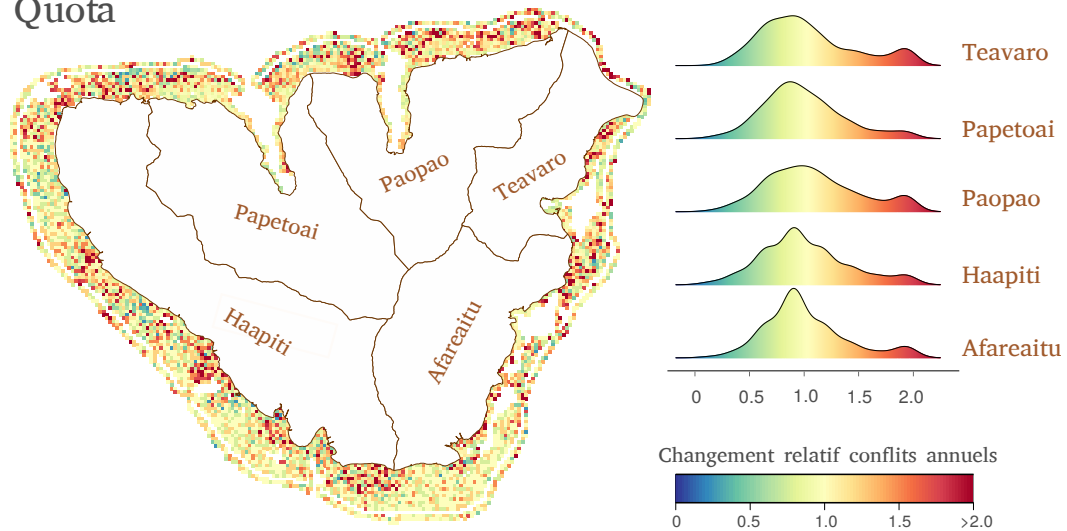
## Aide Financière



## AMP



## Quota



**Figure 5.16** – Répartition spatiale du changement relatif moyen sur les 4 dernières années du nombre de rencontres annuelles totales (i.e. entre pêcheurs et avec des touristes) pour les scénarios «Aide financière», «Zéro braconnage» et «Quota» sans perturbation

## 5.4 Discussion

Pour mettre en œuvre avec succès des initiatives de gestion des pêches, une compréhension claire de la dynamique d'utilisation des ressources est nécessaire, afin notamment de pouvoir prédire les réactions des pêcheurs face à la gestion envisagée. Dans le cas de la pêcherie récifale de Moorea, l'utilisation d'un modèle multi-agents nous a permis d'explorer quelles stratégies de gestion pourraient être envisagées dans le cadre de la révision du PGEM, considérant la dynamique de pêche à l'échelle de chaque nouvelle unité de gestion.

### 5.4.1 Aide financière pour l'acquisition d'un bateau moteur :

Nos résultats suggèrent qu'une stratégie de gestion proposant une aide financière aux pêcheurs pour l'acquisition d'un bateau moteur aurait, à l'échelle de Moorea, une efficacité faible aussi bien sur la ressource de poissons (et donc sur les captures) que sur les potentiels conflits entre pêcheurs et/ou opérateurs touristiques. Néanmoins, en augmentant la mobilité des pêcheurs, l'aide financière permettrait de répartir d'avantage la pression de pêche spatialement et donc d'éviter la sur-exploitation de certaines zones. En effet, la simulation du scénario « Statu quo » sans perturbation révèle que la biomasse de poissons diminue de près de la moitié en l'espace 20 ans dans certaines zones situées proches de la côte (cf encadrés dans Figure Annexe C.6). Ces zones maximisent à la fois l'habitat préférentiel du pêcheur, la biomasse de poissons, la distance à la côte et la fréquentation touristique et apparaissent donc dans notre modèle comme des "hot-spot" de pêche. Bien que l'aide financière n'a donc que peu d'effet sur la ressource globale de Moorea, elle peut avoir un effet positif sur ces zones à forte exploitation, et ce particulièrement pour les communes de Papetoai et Haapiti. Cependant, des exemples à travers le monde ont montré que de telles aides ont eu un effet néfaste sur les systèmes pêcheurs-poissons de par l'augmentation de la capacité de pêche engendrée [Milazzo, 1998; Munro and Sumaila, 2002; Sumaila et al., 2016]. Or, nos résultats révèlent également que les pêcheurs à grande mobilité sont capables de plus grandes captures par unité d'effort. Ce résultat peut s'expliquer par la théorie d' "utilisation optimale" qui prédit que les rendements de pêche augmentent avec la distance à la côte du fait d'une pression de pêche plus faible [Gordon, 1953; Caddy and Carocci, 1999]. Le problème étant qu'une augmentation du temps de déplacement associé à la mobilité du pêcheur peut encourager involontairement des pratiques de pêches moins durables afin de rentabiliser

le coût du déplacement et diminuer le temps de pêche en mer. Par exemple, des surcharges de poissons à bord ou des ancrages précipités sur le récif sont des pratiques qui peuvent survenir à mesure que la distance de déplacement augmente et pouvant conduire à une augmentation de mortalité par pêche et de destruction du corail [Stevenson *et al.*, 2013]. Il serait donc préférable, avant toute application, de tester la viabilité de cette aide sur un temps plus long afin de s'assurer que cette aide ne conduise pas sur plus long terme à une dégradation de la ressource.

#### 5.4.2 Mise en place d'un quota journalier :

A l'échelle de Moorea, la mise en place d'un quota journalier est la stratégie de gestion qui bénéficie le plus à la ressource et le plus rapidement (dès la première année de simulation). Ce résultat confirme d'autres études montrant que la restriction de captures permet de soutenir efficacement les populations de poissons en déclin [Campbell *et al.*, 2000; Ford, 2001; Andersen, 2012].

Cependant, cette stratégie de gestion est également celle qui conduit à plus d'inégalités spatiales et de contrastes entre les zones "gagnantes" et "perdantes". En effet, avec la mise en place de quota, il devient moins avantageux pour les pêcheurs d'aller loin car, bien qu'il y ait plus de ressource dans la pente externe que dans le lagon, ils ne peuvent pêcher plus que le seuil autorisé. Dès lors, on observe une situation inverse à l'aide financière, avec des pêcheurs qui favorisent d'avantage les zones à faible distance de la côte, se traduisant par une pression de pêche plus importante et par conséquent un appauvrissement de la ressource par rapport au « Statu quo » au bout de 20 ans dans ces zones. Ce contraste se répercute à l'échelle des comités de pêche. Par exemple, nos résultats suggèrent que la mise en place de quota par le comité de pêche de Paopao ne permettrait pas d'augmenter la biomasse de poissons en face de la commune.

Bien qu'efficace sur la ressource, la mise en place de quotas a un coût non négligeable pour les pêcheurs avec une diminution de près de la moitié des captures annuelles. Seules les zones considérées précédemment comme des "hot spot" de pêche, présentent une amélioration des captures annuelles, zones dans lesquelles la biomasse de poissons avait drastiquement diminué au bout de 20 ans dans le « Statu quo ». La mise en place d'un quota journalier peut bénéficier, comme pour l'aide financière, au repeuplement de la ressource et l'augmentation des captures dans ces zones critiques.

### 5.4.3 Respect du réseau d'AMP actuel :

Entre 2007 et 2017, l'espace maritime de Moorea comprenait un ensemble de huit Aires Marines Protégées (AMP) permanentes, mais qui, du fait d'un respect de la réglementation limité, n'ont pu correctement remplir leurs fonctions [Thiault *et al.*, 2017b, 2019]. Nos résultats ici suggèrent qu'une réglementation pleinement respectée au sein des AMP n'aurait pas conduit à de meilleurs résultats sur les 10 premières années, mais qu'une amélioration de la biomasse de poissons aurait pût être visible après ces 10 années préliminaires, conduisant même à une augmentation des captures en pente externe. Cela s'accorde avec les études démontrant que des Aires Marines Protégées correctement respectées peuvent, à moyen et long-terme, améliorer les captures et aider à rétablir les populations sur-exploitées [Russ *et al.*, 2003; Lester *et al.*, 2009; Goñi *et al.*, 2010]. Avec la mise en place d'AMP, les pêcheurs ne peuvent cependant pas profiter de l'amélioration de la ressource découlant du *spillover* des poissons qu'au bout de plusieurs années. Par conséquent, il est donc important de faire accepter ce type de gestion par la population locale avant toute implémentation en informant sur les bénéfices à long-terme mais également de pouvoir proposer des solutions permettant de contrebalancer les pertes de captures dont les pêcheurs sont victimes les premières années, afin de minimiser la pêche illégale et d'assurer les bénéfices à long-terme des AMP [Stewart and Possingham, 2005; Brown *et al.*, 2015].

Nos résultats révèlent également que ce bénéfice lié aux AMP est d'autant plus grand que lorsque le système ne subit pas de perturbation écologique. Ceci pourrait expliquer en partie pourquoi l'établissement du réseau d'AMP à Moorea a fourni jusqu'à présent de faibles bénéfices écologiques [Thiault *et al.*, 2019]. Etant donné le temps nécessaire pour produire des effets positifs dans les AMP, investir dans la mise en place d'aires marines protégées sans tenir compte des perturbations futures risque donc de réduire leur efficacité au fil du temps.

D'un point de vu spatial, l'une des principales conséquences à la mise en place d'AMP est la concentration des pêcheurs dans de nouvelles aires suite au déplacement de l'effort de pêche, pouvant encourager l'épuisement des ressources dans ces zones et la concurrence et conflits entre pêcheurs [Himes, 2003; Valcic, 2009; Stevenson *et al.*, 2013]. Ici nos résultats confirment que, lorsque ce dernier est pleinement respecté, le réseau d'AMP actuel de Moorea crée un déplacement de l'effort de pêche, avec une concentration des captures aux bordures des AMP les premières années et une augmentation des conflits entre pêcheurs. La conséquence de ce



changement d'allocation de l'effort est que des habitats et/ou espèces à l'extérieur du réseau d'AMP qui n'étaient pas ou peu exposé avant, subissent dorénavant une plus grande pression de pêche. En l'espace de 20 ans, notre modèle est capable de prédire cet épuisement de la ressource aux bordures des AMP.

#### 5.4.4 Limitations du modèle et perspectives :

L'une des principales limites à notre étude est le manque de répliques pour chaque scénario testé. Du fait de sa capacité à intégrer une grande quantité de variables et d'interactions, la modélisation multi-agents est capable de produire un ensemble de données extrêmement riche rendant l'analyse des sorties de plus en plus complexe et surtout demandeuse en ressource informatique [Lee *et al.*, 2015]. Par conséquent, une exploration du comportement du modèle par l'analyse de répliques sera nécessaire avant toutes futures communications à des gestionnaires afin d'y associer une marge d'incertitude.

Suite à une perturbation écologique de type COTS (Crown of Thorns Starfish) ou cyclone, les changements qui ont lieu sur le milieu benthique conduisent normalement à d'important changements de la composition de l'ensemble des poissons récifaux [Adam *et al.*, 2014; Lamy *et al.*, 2016]. Bien que notre modèle ici soit capable de reproduire cette dynamique benthique suite à une perturbation (i.e. le déclin du corail et la production d'algues associée), les conséquences sur les populations de poissons n'est détectable que sur la biomasse d'herbivores (les piscivores restant inchangés avec ou sans perturbation Figure 5.8). Ceci peut expliquer pourquoi peu de différences sont observées entre nos scénarios avec perturbation et sans perturbation. Un ajustement du modèle sur des données réelles observées permettrait une meilleure intégration de l'effet d'une perturbation écologique sur l'efficacité des scénarios de gestion testés.

CHAPITRE 6

Discussion générale

La pêche et la dégradation du corail suite à des stressseurs naturels ou anthropiques, sont deux perturbations majeures des récifs coralliens qui se produisent rarement de façon isolée. Pourtant notre compréhension de l'influence simultanée de ces deux pressions sur les écosystèmes coralliens reste relativement limitée [Wilson et al., 2008, 2010]. Il est pourtant important de déterminer quelle est la réponse du système couplé homme-environnement, et les stratégies de gestion qui permettent de bénéficier à la fois aux écosystèmes et aux populations qui en tirent des bénéfices.

Cette thèse tente de répondre à ces lacunes en explorant comment l'écosystème corallien d'un cas d'étude particulier répond à une perturbation d'origine naturelle (Chapitre 3), à une pression de pêche exercée simultanément (Chapitre 4) et explore différentes stratégies de gestion dans ce contexte (Chapitre 5). A travers différents outils de modélisation, cette thèse revisite les dynamiques écologiques passées d'un récif corallien exploité du Pacifique présentant des trajectoires de récupération suite à une dégradation subite du corail, et examine les changements écologiques à travers différents indicateurs dérivés des modèles. La construction de différents modèles sur la base d'un même cas d'étude permet de comparer et d'intégrer les différents résultats obtenus, dans l'objectif d'informer plus efficacement les structures de gestion locales.

## 6.1 Intégration des résultats

### 6.1.1 Effets combinés de la pêche et de la perturbation naturelle sur les populations marines

La dynamique des populations des récifs est étroitement liée à la présence des coraux qui conditionnent la qualité de l'habitat [Jones et al., 1997; Bruno et al., 2003; Pratchett et al., 2014]. Face à l'augmentation des régimes de perturbation et la dégradation de l'habitat corallien [Rosenzweig et al., 2008; Field et al., 2014; Hoegh-Guldberg et al., 2018], il est essentiel d'examiner la réponse de l'ensemble des communautés de l'écosystème afin d'évaluer les trajectoires de récupération des récifs coralliens. Suite aux dernières perturbations naturelles, les récifs de la pente externe de Moorea ont subi de nombreuses périodes de dégradation qui ont eu des répercussions importantes sur les communautés de poissons [Adjeroud et al., 2009; Traçon et al., 2011; Adam et al., 2014]. Toutefois, les répercussions de ces perturbations sur les communautés du lagon de Moorea n'avaient jusqu'à présent pas été considérées.

Cette thèse a tenté de combler cette lacune en développant des modèles écosystémiques qui considèrent à la fois les populations sédentaires de la pente externe, du lagon et les espèces plus

mobiles qui interagissent avec les deux habitats. Le Chapitre 3 a permis de mettre en évidence que la dégradation du corail en pente externe avait conduit à une réduction de certaines populations de poissons inféodées à la pente externe (ex ; corallivores et petits herbivores), mais avait été bénéfique à d'autres populations plus larges et mobiles comme les larges herbivores (« Scrapers », e.g. *Scaridae*) et les carnivores généralistes (« Invertebrate Mobile Feeders », e.g. *Lethrinidae*) qui disposent d'une niche écologique plus large [Smith et al., 2003]. Les herbivores et carnivores généralistes sont les groupes trophiques les plus représentés dans les récifs coralliens [Williams et al., 1983; Jones et al., 1991] et leur augmentation suite à une mortalité corallienne a déjà été observée dans d'autres cas d'étude [Wilson et al., 2006; Adam et al., 2014; Emslie et al., 2014]. En plus d'être rapidement colonisés par des algues les coraux morts supportent jusqu'à trois fois plus d'invertébrés mobiles que les coraux vivants [Kramer et al., 2014], pouvant expliquer l'augmentation du macrobenthos observée sur la pente externe à Moorea, ce qui a permis d'augmenter la disponibilité de la ressource de ces groupes. Bien que les perturbations naturelles n'affectent généralement pas directement le lagon, l'augmentation de ces groupes d'espèces mobiles a eu des répercussions sur les populations inféodées au lagon, avec une réduction notamment des espèces détritivores du macrobenthos (Chapitre 3).

En réduisant l'abondance et/ou la biomasse des espèces exploitées, la pêche a des effets directs sur les récifs coralliens [Russ and Alcalá, 1989; Roberts, 1995; Robinson et al., 2017; Graham et al., 2017]. Aujourd'hui, la majorité des récifs coralliens sont soumis à une sur-exploitation des ressources marines, particulièrement sur les espèces de grande taille [Jackson et al., 2001; Dulvy et al., 2003; Mumby, 2006; MacNeil et al., 2015].

Les travaux conduits lors de cette thèse ne montrent pas de signe de sur-exploitation des ressources marines à Moorea durant la dernière période de perturbation (Chapitre 4). Bien que certaines espèces semblent toutefois pleinement exploitées, comme les mérus et les carangues, les herbivores et les carnivores généralistes continuent de présenter des biomasses importantes à Moorea ( $50 \text{ g.m}^2$  et  $9 \text{ g.m}^2$  respectivement en 2010) et semblent faiblement affectés par la pêche avec des taux de mortalité de 0.5 et 0.6 respectivement. Toutefois, les résultats du modèle multi-agent développé dans cette étude (Chapitre 5), a montré qu'il peut y avoir une hétérogénéité spatiale importante des captures, pouvant conduire sur certaines zones à une réduction importante de la biomasse totale de poissons. Une approche écosystémique des pêches

à fine échelle est donc nécessaire pour guider au mieux la durabilité des pêcheries à Moorea.

Les perturbations qui modifient l'habitat effectuent un contrôle de type «bottom-up» sur les populations marines, alors que l'exploitation des ressources marines qui a majoritairement tendance à cibler des individus de grandes tailles, appartenant à des niveaux trophiques élevés, est susceptible d'effectuer un contrôle de type «top-down» [Cury *et al.*, 2003]. Du fait de la complexité des récifs coralliens, il est toutefois difficile d'identifier quel contrôle est responsable des changements observés [Wilson *et al.*, 2008, 2010]. Certaines études ont identifié des changements principalement attribuables à la pêche [McClanahan and Arthur, 2001; Bozec *et al.*, 2016; Mellin *et al.*, 2016], tandis que d'autres ont identifié le déclin corail comme le facteur le plus important [Grigg, 1994; Jones *et al.*, 2004]. L'intensité et l'étendue de ces deux types de perturbations pouvant être très variables d'un récif à un autre, une telle compréhension doit passer par l'analyse de cas d'étude locaux.

La modélisation trophique utilisée dans cette thèse a permis l'exploration de cette lacune (Chapitre 3 et 4). L'analyse statique du réseau trophique de l'écosystème de Moorea a suggéré dans un premier temps l'hypothèse qu'un effet «top down» de la pêche pouvait contre-balancer l'effet «bottom-up» en pente externe de la perturbation (Chapitre 3). Les simulations dynamiques ont également montré qu'une variabilité de l'effort de pêche pouvait avoir des effets indirects sur les communautés de poissons de petites tailles (tels que les petits piscivores, herbivores et planktivores) sur lesquelles les prédateurs se nourrissent, suggérant un important contrôle de type «top-down» sur l'écosystème de Moorea, particulièrement durant une période de perturbation (Chapitre 4). De telles réponses proies-prédateurs ont été décrites aux Caraïbes [Vermeij *et al.*, 2015], en Afrique de l'Est [McClanahan *et al.*, 1999] et en Australie [Graham *et al.*, 2003; Ceccarelli *et al.*, 2006]. Toutefois, les relations proies-prédateurs (et donc le contrôle «top-down») étant exacerbées durant une période de dégradation du corail, cela pourrait expliquer pourquoi les preuves de cascades trophiques dans les récifs coralliens sont à ce jour ambiguës [Rizzari *et al.*, 2015; Casey *et al.*, 2016; Roff *et al.*, 2016].

### 6.1.2 Effets combinés de la pêche et de la perturbation naturelle sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème

Bien que nous commençons à comprendre les impacts de la dégradation de l'habitat corallien sur les populations, les liens entre ces changements et la structure et le fonctionnement des écosystèmes coralliens ont rarement été établis.

L'analyse d'indicateurs écosystémiques, résultant des modèles Ecopath et Ecosim développés dans cette thèse, a montré qu'au cours de la dernière perturbation majeure du corail, le fonctionnement de l'écosystème corallien de Moorea s'est considérablement altéré. Le déclin des espèces spécialistes du corail (telles que les corallivores et les herbivores territoriaux de petite taille) ont conduit à une diminution de la diversité des flux alimentaires en pente externe (Chapitre 3). En parallèle, le développement d'algues et d'invertébrés suite à la dégradation du corail ont bénéficié aux larges herbivores et carnivores généralistes, qui ont eu pour effet une intensification des flux alimentaires du système. Avec une diminution des espèces détritivores dans le lagon, l'écosystème dans son ensemble a réduit sa capacité de recyclage et son efficacité de transfert. Cette réorganisation dans la composition des communautés de poissons observée dans des études précédentes (e.g. *Adam et al.* [2014]) a été considérée comme une capacité du système à maintenir sa biomasse totale au cours d'une perturbation naturelle, suggérant la résilience de ce dernier [*Lamy et al.*, 2015]. Toutefois ici nous avons pu mettre en évidence que, même si la biomasse totale des communautés restait inchangée (voir même augmentait, Chapitre 4) au cours d'un régime de perturbation, la structure et le fonctionnement de l'écosystème n'en restait pas moins altéré, avec une simplification considérable du réseau d'interactions trophiques de Moorea et une réduction de sa capacité à recycler (Chapitre 3). Les simulations dynamiques ont également montré qu'en exerçant un contrôle «top-down» la pêche pouvait contrebalancer cet effet en diminuant la mortalité par prédation des poissons de petites tailles (tels que les corallivores et herbivores territoriaux) et des invertébrés benthiques qui contribuent aux processus de recyclage de la matière organique (Chapitre 4).

Le fonctionnement des réseaux trophiques est généralement fondé sur une structure hiérarchique de type pyramidale où la biomasse des organismes diminue des producteurs vers les hauts niveaux trophiques consommateurs en raison de transferts d'énergie inefficaces [*Lindeman*, 1942; *Libralato et al.*, 2014]. Les écosystèmes coralliens suivent habituellement cette structure

classique, même si certaines exceptions semblent exister [*Sandin et al.*, 2008; *Mourier et al.*, 2016]. Toutefois, les contrôles de type «bottom-up» ou «top-down» peuvent perturber cette structure pyramidale [*Graham et al.*, 2017; *Hempson et al.*, 2018].

L'analyse de spectres trophiques (Chapitre 3) et de la structure des biomasses relatives des poissons (Chapitre 4) ont permis d'explorer l'évolution potentielle de la structure trophique de Moorea face à une dégradation du corail et une variation de pression de pêche. La construction des spectres trophiques *avant*, *pendant* et *après* perturbation a révélé une réduction des groupes trophiques intermédiaires (TL [2.5-3]) et une augmentation des mésoprédateurs (TL [3-3.5]) durant la période de perturbation (Chapitre 3). Des résultats similaires ont été observés aux Seychelles suite à un épisode massif de blanchissement du corail [*Hempson et al.*, 2018] où les récifs ayant basculés vers un état de macro-algues sont devenus de plus en plus dominés par les espèces herbivores, développant une structure pyramidale plus «concave» due à la perte des niveaux trophiques intermédiaires. En revanche les récifs qui se sont rétablis après le blanchissement ont regagné une structure pyramidale «bottom-heavy» avec une récupération des niveaux trophiques intermédiaires [*Hempson et al.*, 2018]. Ces mêmes tendances ont également été révélées par le modèle dynamique (Chapitre 4). Nous avons aussi montré que la pêche peut favoriser un retour à une structure pyramidale de type «bottom-heavy» en minimisant la mortalité par prédation des niveaux trophiques intermédiaires au cours d'un régime de perturbation.

### **6.1.3 Effets combinés de la pêche et de la perturbation naturelle sur les services écosystémiques**

La dégradation du recouvrement corallien suite à une perturbation d'origine naturelle ou anthropique peut affecter le recrutement l'abondance et la diversité des espèces tributaires du corail [*Pratchett et al.*, 2014; *Darling et al.*, 2017] et donc réduire la productivité de la pêche lagunaire [*Ainsworth et al.*, 2015]. Les rendements de pêche peuvent à leur tour être négativement affectés à mesure que l'habitat corallien se dégrade [*Rogers et al.*, 2014], ayant des répercussions importantes sur les populations insulaires qui dépendent de la pêche [*Cinner et al.*, 2012]. Pourtant, de récentes études portant sur des simulations théoriques [*Rogers et al.*, 2018a,b] ou sur la base d'observations aux Seychelles [*Robinson et al.*, 2018] révèlent des résultats contrastés avec une possible amélioration des captures suite à une dégradation du corail.

Dans le cas de Moorea, l'ensemble des modèles développés dans cette thèse ont suggéré que la récente perturbation avait eu des effets positifs sur la production halieutique lagonaire. Les modèles écosystémiques ont indiqué une augmentation des captures d'herbivores mobiles (i.e. « Scrapers » et « Grazers ») et du groupe des carnivores généralistes durant la période de perturbation (Chapitre 3 et 4). Les captures totales par unité d'effort résultant des simulations multi-agents étaient également supérieures pour les scénarios avec perturbation que celles sans perturbation (Chapitre 5). L'augmentation de la biomasse d'herbivores (Chapitre 3-5) et de carnivores généralistes (Chapitre 3) bénéficie directement à la pêche. Ces résultats suggèrent donc que la pêche peut être maintenue suite à un régime de perturbation. Toutefois, la répartition des espèces pêchées pourrait devenir de plus en plus hétérogènes si les récifs perdent leur capacité de récupération [Robinson et al., 2018], impactant indirectement les pêcheurs dont la mobilité est réduite.

## 6.2 Implication pour la gestion de Moorea

Nous montrons grâce à cette thèse l'importance d'adopter une approche écosystémique pour la gestion des récifs coralliens qui puisse intégrer à la fois les perturbations de type « bottom-up » (la dégradation du corail) et « top-down » (les activités de pêche). Bien qu'il soit important de limiter l'impact direct de la pêche sur les espèces exploitées afin d'assurer leur bon renouvellement [McClanahan et al., 2011], il est aussi crucial de porter une attention particulière aux populations non exploitées sur lesquelles la plupart des prédateurs s'alimentent [Hempson et al., 2017] et dont certaines peuvent favoriser les trajectoires de récupération [Mumby et al., 2007]. Sachant que ces populations sont les plus vulnérables à une dégradation du corail [Pratchett et al., 2011], il est important que les différentes stratégies de gestion puissent limiter l'impact des régimes de perturbations naturelles. Dans cette thèse nous avons montré que lorsque le recouvrement corallien était faible, le fait de libérer les niveaux trophiques intermédiaires de la prédation en continuant d'exercer une pression de pêche, pouvait limiter l'impact de la perturbation sur ces populations (Chapitre 4). Ce résultat offre une perspective nouvelle sur l'impact de la pêche, avec différentes lignes directrices pour la gestion de Moorea.

Si l'objectif de gestion est de favoriser le recrutement du corail dans une zone, nos résultats laissent entendre que la forte mortalité par prédation des poissons herbivores lorsque le recou-



vrement corallien est faible, pourrait limiter leur récupération si la zone est fermée à la pêche en raison de l'augmentation des prédateurs. Considérant l'importance des processus d'herbivorie dans la récupération des récifs coralliens [Mumby *et al.*, 2007; Marshall and Mumby, 2015; Holbrook *et al.*, 2016], la mise en place d'AMP pour favoriser la récupération du corail serait alors contre-productif. Toutefois il est important de noter que ce résultat vaut dans le cas où l'habitat corallien est réduit. Si la disponibilité de refuge pour les proies est grande, les prédateurs peuvent en retour être limité en ressource et devenir plus vulnérables à leur exploitation [Williams *et al.*, 2015; Rogers *et al.*, 2018b], ce qui peut expliquer pourquoi aucun signe de sur-exploitation n'a été détecté à Moorea durant la période de perturbation. L'adaptation des plans de gestion aux différents états du corail et aux perturbations environnementales est donc nécessaire afin d'atteindre les objectifs de gestion visés. Voici donc de nouveaux éléments, s'il en étaient besoin, qui plaide en la faveur de la nécessité d'une gestion adaptative.

