



HAL
open science

Développement d'indices écoacoustiques pour caractériser et suivre l'état et le fonctionnement des écosystèmes coralliens

Simon Élise

► **To cite this version:**

Simon Élise. Développement d'indices écoacoustiques pour caractériser et suivre l'état et le fonctionnement des écosystèmes coralliens. Biodiversité et Ecologie. Université de la Réunion, 2019. Français. NNT : 2019LARE0041 . tel-02900693

HAL Id: tel-02900693

<https://theses.hal.science/tel-02900693v1>

Submitted on 16 Jul 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.

Université de La Réunion

Ecole doctorale Sciences, Technologies, Santé E.D. n° 542
UMR 9220 Ecologie marine TROPicale des océans Pacifique et IndiEn (ENTROPIE)

THÈSE

Présentée pour l'obtention du grade de docteur de l'Université de La Réunion
Discipline : Écologie marine

**Développement d'indices écoacoustiques pour caractériser et suivre
l'état et le fonctionnement des écosystèmes coralliens**

Par Simon ELISE

Soutenue le 19 décembre 2019 à l'Université de la Réunion devant le jury composé de :

Jérôme SUEUR	Muséum National d'Histoire Naturelle - ISYEB UMR 7205	rapporteur
Jessica MEEUWIG	Centre for marine future, University of Western Australia	rapporteur
Valeriano PARRAVICINI	Ecole Pratique des Hautes Etudes - CRIOBE USR 3278	examinateur
Matthieu LE CORRE	Université de La Réunion – UMR 9220 ENTROPIE	examinateur
André DOLLE	NORTEKMED S.A.S.	co-encadrant
Henrich BRUGGEMANN	Université de La Réunion – UMR 9220 ENTROPIE	directeur de thèse

Résumé

Les récifs coralliens sont l'écosystème marin le plus complexe, mais aussi le plus menacé par les perturbations croissantes liées aux activités anthropiques. Leur conservation représente un véritable défi. Alors que le maintien des récifs au plus proche de leurs configurations et dynamiques actuelles doit être privilégié, nous devons également nous préparer à une évolution rapide de leur fonctionnement et adapter réseaux et outils de suivis à cette nouvelle situation. Des avancées technologiques récentes ont permis l'émergence d'outils innovants qui pourraient permettre à court terme d'augmenter considérablement la résolution spatio-temporelle des suivis. Parmi eux, l'acoustique passive est en plein essor. L'objet de cette thèse a été d'affiner son cadre d'utilisation pour évaluer et suivre l'état écologique et le fonctionnement des écosystèmes coralliens. Des enregistrements des paysages sonores et des relevés écologiques (assemblages de poissons et habitat) ont été réalisés sur 31 récifs de pente externe autour de trois îles de l'Indo-pacifique avec des caractéristiques environnementales variables, incluant des pressions anthropiques contrastées. L'analyse des résultats obtenus avec différentes combinaisons de paramètres d'échantillonnage (bande de fréquences, moment du cycle journalier choisi pour réaliser l'enregistrement, durée des échantillons de son) a permis de sélectionner un protocole d'échantillonnage basé sur les deux types d'indices écoacoustiques les plus utilisés pour l'étude des récifs coralliens. Ce protocole permet la caractérisation rapide et fiable de l'état écologique des récifs. En se basant sur ces lignes directrices, la capacité de six indices écoacoustiques à évaluer des fonctions clé de l'écosystème corallien a ensuite été démontrée. En comparant les apports de l'acoustique passive et de données environnementales pouvant être collectées par télédétection, la plus-value de l'utilisation d'indices écoacoustiques pour prédire la structure des assemblages de poissons récifaux a été identifiée et quantifiée. Une application de l'approche écoacoustique au suivi continu d'un site isolé a mis en évidence le potentiel particulièrement important de l'acoustique passive comme outil d'appui à la gestion dans ce type de contexte. Face à l'ampleur et à la vitesse des changements climatiques annoncés, les méthodes de suivi employées aujourd'hui, basées sur la présence d'observateur *in situ*, seront vraisemblablement insuffisantes. Combinée à d'autres outils de suivi, l'acoustique passive pourrait contribuer à détecter rapidement les perturbations des écosystèmes, condition indispensable pour en comprendre les causes et mettre en oeuvre des réponses rapides et adaptées.