Si l'objectif de gestion est de favoriser les rendements de pêche, l'ensemble de nos résultats concordent avec d'autres études récentes [Robinson *et al.*, 2018; Rogers *et al.*, 2018a,b] sur le fait que la productivité halieutique peut être maintenue (voir améliorée) suite à une dégradation du corail. Cela suggère que ces zones et/ou périodes de temps peuvent être bénéfiques à la pêche et ne devraient pas être fermées. Les zones et/ou périodes qui gagneraient à être protégées de la pêche sont au contraire là où le recouvrement corallien est le plus important et le plus complexe. Ces habitats supportent les plus grandes abondances et diversités d'espèces [Gratwicke and Speight, 2005b; Wilson *et al.*, 2012; Newman *et al.*, 2015] et leur protection pourraient servir de potentielles «sources larvaires» [Dubois *et al.*, 2016]. Etant également les plus vulnérables à l'exploitation des prédateurs [Rogers *et al.*, 2018b], des efforts supplémentaires de contrôle de l'effort de pêche devraient se faire dans ces zones et/ou périodes de temps ou les récifs coralliens sont en bonne santé.

## 6.3 Limites de l'étude

L'ensemble des modèles développés dans cette thèse a permis dans un premier temps la synthèse et l'intégration d'un grand nombre de données disponibles à Moorea, et la mise en évidence des informations manquantes à ce jour (Chapitre 2). Par exemple, bien que les programmes de suivis du CRIOBE et du LTER fournissent des données de qualité sur le recouvrement corallien, le recouvrement algale ou l'abondance de la plupart des poissons récifaux, les protocoles d'échantillonnage ne permettent pas à ce jour un suivi efficace des hauts prédateurs et de certaines espèces exploitées. Par ailleurs, les données sur la macrofaune (invertébrés vivant au-dessus du benthos) et meiofaune benthique (invertébrés vivant dans les sédiments) sont rares et remontent à des études lointaines (e.g. *Salvat* [1971]; *Vaugelas* [1980]), nous conduisant à faire des extrapolations à partir de données acquises il y a plus de 40 ans. Elles sont également absentes concernant les poissons cryptiques. Comme l'ensemble de cette faune cryptique joue un rôle important dans l'écologie des récifs coralliens [*Depczynski and Bellwood*, 2003; *Brandl et al.*, 2018] de nouveaux travaux seraient nécessaires et permettraient d'améliorer nos modèles écosystémiques. De plus, les données de cycle vital comme le taux de production ou de consommation de la plupart des espèces sont rares. Certains groupes fonctionnels de notre modèle, sont constitués d'espèces pour lesquelles peu de données biologiques sont disponibles, ce qui nous a conduit à extrapoler à tout le groupe ces paramètres à partir de quelques espèces dont les données étaient disponibles. Certains de ces travaux sont encours par des équipes du CRIOBE. Outre les paramètres biologiques, l'évaluation des stocks de poissons lagunaires reste encore difficile. Notre estimation des captures basée ici sur des données de consommation provenant d'enquêtes sociales, se situent dans la gamme des évaluations passées [*Leenhardt et al.*, 2012] et ont permis d'actualiser nos estimations, mais des travaux plus approfondis sur l'évaluation de la production halieutique et l'effort de pêche à Moorea en considérant les changements de régimes et de pratiques de pêche, sont nécessaires.

Malgré ces incertitudes, nos modèles Ecopath, Ecosim et Multi-agents ont permis de reproduire les dynamiques principales observées de la plupart des groupes fonctionnels à Moorea, nous permettant d'améliorer nos connaissances sur les effets combinés de la pêche et d'une perturbation naturelle sur les populations marines, le fonctionnement de l'écosystème et les services écosystémiques associés.

## 6.4 Directions futures

Face aux observations de plus en plus nombreuses de récifs coralliens exploités ayant basculés d'un état dominé par les coraux vers des états dominés par les macro-algues, il est crucial que nous améliorions notre compréhension des effets cumulés de la pêche et des perturbations naturelles sur les trajectoires de récupération de récifs coralliens. Les différents scénarios testés dans cette thèse ont tous eu peu d'influence sur la récupération du corail et sur la sensibilité du système à basculer vers un état dominé par les macro-algues, suggérant qu'actuellement la pêche à Moorea n'affecte pas la dynamique du corail. Toutefois une meilleure intégration des processus liés aux coraux serait nécessaire. Par exemple, la prise en compte des autres facteurs de stress locaux, tel que les effets de la pollution de l'eau sur la récupération du corail ou bien l'impact des activités destructrices du corail (ancrages de bateau, plongées...), permettrait de mieux prédire les trajectoires de récupération de l'écosystème de Moorea. De futurs travaux de recherche devraient s'intéresser également aux effets des cycles de vie larvaire des groupes d'espèces mobiles et de leur connectivité entre le lagon et la pente externe. Sachant que la plupart de ces espèces sont elles-mêmes des proies à un certain stade de leur vie et bénéficient du corail pour se réfugier, une meilleure intégration du cycle larvaire dans les modèles écosystémiques pourrait nuancer les résultats présentés dans cette thèse. Finalement, sachant qu'il existe une sélectivité sur la taille des individus pêchés à Moorea [Rassweiler *et al.*, 2019], une modélisation basée sur une structure de taille des individus devrait permettre de mieux détailler les dynamiques écologiques explorées dans cette thèse. Enfin, mieux intégrer les processus influençant le choix des pêcheurs permettrait également de mieux affiner nos modèles socio-écologiques.

## 6.5 Remarques finales

Les récifs de Polynésie sont probablement les moins dégradés au monde actuellement [Wilkinson, 2008; Wilkinson *et al.*, 2016], car leur éloignement des continents les protège en grande partie d'une certain nombres de stress, non présents ou moins développés dans les états insulaires isolés [Halpern *et al.*, 2007; Hughes *et al.*, 2017a; Cinner *et al.*, 2018]. Cependant, l'augmentation en fréquence des tempêtes cycloniques, des épisodes de blanchissement des coraux et des événements COTS sont des préoccupations majeures. Face à ces menaces, de nombreux programmes

de suivi ont été mis en place (e.g. SO CORAIL, LTER), faisant appel parfois à des sciences participatives (e.g. "Un Oeil sur le Corail"). Les gestionnaires travaillent en lien avec les populations locales pour tenter de gérer durablement les ressources tout en leur permettant de se réapproprier leurs cultures et traditions de pêche. Les consciences politiques et la volonté d'agir pour la conservation des récifs coralliens s'améliorent ("2018 : Année Internationale des Récifs coralliens") mais toutes ces actions qui se développent localement ne protégeront probablement pas les récifs coralliens des effets à plus grande échelle du changement climatique [*Graham et al.*, 2008; *Spalding and Brown*, 2015; *Pendleton et al.*, 2016; *Harvey et al.*, 2018; *Bruno et al.*, 2019]. Les récifs coralliens pourront-ils s'adapter aux changements climatiques rapides au cours des prochaines décennies? Des efforts supplémentaires sont nécessaires pour d'avantage prédire et informer les gestionnaires des futurs effets du changement climatique sur l'ensemble de l'écosystème corallien et sur les populations côtières qui en sont tributaires [*Cinner et al.*, 2012]. Une façon certaine d'éviter ces changements serait toutefois de réduire nos émissions de gaz à effets de serre et de stabiliser le climat de la Terre le plus rapidement possible.



# Bibliographie

- Abbott, J. K., and A. C. Haynie, What are we protecting? fisher behavior and the unintended consequences of spatial closures as a fishery management tool, *Ecological Applications*, 22(3), 762–777, 2012.
- Adam, T. C., R. J. Schmitt, S. J. Holbrook, A. J. Brooks, P. J. Edmunds, R. C. Carpenter, and G. Bernardi, Herbivory, connectivity, and ecosystem resilience : response of a coral reef to a large-scale perturbation, *PloS one*, 6(8), e23,717, 2011.
- Adam, T. C., A. J. Brooks, S. J. Holbrook, R. J. Schmitt, L. Washburn, and G. Bernardi, How will coral reef fish communities respond to climate-driven disturbances? insight from landscape-scale perturbations, *Oecologia*, 176(1), 285–296, 2014.
- Adjeroud, M., et al., Recurrent disturbances, recovery trajectories, and resilience of coral assemblages on a south central pacific reef, *Coral Reefs*, 28(3), 775–780, 2009.
- Ahrens, R. N., C. J. Walters, and V. Christensen, Foraging arena theory, *Fish and fisheries*, 13(1), 41–59, 2012.
- Ainsworth, C. H., P. Mumby, et al., Coral–algal phase shifts alter fish communities and reduce fisheries production, *Global change biology*, 21(1), 165–172, 2015.
- Albright, R., et al., Reversal of ocean acidification enhances net coral reef calcification, *Nature*, 531(7594), 362, 2016.
- Alcala, C., and G. Russ, Role of socioeconomic factors in coral reef protection and management, in *Proceedings of the Ninth International Coral Reef Symposium, Bali, 23-27 October 2000*, vol. 1, pp. 29–32, 2002.
- Allison, H. E., and R. J. Hobbs, Navigating social-ecological systems : building resilience for complexity and change, 2003.

- Alter, S. E., E. Rynes, and S. R. Palumbi, Dna evidence for historic population size and past ecosystem impacts of gray whales, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(38), 15,162–15,167, 2007.
- Andersen, J. L., Danish fisheries : Management, fleet structure and economic performance, *Department of Food and Resource Economics*, (2012-2), 2012.
- Anderson, M. J., A new method for non-parametric multivariate analysis of variance, *Austral ecology*, 26(1), 32–46, 2001.
- Andréfouët, S., P. Mumby, M. McField, C. Hu, and F. Muller-Karger, Revisiting coral reef connectivity, *Coral Reefs*, 21(1), 43–48, 2002.
- Arias-Gonzales, J., Fonctionnement trophique d'un écosystème récifal : secteur de tiahura, ile de moorea, polynésie française, Ph.D. thesis, Ecole Pratique des Hautes Etudes, 1993.
- Arias-González, J. E., E. Nuñez-Lara, C. González-Salas, and R. Galzin, Trophic models for investigation of fishing effect on coral reef ecosystems, *Ecological Modelling*, 172(2-4), 197–212, 2004.
- Aswani, S., P. J. Mumby, A. C. Baker, P. Christie, L. J. McCook, R. S. Steneck, and R. H. Richmond, Scientific frontiers in the management of coral reefs, *Frontiers in Marine Science*, 2, 50, 2015.
- Atkinson, M. J., and R. W. Grigg, Model of a coral reef ecosystem, *Coral Reefs*, 3(1), 13–22, 1984.
- Aubanel, A., Evaluation socio-économique de la pêche en milieu corallien dans l'île de moorea, *Journal de la Société des Océanistes*, 96(1), 49–62, 1993.
- Balvanera, P., et al., Linking biodiversity and ecosystem services : current uncertainties and the necessary next steps, *Bioscience*, 64(1), 49–57, 2013.
- Ban, S. S., N. A. Graham, and S. R. Connolly, Evidence for multiple stressor interactions and effects on coral reefs, *Global Change Biology*, 20(3), 681–697, 2014.
- Banse, K., and S. Mosher, Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations, *Ecological monographs*, 50(3), 355–379, 1980.

- Baskett, M. L., R. M. Nisbet, C. V. Kappel, P. J. Mumby, and S. D. Gaines, Conservation management approaches to protecting the capacity for corals to respond to climate change : a theoretical comparison, *Global Change Biology*, 16(4), 1229–1246, 2010.
- Bass, D., and I. Miller, Crown-of-thorns starfish and coral surveys using the manta tow and scuba search techniques, *Long-term Monitoring of the Great Barrier Reef Standard Operational Procedure*, (1), 1996.
- Baum, J. K., and B. Worm, Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances, *Journal of Animal Ecology*, 78(4), 699–714, 2009.
- Bellwood, D. R., A. S. Hoey, and J. H. Choat, Limited functional redundancy in high diversity systems : resilience and ecosystem function on coral reefs, *Ecology letters*, 6(4), 281–285, 2003.
- Bellwood, D. R., T. P. Hughes, C. Folke, and M. Nyström, Confronting the coral reef crisis, *Nature*, 429(6994), 827, 2004.
- Bellwood, D. R., T. P. Hughes, and A. S. Hoey, Sleeping functional group drives coral-reef recovery, *Current Biology*, 16(24), 2434–2439, 2006.
- Bivand, R., T. Keitt, B. Rowlingson, E. Pebesma, M. Sumner, R. Hijmans, and E. Rouault, Bindings for the geospatial data abstraction library : Package “rgdal”, 2016.
- Bouchet, P., and C. M. Duarte, The exploration of marine biodiversity : scientific and technological challenges, *Fundación BBVA*, 33, 2006.
- Bourdaud, P., D. Gascuel, A. Bentorcha, and A. Brind’Amour, New trophic indicators and target values for an ecosystem-based management of fisheries, *Ecological Indicators*, 61, 588–601, 2016.
- Bozec, Y.-M., and P. J. Mumby, Synergistic impacts of global warming on the resilience of coral reefs, *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 370(1659), 20130,267, 2015.
- Bozec, Y.-M., D. Gascuel, and M. Kulbicki, Trophic model of lagoonal communities in a large open atoll (uvea, loyalty islands, new caledonia), *Aquatic Living Resources*, 17(2), 151–162, 2004.



- Bozec, Y.-M., S. O'Farrell, J. H. Bruggemann, B. E. Luckhurst, and P. J. Mumby, Tradeoffs between fisheries harvest and the resilience of coral reefs, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(16), 4536–4541, 2016.
- Branch, T. A., et al., Fleet dynamics and fishermen behavior : lessons for fisheries managers, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *63*(7), 1647–1668, 2006.
- Brandl, S. J., C. H. Goatley, D. R. Bellwood, and L. Tornabene, The hidden half : ecology and evolution of cryptobenthic fishes on coral reefs, *Biological Reviews*, *93*(4), 1846–1873, 2018.
- Brenier, A., Pertinence des approches participatives pour le suivi écosystémique des pêcheries récifales, *PROJET*, *2*, 1, 2009.
- Brown, C. J., S. Abdullah, and P. J. Mumby, Minimizing the short-term impacts of marine reserves on fisheries while meeting long-term goals for recovery, *Conservation Letters*, *8*(3), 180–189, 2015.
- Bruno, J. F., and E. R. Selig, Regional decline of coral cover in the indo-pacific : timing, extent, and subregional comparisons, *PLoS one*, *2*(8), e711, 2007.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz, and M. D. Bertness, Inclusion of facilitation into ecological theory, *Trends in Ecology & Evolution*, *18*(3), 119–125, 2003.
- Bruno, J. F., H. Sweatman, W. F. Precht, E. R. Selig, and V. G. Schutte, Assessing evidence of phase shifts from coral to macroalgal dominance on coral reefs, *Ecology*, *90*(6), 1478–1484, 2009.
- Bruno, J. F., I. M. Côté, and L. T. Toth, 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*, 307–334, 2019.
- Caddy, J., and F. Carocci, The spatial allocation of fishing intensity by port-based inshore fleets : a gis application, *ICES Journal of Marine Science*, *56*(3), 388–403, 1999.
- Cammen, L. M., Ingestion rate : an empirical model for aquatic deposit feeders and detritivores, *Oecologia*, *44*(3), 303–310, 1979.
- Campbell, D., D. Brown, and T. Battaglene, Individual transferable catch quotas : Australian experience in the southern bluefin tuna fishery, *Marine Policy*, *24*(2), 109–117, 2000.

- Carscadden, J., K. Frank, and W. Leggett, Ecosystem changes and the effects on capelin (*malotus villosus*), a major forage species, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *58*(1), 73–85, 2001.
- Cascorbi, A., Seafood report : Hawaiian octopus *Octopus cyanea*, *Tech. rep.*, Sea watch, Monterey Bay Aquarium, 1990.
- Casey, J. M., A. H. Baird, S. J. Brandl, M. O. Hoogenboom, J. R. Rizzari, A. J. Frisch, C. E. Mirbach, and S. R. Connolly, A test of trophic cascade theory : fish and benthic assemblages across a predator density gradient on coral reefs, *Oecologia*, pp. 1–15, 2016.
- Cebrian, J., Patterns in the fate of production in plant communities, *The American Naturalist*, *154*(4), 449–468, 1999.
- Cebrian, J., Variability and control of carbon consumption, export, and accumulation in marine communities, *Limnology and Oceanography*, *47*(1), 11–22, 2002.
- Ceccarelli, D. M., T. P. Hughes, and L. J. McCook, Impacts of simulated overfishing on the territoriality of coral reef damselfish, *Marine Ecology Progress Series*, *309*, 255–262, 2006.
- Cesar, H., L. Burke, and L. Pet-Soede, The economics of worldwide coral reef degradation. cesar environmental economics consulting (ceec), 2003.
- Chaalali, A., et al., From species distributions to ecosystem structure and function : A methodological perspective, *Ecological Modelling*, *334*, 78–90, 2016.
- Cheung, W. W., and U. R. Sumaila, Trade-offs between conservation and socio-economic objectives in managing a tropical marine ecosystem, *Ecological Economics*, *66*(1), 193–210, 2008.
- Christensen, V., and D. Pauly, Ecopath ii—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics, *Ecological modelling*, *61*(3-4), 169–185, 1992.
- Christensen, V., and C. J. Walters, Ecopath with ecosim : methods, capabilities and limitations, *Ecological modelling*, *172*(2), 109–139, 2004.
- Christensen, V., C. J. Walters, D. Pauly, et al., Ecopath with ecosim : a user’s guide, *Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver*, *154*, 2005.
- Cinner, J., Coral reef livelihoods, *Current Opinion in Environmental Sustainability*, *7*, 65–71, 2014.

- Cinner, J. E., Social-ecological traps in reef fisheries, *Global Environmental Change*, *21*, 835–839, 2011.
- Cinner, J. E., T. R. McClanahan, N. A. Graham, T. M. Daw, J. Maina, S. M. Stead, A. Wamukota, K. Brown, and Ö. Bodin, Vulnerability of coastal communities to key impacts of climate change on coral reef fisheries, *Global Environmental Change*, *22*(1), 12–20, 2012.
- Cinner, J. E., et al., Gravity of human impacts mediates coral reef conservation gains, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(27), E6116–E6125, 2018.
- Claudet, J., et al., Marine reserves : size and age do matter, *Ecology letters*, *11*(5), 481–489, 2008.
- Coker, D. J., S. K. Wilson, and M. S. Pratchett, Importance of live coral habitat for reef fishes, *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *24*(1), 89–126, 2014.
- Cole, L. E., S. A. Bhagwat, and K. J. Willis, Recovery and resilience of tropical forests after disturbance, *Nature communications*, *5*, 3906, 2014.
- Coll, M., and J. Steenbeek, Standardized ecological indicators to assess aquatic food webs : The ecoind software plug-in for ecopath with ecosim models, *Environmental Modelling & Software*, *89*, 120–130, 2017.
- Coll, M., L. J. Shannon, C. L. Moloney, I. Palomera, and S. Tudela, Comparing trophic flows and fishing impacts of a nw mediterranean ecosystem with coastal upwelling systems by means of standardized models and indicators, *ecological modelling*, *198*(1-2), 53–70, 2006.
- Coll, M., I. Palomera, and S. Tudela, Decadal changes in a nw mediterranean sea food web in relation to fishing exploitation, *Ecological Modelling*, *220*(17), 2088–2102, 2009.
- Colléter, M., J. Guitton, and D. Gascuel, An introduction to the ecotroph r package : Analyzing aquatic ecosystem trophic networks., *R Journal*, *5*(1), 2013.
- Collin, A., J. L. Hench, Y. Pastol, S. Planes, L. Thiault, R. J. Schmitt, S. J. Holbrook, N. Davies, and M. Troyer, High resolution topobathymetry using a pleiades-1 triplet : Moorea island in 3d, *Remote Sensing of Environment*, *208*, 109–119, 2018.
- Corrales, X., et al., Hindcasting the dynamics of an eastern mediterranean marine ecosystem under the impacts of multiple stressors, *Marine Ecology Progress Series*, *580*, 17–36, 2017.

- Cox, C., A. Valdivia, M. McField, K. Castillo, and J. F. Bruno, Establishment of marine protected areas alone does not restore coral reef communities in belize, *Marine Ecology Progress Series*, 563, 65–79, 2017.
- Crain, C. M., K. Kroeker, and B. S. Halpern, Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems, *Ecology letters*, 11(12), 1304–1315, 2008.
- Crossman, D. J., H. J. Choat, K. D. Clements, T. Hardy, and J. McConochie, Detritus as food for grazing fishes on coral reefs, *Limnology and Oceanography*, 46(7), 1596–1605, 2001.
- Crowther, T. W., et al., Mapping tree density at a global scale, *Nature*, 525(7568), 201, 2015.
- Cury, P., L. Shannon, and Y.-J. Shin, The functioning of marine ecosystems : a fisheries perspective, *Responsible fisheries in the marine ecosystem*, pp. 103–123, 2003.
- Cury, P. M., and V. Christensen, Quantitative ecosystem indicators for fisheries management, 2005.
- Dame, J. K., and R. R. Christian, A statistical test of network analysis : Can it detect differences in food web properties?, *Ecosystems*, 10(6), 906–923, 2007.
- Darling, E. S., Assessing the effect of marine reserves on household food security in kenyan coral reef fishing communities, *PloS one*, 9(11), e113,614, 2014.
- Darling, E. S., and I. M. Côté, Seeking resilience in marine ecosystems, *Science*, 359(6379), 986–987, 2018.
- Darling, E. S., N. A. Graham, F. A. Januchowski-Hartley, K. L. Nash, M. S. Pratchett, and S. K. Wilson, Relationships between structural complexity, coral traits, and reef fish assemblages, *Coral Reefs*, 36(2), 561–575, 2017.
- Davies, N., et al., Simulating social-ecological systems : the island digital ecosystem avatars (idea) consortium, *GigaScience*, 5(1), 14, 2016.
- de Loma, T. L., C. W. Osenberg, J. S. Shima, Y. Chancerelle, N. Davies, A. J. Brooks, and R. Galzin, A framework for assessing impacts of marine protected areas in moorea (french polynesia), *Pacific Science*, 62(3), 431–441, 2008.
- Depczynski, M., and D. R. Bellwood, The role of cryptobenthic reef fishes in coral reef trophodynamics, *Marine Ecology Progress Series*, 256, 183–191, 2003.

- Desurmont, A., Papua new guinea sea cucumber and beche-de-mer identification cards, *Beche-de-mer Information Bulletin*, 9, 12–15, 2003.
- Di Lorenzo, M., J. Claudet, and P. Guidetti, Spillover from marine protected areas to adjacent fisheries has an ecological and a fishery component, *Journal for Nature Conservation*, 32, 62–66, 2016.
- Dill, L. M., M. R. Heithaus, and C. J. Walters, Behaviorally mediated indirect interactions in marine communities and their conservation implications, *Ecology*, 84(5), 1151–1157, 2003.
- Done, T., P. Dayton, A. Dayton, and R. Steger, Regional and local variability in recovery of shallow coral communities : Moorea, french polynesia and central great barrier reef, *Coral Reefs*, 9(4), 183–192, 1991.
- Doney, S. C., et al., Climate change impacts on marine ecosystems, 2011.
- Dubois, M., V. Rossi, E. Ser-Giacomi, S. Arnaud-Haond, C. López, and E. Hernández-García, Linking basin-scale connectivity, oceanography and population dynamics for the conservation and management of marine ecosystems, *Global ecology and biogeography*, 25(5), 503–515, 2016.
- Dubois, M., D. Gascuel, M. Coll, and J. Claudet, Recovery debts can be revealed by ecosystem network-based approaches, *Ecosystems*, pp. 1–19, 2018.
- Dullinger, S., et al., Europe’s other debt crisis caused by the long legacy of future extinctions, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(18), 7342–7347, 2013.
- Dulvy, N. K., Y. Sadovy, and J. D. Reynolds, Extinction vulnerability in marine populations, *Fish and fisheries*, 4(1), 25–64, 2003.
- Dulvy, N. K., R. P. Freckleton, and N. V. Polunin, Coral reef cascades and the indirect effects of predator removal by exploitation, *Ecology letters*, 7(5), 410–416, 2004.
- Ebert, T. A., Longevity, life history, and relative body wall size in sea urchins, *Ecological Monographs*, 52(4), 353–394, 1982.
- Elith, J., J. R. Leathwick, and T. Hastie, A working guide to boosted regression trees, *Journal of Animal Ecology*, 77(4), 802–813, 2008.
- Elton, C., Animal ecology, 1927, *Sidgwick and Jackson, London*, p. 10, 1927.

- Emslie, M. J., A. J. Cheal, and K. A. Johns, Retention of habitat complexity minimizes disassembly of reef fish communities following disturbance : a large-scale natural experiment, *PLoS One*, *9*(8), e105384, 2014.
- Engelhardt, U., et al., Crown-of thorns starfish (*acanthaster planci*) in the central great barrier reef region. results of fine-scale surveys conducted in 1999-2000, *Tech. rep.*, Technical Report, 2001.
- Estes, J. A., M. T. Tinker, T. M. Williams, and D. F. Doak, Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems, *science*, *282*(5388), 473–476, 1998.
- Fabre, P., L. Thiault, E. Morin, M. Dubois, T. Bambridge, and J. Claudet, Understanding human and marine resource interactions through small-scale sociocultural context : the case of moorea, french polynesia, *In prep*, 2019.
- Fabricius, K. E., T. F. Cooper, C. Humphrey, S. Uthicke, G. De'ath, J. Davidson, H. LeGrand, A. Thompson, and B. Schaffelke, A bioindicator system for water quality on inshore coral reefs of the great barrier reef, *Marine Pollution Bulletin*, *65*(4-9), 320–332, 2012.
- Fabry, V. J., B. A. Seibel, R. A. Feely, and J. C. Orr, Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes, *ICES Journal of Marine Science*, *65*(3), 414–432, 2008.
- Fath, B. D., U. M. Scharler, R. E. Ulanowicz, and B. Hannon, Ecological network analysis : network construction, *ecological modelling*, *208*(1), 49–55, 2007.
- Feely, R. A., C. L. Sabine, K. Lee, W. Berelson, J. Kleypas, V. J. Fabry, and F. J. Millero, Impact of anthropogenic co<sub>2</sub> on the caco<sub>3</sub> system in the oceans, *Science*, *305*(5682), 362–366, 2004.
- Feitosa, J. L. L., A. M. Concentino, S. F. Teixeira, and B. P. Ferreira, Food resource use by two territorial damselfish (pomacentridae : *Stegastes*) on south-western atlantic algal-dominated reefs, *Journal of sea research*, *70*, 42–49, 2012.
- Field, C., et al., *Climate change 2014 : impacts, adaptation, and vulnerability. Part A : global and sectoral aspects. In : Contribution of working group II to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.*, Cambridge University Press, 2014.
- Finn, J. T., Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows, *Journal of theoretical Biology*, *56*(2), 363–380, 1976.