Mots clé : récifs coralliens ; acoustique passive ; outils de suivis ; indices écoacoustiques ; protocole d'échantillonnage ; fonctions écosystémiques ; gestion ; conservation

Abstract

Coral reefs are the most complex of marine ecosystems, but also the most threatened by ecological disruption resulting directly or indirectly from human activities. Their conservation represents a huge challenge. While maintaining coral reefs as close as possible to their current configurations and dynamics is among the highest priorities, we must also prepare for rapid changes in their functioning and adapt monitoring tools and networks to this new situation. Recent technological advances enabled the emergence of innovative tools with the potential to drastically increase the spatio-temporal resolution of coral reef monitoring. Among these, Passive Acoustic Monitoring (PAM) is on the rise. The aim of this thesis was to improve and facilitate the use of PAM as a tool for the assessment and monitoring of coral reefs' ecological states and functioning. Soundscape recordings and ecological surveys (reef fish assemblages and habitat) were performed at 31 outer reef slope sites around three Indo-Pacific islands with variable environmental characteristics, including contrasted anthropogenic pressures. Analysing the results obtained with multiple combinations of sampling settings (frequency bandwidth, time of sampling (day/night), and sample duration) allowed the selection of a sampling scheme based on the two types of indices mostly used in coral reef studies. This scheme enables a rapid and reliable categorisation of reef's ecological states. Based on these sampling guidelines, the capacity of six ecoacoustic indices to evaluate coral reef key functions was demonstrated. By comparing the contributions of PAM and coarse environmental data that could be sampled remotely, the added value of using ecoacoustic indices to predict reef fish assemblage structure was identified and quantified. An application of ecoacoustics to the continuous monitoring of a remote site highlighted the strong potential of PAM as a supporting tool for managers in such context. In view of the amplitude and velocity of expected climatic changes, current observer-based monitoring methods are likely to be exceeded. Combined to other monitoring tools, PAM could contribute to promptly detect ecosystem disturbances, which is essential to understand their causes and put in place rapid and adapted responses.

Keywords: coral reefs; Passive Acoustic Monitoring (PAM); monitoring tools; ecoacoustic indices; sampling scheme; ecosystem functions; management; conservation

Contexte de la thèse

Une thèse CIFRE, c'est la rencontre du monde de l'entreprise et de celui de la recherche académique. C'est la découverte d'objectifs, de méthodes, de rythmes et de moyens radicalement différents, mais ô combien complémentaires. Cela peut devenir une aventure fantastique pour qui a l'âme d'un funambule et des facilités pour le grand écart. Ce n'était pas vraiment mon cas en début de thèse, je ne prétends pas être devenu un grand gymnaste, mais j'ai considérablement gagné en souplesse !

C'est en travaillant en « freelance » avec la société NortekMed en 2015 que je découvrais le monde incroyable de l'acoustique sous-marine. Le projet d'appliquer leur expertise dans ce domaine à l'étude des récifs coralliens prenait forme peu à peu, et je me souviens encore de l'œil pétillant d'Henrich le jour où je lui soumettai l'idée, il n'y avait « plus qu'à » ...

Cette thèse a démarré en avril 2016 grâce à un financement CIFRE (#2015/1538) de l'Association Nationale Recherche et Technologies (ANRT) accordé à la société NortekMed. Elle a été préparée en grande partie au sein de l'UMR ENTROPIE à l'Université de La Réunion. La collecte des premières données s'est déroulée en 2016 et 2017 dans la Réserve Naturelle Marine de La Réunion. Grâce à l'implantation de l'UMR ENTROPIE à l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) de Nouméa et au soutien financier de NortekMed et de l'Ecole Doctorale, j'ai pu effectuer une mission en Nouvelle-Calédonie en juin-juillet 2017 pour collecter de nouvelles données. J'avais à cœur durant cette thèse de me « frotter » à l'exercice de la recherche de financements. Cela m'a bien sûr pris du temps, mais que d'apprentissages là-aussi. Après l'« échec prometteur » du projet CORCOMA en 2016, son petit frère CORCOPA était financé en 2017 par la Commission Européenne (DG DEVCO) au travers du programme BEST 2.0 (financement #2266). Ce projet visait à renforcer les capacités des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) pour la gestion des récifs coralliens de l'île Europa. Il a constitué une opportunité unique de mettre en application l'outil écoacoustique dans le cadre de cette thèse. Sa réalisation a été rendue possible grâce à l'appui des TAAF, et au soutien logistique de l'Ocean Innovation Tour (OIT) et des Forces Armées de la Zones Sud de l'Océan Indien (FAZSOI).