- Finn, J. T., Flow analysis of models of the hubbard brook ecosystem, *Ecology*, 61(3), 562–571, 1980.
- Ford, W., Restructuring the tasmanian rock-lobster fishery-the effect of two years of management under individual transferable quotas, *Marine and Freshwater Research*, 52(8), 1641–1648, 2001.
- Froese, R., and D. Pauly, *FishBase 2000 : Concepts Designs and Data Sources*, vol. 1594, World-Fish, 2000.
- Fulton, E. A., Approaches to end-to-end ecosystem models, *Journal of Marine Systems*, 81(1), 171–183, 2010.
- Fulton, E. A., A. D. Smith, D. C. Smith, and I. E. van Putten, Human behaviour : the key source of uncertainty in fisheries management, *Fish and fisheries*, 12(1), 2–17, 2011a.
- Fulton, E. A., et al., Lessons in modelling and management of marine ecosystems : the atlantis experience, *Fish and Fisheries*, 12(2), 171–188, 2011b.
- Funtowicz, S. O., and J. R. Ravetz, *Uncertainty and quality in science for policy*, vol. 15, Springer Science & Business Media, 1990.
- Galzin, R., E. Morize, A. Stein, and E. Conte, Dégradations naturelles et/ou anthropiques en zones côtières intertropicales et répercussions possibles sur l'économie des pêches : le cas des récifs coralliens, *Action Cordet, Rep. EPHE/Museum RA*, 32, 1989.
- Gardner, T. A., I. M. Côté, J. A. Gill, A. Grant, and A. R. Watkinson, Long-term region-wide declines in caribbean corals, *Science*, 301(5635), 958–960, 2003.
- Gascuel, D., and D. Pauly, Ecotroph : modelling marine ecosystem functioning and impact of fishing, *Ecological Modelling*, 220(21), 2885–2898, 2009.
- Gascuel, D., Y.-M. Bozec, E. Chassot, A. Colomb, and M. Laurans, The trophic spectrum : theory and application as an ecosystem indicator, *ICES Journal of marine Science*, 62(3), 443–452, 2005.
- Gascuel, D., L. Morissette, M. L. D. Palomares, and V. Christensen, Trophic flow kinetics in marine ecosystems : toward a theoretical approach to ecosystem functioning, *Ecological modelling*, 217(1), 33–47, 2008.

- Gaspar, C., and T. Bambridge, Territorialités et aires marines protégées à Moorea (polynésie française), *Le Journal de la Société des Océanistes*, (126-127), 231–246, 2008.
- Gerber, L. R., and S. S. Heppell, The use of demographic sensitivity analysis in marine species conservation planning, *Biological Conservation*, 120(1), 121–128, 2004.
- Gilmour, J. P., L. D. Smith, A. J. Heyward, A. H. Baird, and M. S. Pratchett, Recovery of an isolated coral reef system following severe disturbance, *Science*, 340(6128), 69–71, 2013.
- Gislason, H., N. Daan, J. C. Rice, and J. G. Pope, Size, growth, temperature and the natural mortality of marine fish, *Fish and Fisheries*, 11(2), 149–158, 2010.
- Goñi, R., R. Hilborn, D. Díaz, S. Mallol, and S. Adlerstein, Net contribution of spillover from a marine reserve to fishery catches, *Marine Ecology Progress Series*, 400, 233–243, 2010.
- Gordon, H. S., An economic approach to the optimum utilization of fishery resources, *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 10(7), 442–457, 1953.
- Graham, N., R. Evans, and G. Russ, The effects of marine reserve protection on the trophic relationships of reef fishes on the great barrier reef, *Environmental Conservation*, 30(2), 200–208, 2003.
- Graham, N. A., S. Jennings, M. A. MacNeil, D. Mouillot, and S. K. Wilson, Predicting climate-driven regime shifts versus rebound potential in coral reefs, *Nature*, 518(7537), 94–97, 2015.
- Graham, N. A., T. R. McClanahan, M. A. MacNeil, S. K. Wilson, J. E. Cinner, C. Huchery, and T. H. Holmes, Human disruption of coral reef trophic structure, *Current Biology*, 2017.
- Graham, N. A., et al., Climate warming, marine protected areas and the ocean-scale integrity of coral reef ecosystems, *PLoS one*, 3(8), e3039, 2008.
- Gratwicke, B., and M. Speight, The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats, *Journal of fish biology*, 66(3), 650–667, 2005a.
- Gratwicke, B., and M. R. Speight, Effects of habitat complexity on caribbean marine fish assemblages, *Marine Ecology Progress Series*, 292, 301–310, 2005b.



- Grigg, R. W., Effects of sewage discharge, fishing pressure and habitat complexity on coral ecosystems and reef fishes in hawaii, *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 103(1), 25–34, 1994.
- Grignard, A., P. Taillandier, B. Gaudou, D. A. Vo, N. Q. Huynh, and A. Drogoul, Gama 1.6 : Advancing the art of complex agent-based modeling and simulation, in *International Conference on Principles and Practice of Multi-Agent Systems*, pp. 117–131, Springer, 2013.
- Grimm, V., D. Ayllón, and S. F. Railsback, Next-generation individual-based models integrate biodiversity and ecosystems : yes we can, and yes we must, *Ecosystems*, 20(2), 229–236, 2017.
- Groombridge, B., M. D. Jenkins, and M. Jenkins, *World atlas of biodiversity : earth's living resources in the 21st century*, Univ of California Press, 2002.
- Guénette, S., and R. L. Hill, A trophic model of the coral reef ecosystem of la parguera, puerto rico : synthesizing fisheries and ecological data, *Caribbean Journal of Science*, 45(2–3), 317–337, 2009.
- Guénette, S., B. Meissa, and D. Gascuel, Assessing the contribution of marine protected areas to the trophic functioning of ecosystems : a model for the banc d'arguin and the mauritanian shelf, *PloS one*, 9(4), e94,742, 2014.
- Guesnet, V., et al., Incorporating food-web parameter uncertainty into ecopath-derived ecological network indicators, *Ecological Modelling*, 313, 29–40, 2015.
- Halpern, B. S., K. A. Selkoe, F. Micheli, and C. V. Kappel, Evaluating and ranking the vulnerability of global marine ecosystems to anthropogenic threats, *Conservation Biology*, 21(5), 1301–1315, 2007.
- Halpern, B. S., et al., Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean, *Nature communications*, 6, 7615, 2015.
- Harborne, A. R., A. Rogers, Y.-M. Bozec, and P. J. Mumby, Multiple stressors and the functioning of coral reefs, *Annual Review of Marine Science*, 9, 445–468, 2017.
- Harris, D. L., A. Rovere, E. Casella, H. Power, R. Canavesio, A. Collin, A. Pomeroy, J. M. Webster, and V. Parravicini, Coral reef structural complexity provides important coastal protection from waves under rising sea levels, *Science Advances*, 4(2), eaao4350, 2018.

- Harvey, B. J., K. L. Nash, J. L. Blanchard, and D. P. Edwards, Ecosystem-based management of coral reefs under climate change, *Ecology and evolution*, 8(12), 6354–6368, 2018.
- Harvey, C. J., Mediation functions in ecopath with ecosim : handle with care, *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 71(7), 1020–1029, 2014.
- Hatcher, B., The role of detritus in the metabolism and secondary production of coral reef ecosystems, in *Proceedings of the Inaugural Great Barrier Reef Conference, Townsville, Australia, James Cook University, 1983*, pp. 317–325, 1983.
- Hatcher, B., Coral reef ecosystems : how much greater is the whole than the sum of the parts ?, *Coral Reefs*, 16(1), S77–S91, 1997.
- Hempson, T. N., N. A. Graham, M. A. MacNeil, D. H. Williamson, G. P. Jones, and G. R. Almany, Coral reef mesopredators switch prey, shortening food chains, in response to habitat degradation, *Ecology and Evolution*, 7(8), 2626–2635, 2017.
- Hempson, T. N., N. A. Graham, M. A. MacNeil, A. S. Hoey, and S. K. Wilson, Ecosystem regime shifts disrupt trophic structure, *Ecological Applications*, 28(1), 191–200, 2018.
- Heymans, J. J., L. J. Shannon, and A. Jarre, Changes in the northern benguela ecosystem over three decades : 1970s, 1980s, and 1990s, *Ecological modelling*, 172(2), 175–195, 2004.
- Heymans, J. J., S. Guénette, and V. Christensen, Evaluating network analysis indicators of ecosystem status in the gulf of alaska, *Ecosystems*, 10(3), 488–502, 2007.
- Heymans, J. J., M. Coll, S. Libralato, L. Morissette, and V. Christensen, Global patterns in ecological indicators of marine food webs : a modelling approach, *PloS one*, 9(4), e95,845, 2014.
- Heymans, J. J., M. Coll, J. S. Link, S. Mackinson, J. Steenbeek, C. Walters, and V. Christensen, Best practice in ecopath with ecosim food-web models for ecosystem-based management, *Ecological modelling*, 331, 173–184, 2016.
- Hicks, C. C., and J. E. Cinner, Social, institutional, and knowledge mechanisms mediate diverse ecosystem service benefits from coral reefs, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(50), 17,791–17,796, 2014.

- Hijmans, R., and J. Van Etten, raster : Geographic data analysis and modeling. r package version 2.1-49. 2013, 2015.
- Hijmans, R., S. Phillips, J. Leathwick, and J. Elith, dismo : species distribution modeling. r package ver. 1.0-15, 2016.
- Himes, A. H., Small-scale sicilian fisheries : opinions of artisanal fishers and sociocultural effects in two mpa case studies, *Coastal Management*, 31(4), 389–408, 2003.
- Hoegh-Guldberg, O., and J. F. Bruno, The impact of climate change on the world’s marine ecosystems, *Science*, 328(5985), 1523–1528, 2010.
- Hoegh-Guldberg, O., et al., Impacts of 1.5 °c global warming on natural and human systems, 2018.
- Hoenig, J. M., Empirical use of longevity data to estimate mortality rates, *Fish. Bull*, 82(1), 898–903, 1983.
- Holbrook, S. J., R. J. Schmitt, V. Messmer, A. J. Brooks, M. Srinivasan, P. L. Munday, and G. P. Jones, Reef fishes in biodiversity hotspots are at greatest risk from loss of coral species, *PloS one*, 10(5), e0124,054, 2015.
- Holbrook, S. J., R. J. Schmitt, T. C. Adam, and A. J. Brooks, Coral reef resilience, tipping points and the strength of herbivory, *Scientific reports*, 6, 35,817, 2016.
- Holt, R. D., and G. R. Huxel, Alternative prey and the dynamics of intraguild predation : theoretical perspectives, *Ecology*, 88(11), 2706–2712, 2007.
- Hughes, T. P., Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a caribbean coral reef, *Science*, 265(5178), 1547–1551, 1994.
- Hughes, T. P., D. R. Bellwood, and S. R. Connolly, Biodiversity hotspots, centres of endemism, and the conservation of coral reefs, *Ecology Letters*, 5(6), 775–784, 2002.
- Hughes, T. P., N. A. Graham, J. B. Jackson, P. J. Mumby, and R. S. Steneck, Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience, *Trends in ecology & evolution*, 25(11), 633–642, 2010.
- Hughes, T. P., et al., Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs, *science*, 301(5635), 929–933, 2003.

- Hughes, T. P., et al., Coral reefs in the anthropocene, *Nature*, 546(7656), 82, 2017a.
- Hughes, T. P., et al., Global warming and recurrent mass bleaching of corals, *Nature*, 543(7645), 373, 2017b.
- Hughes, T. P., et al., Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the anthropocene, *Science*, 359(6371), 80–83, 2018.
- Hutchings, J. A., and J. D. Reynolds, Marine fish population collapses : consequences for recovery and extinction risk, *AIBS Bulletin*, 54(4), 297–309, 2004.
- Insee-ISPF, Recensement de la population, 2007.
- Insee-ISPF, Recensement de la population, 2012.
- Isbell, F., D. Tilman, S. Polasky, and M. Loreau, The biodiversity-dependent ecosystem service debt, *Ecology letters*, 18(2), 119–134, 2015.
- Jackson, J. B., Pleistocene perspectives on coral reef community structure, *American Zoologist*, 32(6), 719–731, 1992.
- Jackson, J. B., et al., Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems, *science*, 293(5530), 629–637, 2001.
- Jangoux, M., and J. Lawrence, Food and feeding mechanisms : Asteroidea, *Echinoderm nutrition*, pp. 117–159, 1982.
- Johannes, R. E., and M. Riepen, Environmental economic and social implications of the live reef fish trade in asia and the western pacific, 1995.
- Johnson, A. E., Reducing bycatch in coral reef trap fisheries : escape gaps as a step towards sustainability, *Marine Ecology Progress Series*, 415, 201–209, 2010.
- Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak, Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers, *Ecology*, 78(7), 1946–1957, 1997.
- Jones, G., D. Ferrell, and P. Sale, Fish predation and its impact on the invertebrates of coral reefs and adjacent sediments, in *The ecology of fishes on coral reefs*, pp. 156–179, Elsevier, 1991.

- Jones, G. P., M. I. McCormick, M. Srinivasan, and J. V. Eagle, Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(21), 8251–8253, 2004.
- Jones, H. P., and O. J. Schmitz, Rapid recovery of damaged ecosystems, *PloS one*, 4(5), e5653, 2009.
- Jones, H. P., et al., Restoration and repair of earth’s damaged ecosystems, *Proc. R. Soc. B*, 285(1873), 20172,577, 2018.
- Jorgensen, S. E., S. N. Nilsen, and L. A. Jorgensen, *Handbook of ecological parameters and ecotoxicology*, Elsevier, 1991.
- Kadison, E., M. Brandt, R. Nemeth, J. Martens, J. Blondeau, and T. Smith, Abundance of commercially important reef fish indicates different levels of over-exploitation across shelves of the us virgin islands, *PloS one*, 12(7), e0180,063, 2017.
- Kareiva, P., S. Watts, R. McDonald, and T. Boucher, Domesticated nature : shaping landscapes and ecosystems for human welfare, *Science*, 316(5833), 1866–1869, 2007.
- Karlson, R. H., and D. R. Levitan, Recruitment-limitation in open populations of diadema antillarum : an evaluation, *Oecologia*, 82(1), 40–44, 1990.
- Kauffman, E. G., and J. A. Fagerstrom, The phanerozoic evolution of reef diversity, *Species diversity in ecological communities*, pp. 315–329, 1993.
- Kayal, M., et al., Predator crown-of-thorns starfish (*acanthaster planci*) outbreak, mass mortality of corals, and cascading effects on reef fish and benthic communities, *PloS one*, 7(10), e47,363, 2012.
- Kennedy, E. V., et al., Avoiding coral reef functional collapse requires local and global action, *Current Biology*, 23(10), 912–918, 2013.
- Kones, J. K., K. Soetaert, D. van Oevelen, and J. O. Owino, Are network indices robust indicators of food web functioning ? a monte carlo approach, *Ecological Modelling*, 220(3), 370–382, 2009.
- Kramer, M., D. Bellwood, and O. Bellwood, Benthic crustacea on coral reefs : a quantitative survey, *Marine Ecology Progress Series*, 511, 105–116, 2014.

- Kronen, M., K. Friedman, S. Pinca, L. Chapman, R. Awira, K. Pakoa, L. Vigliola, P. Boblin, and F. Magron, French polynesia country report : Profiles and results from survey work at fakarava, maatea, mataiea, raivavae and tikehau (september-october 2003, january-march 2004, april-june 2006), *Noumea : Pacific Regional Oceanic and Coastal Fisheries Development Programme (PROCFish/C/CoFish)/Secretariat of the Pacific Community*, 2008.
- Kunkel, C. M., R. W. Hallberg, and M. Oppenheimer, Coral reefs reduce tsunami impact in model simulations, *Geophysical research letters*, *33*(23), 2006.
- Labrosse, P., J. Ferraris, and Y. Letourneur, Assessing the sustainability of subsistence fisheries in the pacific : the use of data on fish consumption, *Ocean & Coastal Management*, *49*(3-4), 203–221, 2006.
- Lafuite, A.-S., C. de Mazancourt, and M. Loreau, Delayed behavioural shifts undermine the sustainability of social–ecological systems, *Proc. R. Soc. B*, *284*(1868), 20171,192, 2017.
- Lamy, T., P. Legendre, Y. Chancerelle, G. Siu, and J. Claudet, Understanding the spatio-temporal response of coral reef fish communities to natural disturbances : insights from beta-diversity decomposition, *PloS one*, *10*(9), e0138,696, 2015.
- Lamy, T., R. Galzin, M. Kulbicki, T. L. De Loma, and J. Claudet, Three decades of recurrent declines and recoveries in corals belie ongoing change in fish assemblages, *Coral Reefs*, *35*(1), 293–302, 2016.
- Latham, L. G., and E. P. Scully, Quantifying constraint to assess development in ecological networks, *Ecological Modelling*, *154*(1), 25–44, 2002.
- Latham II, L. G., Network flow analysis algorithms, *Ecological Modelling*, *192*(3-4), 586–600, 2006.
- Lawrence, J. M., *Sea urchins : biology and ecology*, vol. 38, Academic Press, 2013.
- Layman, C. A., J. E. Allgeier, A. D. Rosemond, C. P. Dahlgren, and L. A. Yeager, Marine fisheries declines viewed upside down : human impacts on consumer-driven nutrient recycling, *Ecological Applications*, *21*(2), 343–349, 2011.
- Lee, J.-S., et al., The complexities of agent-based modeling output analysis, *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*, *18*(4), 4, 2015.

- Leenhardt, P., R. M. Moussa, and R. Galzin, Reef and lagoon fisheries yields in moorea : A summary of data collected, *Secr Pac Community Fish Newsl*, 137, 27–35, 2012.
- Leenhardt, P., M. Lauer, R. Madi Moussa, S. J. Holbrook, A. Rassweiler, R. J. Schmitt, and J. Claudet, Complexities and uncertainties in transitioning small-scale coral reef fisheries, *Frontiers in Marine Science*, 3, 70, 2016.
- Leenhardt, P., et al., Exploring social-ecological dynamics of a coral reef resource system using participatory modeling and empirical data, *Marine Policy*, 78, 90–97, 2017.
- Leighton, P. A., J. A. Horrocks, and D. L. Kramer, Conservation and the scarecrow effect : Can human activity benefit threatened species by displacing predators?, *Biological conservation*, 143(9), 2156–2163, 2010.
- Lester, S. E., B. S. Halpern, K. Grorud-Colvert, J. Lubchenco, B. I. Ruttenberg, S. D. Gaines, S. Airamé, and R. R. Warner, Biological effects within no-take marine reserves : a global synthesis, *Marine Ecology Progress Series*, 384, 33–46, 2009.
- Libralato, S., F. Pranovi, K. I. Stergiou, and J. S. Link, Trophodynamics in marine ecology : 70 years after lindeman, *Marine Ecology Progress Series*, 512, 1–7, 2014.
- Lindeman, R. L., The trophic-dynamic aspect of ecology, *Ecology*, 23(4), 399–417, 1942.
- Link, J. S., Adding rigor to ecological network models by evaluating a set of pre-balance diagnostics : a plea for prebal, *Ecological Modelling*, 221(12), 1580–1591, 2010.
- Loiseau, C., L. Thiault, and J. Claudet, Capacities of msps to reduce cumulative impact, *in prep.*, 2019.
- Lotze, H. K., M. Coll, A. M. Magera, C. Ward-Paige, and L. Airoidi, Recovery of marine animal populations and ecosystems, *Trends in Ecology & Evolution*, 26(11), 595–605, 2011.
- MacNeil, M. A., et al., Recovery potential of the world’s coral reef fishes, *Nature*, 520(7547), 341, 2015.
- Mahe, C., Functions and socioeconomic importance of coral reefs and lagoons and implication for sustainable management : Case study of moorea, french polynesia, *Wageningen University*, 2005.

- Mahon, R., P. McConney, and R. N. Roy, Governing fisheries as complex adaptive systems, *Marine Policy*, *32*(1), 104–112, 2008.
- Marshall, A., and P. J. Mumby, The role of surgeonfish (acanthuridae) in maintaining algal turf biomass on coral reefs, *Journal of experimental marine biology and ecology*, *473*, 152–160, 2015.
- Maureaud, A., D. Gascuel, M. Colléter, M. L. Palomares, H. Du Pontavice, D. Pauly, and W. W. Cheung, Global change in the trophic functioning of marine food webs, *PloS one*, *12*(8), e0182,826, 2017.
- Maxwell, S. L., R. A. Fuller, T. M. Brooks, and J. E. Watson, Biodiversity : The ravages of guns, nets and bulldozers, *Nature*, *536*(7615), 143–145, 2016.
- Mayorga-Adame, C. G., H. P. Batchelder, Y. Spitz, et al., Modeling larval connectivity of coral reef organisms in the kenya-tanzania region, *Frontiers in Marine Science*, *4*, 92, 2017.
- McClanahan, T., Challenges and accomplishments towards sustainable reef fisheries, *CONSERVATION BIOLOGY SERIES-CAMBRIDGE-*, *13*, 147, 2006.
- McClanahan, T., and R. Arthur, The effect of marine reserves and habitat on populations of east african coral reef fishes, *Ecological Applications*, *11*(2), 559–569, 2001.
- McClanahan, T., N. Muthiga, A. Kamukuru, H. Machano, and R. Kiambo, The effects of marine parks and fishing on coral reefs of northern tanzania, *Biological Conservation*, *89*(2), 161–182, 1999.
- McClanahan, T. R., Multicriteria estimate of coral reef fishery sustainability, *Fish and Fisheries*, 2018.
- McClanahan, T. R., C. R. Sheppard, and D. O. Obura, *Coral reefs of the Indian Ocean : their ecology and conservation*, Oxford University Press on Demand, 2000.
- McClanahan, T. R., C. C. Hicks, and E. S. Darling, Malthusian overfishing and efforts to overcome it on kenyan coral reefs, *Ecological Applications*, *18*(6), 1516–1529, 2008.
- McClanahan, T. R., N. A. Graham, M. A. MacNeil, N. A. Muthiga, J. E. Cinner, J. H. Bruggemann, and S. K. Wilson, Critical thresholds and tangible targets for ecosystem-based mana-



- gement of coral reef fisheries, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, p. 201106861, 2011.
- Mellin, C., et al., Humans and seasonal climate variability threaten large-bodied coral reef fish with small ranges, *Nature Communications*, 7, 10,491, 2016.
- Milazzo, M., *Subsidies in world fisheries : a reexamination*, The World Bank, 1998.
- Miller, R. J., D. C. Reed, and M. A. Brzezinski, Community structure and productivity of subtidal turf and foliose algal assemblages, *Marine Ecology Progress Series*, 388, 1–11, 2009.
- Moberg, F., and C. Folke, Ecological goods and services of coral reef ecosystems, *Ecological economics*, 29(2), 215–233, 1999.
- Moreno-Mateos, D., et al., Anthropogenic ecosystem disturbance and the recovery debt, *Nature communications*, 8, 14,163, 2017.
- Mourier, J., S. Mills, and S. Planes, Population structure, spatial distribution and life-history traits of blacktip reef sharks *carcharhinus melanopterus*, *Journal of fish biology*, 82(3), 979–993, 2013.
- Mourier, J., J. Maynard, V. Parravicini, L. Ballesta, E. Clua, M. L. Domeier, and S. Planes, Extreme inverted trophic pyramid of reef sharks supported by spawning groupers, *Current Biology*, 26(15), 2011–2016, 2016.
- Mous, P., L. Pet-Soede, M. Erdmann, H. Cesar, Y. Sadovy, and J. Pet, Cyanide fishing on indonesian coral reefs for the live food fish market-what is the problem, *Collected essays on the economics of coral reefs. Kalmar, Sweden : CORDIO, Kalmar University*, pp. 69–76, 2000.
- Muhly, T. B., C. Semeniuk, A. Massolo, L. Hickman, and M. Musiani, Human activity helps prey win the predator-prey space race, *PLoS One*, 6(3), e17,050, 2011.
- Mumby, P. J., The impact of exploiting grazers (scaridae) on the dynamics of caribbean coral reefs, *Ecological Applications*, 16(2), 747–769, 2006.
- Mumby, P. J., Phase shifts and the stability of macroalgal communities on caribbean coral reefs, *Coral Reefs*, 28(3), 761–773, 2009.
- Mumby, P. J., A. Hastings, and H. J. Edwards, Thresholds and the resilience of caribbean coral reefs, *Nature*, 450(7166), 98, 2007.

- Munro, G., and U. R. Sumaila, The impact of subsidies upon fisheries management and sustainability : the case of the north atlantic, *Fish and fisheries*, 3(4), 233–250, 2002.
- Munro, J. L., *Caribbean coral reef fishery resources*, vol. 7, WorldFish, 1983.
- Muscatine, L., and J. W. Porter, Reef corals : mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments, *Bioscience*, 27(7), 454–460, 1977.
- Newman, S. P., E. H. Meesters, C. S. Dryden, S. M. Williams, C. Sanchez, P. J. Mumby, and N. V. Polunin, Reef flattening effects on total richness and species responses in the caribbean, *Journal of Animal Ecology*, 84(6), 1678–1689, 2015.
- Newton, K., I. M. Cote, G. M. Pilling, S. Jennings, and N. K. Dulvy, Current and future sustainability of island coral reef fisheries, *Current Biology*, 17(7), 655–658, 2007.
- Nyström, M., C. Folke, and F. Moberg, Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment, *Trends in Ecology & Evolution*, 15(10), 413–417, 2000.
- Okey, T. A., et al., A trophic model of a galápagos subtidal rocky reef for evaluating fisheries and conservation strategies, *Ecological Modelling*, 172(2-4), 383–401, 2004.
- Ommer, R. E., R. I. Perry, G. Murray, and B. Neis, Social–ecological dynamism, knowledge, and sustainable coastal marine fisheries, *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 4(3), 316–322, 2012.
- Opitz, S., *Trophic interactions in Caribbean coral reefs*, vol. 1085, WorldFish, 1996.
- Osborne, K., A. A. Thompson, A. J. Cheal, M. J. Emslie, K. A. Johns, M. J. Jonker, M. Logan, I. R. Miller, and H. Sweatman, Delayed coral recovery in a warming ocean, *Global change biology*, 23(9), 3869–3881, 2017.
- O’connor, J. J., D. Lecchini, H. J. Beck, G. Cadiou, G. Lecellier, D. J. Booth, and Y. Nakamura, Sediment pollution impacts sensory ability and performance of settling coral-reef fish, *Oecologia*, 180(1), 11–21, 2016.
- Palomares, M. L. D., and D. Pauly, Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity, *Marine and freshwater research*, 49(5), 447–453, 1998.

- Pandolfi, J. M., Response of pleistocene coral reefs to environmental change over long temporal scales, *American Zoologist*, 39(1), 113–130, 1999.
- Pandolfi, J. M., et al., Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems, *Science*, 301(5635), 955–958, 2003.
- Pauly, D., V. Sambilay Jr, and S. Opitz, Estimates of relative food consumption by fish and invertebrate populations, required for modelling the bolinao reef ecosystem, philippines, in *Trophic Models of Aquatic Ecosystems. V. Christensen and D. Pauly (eds.) ICLARM Conference Proceedings*, 26, pp. 236–25, 1993.
- Pauly, D., V. Christensen, and C. Walters, Ecopath, ecosim, and ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries, *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 57(3), 697–706, 2000.
- Payri, C.-E., Variabilité spatiale et temporelle de la communauté des macrophytes des récifs coralliens de moorea (polynésie française) : contribution des algues au métabolisme du carbone de l'écosystème récifal, Ph.D. thesis, Montpellier 2, 1987.
- Pendleton, L. H., O. Hoegh-Guldberg, C. Langdon, and A. Comte, Multiple stressors and ecological complexity require a new approach to coral reef research, *Frontiers in Marine Science*, 3, 36, 2016.
- Pinnegar, J. K., J. L. Blanchard, S. Mackinson, R. D. Scott, and D. E. Duplisea, Aggregation and removal of weak-links in food-web models : system stability and recovery from disturbance, *Ecological Modelling*, 184(2-4), 229–248, 2005.
- Piroddi, C., M. Coll, J. Steenbeek, D. M. Moy, and V. Christensen, Modelling the mediterranean marine ecosystem as a whole : addressing the challenge of complexity, *Marine Ecology Progress Series*, 533, 47–65, 2015.
- Piroddi, C., M. Coll, C. Liqueste, D. Macias, K. Greer, J. Buszowski, J. Steenbeek, R. Danovaro, and V. Christensen, Historical changes of the mediterranean sea ecosystem : modelling the role and impact of primary productivity and fisheries changes over time, *Scientific Reports*, 7, 2017.
- Pitcher, T. J., C. H. Ainsworth, and M. Bailey, Ecological and economic analyses of marine ecosystems in the bird's head seascape, papua, indonesia : I, 15(5), 2007.

- Plank, M. J., J. Kolding, R. Law, H. D. Gerritsen, and D. Reid, Balanced harvesting can emerge from fishing decisions by individual fishers in a small-scale fishery, *Fish and fisheries*, 18(2), 212–225, 2017.
- Polovina, J. J., Model of a coral reef ecosystem, *Coral reefs*, 3(1), 1–11, 1984.
- Pratchett, M. S., A. S. Hoey, S. K. Wilson, V. Messmer, and N. A. Graham, Changes in biodiversity and functioning of reef fish assemblages following coral bleaching and coral loss, *Diversity*, 3(3), 424–452, 2011.
- Pratchett, M. S., A. S. Hoey, and S. K. Wilson, Reef degradation and the loss of critical ecosystem goods and services provided by coral reef fishes, *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 7, 37–43, 2014.
- Rassweiler, A., et al., Perceptions and responses of pacific island fishers to changing coral reefs, *Ambio*, pp. 1–14, 2019.
- Reaka-Kudla, M. L., The global biodiversity of coral reefs : a comparison with rain forests, *Biodiversity II : Understanding and protecting our biological resources*, 2, 551, 1997.
- Richard, G., Mollusques lagunaires et récifaux de polynésie française. inventaire faunistique - bionomie - bilan quantitatif - croissance - production, Ph.D. thesis, Université de Paris VI, 1982.
- Riddle, M., D. Alongi, P. Dayton, J. Hansen, and D. Klumpp, Detrital pathways in a coral reef lagoon, *Marine Biology*, 104(1), 109–118, 1990.
- Rizzari, J. R., B. J. Bergseth, and A. J. Frisch, Impact of conservation areas on trophic interactions between apex predators and herbivores on coral reefs, *Conservation biology*, 29(2), 418–429, 2015.
- Roberts, C. M., Effects of fishing on the ecosystem structure of coral reefs, *Conservation biology*, 9(5), 988–995, 1995.
- Robinson, J. P., I. D. Williams, A. M. Edwards, J. McPherson, L. Yeager, L. Vigliola, R. E. Brainard, and J. K. Baum, Fishing degrades size structure of coral reef fish communities, *Global change biology*, 23(3), 1009–1022, 2017.

- Robinson, J. P., S. K. Wilson, J. Robinson, C. Gerry, J. Lucas, C. Assan, R. Govinden, S. Jennings, and N. A. Graham, Productive instability of coral reef fisheries after climate-driven regime shifts, *Nature ecology & evolution*, p. 1, 2018.
- Roff, G., C. Doropoulos, A. Rogers, Y.-M. Bozec, N. C. Krueck, E. Aurellado, M. Priest, C. Birrell, and P. J. Mumby, The ecological role of sharks on coral reefs, *Trends in ecology & evolution*, 31(5), 395–407, 2016.
- Rogers, A., J. L. Blanchard, and P. J. Mumby, Vulnerability of coral reef fisheries to a loss of structural complexity, *Current Biology*, 24(9), 1000–1005, 2014.
- Rogers, A., J. L. Blanchard, and P. J. Mumby, Fisheries productivity under progressive coral reef degradation, *Journal of Applied Ecology*, 55(3), 1041–1049, 2018a.
- Rogers, A., J. L. Blanchard, S. P. Newman, C. S. Dryden, and P. J. Mumby, High refuge availability on coral reefs increases the vulnerability of reef-associated predators to overexploitation, *Ecology*, 99(2), 450–463, 2018b.
- Rogers, C. S., and J. Miller, Permanent 'phase shifts' or reversible declines in coral cover? lack of recovery of two coral reefs in st. john, us virgin islands, *Marine Ecology Progress Series*, 306, 103–114, 2006.
- Rolett, B. V., Voyaging and interaction in ancient east polynesia, *Asian Perspectives*, pp. 182–194, 2002.
- Rosenberg, E., and Y. Ben-Haim, Microbial diseases of corals and global warming, *Environmental microbiology*, 4(6), 318–326, 2002.
- Rosenzweig, C., et al., Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change, *Nature*, 453(7193), 353, 2008.
- Ruppert, J. L., M. J. Travers, L. L. Smith, M.-J. Fortin, and M. G. Meekan, Caught in the middle : combined impacts of shark removal and coral loss on the fish communities of coral reefs, *PloS one*, 8(9), e74,648, 2013.
- Russ, G. R., and A. C. Alcala, Effects of intense fishing pressure on an assemblage of coral reef fishes, *Marine Ecology Progress Series*, 264, 15–20, 1989.

- Russ, G. R., A. C. Alcala, and A. P. Maypa, Spillover from marine reserves : the case of *naso vlamingii* at apo island, the philippines, *Marine Ecology Progress Series*, 264, 15–20, 2003.
- Saint-Béat, B., et al., Trophic networks : How do theories link ecosystem structure and functioning to stability properties ? a review, *Ecological indicators*, 52, 458–471, 2015.
- Salas, S., and D. Gaertner, The behavioural dynamics of fishers : management implications, *Fish and fisheries*, 5(2), 153–167, 2004.
- Salvat, B., Moorea-tiahura : Etude des peuplements du lagon et du récif, *Muséum National d'histoire Naturelle - Antenne de Tahiti*, 1971.
- Sandin, S. A., et al., Baselines and degradation of coral reefs in the northern line islands, *PloS one*, 3(2), e1548, 2008.
- Scheffer, M., et al., Early-warning signals for critical transitions, *Nature*, 461(7260), 53, 2009.
- Scott, E., N. Serpetti, J. Steenbeek, and J. J. Heymans, A stepwise fitting procedure for automated fitting of ecopath with ecosim models, *SoftwareX*, 5, 25–30, 2016.
- Shin, Y.-J., and P. Cury, Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(3), 414–431, 2004.
- Shulman, M. J., and D. R. Robertson, Changes in the coral reefs of san blas, caribbean panama : 1983 to 1990, *Coral reefs*, 15(4), 231–236, 1996.
- Smith, J., M. Smith, and P. Heemstra, *Smiths' sea fishes*. struik, 2003.
- Sorokin, Y. I., Aspects of trophic relations, productivity and energy balance in coral-reef ecosystems, *Ecosystems of the world*, 25, 401–418, 1990.
- Sorokin, Y. I., *Coral reef ecology*, vol. 102, Springer Science & Business Media, 1993.
- Soulié, J.-C., and O. Thébaud, Modeling fleet response in regulated fisheries : An agent-based approach, *Mathematical and computer modelling*, 44(5-6), 553–564, 2006.
- Spalding, M. D., and B. E. Brown, Warm-water coral reefs and climate change, *Science*, 350(6262), 769–771, 2015.

- SPE, *Synthèse des données de la pêche professionnelle et de l'aquaculture*, Bulletin 2006 cellule statistique. Service de la pêche., 2006.
- Stevenson, T. C., B. N. Tissot, and W. J. Walsh, Socioeconomic consequences of fishing displacement from marine protected areas in hawaii, *Biological conservation*, 160, 50–58, 2013.
- Stewart, R. R., and H. P. Possingham, Efficiency, costs and trade-offs in marine reserve system design, *Environmental Modeling & Assessment*, 10(3), 203–213, 2005.
- Sumaila, U. R., V. Lam, F. Le Manach, W. Swartz, and D. Pauly, Global fisheries subsidies : An updated estimate, *Marine Policy*, 69, 189–193, 2016.
- Teh, L. S., L. C. Teh, U. R. Sumaila, and W. Cheung, Time discounting and the overexploitation of coral reefs, *Environmental and Resource Economics*, 61(1), 91–114, 2015.
- Thiault, L., S. Bevilacqua, A. Terlizzi, and J. Claudet, Taxonomic relatedness does not reflect coherent ecological response of fish to protection, *Biological Conservation*, 190, 98–106, 2015.
- Thiault, L., A. Collin, F. Chlous, S. Gelcich, and J. Claudet, Combining participatory and socio-economic approaches to map fishing effort in small-scale fisheries, *PloS one*, 12(5), e0176,862, 2017a.
- Thiault, L., L. Kernaléguen, C. W. Osenberg, and J. Claudet, Progressive-change bacips : a flexible approach for environmental impact assessment, *Methods in Ecology and Evolution*, 8(3), 288–296, 2017b.
- Thiault, L., P. Marshall, S. Gelcich, A. Collin, F. Chlous, and J. Claudet, Mapping social–ecological vulnerability to inform local decision making, *Conservation Biology*, 32(2), 447–456, 2018.
- Thiault, L., L. Kernaléguen, C. Osenberg, T. Lison de Loma, Y. Chancerelle, G. Siu, and J. Claudet, Ecological evaluation of a marine protected area network : a progressive-change bacips approach, *Ecosphere*, 10(2), e02,576, 2019.
- Thompson, R. M., M. Hemberg, B. M. Starzomski, and J. B. Shurin, Trophic levels and trophic tangles : the prevalence of omnivory in real food webs, *Ecology*, 88(3), 612–617, 2007.
- Thornhill, D. J., et al., A connection between colony biomass and death in caribbean reef-building corals, *PLoS One*, 6(12), e29,535, 2011.

- Tilman, D., R. M. May, C. L. Lehman, and M. A. Nowak, Habitat destruction and the extinction debt, *Nature*, 371(6492), 65, 1994.
- Tomczak, M. T., J. J. Heymans, J. Yletyinen, S. Niiranen, S. A. Otto, and T. Blenckner, Ecological network indicators of ecosystem status and change in the baltic sea, *PLoS One*, 8(10), e75439, 2013.
- Trapon, M. L., M. S. Pratchett, and L. Penin, Comparative effects of different disturbances in coral reef habitats in moorea, french polynesia, *Journal of Marine Biology*, 2011, 2011.
- Trebilco, R., J. K. Baum, A. K. Salomon, and N. K. Dulvy, Ecosystem ecology : size-based constraints on the pyramids of life, *Trends in ecology & evolution*, 28(7), 423–431, 2013.
- Tukey, J. W., Comparing individual means in the analysis of variance, *Biometrics*, pp. 99–114, 1949.
- Ulanowicz, R. E., Quantitative methods for ecological network analysis, *Computational Biology and Chemistry*, 28(5-6), 321–339, 2004.
- Ulanowicz, R. E., and L. G. Abarca-Arenas, An informational synthesis of ecosystem structure and function, *Ecological Modelling*, 95(1), 1–10, 1997.
- Utomo, D. S., B. S. Onggo, and S. Eldridge, Applications of agent-based modelling and simulation in the agri-food supply chains, *European Journal of Operational Research*, 269(3), 794–805, 2018.
- Valcic, B., Spatial policy and the behavior of fishermen, *Marine Policy*, 33(2), 215–222, 2009.
- Vanbergen, A. J., I. P. Initiative, et al., Threats to an ecosystem service : pressures on pollinators, *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(5), 251–259, 2013.
- Vaugelas, J. d., Etude qualitative et quantitative de la matiere organique vivante et detritique de sediments coralliens dans les iles polynesiennes de tahiti, moorea et takapoto, Ph.D. thesis, 1980.
- Vega Thurber, R. L., D. E. Burkepile, C. Fuchs, A. A. Shantz, R. McMinds, and J. R. Zaneveld, Chronic nutrient enrichment increases prevalence and severity of coral disease and bleaching, *Global change biology*, 20(2), 544–554, 2014.



- Vermeij, M., H. DeBey, G. Grimsditch, J. Brown, D. Obura, R. DeLeon, and S. Sandin, Negative effects of gardening damselfish stegastes planifrons on coral health depend on predator abundance, *Marine Ecology Progress Series*, 528, 289–296, 2015.
- Wabnitz, C. C., G. Balazs, S. Beavers, K. A. Bjorndal, A. B. Bolten, V. Christensen, S. Hargrove, and D. Pauly, Ecosystem structure and processes at kaloko honokōhau, focusing on the role of herbivores, including the green sea turtle chelonia mydas, in reef resilience, *Marine Ecology Progress Series*, 420, 27–44, 2010.
- Walker, B. L. E., and M. A. Robinson, Economic development, marine protected areas and gendered access to fishing resources in a polynesian lagoon, *Gender, Place and Culture*, 16(4), 467–484, 2009.
- Walsh, S. J., and C. F. Mena, Interactions of social, terrestrial, and marine sub-systems in the galapagos islands, ecuador, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(51), 14,536–14,543, 2016.
- Walters, C., V. Christensen, and D. Pauly, Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments, *Reviews in fish biology and fisheries*, 7(2), 139–172, 1997.
- Weijerman, M., E. A. Fulton, and F. A. Parrish, Comparison of coral reef ecosystems along a fishing pressure gradient, *PloS one*, 8(5), e63,797, 2013.
- Weijerman, M., J. M. Gove, I. D. Williams, W. J. Walsh, D. Minton, and J. J. Polovina, Evaluating management strategies to optimise coral reef ecosystem services, *Journal of Applied Ecology*, 55(4), 1823–1833, 2018.
- Wenger, A. S., K. E. Fabricius, G. P. Jones, and J. E. Brodie, Effects of sedimentation, eutrophication, and chemical pollution on coral reef fishes, *Ecology of fishes on coral reefs*, 145, 2015.
- Whittingham, E., J. Campbell, and P. Townsley, *Poverty and reefs*, IMM Limited, 2003.
- Wilkinson, C., Status of coral reefs of the world : 2008, 2008.
- Wilkinson, C., B. Salvat, A. Brathwaite, R. Francini-Filho, N. Webster, B. P. Ferreira, and P. Harris, Tropical and sub-tropical coral reefs, 2016.

- Williams, D. M., A. I. Hatcher, et al., Structure of fish communities on outer slopes of in-shore, mid-shelf and outer shelf reefs of the great barrier reef., *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 10(3), 239–250, 1983.
- Williams, G. J., J. M. Gove, Y. Eynaud, B. J. Zgliczynski, and S. A. Sandin, Local human impacts decouple natural biophysical relationships on pacific coral reefs, *Ecography*, 38(8), 751–761, 2015.
- Wilson, S., R. Fisher, M. Pratchett, N. Graham, N. Dulvy, R. Turner, A. Cakacaka, N. Polunin, and S. Rushton, Exploitation and habitat degradation as agents of change within coral reef fish communities, *Global Change Biology*, 14(12), 2796–2809, 2008.
- Wilson, S., R. Fisher, M. Pratchett, N. Graham, N. Dulvy, R. Turner, A. Cakacaka, and N. Polunin, Habitat degradation and fishing effects on the size structure of coral reef fish communities, *Ecological Applications*, 20(2), 442–451, 2010.
- Wilson, S. K., D. R. Bellwood, J. H. Choat, and M. J. Furnas, Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes, *Oceanography and marine biology*, 41, 279–310, 2003.
- Wilson, S. K., N. A. Graham, M. S. Pratchett, G. P. Jones, and N. V. Polunin, Multiple disturbances and the global degradation of coral reefs : are reef fishes at risk or resilient ?, *Global Change Biology*, 12(11), 2220–2234, 2006.
- Wilson, S. K., R. C. Babcock, R. Fisher, T. H. Holmes, J. A. Moore, and D. P. Thomson, Relative and combined effects of habitat and fishing on reef fish communities across a limited fishing gradient at ningaloo, *Marine environmental research*, 81, 1–11, 2012.
- Worm, B., et al., Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services, *science*, 314(5800), 787–790, 2006.
- Yonger, M., Approche de la pêcheerie récifo-lagonaire de moorea (polynésie française) : évaluation dela production halieutique et de la population de pêcheurs, *Pô le d'Enseignement Supé rieur Rech Agron Rennes*, 2002.
- Zaneveld, J. R., et al., Overfishing and nutrient pollution interact with temperature to disrupt coral reefs down to microbial scales, *Nature communications*, 7, 11,833, 2016.
- Zann, L., J. Brodie, and V. Vuki, History and dynamics of the crown-of-thorns starfish *acanthaster planci* (l.) in the suva area, fiji, *Coral Reefs*, 9(3), 135–144, 1990.

Żychaluk, K., J. F. Bruno, D. Clancy, T. R. McClanahan, and M. Spencer, Data-driven models for regional coral-reef dynamics, *Ecology letters*, 15(2), 151–158, 2012.

# Annexes



## Static food web models



**A.1** Table of all species included under each functional group used in the Ecopath models

Group number	Functional group	Species name	Family	Genus
<b>REEF SHARKS</b>				
1	<b>Sharks</b>	<i>Carcharhinus melanopterus</i> <i>Negaprion acutidens</i> <i>Carcharhinus longimanus</i>		
<b>REEF FISHES</b>				
2	<b>Jackfish Exploited</b>	<i>Carangoides ferdau</i> <i>Caranx ignobilis</i> <i>Caranx melampyngus</i> <i>Caranx sexfasciatus</i>	Carangidae Carangidae Carangidae Carangidae	Carangoides Caranx Caranx Caranx
3	<b>Grouper Exploited</b>	<i>Cephalopholis argus</i> <i>Cephalopholis sexmaculata</i> <i>Cephalopholis urodeta</i> <i>Epinephelus fasciatus</i> <i>Epinephelus hexagonatus</i> <i>Epinephelus merra</i> <i>Epinephelus tauvina</i>	Serranidae Serranidae Serranidae Serranidae Serranidae Serranidae Serranidae	Cephalopholis Cephalopholis Cephalopholis Epinephelus Epinephelus Epinephelus Epinephelus
4	<b>Large Piscivores Exploited (FC.large_expl)</b>	<i>Lethrinus olivaceus</i> <i>Lethrinus xanthochilus</i>	Lethrinidae Lethrinidae	Lethrinus Lethrinus
5	<b>Large Piscivores (FC.large)</b>	<i>Aprion virescens</i> <i>Fistularia commersonii</i> <i>Gnathanodon speciosus</i> <i>Gymnosarda unicolor</i> <i>Gymnothorax flavimarginatus</i> <i>Gymnothorax javanicus</i> <i>Gymnothorax meleagris</i> <i>Gymnothorax undulatus</i> <i>Scomberoides lysan</i> <i>Sphyræna barracuda</i>	Lutjanidae Fistulariidae Carangidae Scombridae Muraenidae Muraenidae Muraenidae Muraenidae Carangidae Sphyrænidae	Aprion Fistularia Gnathanodon Gymnosarda Gymnothorax Gymnothorax Gymnothorax Gymnothorax Scomberoides Sphyræna
6	<b>Medium Piscivores (FC.med)</b>	<i>Aphareus furca</i> <i>Aulostomus chinensis</i> <i>Bothus mancus</i> <i>Bothus pantherinus</i> <i>Cheilio inermis</i> <i>Epibulus insidiator</i> <i>Oxycheilinus unifasciatus</i> <i>Platybelone argalus argalus</i> <i>Saurida gracilis</i> <i>Synanceia verrucosa</i> <i>Variola louti</i>	Lutjanidae Aulostomidae Bothidae Bothidae Labridae Labridae Labridae Belonidae Synodontidae Synanceiidae Serranidae	Aphareus Aulostomus Bothus Bothus Cheilio Epibulus Oxycheilinus Platybelone Saurida Synanceia Variola
7 - 8	<b>Small Piscivores (FC.small)</b>	<i>Cheilodipterus quinquelineatus</i> <i>Cirrhitus pinnulatus</i> <i>Grammistes sexlineatus</i> <i>Paracirrhites arcatus</i> <i>Paracirrhites forsteri</i> <i>Paracirrhites hemistictus</i> <i>Pterois antennata</i> <i>Pterois radiata</i> <i>Scorpaenopsis diabolus</i> <i>Scorpaenopsis macrochir</i> <i>Synodus binotatus</i> <i>Synodus variegatus</i>	Apogonidae Cirrhitidae Serranidae Cirrhitidae Cirrhitidae Cirrhitidae Scorpaenidae Scorpaenidae Scorpaenidae Synodontidae Synodontidae	Cheilodipterus Cirrhitus Grammistes Paracirrhites Paracirrhites Paracirrhites Paracirrhites Pterois Pterois Scorpaenopsis Scorpaenopsis Synodus Synodus
9	<b>Invertebrate Mobile Feeders Exploited (IMF_expl)</b>	<i>Cheilinus chlorourus</i> <i>Cheilinus oxycephalus</i> <i>Cheilinus trilobatus</i> <i>Cheilinus undulatus</i> <i>Monotaxis grandoculis</i> <i>Mulloidichthys flavolineatus</i> <i>Mulloidichthys vanicolensis</i> <i>Parupeneus barberinus</i> <i>Parupeneus ciliatus</i> <i>Parupeneus cyclostomus</i> <i>Parupeneus insularis</i> <i>Parupeneus multifasciatus</i> <i>Parupeneus pleurostigma</i> <i>Sargocentron caudimaculatum</i> <i>Sargocentron diadema</i> <i>Sargocentron microstoma</i> <i>Sargocentron spiniferum</i> <i>Sargocentron tiere</i> <i>Sargocentron tiereoides</i>	Labridae Labridae Labridae Labridae Lethrinidae Mullidae Mullidae Mullidae Mullidae Mullidae Mullidae Mullidae Mullidae Mullidae Mullidae Holocentridae Holocentridae Holocentridae Holocentridae Holocentridae Holocentridae	Cheilinus Cheilinus Cheilinus Cheilinus Monotaxis Mulloidichthys Mulloidichthys Parupeneus Parupeneus Parupeneus Parupeneus Parupeneus Parupeneus Parupeneus Parupeneus Sargocentron Sargocentron Sargocentron Sargocentron Sargocentron Sargocentron



10	<b>Invertebrate Mobile Feeders</b> (IMF)	<i>Anampses caeruleopunctatus</i>	Labridae	Anampses
		<i>Anampses melanurus</i>	Labridae	Anampses
		<i>Anampses meleagrides</i>	Labridae	Anampses
		<i>Anampses twistii</i>	Labridae	Anampses
		<i>Apogon angustatus</i>	Apogonidae	Apogon
		<i>Apogon exostigma</i>	Apogonidae	Apogon
		<i>Apogon fraenatus</i>	Apogonidae	Apogon
		<i>Balistapus undulatus</i>	Balistidae	Balistapus
		<i>Balistoides viridescens</i>	Balistidae	Balistoides
		<i>Bodianus axillaris</i>	Labridae	Bodianus
		<i>Callionymus simplicicornis</i>	Callionymidae	Callionymus
		<i>Caracanthus maculatus</i>	Caracanthidae	Caracanthus
		<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	Cirrhitidae	Cirrhitichthys
		<i>Coris aygula</i>	Labridae	Coris
		<i>Coris gaimard</i>	Labridae	Coris
		<i>Corythoichthys flavofasciatus</i>	Syngnathidae	Corythoichthys
		<i>Ctenogobiops feroculus</i>	Gobiidae	Ctenogobiops
		<i>Diodon hystrix</i>	Diodontidae	Diodon
		<i>Echeneis naucrates</i>	Echeneidae	Echeneis
		<i>Echidna nebulosa</i>	Muraenidae	Echidna
		<i>Eviota afelei</i>	Gobiidae	Eviota
		<i>Eviota prasites</i>	Gobiidae	Eviota
		<i>Forcipiger flavissimus</i>	Chaetodontidae	Forcipiger
		<i>Forcipiger longirostris</i>	Chaetodontidae	Forcipiger
		<i>Fusigobius duospilus</i>	Gobiidae	Fusigobius
		<i>Fusigobius neophytus</i>	Gobiidae	Fusigobius
		<i>Gnathodentex aureolineatus</i>	Lethrinidae	Gnathodentex
		<i>Gomphosus varius</i>	Labridae	Gomphosus
		<i>Halichoeres claudia</i>	Labridae	Halichoeres
		<i>Halichoeres hortulanus</i>	Labridae	Halichoeres
		<i>Halichoeres margaritaceus</i>	Labridae	Halichoeres
		<i>Halichoeres marginatus</i>	Labridae	Halichoeres
		<i>Halichoeres trimaculatus</i>	Labridae	Halichoeres
		<i>Hemigymnus fasciatus</i>	Labridae	Hemigymnus
		<i>Heniochus acuminatus</i>	Chaetodontidae	Heniochus
		<i>Heniochus chrysostomus</i>	Chaetodontidae	Heniochus
		<i>Heniochus monoceros</i>	Chaetodontidae	Heniochus
		<i>Hologymnosus annulatus</i>	Labridae	Hologymnosus
		<i>Iniistius pavo</i>	Labridae	Iniistius
		<i>Labroides bicolor</i>	Labridae	Labroides
		<i>Labroides dimidiatus</i>	Labridae	Labroides
		<i>Labroides rubrolabiatus</i>	Labridae	Labroides
		<i>Lactoria cornuta</i>	Ostraciidae	Lactoria
		<i>Lutjanus bohar</i>	Lutjanidae	Lutjanus
		<i>Lutjanus fulvus</i>	Lutjanidae	Lutjanus
		<i>Lutjanus gibbus</i>	Lutjanidae	Lutjanus
		<i>Lutjanus kasmira</i>	Lutjanidae	Lutjanus
		<i>Macropharyngodon meleagris</i>	Labridae	Macropharyngodon
		<i>Neocirrhites armatus</i>	Cirrhitidae	Neocirrhites
		<i>Novaculichthys taeniourus</i>	Labridae	Novaculichthys
<i>Parapercis millepunctata</i>	Pinguipedidae	Parapercis		
<i>Plagiotremus tapeinosoma</i>	Blenniidae	Plagiotremus		
<i>Pseudobalistes flavimarginatus</i>	Balistidae	Pseudobalistes		
<i>Pseudocheilinus evanidus</i>	Labridae	Pseudocheilinus		
<i>Pseudocheilinus hexataenia</i>	Labridae	Pseudocheilinus		
<i>Pseudocheilinus octotaenia</i>	Labridae	Pseudocheilinus		
<i>Pseudocheilinus tetrataenia</i>	Labridae	Pseudocheilinus		
<i>Pseudodax moluccanus</i>	Labridae	Pseudodax		
<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	Balistidae	Rhinecanthus		
<i>Rhinecanthus lunula</i>	Balistidae	Rhinecanthus		
<i>Rhinecanthus rectangulus</i>	Balistidae	Rhinecanthus		
<i>Sebastapistes tinkhami</i>	Scorpaenidae	Sebastapistes		
<i>Stethojulis bandanensis</i>	Labridae	Stethojulis		
<i>Stethojulis strigiventer</i>	Labridae	Stethojulis		
<i>Sufflamen bursa</i>	Balistidae	Sufflamen		
<i>Sufflamen fraenatum</i>	Balistidae	Sufflamen		
<i>Taenianotus triacanthus</i>	Scorpaenidae	Taenianotus		
<i>Thalassoma hardwicke</i>	Labridae	Thalassoma		
<i>Thalassoma lutescens</i>	Labridae	Thalassoma		
<i>Thalassoma purpureum</i>	Labridae	Thalassoma		
<i>Thalassoma quinquevittatum</i>	Labridae	Thalassoma		
<i>Thalassoma trilobatum</i>	Labridae	Thalassoma		
<i>Valenciennesa strigata</i>	Gobiidae	Valenciennesa		

A.1 Table of all species included under each functional group used in the Ecopath models