Remerciements

Mes premiers remerciements vont à André Dolle, co-encadrant de cette thèse, et à toute l'équipe de NortekMed. Vous m'avez fait confiance dès le début en me donnant « carte blanche » pour la construction du projet et avez été d'un soutien sans failles tout au long de sa réalisation. Merci pour votre flexibilité, votre bonne humeur et votre pragmatisme, j'ai tant appris. Ce n'était pas gagné d'avance de concilier les activités de suivi du chantier de la Nouvelle Route du Littoral et l'avancement des travaux de recherche. Je pense qu'on a réussi à s'en sortir ! Merci à Lise qui a su prendre le relais pour bricoler dans les « bouées hydro » quand ça devenait chaud, et pour la gestion quasi intégrale des vols ULM. Mention spéciale à Thierry pour le codage des « softs » sur mesure, et à Paul pour la mise au point des dispositifs d'enregistrement.

Henrich, je n'en menais pas large le jour où j'ai frappé à ta porte avec cette idée d'acoustique dans la besace, mais ton enthousiasme et ta curiosité m'ont vite rassuré. Je te suis infiniment reconnaissant d'avoir accepté d'encadrer un tel sujet, sur lequel on parlait quand même un peu à l'aveugle. Pour les durs-d'oreille que nous sommes tous les deux, c'était le comble ! Merci de m'avoir accompagné et fait confiance sur les réponses aux appels à projet, et d'avoir mis le frein ou lâché la bride quand il le fallait. Merci pour ton calme apaisant, ton investissement et ta pertinence dans les relectures, et pour les remises en questions, même de dernière minute. J'ai été bluffé par ton énergie à toute épreuve quand il s'est agi de couper et d'empaqueter des tonnes de chaîne, ou d'aligner douze jours de terrain intenses à Europa, mission qui restera un moment fort de cette thèse. J'espère qu'on revivra ensemble de telles aventures.

Mes remerciements les plus émus iront à Michel Kulbicki, sans qui rien de tout cela n'aurait été possible. Comme quoi la vie peut parfois tenir au hasard d'une rencontre. Tu m'as pris par la main et donné de ton temps « en off » pour tout m'apprendre ou presque, moi qui ne savais pas faire grand-chose si ce n'est compter des poissons. J'ai réellement découvert la « science » à tes côtés, et ai converti ma passion pour les récifs en passion pour leur étude. Tu m'as mis le pied à l'étrier, donné la confiance pour entreprendre, et j'espère un peu de ton humilité et de ta sérénité. Pour tout, merci.

Je tiens également à remercier vivement Dominique Ponton. Passé te voir avec quelques ingrédients de cuisine récifo-océano-acoustiques, tu as réussi à m'orienter en deux coups de cuillère : « des chercheurs mettent des micros dans la forêt, pourquoi tu ne ferais pas pareil sur les récifs ? ». Quelques recherches bibliographiques et un week-end plus tard, la marmite était en ébullition.

Je remercie chaleureusement les membres de mon comité de thèse, Guilhem Barrauol, Frédéric Bertucci, David Lecchini, Lola Massé, Valeriano Parravicini et Emmanuel Tessier pour leurs éclairages avisés. Je tiens également à remercier les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer ce travail. Merci à Valeriano d'avoir accepté de rempiler pour cette dernière étape, à Matthieu Le Corre de s'aventurer sur ce terrain sous-marin, et à Jessica Meeuwig et Jérôme Sueur d'avoir accepté de faire ce long déplacement.

Un grand grand merci à Laurent Vigliola qui m'a intégré à son équipe et embarqué sur l'*Amborella* sans même que l'on se connaisse. Merci pour tous les moyens mis à disposition, pour t'être plié en quatre pour que l'on réussisse un maximum de déploiements, et pour la découverte de ces récifs extraordinaires de Nouvelle-Calédonie. Ton idée de coupler vidéos des assemblages de poissons et enregistrements acoustiques était excellente. Moi qui ne jurais que par les comptages en plongée, me voilà converti ! Un grand merci aussi à Gérard Mou-Tham pour le traitement d'une bonne partie de ces vidéos juste avant un départ à la retraite bien mérité.

Je remercie sincèrement tous les membres de l'équipe d'ENTROPIE à La Réunion pour les échanges bienveillants. Je tiens à remercier tout particulièrement Sophie Bureau pour m'avoir mis en contact avec NortekMed, qui eut cru qu'on en arriverait là ! Merci aussi pour ton implication sur le terrain à La Réunion et plus encore à Europa. Un grand merci aussi à Kelly Grondin pour ta réactivité dans l'accompagnement administratif. Merci à tous les doctorants croisés durant ces trois ans et demi pour les échanges et la bonne humeur. Agathe je ne te remercierai jamais assez pour la découverte d'Inkscape, j'ai même désinstallé paint ! Milles merci à Marion Couëdel et Manon Ducrettet de s'être passionnées pour ces histoires de perroquets qui broutent, l'AUC monte, on va y arriver ! Enfin un grand merci à Virginie Plot, Gael Potin et Thomas Poirout pour l'ambiance « relax mais sérieuse » du bureau et les bons moments du midi autour d'une gamelle.

A l'Université de La Réunion, je tiens à remercier l'ensemble des personnels du Pôle Recherche pour leur accompagnement dans le montage et le suivi de projets, la rédaction des conventions et la communication, notamment autour du projet CORCOPA. Mention spéciale à Juan-Manuel Mora-Rey à qui le financement de ce projet doit beaucoup, merci pour la clarté de tes explications et ce « formatage Europe » express. Merci également à Claire Tessier pour le suivi et surtout à Christelle Letellier pour les supers idées comm et leur mise en œuvre ! Je tiens à remercier aussi chaleureusement la DUN, et en particulier Eric Esnault et Jean-François Février pour la qualité du documentaire réalisé, la super ambiance, et cette immersion fascinante dans la magie du montage.

Je tiens également à remercier vivement les « compagnons de papier » au contact de qui j'ai tant appris : Arthur Bailly, Frédéric Chiroleu et François Guilhaumon. Merci François pour cette introduction à un « nouvel R », j'espère qu'on pourra transformer l'essai sous peu.

Toutes les données collectées durant cette thèse ont été le fruit de l'implication de nombreuses personnes. A La Réunion merci aux pilotes et plongeurs de Seanergy, pour les sorties « thèse » à bord du *Mangabe*, mais surtout pour tout le reste : pose-dépose-repose de « bouées hydro », de courantomètres, ou journées d'écoute sur la NRL, bricolages dans le guano ou à l'atelier... Merci Antonin, Nico, Thomas, Stéphane, Sylvain, Antoine, Greg, Jérémy, Boubou, Romain, Joel, Johan, Rachid, et tous ceux que j'oublie pour votre bonne humeur de 5h du mat à 5h de l'aprem. Merci aussi à TSMOI et en particulier à Michel Guillemard pour les dépannages souvent de dernière minute.

Sur l'*Amborella*, merci à Napo, Manu, Guytou, Tof et Nico pour votre professionnalisme, votre dévouement et votre bonne humeur. Le travail d'équipe réalisé avec William Robbins, Lucas Bonnin, Germain Boussarie et Laurent restera pour moi une référence, merci à vous pour ces moments d'exception. Milles merci Will pour ton application à réaliser un gros lifting sur le premier article, on partait de loin et je pense qu'on y serait encore sans ton aide.

Côté Nouméa, je tiens à remercier chaleureusement Miguel Clarque et Sam Tereua qui ont assuré la plupart des sorties à la barre de l'*Archamia*, manœuvrant de main de maître même dans des conditions toniques ! Un grand merci aussi aux plongeurs qui m'ont accompagné, Bertrand Bourgeois et Eric Folcher et une grosse mention spéciale à Valentin Bouvot pour la qualité du travail accompli. J'en profite pour remercier Claude Payri et Véronique Perrin pour leur accueil chaleureux au centre IRD, et tous les thésards et stagiaires croisés au « loft » qui ont enrichi ce séjour calédonien de chouettes moments.

Un immense merci à tous les participants à la campagne CORCOPA à bord de l'*Antsiva*, à commencer par Anne, Nico, Jonathan et Odilon qui ont mis toutes leurs compétences au service de la réussite du projet, au top ! Merci bien sûr à tous les plongeurs Sophie, Isa, Vincent, Armand, Henrich, Erwan et Franco, sans oublier Eric ! Un grand merci aussi à Romain Pinel (Geolab S.A.S) pour les cartes de localisation des sites. Merci également aux FAZSOI sans qui ce projet n'aurait pas été possible. Je tiens

également à remercier chaudement « l'équipe des francs-tireurs de câble calédoniens » en souvenir de ce long dimanche mémorable passé à sous-tuber quelques 700 m de câble... Enfin je remercie vivement les TAAF pour leur soutien au projet. Merci à Joanna Kolasinski, Sophie Marinesque, Alexis Cuvillier, Jonathan Grand et Cédric Marteau au siège à Saint-Pierre, et à Maxime Amy, Martin Cagnato, Nicolas Guillerault et Thibaut Vergoz pour la maintenance de la station à Europa.