11	<b>Myripristis Exploited</b>	<i>Myripristis adusta</i>	Holocentridae	Myripristis		
		<i>Myripristis amaena</i>	Holocentridae	Myripristis		
		<i>Myripristis berndti</i>	Holocentridae	Myripristis		
		<i>Myripristis kuntee</i>	Holocentridae	Myripristis		
		<i>Myripristis murdjan</i>	Holocentridae	Myripristis		
		<i>Myripristis sp</i>	Holocentridae	Myripristis		
		<i>Myripristis violacea</i>	Holocentridae	Myripristis		
		12-13	<b>Planktivores (PK)</b>	<i>Abudefduf sexfasciatus</i>	Pomacentridae	Abudefduf
				<i>Aluterus scriptus</i>	Monacanthidae	Aluterus
				<i>Amphiprion chrysopterus</i>	Pomacentridae	Amphiprion
<i>Apogon kallopterus</i>	Apogonidae			Apogon		
<i>Apogon nigrofasciatus</i>	Apogonidae			Apogon		
<i>Apogon novemfasciatus</i>	Apogonidae			Apogon		
<i>Apogon relativus</i>	Apogonidae			Apogon		
<i>Chromis acares</i>	Pomacentridae			Chromis		
<i>Chromis agilis</i>	Pomacentridae			Chromis		
<i>Chromis atripectoralis</i>	Pomacentridae			Chromis		
<i>Chromis iomelas</i>	Pomacentridae	Chromis				
<i>Chromis margaritifer</i>	Pomacentridae	Chromis				
<i>Chromis vanderbilti</i>	Pomacentridae	Chromis				
<i>Chromis viridis</i>	Pomacentridae	Chromis				
<i>Chromis xanthura</i>	Pomacentridae	Chromis				
<i>Cirrhilabrus exquisitus</i>	Labridae	Cirrhilabrus				
<i>Cirrhilabrus scottorum</i>	Labridae	Cirrhilabrus				
<i>Dascyllus aruanus</i>	Pomacentridae	Dascyllus				
<i>Dascyllus flavicaudus</i>	Pomacentridae	Dascyllus				
<i>Dascyllus reticulatus</i>	Pomacentridae	Dascyllus				
<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Pomacentridae	Dascyllus				
<i>Decapterus macarellus</i>	Carangidae	Decapterus				
<i>Hemiramphus depauperatus</i>	Hemiramphidae	Hemiramphus				
<i>Hemitaurichthys polylepis</i>	Chaetodontidae	Hemitaurichthys				
<i>Lepidozygus tapeinosoma</i>	Pomacentridae	Lepidozygus				
<i>Melichthys niger</i>	Balistidae	Melichthys				
<i>Melichthys vidua</i>	Balistidae	Melichthys				
<i>Nemateleotris magnifica</i>	Ptereleotridae	Nemateleotris				
<i>Neoniphon argenteus</i>	Holocentridae	Neoniphon				
<i>Neoniphon opercularis</i>	Holocentridae	Neoniphon				
<i>Neoniphon sammara</i>	Holocentridae	Neoniphon				
<i>Odonus niger</i>	Balistidae	Odonus				
<i>Pomacentrus pavo</i>	Pomacentridae	Pomacentrus				
<i>Pomachromis fuscidorsalis</i>	Pomacentridae	Pomacentrus				
<i>Pseudanthias mooreanus</i>	Serranidae	Pseudanthias				
<i>Pseudanthias olivaceus</i>	Serranidae	Pseudanthias				
<i>Pseudanthias pascalus</i>	Serranidae	Pseudanthias				
<i>Pseudojuloides atavai</i>	Labridae	Pseudojuloides				
<i>Ptereleotris evides</i>	Ptereleotridae	Ptereleotris				
<i>Ptereleotris microlepis</i>	Ptereleotridae	Ptereleotris				
<i>Ptereleotris zebra</i>	Ptereleotridae	Ptereleotris				
<i>Pterocaesio tile</i>	Caesionidae	Pterocaesio				
<i>Selar crumenophthalmus</i>	Carangidae	Selar				
<i>Thalassoma amblycephalum</i>	Labridae	Thalassoma				
14-15	<b>Omnivores (OM)</b>	<i>Amblygobius phalaena</i>	Gobiidae	Amblygobius		
		<i>Aspidontus taeniatus</i>	Blenniidae	Aspidontus		
		<i>Asterropteryx semipunctata</i>	Gobiidae	Asterropteryx		
		<i>Cantherhines dumerilii</i>	Monacanthidae	Cantherhines		
		<i>Cantherhines pardalis</i>	Monacanthidae	Cantherhines		
		<i>Cantherhines sandwichiensis</i>	Monacanthidae	Cantherhines		
		<i>Canthigaster amboinensis</i>	Tetraodontidae	Canthigaster		
		<i>Canthigaster bennetti</i>	Tetraodontidae	Canthigaster		
		<i>Canthigaster janthinoptera</i>	Tetraodontidae	Canthigaster		
		<i>Canthigaster solandri</i>	Tetraodontidae	Canthigaster		
		<i>Canthigaster valentini</i>	Tetraodontidae	Canthigaster		
		<i>Chanos chanos</i>	Chanidae	Chanos		
		<i>Gnatholepis anjerensis</i>	Gobiidae	Gnatholepis		
		<i>Gnatholepis cauerensis cauerensis</i>	Gobiidae	Gnatholepis		
		<i>Petroscirtes xestus</i>	Blenniidae	Petroscirtes		
		<i>Zanclus cornutus</i>	Zanclidae	Zanclus		

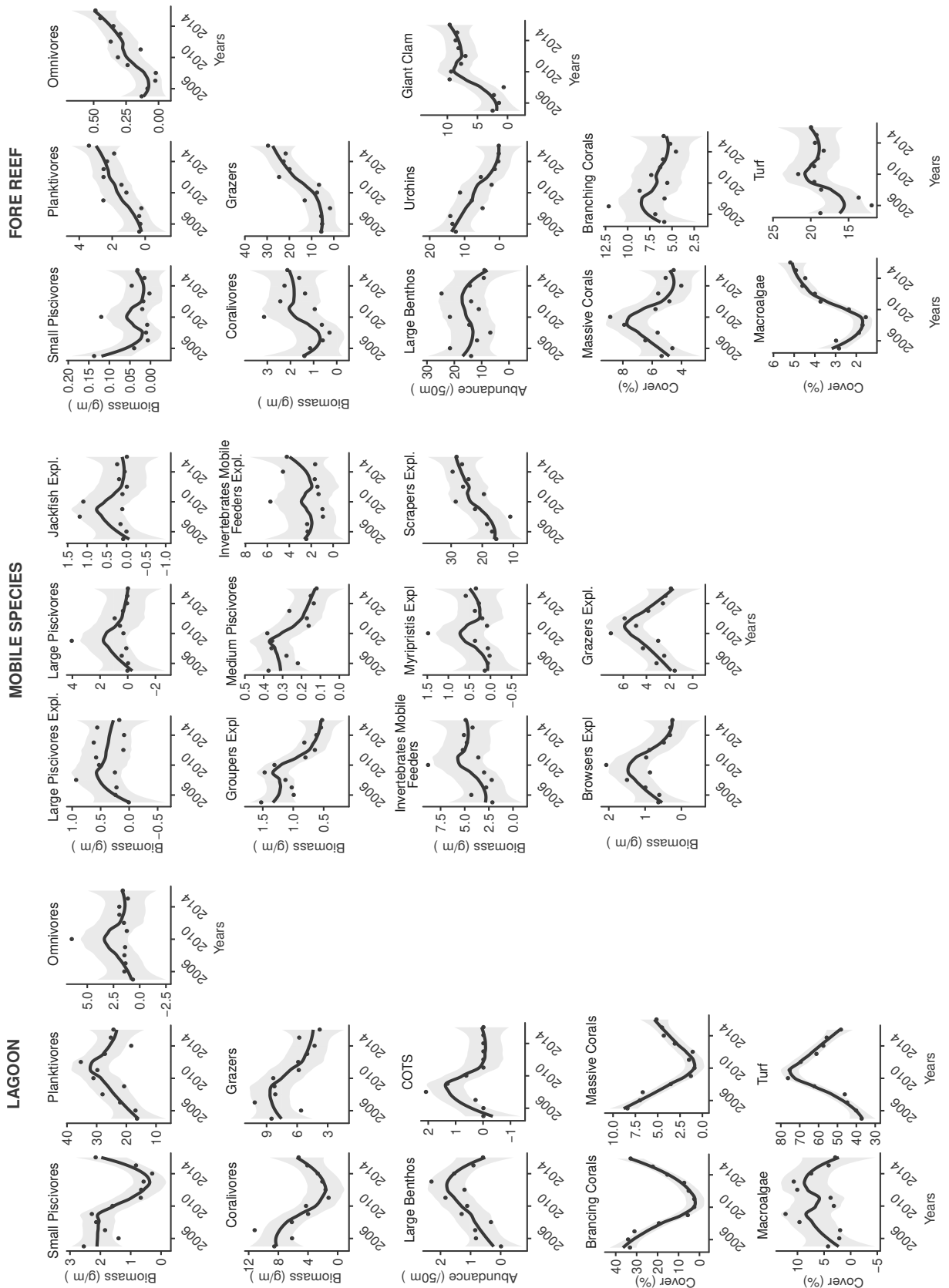
16-17	<b>Coralivor</b>	<i>Amanses scopas</i>	Monacanthidae	Amanses		
		<i>Arothron hispidus</i>	Tetraodontidae	Arothron		
		<i>Arothron meleagris</i>	Tetraodontidae	Arothron		
		<i>Chaetodon auriga</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon bennetti</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon citrinellus</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon ephippium</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon lineolatus</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon lunula</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon lunulatus</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon mertensii</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon ornatus</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon pelewensis</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon quadrimaculatus</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon reticulatus</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon trichrous</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon trifascialis</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon ulietensis</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon unimaculatus</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Chaetodon vagabundus</i>	Chaetodontidae	Chaetodon		
		<i>Exallias brevis</i>	Blenniidae	Exallias		
		<i>Ostracion cubicus</i>	Ostraciidae	Ostracion		
		<i>Ostracion meleagris</i>	Ostraciidae	Ostracion		
<i>Pomacanthus imperator</i>	Pomacanthidae	Pomacanthus				
18	<b>Scrapers Exploited</b>	<i>Pygoplites diacanthus</i>	Pomacanthidae	Pygoplites		
		<i>Chlorurus frontalis</i>	Scaridae	Chlorurus		
		<i>Chlorurus microrhinos</i>	Scaridae	Chlorurus		
		<i>Chlorurus sordidus</i>	Scaridae	Chlorurus		
		<i>Ctenochaetus binotatus</i>	Acanthuridae	Ctenochaetus		
		<i>Ctenochaetus flavicauda</i>	Acanthuridae	Ctenochaetus		
		<i>Ctenochaetus hawaiiensis</i>	Acanthuridae	Ctenochaetus		
		<i>Ctenochaetus striatus</i>	Acanthuridae	Ctenochaetus		
		<i>Scarus altipinnis</i>	Scaridae	Scarus		
		<i>Scarus festivus</i>	Scaridae	Scarus		
		<i>Scarus forsteni</i>	Scaridae	Scarus		
		<i>Scarus frenatus</i>	Scaridae	Scarus		
		<i>Scarus ghobban</i>	Scaridae	Scarus		
		<i>Scarus globiceps</i>	Scaridae	Scarus		
		<i>Scarus longipinnis</i>	Scaridae	Scarus		
		<i>Scarus niger</i>	Scaridae	Scarus		
		<i>Scarus oviceps</i>	Scaridae	Scarus		
		<i>Scarus psittacus</i>	Scaridae	Scarus		
		<i>Scarus rubroviolaceus</i>	Scaridae	Scarus		
		<i>Scarus schlegeli</i>	Scaridae	Scarus		
		19-20	<b>Grazers</b>	<i>Abudefduf septemfasciatus</i>	Pomacentridae	Abudefduf
				<i>Abudefduf sordidus</i>	Pomacentridae	Abudefduf
				<i>Atrosalarias fuscus</i>	Blenniidae	Atrosalarias
<i>Centropyge bispinosa</i>	Pomacanthidae			Centropyge		
<i>Centropyge flavicauda</i>	Pomacanthidae			Centropyge		
<i>Centropyge flavissima</i>	Pomacanthidae			Centropyge		
<i>Centropyge heraldi</i>	Pomacanthidae			Centropyge		
<i>Centropyge loricula</i>	Pomacanthidae			Centropyge		
<i>Centropyge multicolor</i>	Pomacanthidae			Centropyge		
<i>Chrysiptera brownriggii</i>	Pomacentridae			Chrysiptera		
<i>Chrysiptera glauca</i>	Pomacentridae			Chrysiptera		
<i>Cirripectes variolosus</i>	Blenniidae			Cirripectes		
<i>Istiblennius edentulus</i>	Blenniidae			Istiblennius		
<i>Plectroglyphidodon dickii</i>	Pomacentridae			Plectroglyphidodon		
<i>Plectroglyphidodon flaviventris</i>	Pomacentridae			Plectroglyphidodon		
<i>Plectroglyphidodon johnstonianus</i>	Pomacentridae			Plectroglyphidodon		
<i>Plectroglyphidodon lacrymatus</i>	Pomacentridae			Plectroglyphidodon		
<i>Plectroglyphidodon phoenixensis</i>	Pomacentridae			Plectroglyphidodon		
<i>Stegastes albifasciatus</i>	Pomacentridae			Stegastes		
<i>Stegastes fasciatus</i>	Pomacentridae			Stegastes		
<i>Stegastes lividus</i>	Pomacentridae			Stegastes		
<i>Stegastes nigricans</i>	Pomacentridae			Stegastes		
<i>Zebrasoma rostratum</i>	Acanthuridae			Zebrasoma		
<i>Zebrasoma scopas</i>	Acanthuridae	Zebrasoma				
<i>Zebrasoma veliferum</i>	Acanthuridae	Zebrasoma				

A.1 Table of all species included under each functional group used in the Ecopath models

			<i>Acanthurus lineatus</i>	Acanthuridae	Acanthurus
			<i>Acanthurus nigricans</i>	Acanthuridae	Acanthurus
			<i>Acanthurus nigricauda</i>	Acanthuridae	Acanthurus
			<i>Acanthurus nigrofuscus</i>	Acanthuridae	Acanthurus
			<i>Acanthurus nigroris</i>	Acanthuridae	Acanthurus
			<i>Acanthurus nubilus</i>	Acanthuridae	Acanthurus
			<i>Acanthurus olivaceus</i>	Acanthuridae	Acanthurus
			<i>Acanthurus pyroferus</i>	Acanthuridae	Acanthurus
			<i>Acanthurus thompsoni</i>	Acanthuridae	Acanthurus
			<i>Acanthurus triostegus</i>	Acanthuridae	Acanthurus
			<i>Cetoscarus ocellatus</i>	Scaridae	Cetoscarus
			<i>Siganus argenteus</i>	Siganidae	Siganus
			<i>Siganus spinus</i>	Siganidae	Siganus
22	<b>Browser_expl</b>		<i>Calotomus carolinus</i>	Scaridae	Calotomus
			<i>Kyphosus vaigiensis</i>	Kyphosidae	Kyphosus
			<i>Leptoscarus vaigiensis</i>	Scaridae	Leptoscarus
			<i>Naso annulatus</i>	Acanthuridae	Naso
			<i>Naso brevirostris</i>	Acanthuridae	Naso
			<i>Naso hexacanthus</i>	Acanthuridae	Naso
			<i>Naso lituratus</i>	Acanthuridae	Naso
			<i>Naso unicornis</i>	Acanthuridae	Naso
			<i>Naso vlamingii</i>	Acanthuridae	Naso
			<i>Platax orbicularis</i>	Ephippidae	Platax
<b>BENTHOS</b>					
24	<b>COTS</b>		<i>Acanthaster planci</i>		
25	<b>Urchin</b>		<i>Diadema sp.</i>		
			<i>Echinothrix sp.</i>		
			<i>Echinostrephus aciculatus</i>		
			<i>Tripneustes gratilla</i>		
26	<b>Giant Clam</b>		<i>Tridacna maxima</i>		
27	<b>Large Benthos</b>		<i>Trochus niloticus</i>		
			<i>Turbo marmoratus</i>		
			<i>Charonia tritonis</i>		
			<i>Lambis truncata</i>		
			<i>Cassis ornata</i>		
			<i>Spondylus sp.</i>		
			<i>Octopus cyanea</i>		
			<i>Culcita sp.</i>		
			<i>Bohadschia argus</i>		
			<i>Synapta sp.</i>		
			<i>Halodeima atra</i>		
			<i>T elenota ananas</i>		
29	<b>Small Benthos</b>				
31	<b>Meiobenthos</b>				
33	<b>Coral Massive</b>		<i>Coscinaraea</i>		
			<i>Porites</i>		
			<i>Leptastrea</i>		
			<i>Montastrea</i>		
			<i>Favia</i>		
			<i>Acanthastrea</i>		
			<i>Astreopora</i>		
			<i>Cyphastrea</i>		
			<i>Fungia</i>		
			<i>Gardineroseris</i>		
			<i>Lobophyllia</i>		
			<i>Dipsastrea</i>		
			<i>Pavona</i>		
			<i>Herpolitha</i>		
			<i>Leptoseris</i>		
			<i>Psammocora</i>		
			<i>Phymastrea</i>		

	35	<b>Coral Branchu</b>	<i>Pocillopora sp.</i> <i>Montipora sp.</i> <i>Acropora sp.</i> <i>Millepora sp.</i> <i>Synarea sp.</i> <i>Napopora sp.</i>
	37	<b>Benthic Bacteria</b>	
<b>PLANKTON</b>	39	<b>Zooplankton</b>	
<b>PRIMARY PRODUCTION</b>	40	<b>Macroalgae</b>	<i>Asparagopsis sp.</i> <i>Caulerpa sp.</i> <i>Dictyota sp.</i> <i>Halimeda sp.</i> <i>Padina sp.</i> <i>Sargassum sp.</i> <i>Turbinaria sp.</i> <i>Macroalgae sp.</i>
	42	<b>Turf</b>	
	44	<b>Phytoplankton</b>	
	45	<b>Detritus</b>	

**A.2** Time series for each functional groups of the food web model from CRIOBE annual surveys.



### A.3 Table of biological parameters of model species collected from *FishBase*

<i>Species name</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>Trophic Level</i>	<i>Aspect ration</i>	<i>Q/B</i>	<i>K</i>	<i>Linf</i>
<i>Abudefduf septemfasciatus</i>	0.02	3.13	3.01	2.34	NA	NA	NA
<i>Abudefduf sexfasciatus</i>	0.02	3.15	2.70	2.45	NA	NA	NA
<i>Abudefduf sordidus</i>	0.02	3.13	3.24	1.94	NA	NA	NA
<i>Acanthurus achilles</i>	0.03	2.98	2.00	2.33	NA	NA	NA
<i>Acanthurus guttatus</i>	0.03	2.98	2.00	2.29	NA	NA	NA
<i>Acanthurus leucopareius</i>	0.03	2.98	2.00	1.94	NA	NA	NA
<i>Acanthurus lineatus</i>	0.03	2.98	2.00	2.05	NA	0.95	20.74
<i>Acanthurus nigricans</i>	0.03	2.98	2.00	2.44	NA	0.28	14.30
<i>Acanthurus nigricauda</i>	0.02	3.17	2.99	2.80	NA	0.60	24.30
<i>Acanthurus nigrofuscus</i>	0.03	3.03	2.00	1.82	NA	0.77	14.92
<i>Acanthurus nigroris</i>	0.03	2.98	2.00	2.13	NA	NA	NA
<i>Acanthurus nubilus</i>	0.03	2.98	3.40	1.99	NA	NA	NA
<i>Acanthurus olivaceus</i>	0.03	2.98	2.26	2.08	NA	1.07	21.00
<i>Acanthurus pyroferus</i>	0.03	2.98	2.00	1.71	NA	0.42	14.30
<i>Acanthurus thompsoni</i>	0.03	2.98	3.64	1.60	NA	NA	NA
<i>Acanthurus triostegus</i>	0.08	2.57	2.78	1.92	NA	0.93	20.67
<i>Aluterus scriptus</i>	0.01	3.03	3.02	0.86	NA	NA	NA
<i>Amanses scopas</i>	0.01	3.03	NA	1.49	NA	NA	NA
<i>Amblygobius phalaena</i>	0.02	2.83	2.74	0.85	NA	NA	NA
<i>Amphiprion chrysopterus</i>	0.02	3.19	2.66	1.04	NA	0.81	11.30
<i>Anampses caeruleopunctatus</i>	0.02	2.79	3.37	1.54	NA	NA	NA
<i>Anampses melanurus</i>	0.02	2.79	3.35	1.28	NA	NA	NA
<i>Anampses meleagrides</i>	0.02	2.79	3.50	1.91	NA	NA	NA
<i>Anampses twistii</i>	0.02	2.79	3.50	1.35	NA	NA	NA
<i>Aphareus furca</i>	0.02	3.02	4.14	3.02	NA	NA	NA
<i>Apogon angustatus</i>	0.00	3.78	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Apogon exostigma</i>	0.02	3.07	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Apogon fraenatus</i>	0.01	3.17	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Apogon kallopterus</i>	0.01	3.31	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Apogon nigrofasciatus</i>	0.02	3.12	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Apogon novemfasciatus</i>	0.01	3.41	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Apogon relativus</i>	0.02	3.12	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Aprion virescens</i>	0.02	2.89	3.98	3.22	NA	0.24	85.20
<i>Arothron hispidus</i>	0.06	2.76	3.10	1.64	NA	NA	NA
<i>Arothron meleagris</i>	0.04	2.90	3.06	1.56	NA	NA	NA
<i>Aspidontus taeniatus</i>	0.00	3.90	3.75	1.15	NA	NA	NA
<i>Asterropteryx semipunctata</i>	0.03	2.62	2.36	1.08	NA	NA	NA
<i>Atrosalarias fuscus</i>	0.01	3.02	2.00	0.89	NA	NA	NA
<i>Aulostomus chinensis</i>	0.00	3.51	4.24	1.05	NA	NA	NA
<i>Balistapus undulatus</i>	0.01	3.39	3.37	1.95	NA	NA	NA
<i>Balistoides viridescens</i>	0.02	3.02	3.33	1.87	NA	NA	NA
<i>Bodianus axillaris</i>	0.01	3.17	3.42	1.24	NA	NA	NA
<i>Bothus mancus</i>	0.00	3.75	4.12	1.31	NA	NA	NA
<i>Bothus pantherinus</i>	0.00	3.75	3.50	1.17	NA	NA	NA
<i>Callionymus simplicicornis</i>	0.03	2.47	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Calotomus carolinus</i>	0.02	2.97	2.00	1.52	NA	NA	NA
<i>Cantherhines dumerilii</i>	0.01	3.03	3.07	1.39	NA	NA	NA
<i>Cantherhines pardalis</i>	0.01	3.03	3.50	1.46	NA	NA	NA
<i>Cantherhines sandwichiensis</i>	NA	NA	2.66	1.40	NA	NA	NA

A.3 Table of biological parameters of model species collected from *FishBase*

<i>Canthigaster amboinensis</i>	0.04	2.82	NA	1.49	NA	NA	NA
<i>Canthigaster bennetti</i>	0.04	2.82	2.54	1.25	NA	NA	NA
<i>Canthigaster janthinoptera</i>	0.04	2.82	3.07	1.72	NA	NA	NA
<i>Canthigaster solandri</i>	0.03	2.98	3.03	1.73	NA	NA	NA
<i>Canthigaster valentini</i>	0.04	2.94	2.84	1.57	NA	NA	NA
<i>Caracanthus maculatus</i>	0.03	2.62	NA	1.35	NA	NA	NA
<i>Caranx ignobilis</i>	0.02	3.06	4.48	3.48	NA	0.26	149.70
<i>Caranx melampygus</i>	0.02	2.92	4.28	4.80	NA	0.21	93.50
<i>Caranx sexfasciatus</i>	0.02	2.99	3.58	4.21	NA	0.24	80.00
<i>Centropyge bispinosa</i>	0.09	2.46	2.75	1.46	NA	NA	NA
<i>Centropyge flavicauda</i>	0.07	2.58	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Centropyge flavissima</i>	0.07	2.58	2.75	1.52	NA	NA	NA
<i>Centropyge heraldi</i>	0.07	2.58	2.83	1.48	NA	NA	NA
<i>Centropyge loricula</i>	0.07	2.58	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Centropyge multicolor</i>	0.07	2.58	2.77	1.32	NA	NA	NA
<i>Cephalopholis argus</i>	0.01	3.18	4.16	1.45	NA	NA	NA
<i>Cephalopholis sexmaculata</i>	0.01	3.11	4.00	1.52	NA	0.63	22.00
<i>Cephalopholis urodeta</i>	0.03	2.82	4.02	1.50	NA	1.39	14.50
<i>Cetoscarus ocellatus</i>	0.02	2.97	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Chaetodon auriga</i>	0.04	2.83	3.13	2.43	NA	1.50	17.40
<i>Chaetodon bennetti</i>	0.04	2.89	3.06	2.42	NA	NA	NA
<i>Chaetodon citrinellus</i>	0.04	2.83	2.98	2.14	NA	2.05	9.88
<i>Chaetodon ephippium</i>	0.02	3.06	3.01	2.21	NA	NA	NA
<i>Chaetodon lineolatus</i>	0.07	2.62	3.39	2.34	NA	NA	NA
<i>Chaetodon lunula</i>	0.05	2.81	2.99	2.38	NA	NA	NA
<i>Chaetodon lunulatus</i>	0.03	2.98	3.34	2.47	NA	0.31	11.28
<i>Chaetodon mertensii</i>	0.00	3.79	2.95	2.71	NA	NA	NA
<i>Chaetodon ornatissimus</i>	0.05	2.81	3.34	2.39	NA	NA	NA
<i>Chaetodon pelewensis</i>	0.02	3.30	2.92	2.20	NA	NA	NA
<i>Chaetodon quadrimaculatus</i>	0.05	2.81	3.55	2.75	NA	NA	NA
<i>Chaetodon reticulatus</i>	0.05	2.81	2.63	2.46	NA	NA	NA
<i>Chaetodon trichrous</i>	0.05	2.81	NA	2.09	NA	NA	NA
<i>Chaetodon trifascialis</i>	0.03	2.97	3.34	2.50	NA	0.61	12.80
<i>Chaetodon ulietensis</i>	0.03	2.87	2.71	2.26	NA	NA	NA
<i>Chaetodon unimaculatus</i>	0.05	2.83	3.21	2.20	NA	NA	NA
<i>Chaetodon vagabundus</i>	0.03	2.97	2.90	2.79	NA	NA	NA
<i>Chanos chanos</i>	0.00	3.39	2.40	3.59	NA	1.03	39.85
<i>Cheilinus chlorourus</i>	0.02	2.99	3.46	1.39	NA	NA	NA
<i>Cheilinus oxycephalus</i>	0.02	3.06	NA	1.37	NA	NA	NA
<i>Cheilinus trilobatus</i>	0.02	3.06	3.92	1.52	NA	1.00	25.50
<i>Cheilinus undulatus</i>	0.01	3.14	3.99	1.49	NA	0.10	138.00
<i>Cheilio inermis</i>	0.00	3.08	3.49	0.95	NA	NA	NA
<i>Cheilodipterus quinquelineatus</i>	0.02	3.00	3.50	2.25	NA	NA	NA
<i>Chlorurus frontalis</i>	0.02	2.96	2.00	1.53	NA	NA	NA
<i>Chlorurus microrhinus</i>	0.02	2.96	NA	1.21	NA	0.26	44.75
<i>Chlorurus sordidus</i>	0.02	2.97	2.62	1.07	NA	0.98	21.77
<i>Chromis acares</i>	0.02	3.18	NA	1.51	NA	NA	NA
<i>Chromis agilis</i>	0.02	3.18	2.96	1.44	NA	NA	NA
<i>Chromis atripectoralis</i>	0.02	3.29	NA	2.26	NA	NA	NA
<i>Chromis iomelas</i>	0.02	3.38	2.69	1.12	NA	NA	NA
<i>Chromis margaritifer</i>	0.02	3.18	2.95	1.82	NA	NA	NA
<i>Chromis vanderbilti</i>	0.02	3.18	3.46	1.11	NA	NA	NA