Mes remerciements les plus intenses iront à tous ceux qui ont fait que la vie ne soit pas que la thèse durant ces dernières années. Merci aux colocataires du Moulin du Chaudron pour avoir supporté mes humeurs, avec mention spéciale à Marie présente depuis le début ou presque. Merci à la famille de copains pour toutes les grandes bouffées d'air, les bons coups à boire, les grosses tranches de rires, et non moins grosses tranches de dénivélé... Kanou, Inès, Roms, Mel, Flo, Vania, Gaylord, Nancy, Pedro, Audrey, François, Armelle, Bako, Agathe, Jean, Oliv, Flo, la famille Quod, et tous ceux que j'oublie dans la tranche de ces derniers jours de rédaction... Merci à Greg du « Gecko Bleu », pour les plongées de « tests méthodo », et merci à la famille, à la belle-famille et aux copains en métropole ou ailleurs qui, même de loin, me soutiennent depuis longtemps avec amour !

Enfin, s'il fallait ne remercier qu'une seule personne, ça serait bien sûr toi Isa. Des fonds coralliens au sommet des montagnes, parfois dans le battant des lames, parfois poussés par les voiles, merci d'être là, merci de ton soutien à toute épreuve, de cette source infinie de vie... Terminer cette thèse en étant deux est de loin la plus belle des réussites.

Contributions scientifiques

Publications

Elise S., Bailly A., Urbina-Barreto I., Mou-Tham G., Chiroleu F., Vigliola L., Robbins W.D., Bruggemann J.H. (2019a) An optimised passive acoustic sampling scheme to discriminate among coral reefs' ecological states. *Ecological Indicators*, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105627>

Elise S., Urbina-Barreto I., Pinel R., Mahamadaly V., Bureau S., Penin L., Adjeroud M., Kulbicki M., Bruggemann J.H. (2019b) Assessing key ecosystem functions through soundscapes: a new perspective from coral reefs. *Ecological Indicators*, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105623>

Elise S., Guilhaumon F., Mou-Tham G., Urbina-Barreto I., Vigliola L., Kulbicki M., Bruggemann J.H. The added value of ecoacoustic indices in predicting the structure of reef fish assemblages. (en preparation pour être soumis à *Biology Letters*)

Conférences internationales

Elise S., Couëdel M., Kolasinski J., Marinesque S., Bruggemann J.H. (2018) Long-term continuous ecoacoustic monitoring of a pristine coral reef: when data-intensive ecology responds directly to ecosystem management objectives (Poster) 10th International Conference on Ecological Informatics, Jena, Germany

Urbina-Barreto I., Pinel R., Mahamadaly V., **Elise S.**, Facon M., Bureau S., Garnier R., Penin L., Adjeroud M. (2019) Photogrammetric three-dimensional modelling as a promising tool for characterization and management of coral reef ecosystems (Oral) 11th Western Indian Ocean Marine Science Association symposium, Moka, Mauritius

Rapports scientifiques

Elise S., Bruggemann J.H. (2018) Rapport de campagne CORCOPA, du 16 au 27 avril 2018 à l'île Europa (Iles Eparses, Fr). Université de La Réunion – NortekMed. 51 pp

Elise S., Bruggemann J.H. (2019) Etat acoustique de référence des récifs coralliens de l'île Europa et premiers résultats du suivi acoustique continu d'avril 2018 à février 2019. Université de La Réunion – NortekMed. 55 pp

Encadrement de stagiaires

Couëdel M. (janvier-juin 2018) Apports de l'éco-acoustique et autres méthodes de suivi à la gestion des récifs coralliens des îles Éparses. Co-encadrement avec J.H. Bruggemann. Master 2 BEST-ALI - Université de La Réunion

Sourisse J. (mai-juin 2018) Structure des communautés benthiques du récif M'béré et de la réserve du récif Aboré (Nouvelle Calédonie). Co-encadrement avec J.H. Bruggemann. Master 1 Sciences de la Mer – Sorbonne Universités

Vulgarisation scientifique

Mai 2016 : Présentation de la thèse à la « Journée des doctorants » - Université de La Réunion

Octobre 2016 : Présentation au « Forum des Jeunes Chercheurs » - Université de La Réunion
« Le son dans les récifs coralliens : De la production par les organismes à la compréhension par l'écologie »

Novembre 2016 : Article dans la revue « Travaux et documents » - Université de La Réunion
« Le son dans les récifs coralliens : De la production par les organismes à la compréhension par l'écologie »

Décembre 2016 : Film « 25 portraits de jeunes chercheurs à l'Université de La Réunion » – Université de La Réunion (2min30)

Juillet 2019 : Film « A l'écoute du récif d'Europa » - Direction des usages du Numériques – Université de La Réunion (38 min). Première projection en version anglaise en clôture du congrès Island Biology – Campus du Moufia – Université de La Réunion

Version française : <https://www.youtube.com/watch?v=2c-S13h-AtE>

Version anglaise : <https://www.youtube.com/watch?v=WK0sR7e4FOY&t=16s>

Septembre 2019 : Projection du film « A l'écoute du récif d'Europa » et échanges avec le public – Nuit Européenne Des Chercheurs – Université de La Réunion