<i>Chromis viridis</i>	0.04	2.90	2.50	1.11	NA	2.30	11.50
<i>Chromis xanthurus</i>	0.02	3.18	3.40	2.05	NA	NA	NA
<i>Chrysiptera brownriggii</i>	0.03	2.93	2.78	1.33	NA	NA	NA
<i>Chrysiptera glauca</i>	0.03	2.93	3.21	1.25	NA	0.80	11.50
<i>Cirrhilabrus exquisitus</i>	0.01	3.18	3.40	1.46	NA	NA	NA
<i>Cirrhilabrus scottorum</i>	0.01	3.18	3.40	1.49	NA	NA	NA
<i>Cirrhichthys oxycephalus</i>	0.00	3.85	4.01	1.69	NA	NA	NA
<i>Cirrhitis pinnulatus</i>	0.01	3.27	3.94	1.39	NA	NA	NA
<i>Cirripectes variolosus</i>	0.01	3.15	2.00	1.06	NA	NA	NA
<i>Coris aygula</i>	0.00	3.49	3.73	1.18	NA	NA	NA
<i>Coris gaimard</i>	0.01	3.25	3.40	1.38	NA	NA	NA
<i>Corythoichthys flavofasciatus</i>	0.01	3.08	NA	0.74	NA	NA	NA
<i>Crenimugil crenilabis</i>	0.01	3.05	2.29	1.81	NA	NA	NA
<i>Ctenochaetus binotatus</i>	0.04	2.87	2.00	2.08	NA	NA	NA
<i>Ctenochaetus flavicauda</i>	0.02	3.06	NA	1.92	NA	NA	NA
<i>Ctenochaetus hawaiiensis</i>	0.02	3.06	2.00	1.92	NA	NA	NA
<i>Ctenochaetus striatus</i>	0.02	3.06	2.00	1.96	NA	0.87	16.90
<i>Ctenogobiops feroculus</i>	0.03	2.62	NA	0.41	NA	NA	NA
<i>Dascyllus aruanus</i>	0.04	2.99	3.35	1.68	NA	2.90	11.00
<i>Dascyllus flavicaudus</i>	0.05	2.91	NA	1.84	NA	NA	NA
<i>Dascyllus reticulatus</i>	0.03	3.13	3.13	1.90	NA	0.52	10.00
<i>Dascyllus trimaculatus</i>	0.03	3.04	2.80	1.31	NA	NA	NA
<i>Decapterus macarellus</i>	0.01	2.96	3.24	4.44	NA	0.97	29.17
<i>Diodon hystrix</i>	0.19	2.47	3.61	1.53	NA	NA	NA
<i>Echeneis naucrates</i>	0.00	3.36	3.40	1.54	NA	NA	NA
<i>Echidna nebulosa</i>	0.00	3.35	3.98	NA	NA	NA	NA
<i>Ellochelone vaigiensis</i>	0.01	3.02	2.18	1.37	NA	NA	NA
<i>Epibulus insidiator</i>	0.02	3.08	4.01	1.62	NA	NA	NA
<i>Epinephelus fasciatus</i>	0.01	3.04	3.85	1.56	NA	0.12	74.75
<i>Epinephelus hexagonatus</i>	0.01	3.05	4.05	1.57	NA	0.91	29.50
<i>Epinephelus merra</i>	0.02	2.97	4.38	1.50	2.03	0.44	28.13
<i>Eviota afelei</i>	0.03	2.62	NA	1.23	NA	NA	NA
<i>Eviota prasites</i>	0.03	2.62	NA	1.14	NA	NA	NA
<i>Exallias brevis</i>	0.00	3.90	3.13	0.87	NA	NA	NA
<i>Fistularia commersonii</i>	0.00	3.05	4.28	1.76	NA	NA	NA
<i>Forcipiger flavissimus</i>	0.04	2.85	3.38	2.23	NA	NA	NA
<i>Forcipiger longirostris</i>	0.04	2.85	3.50	2.36	NA	NA	NA
<i>Fusigobius duospilus</i>	0.03	2.62	NA	0.82	NA	NA	NA
<i>Fusigobius neophytus</i>	0.03	2.62	2.89	0.87	NA	NA	NA
<i>Gnathanodon speciosus</i>	0.02	3.00	3.84	3.07	NA	0.39	83.10
<i>Gnathodentex aureolineatus</i>	0.02	3.06	3.65	1.97	NA	NA	NA
<i>Gnatholepis anjerensis</i>	0.02	3.01	NA	0.95	NA	NA	NA
<i>Gnatholepis cauerensis cauerensis</i>	0.02	2.83	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Gomphosus varius</i>	0.02	2.70	NA	2.02	NA	NA	NA
<i>Grammistes sexlineatus</i>	0.01	3.23	3.98	1.49	NA	NA	NA
<i>Gymnosarda unicolor</i>	0.02	2.84	4.50	5.67	NA	NA	NA
<i>Gymnothorax flavimarginatus</i>	0.00	3.30	4.16	NA	NA	NA	NA
<i>Gymnothorax javanicus</i>	0.00	3.30	3.87	NA	NA	NA	NA
<i>Gymnothorax meleagris</i>	0.00	3.30	3.98	NA	NA	NA	NA
<i>Gymnothorax undulatus</i>	0.00	3.30	4.32	NA	NA	NA	NA
<i>Halichoeres claudia</i>	0.02	2.99	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Halichoeres hortulanus</i>	0.02	2.99	3.40	1.55	NA	0.72	28.60

A.3 Table of biological parameters of model species collected from *FishBase*

<i>Halichoeres margaritaceus</i>	0.02	2.99	3.66	1.21	NA	NA	NA
<i>Halichoeres marginatus</i>	0.02	2.99	NA	1.15	NA	0.72	20.00
<i>Halichoeres trimaculatus</i>	0.03	2.74	3.46	1.41	NA	NA	NA
<i>Hemigymnus fasciatus</i>	0.02	2.91	3.50	1.46	NA	NA	NA
<i>Hemiramphus depauperatus</i>	0.00	3.58	NA	2.74	NA	NA	NA
<i>Hemitaurchichthys polylepis</i>	0.04	2.85	3.40	1.89	NA	NA	NA
<i>Heniochus acuminatus</i>	0.02	3.11	3.45	1.98	NA	NA	NA
<i>Heniochus chrysostomus</i>	0.02	3.26	3.34	2.04	NA	NA	NA
<i>Heniochus monoceros</i>	0.02	3.21	3.50	2.42	NA	NA	NA
<i>Hologymnosus annulatus</i>	0.01	3.18	4.20	1.79	NA	NA	NA
<i>Iniistius pavo</i>	0.01	3.18	3.54	1.46	NA	NA	NA
<i>Istiblennius edentulus</i>	0.00	3.90	2.00	1.10	NA	NA	NA
<i>Kyphosus vaigiensis</i>	0.02	3.04	2.83	3.25	NA	NA	NA
<i>Labroides bicolor</i>	0.01	3.20	4.02	1.22	NA	NA	NA
<i>Labroides dimidiatus</i>	0.01	3.23	3.85	1.08	NA	NA	NA
<i>Labroides rubrolabiatus</i>	0.01	3.20	NA	0.98	NA	NA	NA
<i>Lactoria cornuta</i>	0.01	3.17	3.50	1.13	NA	NA	NA
<i>Lepidozygus tapeinosoma</i>	0.02	3.19	3.40	1.37	NA	NA	NA
<i>Leptoscarus vaigiensis</i>	0.02	2.99	2.27	1.13	NA	2.30	33.70
<i>Lethrinus olivaceus</i>	0.03	2.85	4.20	2.82	NA	0.27	81.50
<i>Lethrinus xanthochilus</i>	0.02	2.96	3.75	2.67	NA	0.20	58.78
<i>Liza vaigiensis</i>	0.01	3.02	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Lutjanus bohar</i>	0.02	3.06	3.62	2.81	NA	0.21	65.86
<i>Lutjanus fulvus</i>	0.02	2.97	3.66	2.08	NA	NA	NA
<i>Macropharyngodon meleagris</i>	0.01	3.18	NA	1.32	NA	NA	NA
<i>Melichthys niger</i>	0.01	3.39	2.73	2.28	NA	NA	NA
<i>Melichthys vidua</i>	0.01	3.39	3.38	1.69	NA	NA	NA
<i>Monotaxis grandoculis</i>	0.02	3.02	3.40	3.22	NA	NA	NA
<i>Mulloidichthys flavolineatus</i>	0.01	3.10	3.47	2.84	NA	0.42	31.20
<i>Mulloidichthys vanicolensis</i>	0.01	3.29	3.60	3.55	NA	0.62	37.03
<i>Myripristis adusta</i>	0.03	3.03	3.40	2.30	NA	NA	NA
<i>Myripristis amaena</i>	0.02	3.26	4.50	2.22	NA	0.22	19.40
<i>Myripristis berndti</i>	0.03	3.00	3.72	2.07	NA	NA	NA
<i>Myripristis kuntee</i>	0.01	3.47	3.10	2.18	NA	NA	NA
<i>Myripristis murdjan</i>	0.03	3.03	3.10	2.37	NA	0.68	26.20
<i>Myripristis sp</i>	0.03	3.03	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Myripristis violacea</i>	0.04	2.94	3.45	2.28	NA	NA	NA
<i>Naso annulatus</i>	0.05	2.72	2.12	2.67	NA	0.21	62.60
<i>Naso brevirostris</i>	0.01	3.24	2.22	2.67	NA	0.40	30.40
<i>Naso hexacanthus</i>	0.02	2.96	3.06	3.56	NA	0.22	52.70
<i>Naso lituratus</i>	0.01	3.25	2.32	2.55	NA	0.55	28.10
<i>Naso unicornis</i>	0.02	3.04	2.17	2.85	NA	0.31	47.80
<i>Naso vlamingii</i>	0.01	3.25	2.16	2.39	NA	0.26	37.90
<i>Nemateleotris magnifica</i>	0.03	2.62	3.10	0.88	NA	NA	NA
<i>Neocirrhites armatus</i>	0.01	3.27	3.50	1.30	NA	NA	NA
<i>Neoniphon argenteus</i>	0.03	2.82	3.96	2.08	NA	NA	NA
<i>Neoniphon opercularis</i>	0.03	2.87	3.55	3.70	NA	NA	NA
<i>Neoniphon sammara</i>	0.03	2.89	3.37	2.25	NA	0.52	26.00
<i>Novaculichthys taeniourus</i>	0.01	3.18	3.25	1.61	NA	1.40	27.50
<i>Odonus niger</i>	0.01	3.39	3.22	1.98	NA	NA	NA
<i>Ostracion cubicus</i>	0.13	2.52	3.37	1.41	NA	NA	NA
<i>Ostracion meleagris</i>	0.13	2.52	2.71	1.27	NA	NA	NA

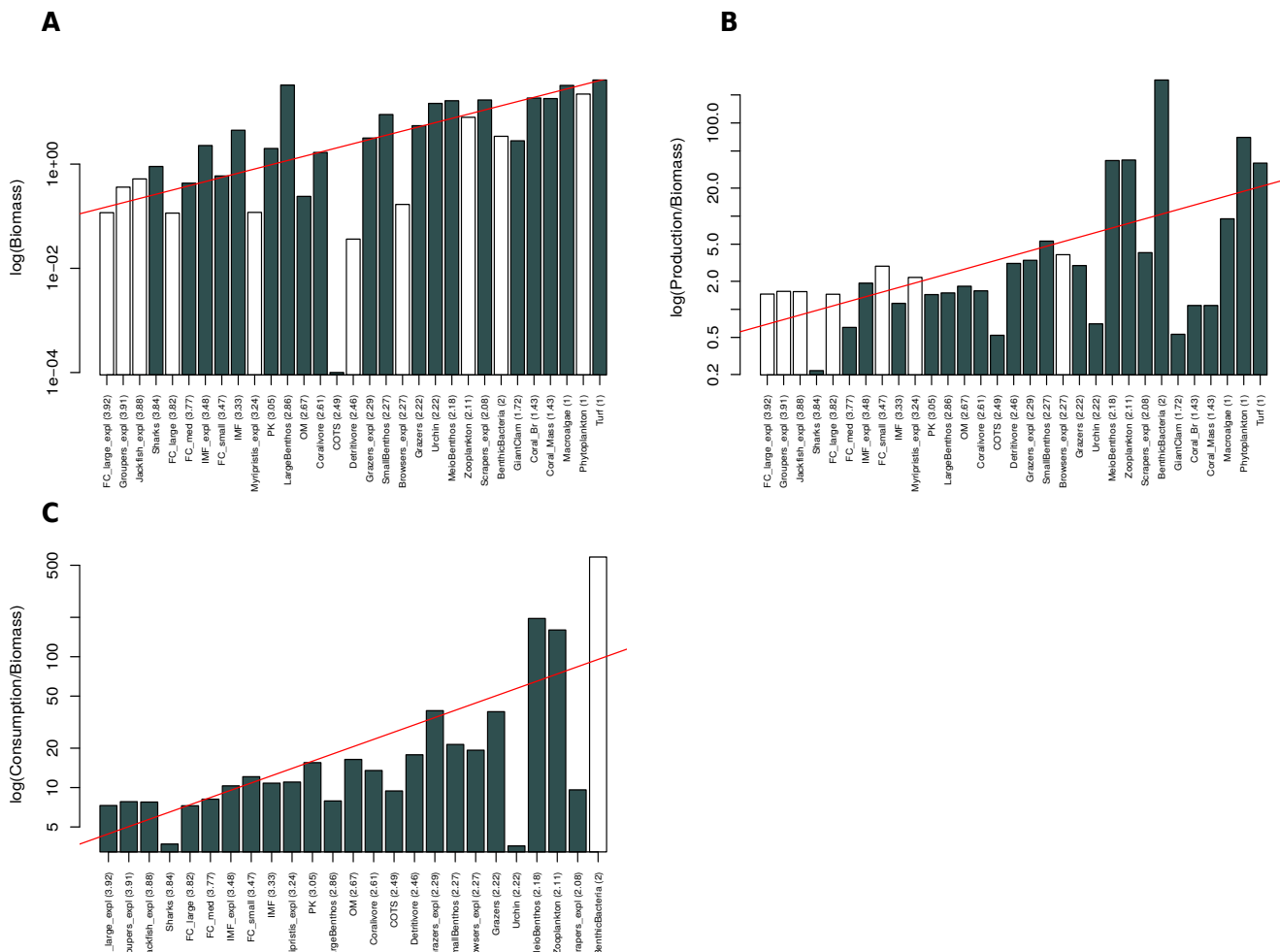
<i>Oxycheilinus unifasciatus</i>	0.01	3.18	4.06	1.51	NA	NA	NA
<i>Paracirrhites arcatus</i>	0.01	3.27	3.70	0.99	NA	NA	NA
<i>Paracirrhites forsteri</i>	0.01	3.27	4.30	1.15	NA	NA	NA
<i>Paracirrhites hemistictus</i>	0.01	3.27	NA	1.26	NA	NA	NA
<i>Parapercis millepunctata</i>	0.01	2.94	NA	0.96	NA	NA	NA
<i>Parupeneus barberinus</i>	0.01	3.12	3.35	2.79	NA	0.54	33.57
<i>Parupeneus ciliatus</i>	0.01	3.22	3.32	2.25	NA	NA	NA
<i>Parupeneus cyclostomus</i>	0.01	3.13	4.08	1.72	NA	NA	NA
<i>Parupeneus insularis</i>	0.01	3.13	3.88	1.75	NA	NA	NA
<i>Parupeneus multifasciatus</i>	0.01	3.21	3.61	1.78	NA	0.76	30.30
<i>Parupeneus pleurostigma</i>	0.01	3.13	3.40	1.58	NA	NA	NA
<i>Petroscirtes xestus</i>	0.01	3.13	NA	1.29	NA	NA	NA
<i>Plagiotremus tapeinosoma</i>	0.01	2.91	NA	0.75	NA	NA	NA
<i>Platax orbicularis</i>	0.04	2.95	3.33	2.97	NA	NA	NA
<i>Platybelone argalus argalus</i>	0.00	3.20	4.50	1.56	NA	NA	NA
<i>Plectroglyphidodon dickii</i>	0.02	3.19	3.24	1.75	NA	NA	NA
<i>Plectroglyphidodon flaviventris</i>	0.02	3.19	NA	1.78	NA	NA	NA
<i>Plectroglyphidodon johnstonianus</i>	0.02	3.19	2.90	1.76	NA	NA	NA
<i>Plectroglyphidodon lacrymatus</i>	0.02	3.19	2.50	1.43	NA	NA	NA
<i>Plectroglyphidodon phoenixensis</i>	0.02	3.19	2.00	1.78	NA	NA	NA
<i>Pomacanthus imperator</i>	0.07	2.72	2.70	1.71	NA	NA	NA
<i>Pomacentrus pavo</i>	0.03	2.97	3.02	1.42	NA	NA	NA
<i>Pomachromis fuscidorsalis</i>	0.07	2.72	NA	1.02	NA	NA	NA
<i>Pseudanthias mooreanus</i>	0.01	3.14	NA	1.58	NA	NA	NA
<i>Pseudanthias olivaceus</i>	0.01	3.14	NA	3.64	NA	NA	NA
<i>Pseudanthias pascalus</i>	0.01	3.14	3.33	1.94	NA	NA	NA
<i>Pseudobalistes flavimarginatus</i>	0.07	2.76	2.78	1.74	NA	0.49	56.00
<i>Pseudocheilinus evanidus</i>	0.01	3.18	3.50	1.08	NA	NA	NA
<i>Pseudocheilinus hexataenia</i>	0.01	3.18	NA	1.29	NA	NA	NA
<i>Pseudocheilinus octotaenia</i>	0.01	3.18	3.36	0.98	NA	NA	NA
<i>Pseudocheilinus tetrataenia</i>	0.01	3.18	NA	1.39	NA	NA	NA
<i>Pseudodax moluccanus</i>	0.01	3.18	2.82	1.30	NA	NA	NA
<i>Pseudojuloides atavai</i>	0.01	3.18	NA	1.56	NA	NA	NA
<i>Ptereleotris evides</i>	0.03	2.62	3.40	0.93	NA	NA	NA
<i>Ptereleotris microlepis</i>	0.03	2.62	NA	0.67	NA	NA	NA
<i>Ptereleotris zebra</i>	0.03	2.62	3.40	1.06	NA	NA	NA
<i>Pterocaesio tile</i>	0.01	3.23	3.33	1.81	NA	NA	NA
<i>Pterois antennata</i>	0.04	2.70	3.55	0.85	NA	NA	NA
<i>Pterois radiata</i>	0.04	2.70	3.57	0.92	NA	NA	NA
<i>Pygoplites diacanthus</i>	0.06	2.72	2.69	1.51	NA	NA	NA
<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	0.01	3.39	3.22	1.76	NA	0.40	28.30
<i>Rhinecanthus lunula</i>	0.01	3.39	NA	2.10	NA	NA	NA
<i>Rhinecanthus rectangulus</i>	0.01	3.39	NA	1.96	NA	NA	NA
<i>Sargocentron caudimaculatum</i>	0.02	3.05	3.89	3.08	NA	NA	NA
<i>Sargocentron diadema</i>	0.03	2.96	3.61	1.98	NA	1.30	16.05
<i>Sargocentron microstoma</i>	0.02	3.05	3.61	2.64	NA	1.00	18.60
<i>Sargocentron spiniferum</i>	0.02	3.12	3.80	2.24	NA	NA	NA
<i>Sargocentron tiere</i>	0.02	3.12	4.18	2.62	NA	NA	NA
<i>Sargocentron tiereoides</i>	0.02	3.05	3.55	1.82	NA	NA	NA
<i>Saurida gracilis</i>	0.01	3.16	4.37	2.43	NA	NA	NA
<i>Scarus altipinnis</i>	0.02	3.03	2.00	1.25	NA	0.25	37.70



## A.5 Table of the pedigree scores and corresponding uncertainties

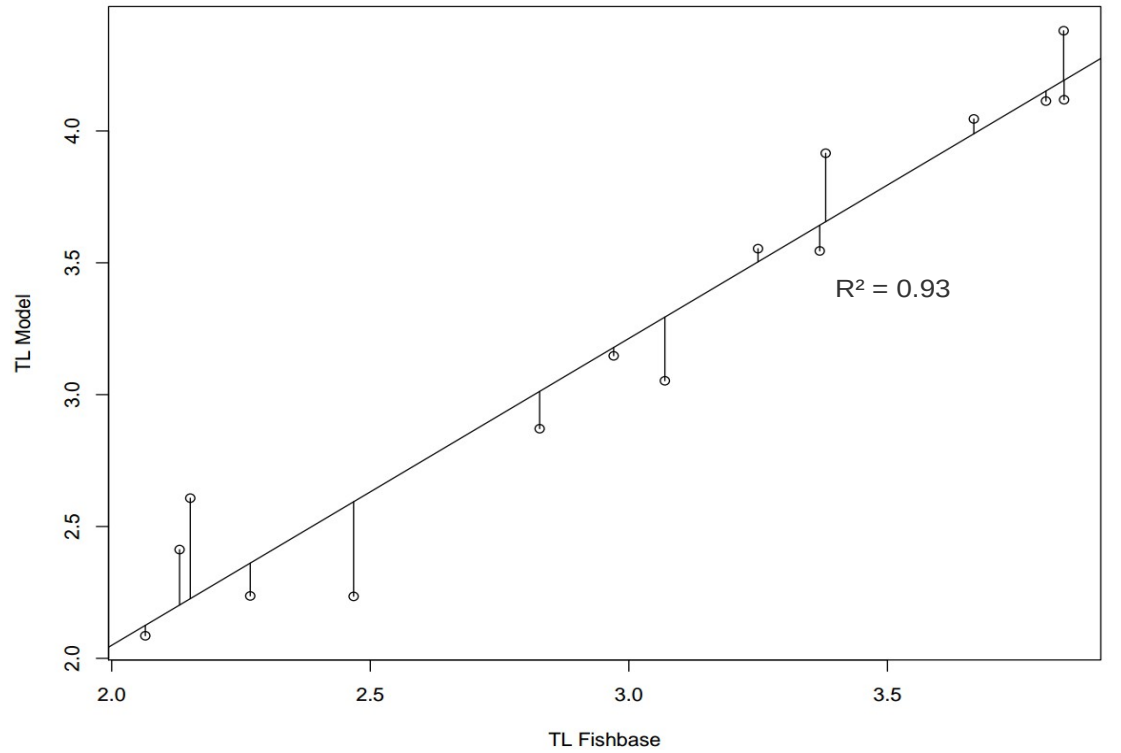
Group name	Biomass in habitat area		Production / biomass		Consumption / biomass		Diet	
	Score	Uncertainty	Score	Uncertainty	Score	Uncertainty	Score	Uncertainty
1 Sharks	5	0.1	8	0.1	8	0.1	4	0.3
2 Jackfish expl.	1	0.8	1	0.8	4	0.5	4	0.3
3 Groupers expl.	1	0.8	1	0.8	4	0.5	4	0.3
4 Piscivores large expl.	1	0.8	1	0.8	4	0.5	4	0.3
5 Piscivores large	1	0.8	1	0.8	4	0.5	4	0.3
6 Piscivores medium	5	0.3	4	0.5	4	0.5	4	0.3
7 Piscivores small Fo.	5	0.3	1	0.8	4	0.5	4	0.3
8 Piscivores small Lag.	5	0.3	1	0.8	4	0.5	4	0.3
Invertebrate Mobile								
9 Feeders expl.	5	0.3	4	0.5	4	0.5	4	0.3
Invertebrate Mobile								
10 Feeders	5	0.3	4	0.5	4	0.5	4	0.3
11 Myripristis expl.	1	0.8	1	0.8	4	0.5	4	0.3
12 Planktivores Fo.	5	0.3	4	0.5	4	0.5	4	0.3
13 Planktivores Lag.	5	0.3	4	0.5	4	0.5	4	0.3
14 Omnivores Fo.	5	0.3	4	0.5	4	0.5	4	0.3
15 Omnivores Lag.	5	0.3	4	0.5	4	0.5	4	0.3
16 Coralivores Fo.	5	0.1	4	0.5	4	0.5	4	0.3
17 Coralivores Lag.	5	0.1	4	0.5	4	0.5	4	0.3
18 Scrapers expl.	5	0.3	4	0.5	4	0.5	4	0.3
19 Grazers Fo.	5	0.1	4	0.5	4	0.5	4	0.3
20 Grazers Lag.	5	0.1	4	0.5	4	0.5	4	0.3
21 Grazers expl.	5	0.3	4	0.5	4	0.5	4	0.3
22 Browsers expl.	1	0.8	1	0.8	4	0.5	4	0.3
23 COTS Fo.	5	0.1	5	0.3	5	0.3	6	0.1
24 Urchins	5	0.3	5	0.4	5	0.4	4	0.3
25 Giant Clam	5	0.3	5	0.4		0		0
26 Large Benthos Fo.	4	0.5	5	0.4	6	0.3	2	0.8
27 Large Benthos Lag.	4	0.5	5	0.4	6	0.3	2	0.8
28 Small Benthos Fo.	4	0.5	5	0.4	6	0.3	2	0.8
29 Small Benthos Lag.	4	0.5	5	0.4	6	0.3	2	0.8
30 Meio Benthos Fo.	4	0.5	5	0.4	6	0.3	2	0.8
31 Meio Benthos Lag.	4	0.5	5	0.4	6	0.3	2	0.8
32 Coral Massive Fo.	5	0.1	5	0.4				
33 Coral Massive Lag.	5	0.1	5	0.4				
34 Coral Branching Fo.	5	0.1	5	0.4				
35 Coral Branching Lag.	5	0.1	5	0.4				
36 Benthic Bacteria Fo.	1	0.8	5	0.4	5	0.4	4	0.5
37 Benthic Bacteria Lag.	1	0.8	5	0.4	5	0.4	4	0.5
38 Zooplankton	1	0.8	3	0.6	3	0.6	4	0.5
39 Phytoplankton	5	0.1	5	0.4				
40 Macroalgae Fo.	5	0.1	5	0.4				
41 Macroalgae Lag.	5	0.1	5	0.4				
42 Turf Fo.	5	0.1	5	0.4				
43 Turf Lag.	1	0.8	3	0.6				
44 Detritus Fo.	4	0.5						
45 Detritus Lag.	4	0.5						

### A.6 Pre-balanced diagnosis (PREBAL) of Moorea Ecopath model in 2006.



(a) biomass estimates (t/km<sup>2</sup>), (b) production/biomass ratio (per year), and (c) consumption/biomass (per year) on a log scale vs species ranked by trophic level, from lowest to highest trophic level. Solid bars indicate input to the model and white bars indicate model estimated parameters.