Octobre 2019 : Article dans le journal *Le Quotidien* du 20 octobre 2019. « Prendre le pouls du récif corallien »

Novembre 2019 : Projection du film « A l'écoute du récif d'Europa » et échanges avec le public – Fête de La Science – Université de La Réunion

Novembre 2019 : Exposition « Projet CORCOPA » – Fête de La Science – Université de La Réunion

Table des matières

Résumé.....	3
Abstract	5
Contexte de la thèse.....	7
Remerciements	8
Contributions scientifiques	12
Table des matières	14
Liste des figures.....	16
Liste des tableaux.....	18
Liste des échantillons de son du supplément électronique.....	19
Liste des abréviations.....	20
Avant-propos.....	21
Chapitre 1. Introduction générale.....	23
1.1 Contexte	25
1.2 Qu'est-ce que le son ?	31
1.3 Diversité des paysages sonores dans les récifs coralliens.....	36
1.4 Notion d'indices écoacoustiques.....	43
1.5 Classification automatique de sons d'intérêt.....	52
1.6 Problématique.....	54
Chapitre 2. Matériels et méthodes	57
2.1 Sites d'étude.....	59
2.2 Collecte et traitement des données acoustiques.....	65
2.3 Collecte des données écologiques	71
2.4 Annexes chapitre 2.....	73
Chapitre 3. Optimisation des protocoles d'échantillonnage des paysages sonores récifaux.....	77
3.1 Introduction.....	81
3.2 Materials and Methods	82
3.3 Results	87
3.4 Discussion	96
3.5 Annexes chapter 3.....	99
Chapitre 4. Liens entre indices écoacoustiques et fonctions clé des récifs coralliens.....	111
4.1 Introduction.....	115
4.2 Materials and methods	117
4.3 Results	122
4.4 Discussion	128

4.5	Annexes chapter 4.....	132
Chapitre 5. Plus-value des indices écoacoustiques pour l'évaluation des assemblages de poissons.		143
5.1	Introduction.....	146
5.2	Materials and methods	146
5.3	Results	148
5.4	Discussion	151
5.5	Annexes chapter 5.....	153
Chapitre 6. Suivi acoustique à long-terme en appui à la conservation.....		157
6.1	Introduction.....	161
6.2	Matériels et méthode.....	163
6.3	Résultats	165
6.4	Discussion	168
6.5	Annexes chapitre 6.....	175
Chapitre 7. Discussion générale et perspectives		181
7.1	Défi 1 : évaluer régulièrement de nombreux sites à de larges échelles spatiales	183
7.2	Défi 2 : assurer le suivi de la biodiversité mais aussi des fonctions écosystémiques qui sont des priorités de conservation émergentes.....	188
7.3	Défi 3 : renforcer le suivi de zones clés pour la pérennité des récifs coralliens	191
7.4	Conclusions.....	193
Références.....		195

Liste des figures

Chapitre 1

Figure 1.1. Répartition des récifs coralliens à la surface du globe.....	25
Figure 1.2. Formes d’ondes de deux sons monotones avec des fréquences différentes.....	32
Figure 1.3. Variations d’amplitude du son ambiant d’un récif corallien enregistré sur une durée de 5 ms	33
Figure 1.4. Forme d’onde résultante de trois sources distinctes.....	33
Figure 1.5. L’échantillonnage	35
Figure 1.6. Spectrogrammes d’un échantillon de 5 min du paysage sonore enregistré sur le site de Varangue (VARG) à La Réunion en début de nuit	38
Figure 1.7. Terminologie utilisée pour décrire les sons produits par les poissons	39
Figure 1.8. Spectrogramme d’un échantillon de 5 min du paysage sonore enregistré sur le site de Copacabana (COPA) à La Réunion en début de nuit	40
Figure 1.9. Spectrogramme d’un échantillon de 5 min du paysage sonore enregistré sur la station fixe d’Europa (EU10) en fin de matinée	41
Figure 1.10. Spectrogramme d’un échantillon de 5 min du paysage sonore enregistré sur le site de Varangue (VARG) à La Réunion en début de journée.	42

Chapitre 2

Figure 2.1. Localisation des sites d’étude	59
Figure 2.2. Localisation des sites échantillonnés sur la côte ouest de l’île de La Réunion	62
Figure 2.3. Localisation des sites échantillonnés en Nouvelle-Calédonie.....	63
Figure 2.4. Localisation des sites échantillonnés autour de l’île Europa	64
Figure 2.5. Un des deux enregistreurs acoustiques utilisés pour les déploiements ponctuels de cette étude	67
Figure 2.6. Enregistreurs déployés par Kaplan <i>et al.</i> (2015) dans les îles vierges US	70
Figure 2.7. Dispositif d’enregistrement déployé sur le site ABO3 en Nouvelle-Calédonie.....	70