**A.7** Comparison of the trophic levels of the fish groups estimated by the model and those of collected in Fishbase



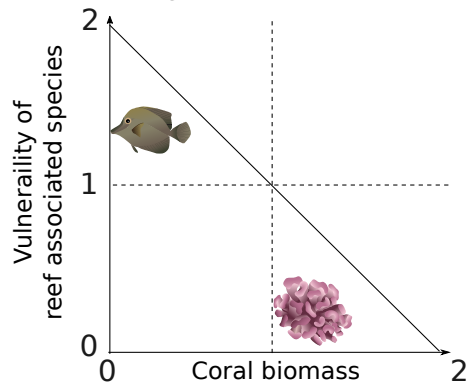
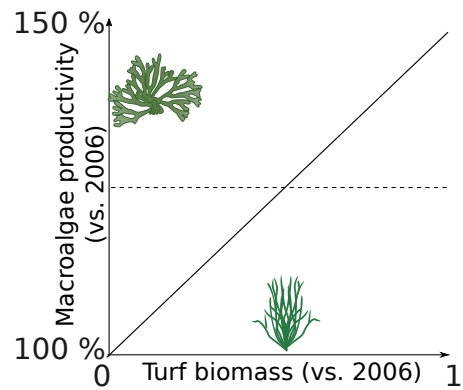
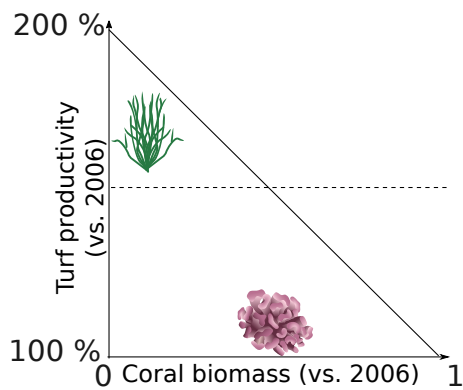
## Dynamic food web model



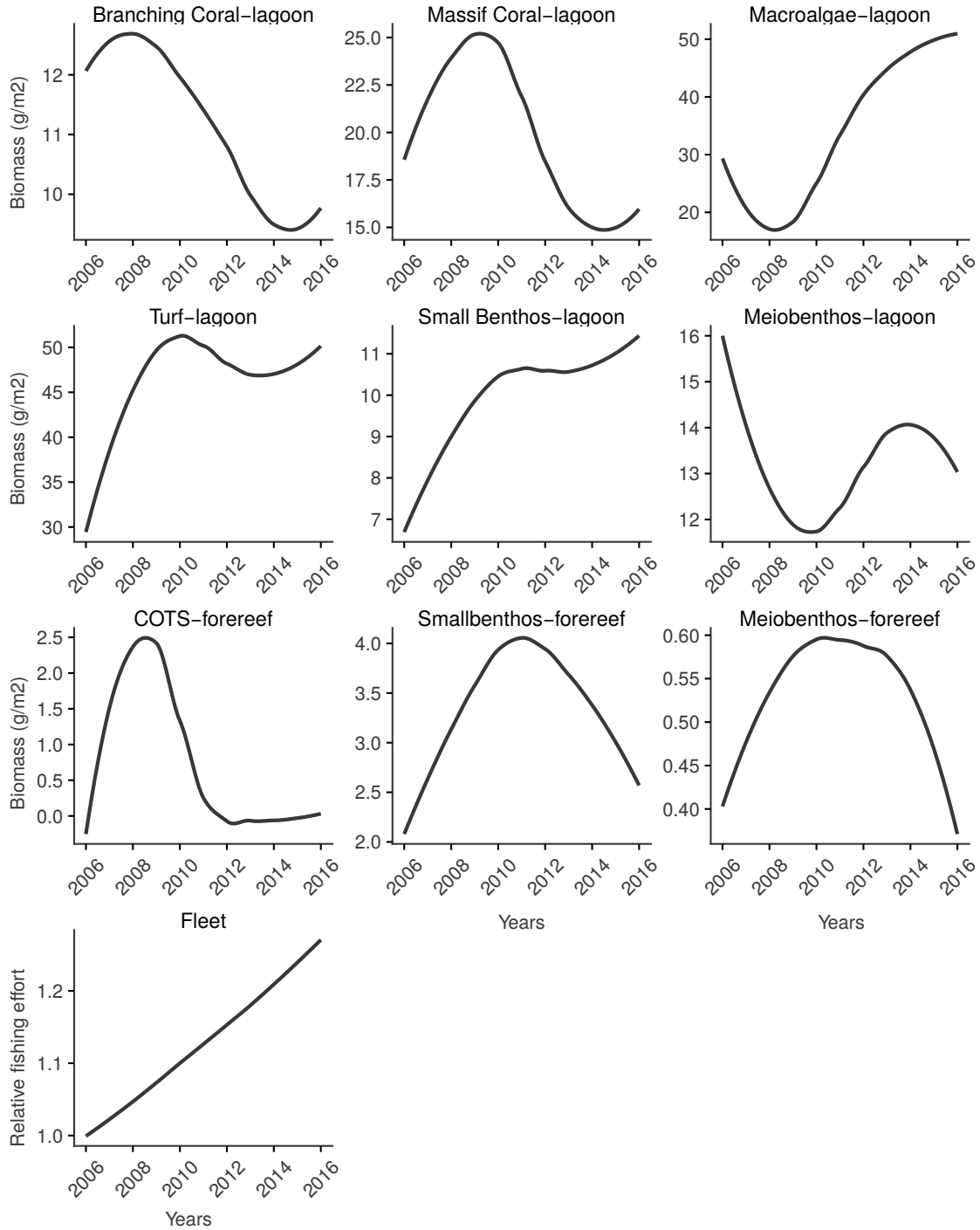


**B.1** Table of the various time series data used in the dynamic food web model.

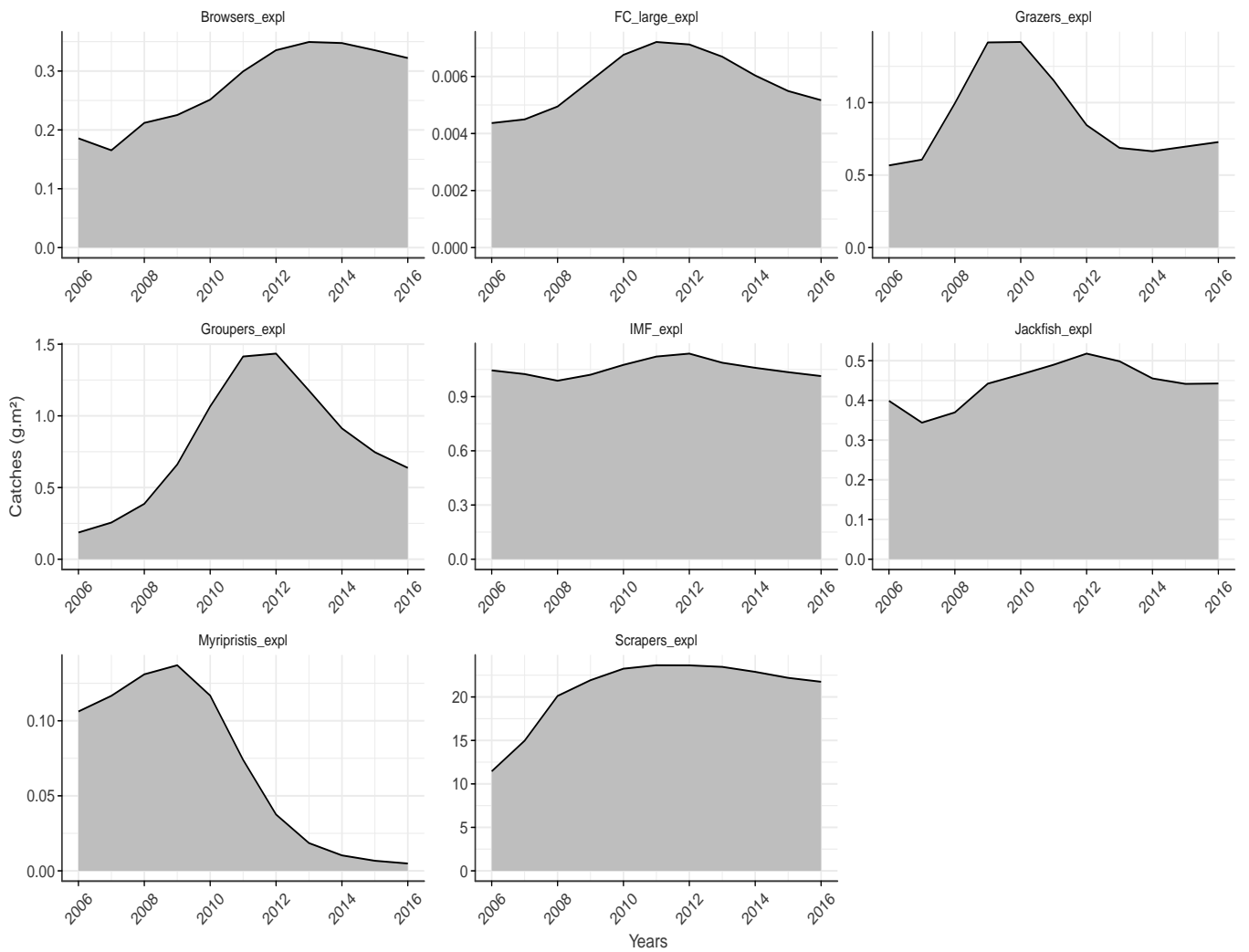
	Functional group	Time series	Coverage	Source	Used to drive the model	Used to force the biomass	Used to fit the model
1	Sharks						
2	Jackfish_expl	relative biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
3	Groupers_expl	relative biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
4	FC_large_expl	relative biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
5	FC_large	relative biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
6	FC_med	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
7	FC_small_Fo	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
8	FC_small_Lag	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
9	IMF_expl	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
10	IMF	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
11	Myripristis_expl	relative biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
12	PK_Fo	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
13	PK_Lag	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
14	OM_Fo	relative biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
15	OM_Lag	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
16	Coralivore_Fo	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
17	Coralivore_Lag	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
18	Scrapers_expl	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
19	Grazers_Fo	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
20	Grazers_Lag	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
21	Grazers_expl	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
22	Browsers_expl	relative biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
23	COTS_Fo	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey		x	
24	Urchin	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
25	GiantClam	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
26	LargeBenthos_Fo	relative biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
27	LargeBenthos_Lag	relative biomass	2006-2016	CRIOBE survey		x	
28	SmallBenthos_Fo	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey		x	
29	SmallBenthos_Lag	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey		x	
30	MeioBenthos_Fo	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
31	MeioBenthos_Lag	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey		x	
32	Coral_Mass_Fo	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
33	Coral_Mass_Lag	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey		x	
34	Coral_Br_Fo	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
35	Coral_Br_Lag	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey		x	
36	BenthicBacteria_Fo						
37	BenthicBacteria_Lag						
38	Zooplankton						
39	Macroalgae_Fo	relative biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
40	Macroalgae_Lag	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey		x	
41	Turf_Fo	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey			x
42	Turf_Lag	absolute biomass	2006-2016	CRIOBE survey		x	
43	Phytoplankton						
44	Detritus_Fo						
45	Detritus_Lag	Relative fishing effort	2006-2016	ISPF	x		

**B.2** Mediation functions used in the dynamic food web model.**A) Reef-building protection****B) Space competition interactions**

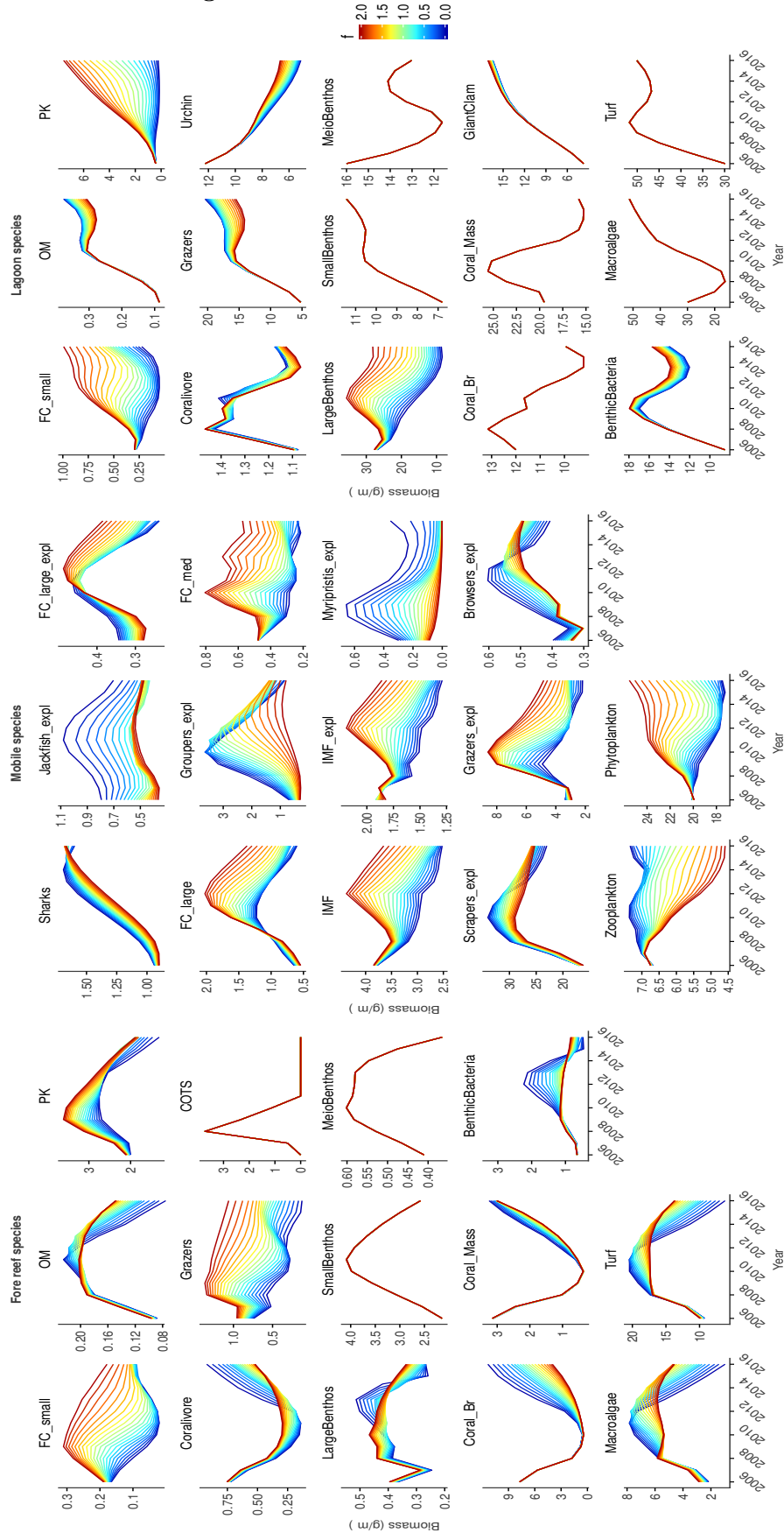
### B.3 Functions used to force biomass and fishing effort used to drive the dynamic food web model.



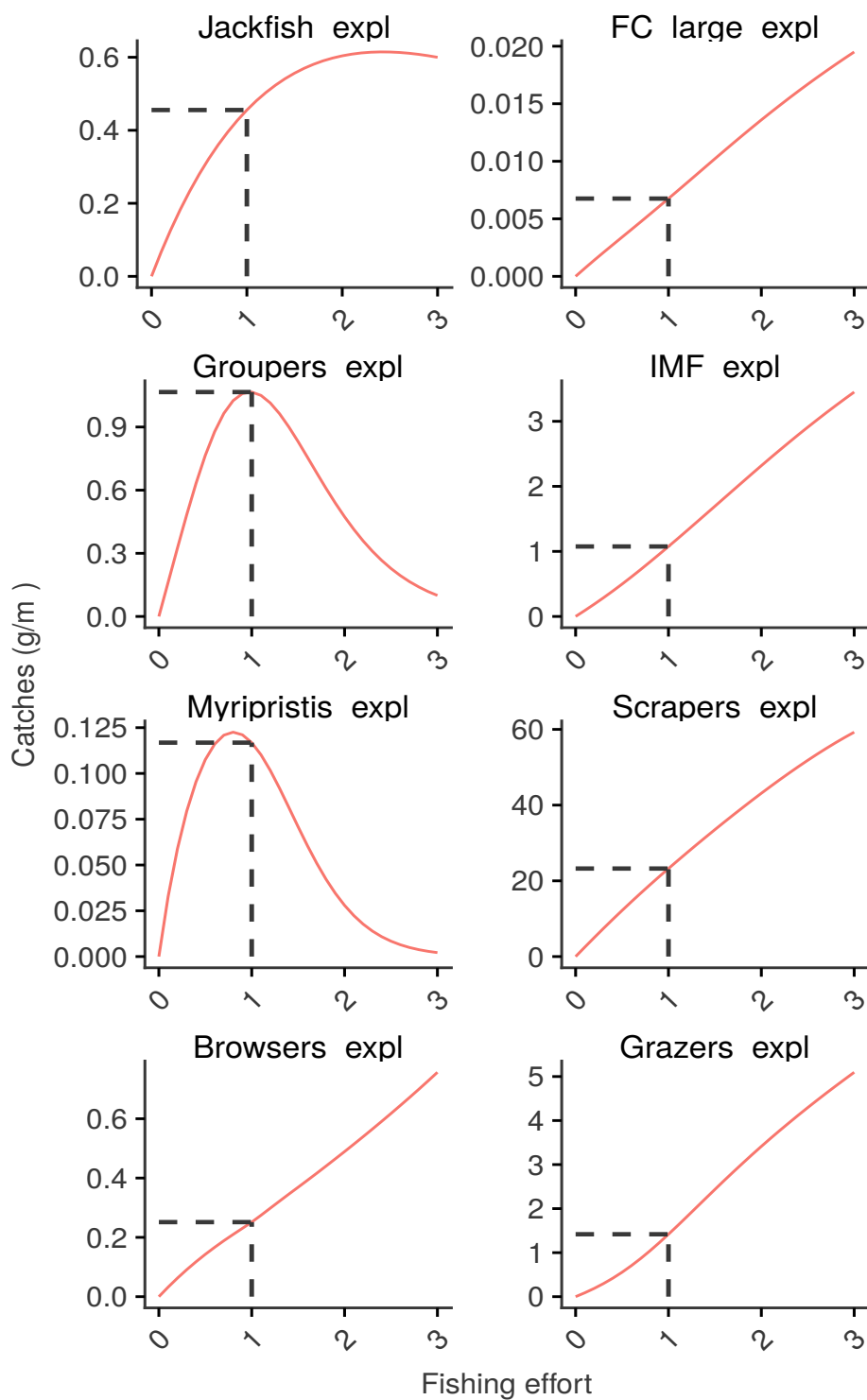
## B.4 Catches of all exploited functional groups of the dynamic food web model.



**B.5** Biomass of all functional groups of the dynamic food web model according to different relative fishing effort.



## B.6 Relationship between the catches and overall fishing effort for each targeted fish groups in 2010.

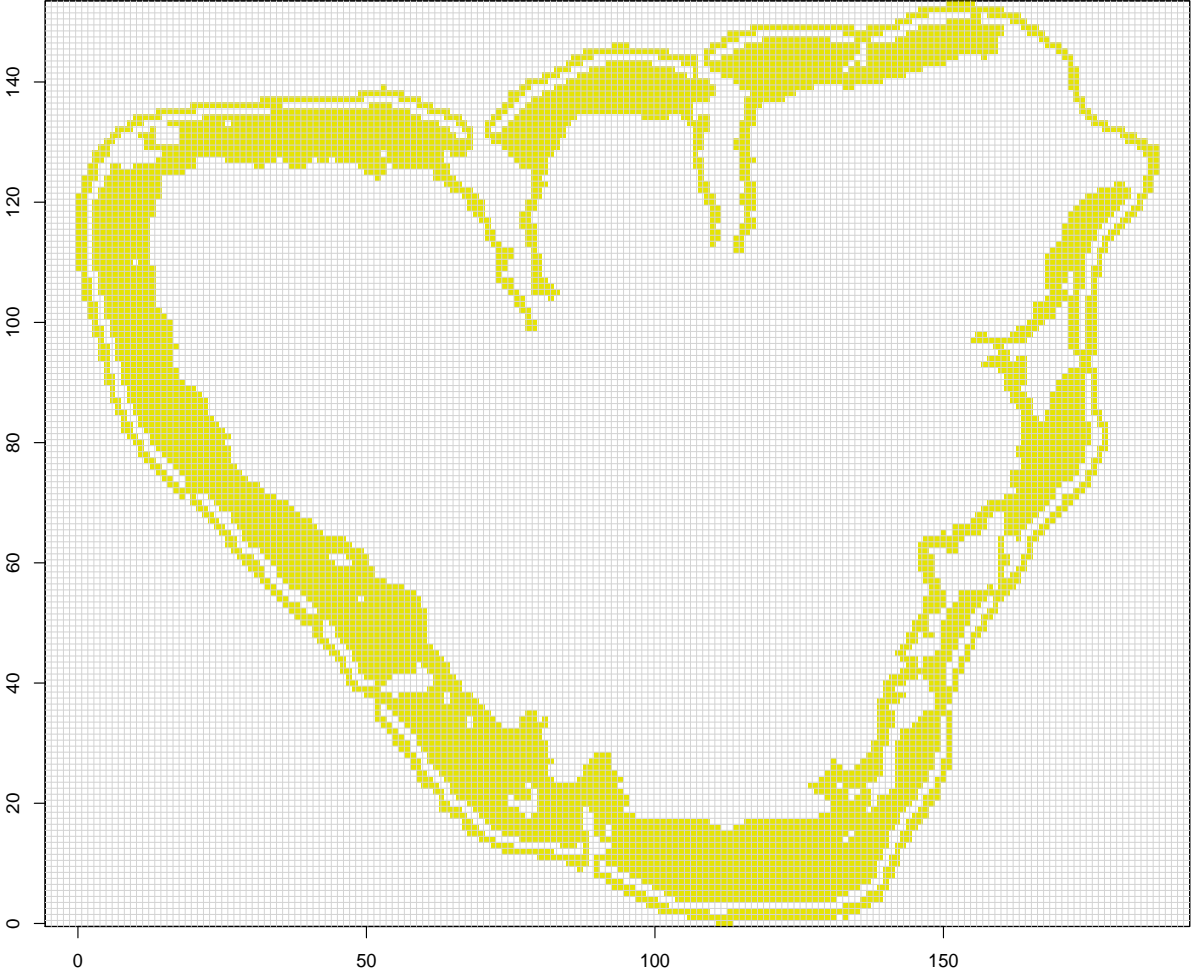


## Modèle multi-agents

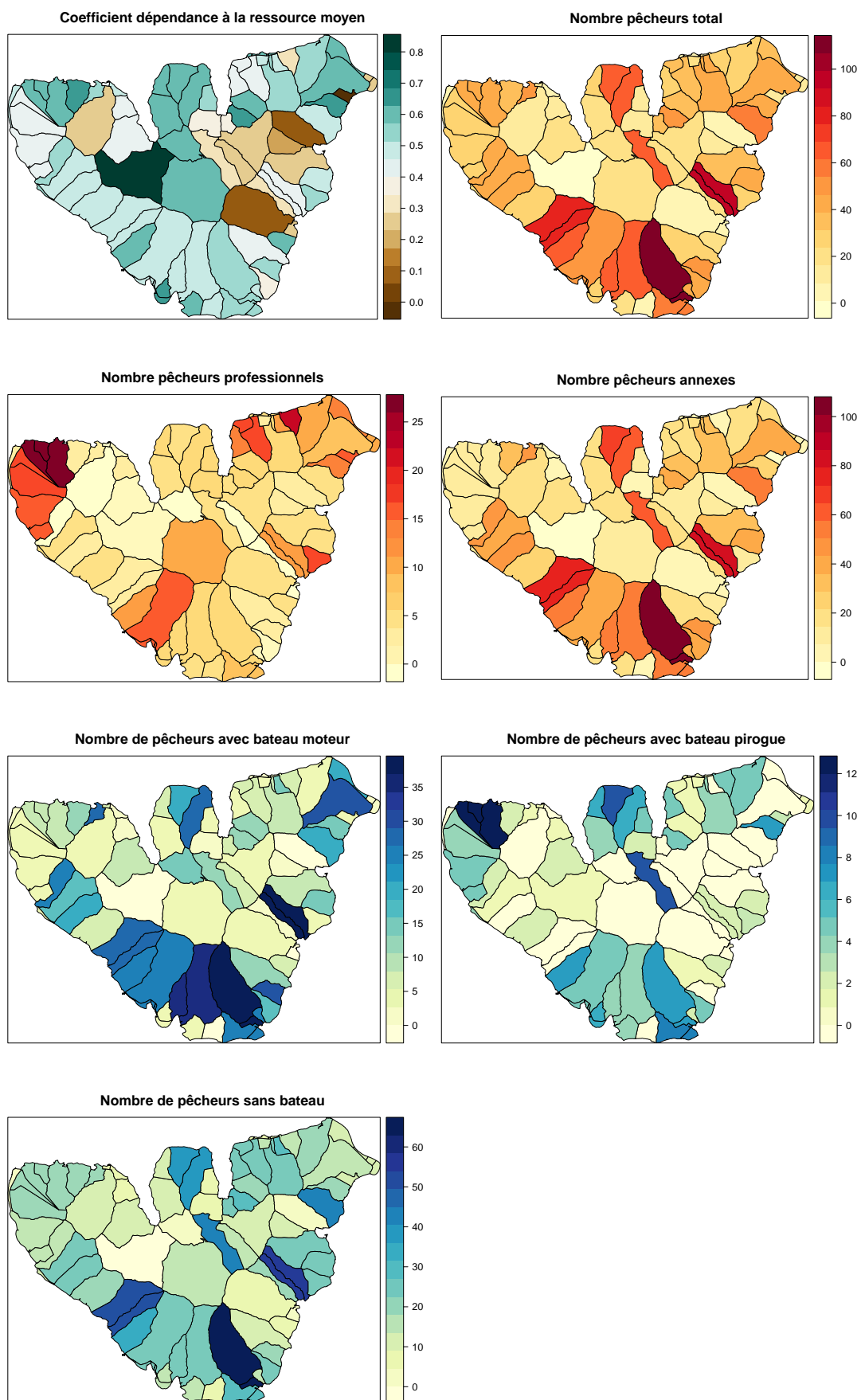




C.1 Grille de résolution du modèle multi-agents



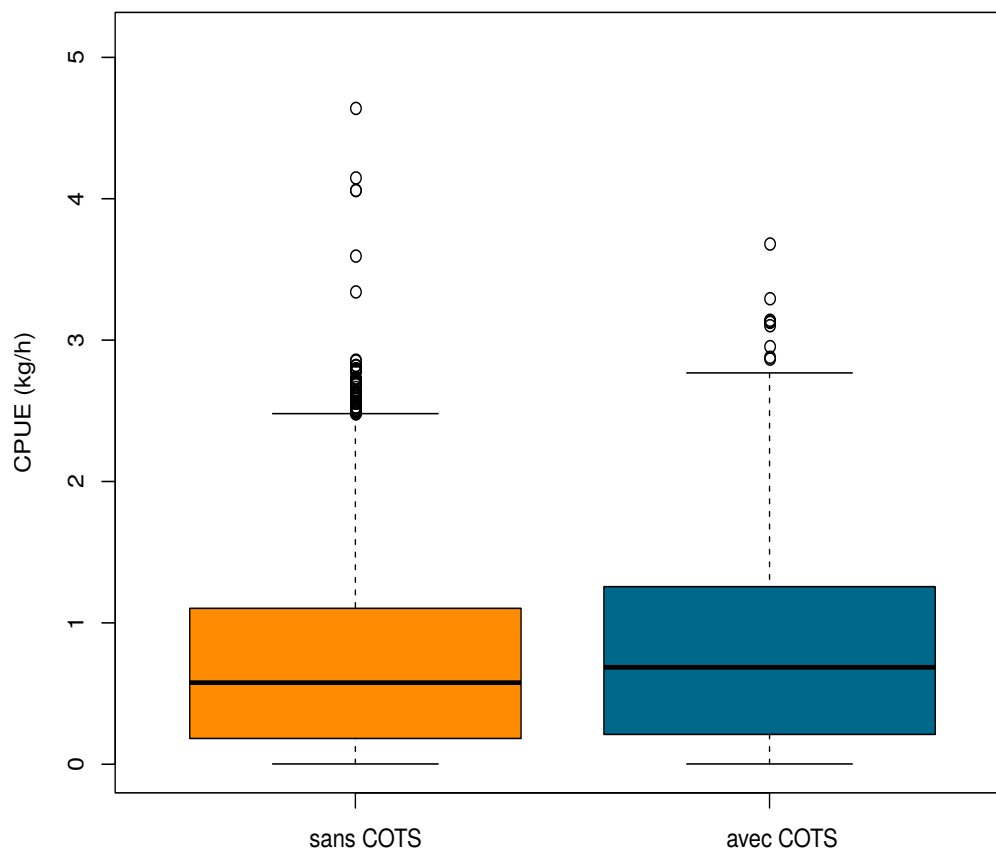
## C.2 Carte du nombre de pêcheurs et des variables associées à la pêche par district.