Chapitre 3

Figure 3.1. Location of the coral reef sites sampled.	83
Figure 3.2. Time of day variations (24 h) of SPL calculated on the whole spectrum (0.1-20 kHz) on consecutive 5 min samples for the four ecostates (COPA: Copacabana, IGES: Igesa, KIOS: Kiosque, VARG: Varangue).....	85
Figure 3.3. Spectrograms of a 5 min sound sample recorded around midnight during new moon in the cool season at each of the four ecostates sampled at Reunion Island.	88
Figure 3.4. Mean SPL values (\pm asymptotic 95%CI) calculated on all the clean samples recorded at night for the four ecostates in cool season, and results of the corresponding random sampling analyses (1000 iterations)	92
Figure 3.5. Spectrograms of a 5 min sound sample recorded around midnight on each of the six ecostates sampled in New Caledonia.....	94
Figure 3.6. Validation on New Caledonia data.....	95

Chapitre 4

Figure 4.1. Location of the nine sites sampled on the outer reef slopes of Europa Island	118
Figure 4.2. Principal Component Analyses performed on the six ecosystem functions.....	123
Figure 4.3. Key ecosystem functions and associated soundscapes at two contrasted sites)	124
Figure 4.4. Graphical representations of the highest correlations found between acoustic indices and ecosystems functions	125
Figure 4.5. Boxplots showing the values of the six selected ecoacoustic indices for the three habitats	126
Figure 4.6. Radar plots representing the values of the six ecosystem functions (green) and the six corresponding acoustic indices (pink) for each site	127
Figure 4.7. Correlation between mean areas of functional and acoustic plots.....	127

Chapitre 5

Figure 5.1. Relationships between: a) Fraction (only acoustics) and adjusted R^2 of the combined model; b) Fraction (only acoustics) and fraction (only environment); c) Adjusted R^2 of the acoustic model and fraction (only environment)	149
Figure 5.2. Boxplots representing the significant effects ($p < 0.01$) of the number and identity of traits on the adjusted R^2 of the acoustic models (or either the fraction only explained by acoustic variables)	150

Chapitre 6

Figure 6.1. Variabilité circadienne des 6 indices écoacoustiques entre 9h00 le 14 mai et 9h00 le 17 mai (phase de nouvelle lune)	165
Figure 6.2. Variabilité des 6 indices écoacoustiques entre le 30 avril et le 28 juin 2018	166
Figure 6.3. Variabilité des 6 indices écoacoustiques entre le 29 avril 2018 et le 4 février 2019.....	167
Figure 6.4. Variabilité de l'ACI 2-7 kHz (calculé quotidiennement sur une sélection d'échantillons de 5sec) entre le 24 avril 2018 et le 4 février 2019.....	167

Liste des tableaux

Chapitre 1

Tableau 1.1. Liste des principales études mettant en jeu l'acoustique passive dans les récifs	44
--	----

Chapitre 2

Tableau 2.1. Liste des sites d'étude.	60
Tableau 2.2. Matériel et méthodes de déploiement utilisés dans les études écoacoustiques sur les récifs coralliens.....	65
Tableau 2.3. Résolutions temporelles (Δt) et fréquentielles (Δf) des STDFT en fonction de la durée de la fenêtre d'analyse (en nombre de points, wl) dans le cas d'un échantillonnage à 100 kHz.	68

Chapitre 3

Table 3.1. Means (\pm SD) of fish and benthic metrics from the visual surveys conducted for each ecostate during new moon phase in the cool season.....	87
Table 3.2. Results of the linear mixed models and multiple comparison analyses of all clean sound samples recorded in two different seasons at the four sites (i.e. ecostates) in Reunion Island	89
Table 3.3. Results of the linear mixed models and multiple comparison analyses of all clean acoustic samples recorded around different moon phases at Copacabana (COPA) and Varangue (VARG).....	91
Table 3.4. Minimum sampling effort (recording time) and acoustic ranking of Reunion Island ecostates (based on the index values) for the selected five combinations	93

Chapitre 4

Table 4.1. List of the six key ecosystem functions considered in this study (from Harborne <i>et al.</i> , 2016) and the twelve corresponding variables tested.....	119
Table 4.2. List of the acoustic indices calculated (more details in Sueur, 2018).	121