## C.3 Nombre et pourcentage des différents types de pêcheurs par comité de pêche

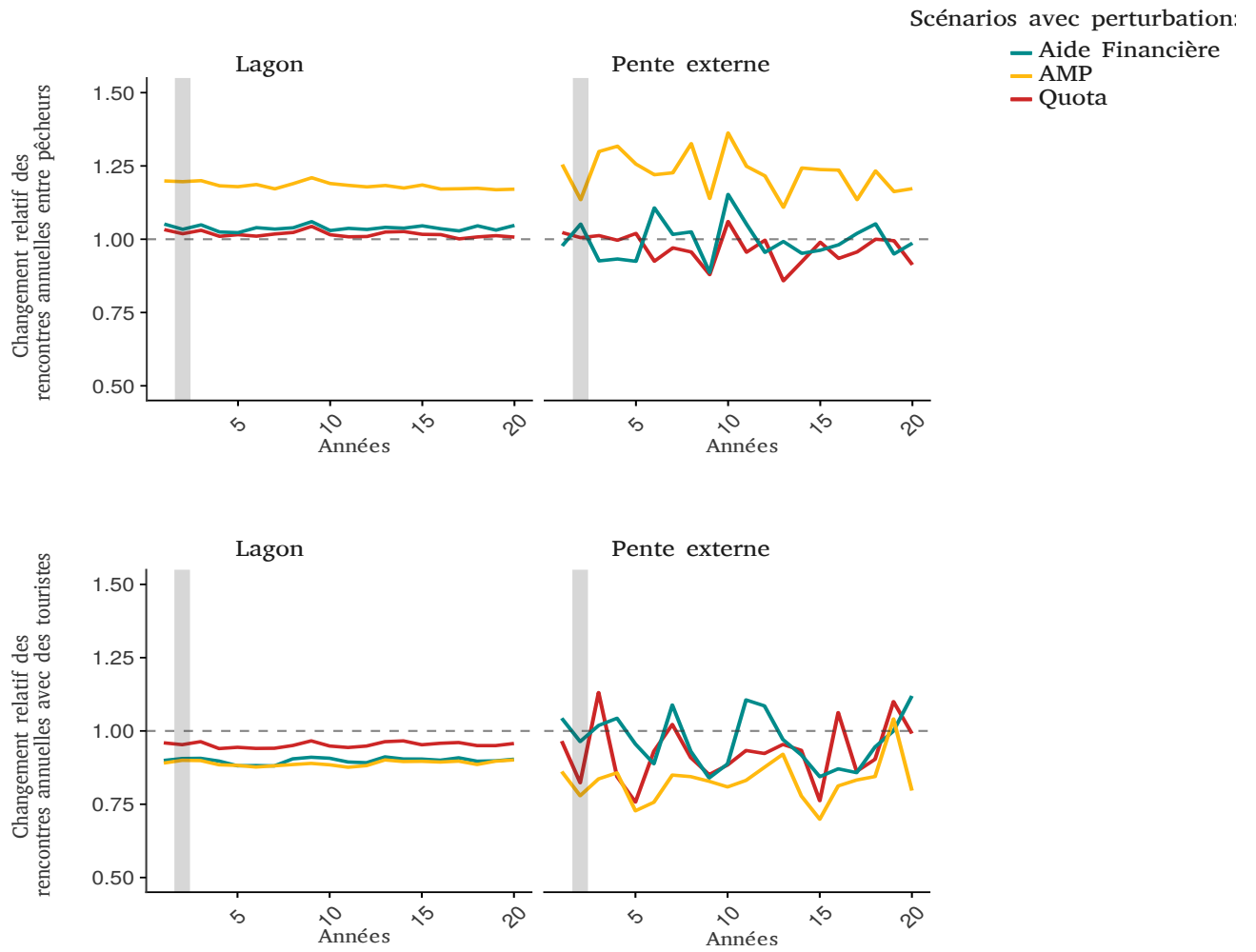
	Pêcheurs total		Pêcheurs professionnels		Pêcheurs annexes		Pêcheur à pirogue		Pêcheurs à bateau moteur		Pêcheurs sans bateau	
	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%
<b>Afareaitu</b>	808		89	11.01	719.00	88.99	49.00	6.06	311.00	38.49	448.00	55.45
<b>Haapiti</b>	945		247	26.14	698.00	73.86	104.00	11.01	327.00	34.60	514.00	54.39
<b>Paopao</b>	688		165	23.98	523.00	76.02	66.00	9.59	169.00	24.56	453.00	65.84
<b>Papetoai</b>	229		31	13.54	198.00	86.46	18.00	7.86	90.00	39.30	121.00	52.84
<b>Teavaro</b>	310		100	32.26	210.00	67.74	12.00	3.87	123.00	39.68	175.00	56.45

**C.4** Boxplot des captures par unité d'effort (CPUE) par pêcheur en fonction des scénarios avec ou sans perturbations.

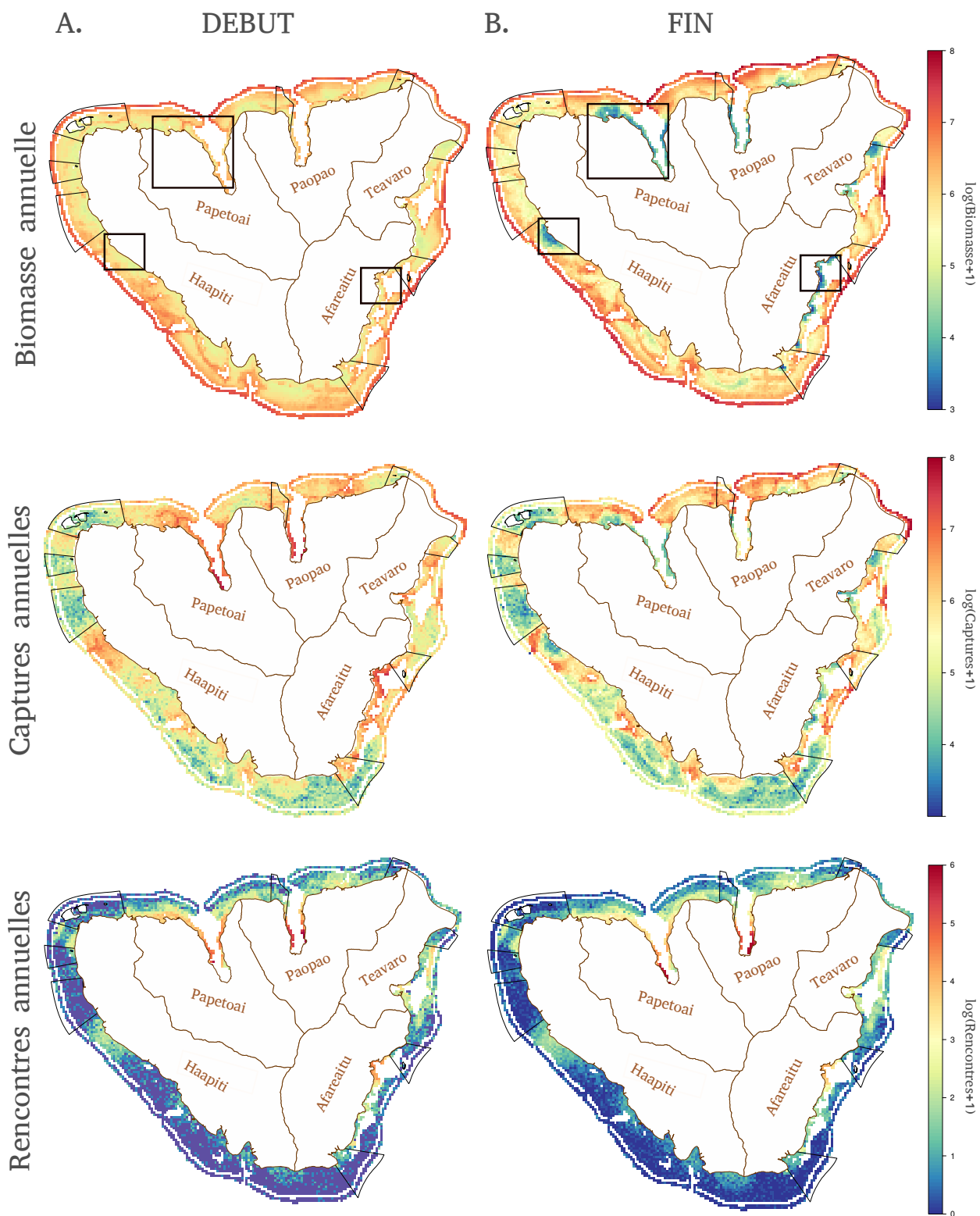


Les groupes étant significativement différents selon le test de Tukey sont représentés de couleur différentes.

### C.5 Changement relatif du nombre de conflits pour les scénarios avec perturbation



**C.6** Répartition spatiales des biomasses, captures et rencontres pour le scénario «Statu quo» sans perturbation, A. à la première année de simulation et B. moyennées sur les 4 dernières années de simulations



**C.7** Questionnaire des enquêtes sociales conduites en 2015.



## QUESTIONNAIRE MAISONNEE

### Introduction

Présentation de l'enquêteur  
Présentation du projet  
Discussion des considérations éthiques.

Enregistrements audio

---

### **1- Informations sur la maisonnée**

Peux-tu me parler de tes origines ? Ta famille ? Vos activités ?

1.1 Temps dans le quartier: .....

1.2 Origine:  Quartier  Moorea  Polynésie  Autre

1.3 Nombre d'habitants permanents de la maisonnée:

1.4 Nationalité de la maisonnée:  Polynésie  Europe  Autre  Mixe

1.5 Langue la plus couramment parlée:  Langue polynésienne  Français  Autre

1.6 Information détaillée du ménage

Membre	Interlocuteur ?	Sexe	Niveau d'éducation	Activité principale au cours de l'année	Revenu mensuel moyen (si pas activité de subsistance)

1.7 Nombre d'activités totales au cours de l'année: .....

1.8 Nombre de personnes vivant de manière permanente dans la maisonnée qui pratique la pêche lagonaire : .....

\*1.9 Nombre de personnes hébergées occasionnellement dans la maisonnée et vivant de manière permanente en dehors de Moorea qui pratiquent la pêche lagonaire (famille, amis, etc.) : .....

---

### **2- Informations sur le mode de vie**

2.1 Importance des différents secteurs d'activité pour tout le ménage (revenus + autoconsommation).

(1) Aucune (2) Peu (3) Moyennement (4) Forte (5) Très forte

2.1.1 Pêche lagonaire  1  2  3  4  5

2.1.2 Pêche pélagique  1  2  3  4  5

2.1.3 Tourisme  1  2  3  4  5

2.1.4 Agriculture  1  2  3  4  5

2.1.5 Emploi salarié  1  2  3  4  5

2.1.6 Secteur informel  1  2  3  4  5

.....  
.....  
.....  
2.2 Variation du revenu au cours de l'année :  Oui  Non

2.3 Si votre activité principale ne vous permet plus de vivre, choisiriez-vous de:

Rester dans le quartier

Exercer la même activité ailleurs, mais revenir plus tard

Exercer la même activité ailleurs de manière permanente

2.4 Si vous décidez de rester dans le quartier, comment envisagez-vous de subvenir à vos besoins ?

Continuer la même activité en espérant que ca s'améliore

(si déjà pêcheur lagonaire) Continuer à pratiquer la pêche lagonaire, mais changer d'espèces cibles/zones de pêche/engins de pêche/moyens (e.g. achat bateau)

(si non pêcheur lagonaire) Commencer à pêcher dans le lagon/pente externe/récif

Basculer vers une activité autre que la pêche lagonaire.

Spécifier l'activité: .....

Je ne sais pas

2.5 Nombre d'activités principales dans le passé: .....

2.6. Raisons du changement d'activité :

.....  
.....  
.....

2.7 Si perte d'activité, temps pour retrouver la nouvelle activité ? .....

---

### **3- Revenus et Endettement**

3.1 Avez-vous des apports (nourriture et/ou financiers) provenant de membres extérieurs à la maisonnée ?

Oui  Non

3.2 Si oui, dans quelle proportion ?

(1) Aucune (2) Peu (3) Moyennement (4) Forte (5) Très forte

1  2  3  4  5

3.3 Inversement, contribuez-vous aux apports (nourriture et/ou financiers) à des maisonnées extérieures ?

Oui  Non

3.4 Si oui, dans quelle proportion ?

(1) Aucune (2) Peu (3) Moyennement (4) Forte (5) Très forte

1  2  3  4  5

3.5 Comment évaluez-vous vos revenus comparés à vos dépenses ?

Pas suffisant pour gagner sa vie (revenus < dépenses)

Juste suffisant pour gagner sa vie (revenus = dépenses)

Possibilité de mettre de l'argent de côté (revenus > dépenses)

3.6 Avez-vous accès à des sources de crédit ?  Oui  Non

3.7 Si oui, quelles sont-elles ?

Banque

Membre de la famille vivant dans la communauté

Membre de la famille en dehors de la communauté

Autres .....

---

### **4- Caractéristiques du logement et biens matériels**

4.1 Accès à la mer ou à un canal donnant sur la mer

Bord de mer

1-200m du bord de mer

Loin de la mer (> 200m)

4.2 Nature principale du toit

Tôle

- Végétal
- Autre

4.3 Nature principale des murs

- Dur : parpaings, ciment
- Bois, contre-plaqué, pinex, fibro
- Autre

4.4 Nature du sol

- Béton
- Bois
- Autre

4.5 Mode principal d'éclairage

- Réseau général (EDT)
- Groupe électrogène
- Panneaux solaires ou éoliennes
- Pas d'électricité

4.6 Alimentation principale en eau

- Eau courante
- Point d'eau individuel
- Point d'eau collectif

4.7 Evacuation des eaux usées

- Réseau collectif
- Fosse individuelle
- A même le sol

4.8 Equipement du logement

- Congélateur séparé
- Chauffe-eau
- Machine à laver
- Sèche-linge
- Ordinateur
- Connexion internet

4.9 Statut d'occupation

- Propriétaire du logement et du sol
- Propriétaire du logement et terrain pris en location
- Locataire OPH
- Locataire du logement
- Logé gratuitement par parents, employeurs, etc.

4.10 Nombre et type de bateaux auquel vous avez accès

- 4.12.1 Bateau(x) motorisé(s) .....
- 4.12.2 Bateau(x) non motorisé(s) .....
- 4.12.3 Aucun bateau

4.11 Nombre de véhicules : .....

4.12 Propriétaire d'autres terres ?  oui  non

4.13 Si oui, où ?  quartier  Moorea  Polynésie  autres

4.14 Si oui, exploitable pour quoi:

- agriculture  logement  tourisme  autres

## 5- Utilisation des ressources marines

5.1 Combien de fois par semaine consommez-vous du poisson lagonaire (plutôt que de la viande, des œufs, du poisson pélagique, etc.) ? .....

Peux-tu me parler des différents poissons que tu pêches/consommes ?

5.2 Quelles ressources lagonaires (poissons et autres) sont consommées dans votre logement ?

*Cocher les cases correspondantes. Montrer les photos*

Ressources marines	Origine			Destination		
	Pêchée par un membre de la maisonnée	Achat	Don	Consommé par la maisonnée	Vente	Don

*Continuer si l'interlocuteur est pêcheur lagonaire,*

5.3 Possède la carte de pêcheur lagonaire  oui       non

Quand tu vas pêcher, comment cela se passe en pratique ?

5.4 Combien de sorties par semaine environ ? .....

5.5. Technique de pêche principale :  
 fusil     filet     ligne     autre : .....

5.6. Technique de pêche secondaire :  
 fusil     filet     ligne     autre : .....

\*5.7. Pêchez-vous plutôt :  
 devant le quartier     autres secteurs autour de l'île : .....

5.8 Quelles ressources lagonaires (poissons et autres) sont pêchées par au moins un membre de la maisonnée ?

Ressources marines	***Zone de pêche				Moment		Saison
	Lagon	Pente externe	Passe	Baie	Jour	Nuit	-

**6- Connaissances et perception des sources de perturbation**

6.1 D’après vous, est-ce-que le nombre de poissons lagonaires :

augmente    reste le même    diminue

6.2 Quelles espèces ont augmenté ou diminué en nombre ?

Espèce	Augmenté	Diminué	Raisons

6.3 D’après vous, est-ce-que la taille des poissons lagonaires :

augmente    reste la même    diminue

6.4 Quelles espèces ont augmenté ou diminué en taille ?

Espèce	Augmenté	Diminué	Raisons

--	--	--	--

6.5 Si pêcheur, cela a-t-il eu une incidence sur votre manière de pêcher ?

Oui  Non

\*6.6 Si pêcheur lagonaire, quel est le principal facteur ayant eu une incidence sur votre manière de pêcher ?

.....  
 .....  
 .....

6.7 Effet du facteur principal à l'origine de la modification de la pratique de pêche

- Changement de technique de pêche
- Changement de lieu de pêche
- Changement d'espèce cible
- Augmentation de la fréquence/effort de pêche
- Diminution de la fréquence/effort de pêche
- Autre .....

6.8 Quelles seraient vos suggestions pour conserver ou d'augmenter le nombre de poissons dans le lagon ?

.....  
 .....  
 .....

6.9 Notes

.....  
 .....  
 .....  
 .....  
 .....

---

**7- Implication et participation dans la gouvernance**

Quelle est ton expérience personnelle concernant la vie associative ?

7.1 Appartenance à ou plusieurs groupes ou organisations de pêcheurs ? Si oui, le(s)quel(s) ?

.....  
 .....

Nombre d'organisations listées : .....

7.2 Appartenance à une ou plusieurs organisations en lien avec l'environnement marin ? Si oui, le(s)quel(s) ?

.....  
 .....

Nombre d'organisations listées : .....

7.3 D'après-vous, quel est le niveau d'implication des personnes vivants dans ce logement dans la prise de décision ?

	Pas impliqués du tout	Modérément impliqués	Très impliqués	Pas de réponse
Groupe de pêcheurs du quartier				
Association de pêcheurs communale				
Comité permanent du PGEM				
Autre :.....				

## **8- Résilience : Facteurs positifs et négatifs sur la maisonnée**

8.1 Préciser le niveau d'impact des facteurs suivant :

	Pas d'impact	Peu d'impact	Impact modéré	Impact	Fort impact	Pas de réponse
Cyclones, tempêtes, etc.						
Blanchissement corallien						
Taramea						
Ciguatera						
Macrodéchets dans le lagon						
Microdéchets (eaux usées, sédiments)						
Remblais						
Surpêche						
Conflits avec d'autres pêcheurs du même quartier						
Conflits avec pêcheurs de l'extérieur						
Pêche illégale (zone et espèce)						
Conflits d'intérêts avec l'activité touristique : Hôtel						
Shark feeding						
Activités nautiques (Jet, voiliers, paquebots, etc.)						
Aires Marines Protégées (PGEM)						
Autres réglementations du PGEM (ZPR, etc.)						
Augmentation de la population dans la zone						
Augmentation du coût de la vie						
Augmentation du prix de l'essence						
Changement de gouvernement						
Problèmes de santé dans le ménage						
Recherche						
PGA						
Evolution des modes de vie						
Autres :.....						

8.2 Préciser de même le degré d'importance des facteurs ci-dessous :

	Pas important	Peu important	Moyennement important	Important	Très important	Pas de réponse
Famille dans le quartier						
Famille hors du quartier						
Amis dans le quartier						
Amis hors du quartier						

Carte de pêcheur aide financière						
Groupes de pêcheurs						
Possibilité d'une autre activité						
Economies						
Possibilité de crédit						
Commune, maire, élus locaux						
CPS						
Église, religion						
Recherche						
Autre :.....						

8.3. Famille et amis sur lesquels vous pouvez compter (note) :

Peu  Moyen  Beaucoup

8.4. Perception de la gouvernance locale :

.....  
.....  
.....  
.....

---

### 9- Accès et équité

9.1 Y a-t-il des facteurs qui réduisent votre accès aux ressources lagunaires?

Oui  Non  Pas de réponse

9.2 Si oui, lesquelles ?

.....  
.....

9.3 Comparé aux autres membres du quartier, l'accès à la ressource des habitants de votre maisonnée est:

meilleur  moins bon  identique  Pas de réponse

.....  
.....

9.4 Comparé aux autres habitants de Moorea, l'accès à la ressource des habitants de votre maisonnée est:

meilleur  moins bon  identique  Pas de réponse

.....  
.....

9.5 Comparé aux autres membres du quartier, votre niveau de vie est :

meilleur  moins bon  identique

9.6 D'après vous, les femmes ont :

plus de choix dans leur mode de vie que les hommes  
 autant de choix dans leur mode de vie que les hommes  
 moins de choix dans leur mode de vie que les hommes

9.7 Peux-tu me parler de la place de la femme par rapport à l'accès à la ressource ?

.....  
.....  
.....



---

## **10- Perception du PGEM**

Que penses-tu personnellement du PGEM ? Quelle est ton expérience avec le PGEM ?

### 10.1 Connaissance du PGEM

Bonne       Moyenne       Ne connaît pas

### 10.2 Que pensez-vous des affirmations suivantes :

	Pas du tout d'accord	Plutôt pas d'accord	Neutre	Plutôt d'accord	Tout à fait d'accord	Pas de réponse
Le PGEM a amélioré l'état du lagon						
Le PGEM a amélioré la participation des communautés locales dans la gestion des ressources naturelles						
Le PGEM a amélioré la connaissance que les habitants ont du lagon						
Le PGEM a augmenté l'activité touristique et les bénéfices financiers du quartier						
Les pêcheurs ont bénéficié du PGEM						
Le PGEM a engendré de nouveaux modes de vie						

### 10.3 Que vous apporté le PGEM ?

*Catégories à définir en fonction des réponses*

.....  
.....

### 10.4 Comparé aux autres habitants de Moorea, que vous a apporté le PGEM ?

*Catégories à définir en fonction des réponses*

.....  
.....  
.....

### 10.5 Quelles seraient vos suggestions pour l'améliorer ?

.....  
.....  
.....

### 11. Par rapport à ton activité et à ta famille, quels seraient tes besoins pour pouvoir améliorer ton mode de vie ?

.....  
.....  
.....

---

**REMERCIEMENTS.**

## C.8 Questionnaire à destination des pêcheurs de Moorea diffusé sur un réseau social.

### Questionnaire à destination des pêcheurs de Moorea

ʻa ora na,

Je suis en stage au CRIOBE à Moorea et je réalise un modèle du comportement des pêcheurs. Mon objectif est de proposer des pistes pour s'assurer du maintien de la pêche et des poissons sur le long terme. J'ai réalisé un court questionnaire, entièrement anonyme. Si vous pouviez y répondre, cela m'aiderait beaucoup. Cela ne prend pas plus de 5 minutes.

Maururu roa !

Olivier Rousselle

**Pourquoi pêchez-vous ? (plusieurs réponses possibles)**

Pour vendre

Pour manger

Pour la plaisir

Autre...

**En général, à quelle distance depuis votre point de départ parcourez-vous pour vous rendre sur votre lieu de pêche (en km) ?**

0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

**Quel est votre moyen de locomotion en mer pour aller pêcher ? (plusieurs réponses possibles)**

Nage

Pirogue / bateau sans moteur

Bateau à moteur

Autre...

**En général, combien de temps consacrez-vous à votre activité de pêcher en mer par journée de pêche (en heures) ?**

0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

**Quels sont les jours où vous pêchez le plus ?**

Lundi

Mardi

Mercredi

Jeudi

Vendredi

Samedi

Dimanche

**Vous arrive-t-il de pêcher de nuit ?**

Oui

Non

**Lors d'une sortie de pêche, quelle quantité de poissons pêchez-vous en général (en kilogrammes) ?**

Réponse courte

**Pensez-vous que le nombre de pêcheurs à Moorea :**

Augmente

Est constant

Diminue

**Comment expliquez-vous l'évolution du nombre de pêcheurs à Moorea ?**

Réponse longue

**Quel est l'effet du tourisme sur votre pratique de pêche ?**

Positif

Neutre

Négatif

**Si vous deviez mettre un quota de pêche journalier (biomasse de poisson maximale qu'il est possible de pêcher) afin d'assurer une durabilité des stocks de poissons, combien mettriez-vous (en kg) ?**

Réponse longue

Merci d'avoir répondu à ce questionnaire ! Si vous souhaitez laisser un commentaire, cet espace est pour vous...



## Article scientifique



# Recovery Debts Can Be Revealed by Ecosystem Network-Based Approaches

Mélo die Dubois,<sup>1\*</sup> Didier Gascuel,<sup>2</sup> Marta Coll,<sup>3,4</sup> and Joachim Claudet<sup>1,5</sup>

<sup>1</sup>National Center for Scientific Research, PSL Université Paris, CRIOBE, USR 3278 CNRS-EPHE-UPVD, Maison des Océans, 195 rue Saint-Jacques, 75005 Paris, France; <sup>2</sup>UMR985 Ecologie et santé des écosystèmes, Université Bretagne Loire, Agrocampus Ouest, 65 route de Saint Brieu c, CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France; <sup>3</sup>Institute of Marine Science (ICM-CSIC), Passeig Marítim de la Barceloneta, nº37-49, 08003 Barcelona, Spain; <sup>4</sup>Ecopath International Initiative Research Association, Barcelona, Spain; <sup>5</sup>Laboratoire d'Excellence CORAIL, Moorea, French Polynesia

## ABSTRACT

Ecosystems are increasingly disturbed by natural disturbances and human stressors. Understanding how a disturbance can propagate through an entire ecosystem and how induced changes can last after apparent recovery is key to guide management and ecosystem restoration strategies. Monitoring programs and impact assessment studies rely mostly on indicators based only on species relative abundance and biomass, potentially misinforming management efforts. Impacts on ecosystem structure and functioning, and subsequent delivery of ecosystem services, are too often overlooked. Here we use an ecosystem network approach to assess the recovery pathway and potential recovery debts of a coral reef ecosystem, following a pulse disturbance. We show that although species abundance and biomass

indicators recovered in a decade after the perturbation, the ecosystem as a whole presented a recovery debt. The ecosystem structure lost complexity (became “food chain like”) and lost about 29% of its overall cycling efficiency and 9% of its transfer efficiency. Although the ecosystem trophic network in the fore reef may have maintained its general functioning, the ecosystem network in the lagoon, not directly exposed to the disturbance, presented a stronger recovery debt. Our results give new insights on how ecosystem network approaches can help identify ecosystem impacts and recovery pathways.

**Key words:** ecological disturbance; coral reef; network analysis; trophic modelling; ecopath.

## HIGHLIGHTS

- Ecosystems that appear resilient to disturbance can hide recovery debts.
- Ecosystem network indicators derived from trophic models can be used to identify and quantify recovery debts.
- Impacts of disturbance and recovery debts can propagate through trophic interactions into ecosystems and habitats that are not directly exposed to a disturbance.

Received 2 May 2018; accepted 29 July 2018

**Electronic supplementary material:** The online version of this article (<https://doi.org/10.1007/s10021-018-0294-5>) contains supplementary material, which is available to authorized users.

**Author's Contribution** MD and JC planned and designed the research. MD and DG built the models. MD and JC analysed the results. MD, DG, MC and JC wrote the paper.

\*Corresponding author; e-mail: melodie.dubois.pro@gmail.com

Published online: 10 September 2018