Liste des échantillons de son du supplément électronique

E1_VARG_figure1.6_141016_194008.wav
E2_COPA_figure1.8_011016_204640.wav
E3_EUR10fixe_figure1.9_140119_114318.wav
E4_VARG_figure1.10_241016_092748.wav
E5_KIOS_figure3.3_301016_000345.wav
E6_VARG_figure3.3_011016_000202.wav
E7_COPA_figure3.3_300916_020636.wav
E8_IGES_figure3.3_301016_003213.wav
E9_ENT1_figure3.5_290617_000704.wav
E10_GNL1_figure3.5_040717_001536.wav
E11_ABO3_figure3.5_130717_015546.wav
E12_ABO4_figure3.5_180717_005115.wav
E13_MBE2_figure3.5_120717_012736.wav
E14_MBE5_figure3.5_190717_015647.wav
E15_EUR1_annex4.5_250418_114759.wav
E16_EUR2_annex4.5_220418_132802.wav
E17_EUR3_annex4.5_250418_152259.wav
E18_EUR10_annex4.5_170418_132828.wav
E19_EUR11_annex4.5_180418_122827.wav
E20_EUR12_annex4.5_250418_085800.wav
E21_EUR7_annex4.5_240418_152300.wav
E22_EUR8_annex4.5_230418_133301.wav
E23_EUR9_annex4.5_260418_135334.wav
E24_EUR10fixe_annexe6.2_020918_121228.wav

Le nom des échantillons est codé comme suit :

« numéro d'échantillon_site_figure/annexe où le spectrogramme apparaît_date_heure.wav »

Liste des abréviations

ACI	Acoustic Complexity Index
AGRRA	Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment
AMP	Aire Marine Protégée
ARMS	Autonomous Reef Monitoring Structures
ASV	Autonomous Surface Vehicle
AUC	Area Under the Curve
AUV	Autonomous Underwater Vehicle
BEST	voluntary scheme for Biodiversity and Ecosystem Services in Territories of European overseas
BI	Bioacoustic Index
CIFRE	Conventions Industrielles de Formation par la REcherche
COP	Conference Of the Parties
CORCOPA	Conservation Optimisée des Récifs CORalliens d’EuroPA
eDNA	environmental Desoxyribo Nucleic Acid
EOV	Essential Oceanic Variables
FFT	Fast Fourier Transform
GCRMN	Global Coral Reef Monitoring Network
H	Acoustic entropy index
IPBES	Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services
LIDAR	Light Detection And Ranging
MAAD	Multiresolution Analysis of Acoustic Diversity
MFCC	Mel Frequency Cepstral Coefficients
MSA	Medium Scale Approach
mRNA	messenger Ribo Nucleic Acid
PAM	Passive Acoustic Monitoring
PSD	Power Spectral Density
RCP	Representative Concentration Pathway
RMS	Root Mean Square
ROC	Receiver Operating Characteristic
ROV	Remotely Operated underwater Vehicle
RUV	Remote Underwater Video
SCUBA	Self-Contained Underwater Breathing Apparatus
SEL	Sound Exposure Level
sh	Spectral entropy
SPL	Sound Pressure Level
STDFT	Short-Time Discrete Fourier Transform
th	Temporal entropy
UVC	Underwater Visual Census

Avant-propos

Avant d'entrer dans le vif du sujet, je tiens à dissiper tout malentendu, je ne suis pas devenu acousticien. J'ai modestement essayé de comprendre un outil, de me l'approprier un minimum et de l'appliquer à ma passion pour l'écologie des récifs coralliens.

J'ai découvert cette année cette phrase d'Albert Einstein :

« Notre époque se caractérise par la profusion des moyens et la confusion des intentions »

Qu'aurait-il dit aujourd'hui ?

Nous sommes à la fois incroyablement proches de l'abîme et formidablement dotés pour ne pas y sombrer. Le « développement » qui nous a conduit à cette situation de crise nous fournit en même temps des moyens prodigieux pour y remédier. Les optimistes diront que l'issue est incertaine.

Les récifs coralliens nous survivront (du moins je l'espère), mais dans quelle configuration ? Qu'advient-il de ce festival de couleurs et de formes, de la précision de cette horlogerie aux milliers de rouages, de ces confettis de vie exubérante au milieu des océans ?

Ma motivation profonde est d'apporter une infime poussière pour contribuer à « sauver les meubles », n'arrivant pas à me résoudre à l'idée de voir ces oasis se transformer en palmiers esseulés.

Je ne connais ni sa formulation d'origine ni son auteur exact (son attribution va de Charles Le Téméraire à Guillaume d'Orange, voire au chevalier de La Barre, rien que ça !), mais cette phrase m'a souvent porté : *« Point n'est besoin d'espérer pour entreprendre, ni de réussir pour persévérer »*.

Alors, persévérons !

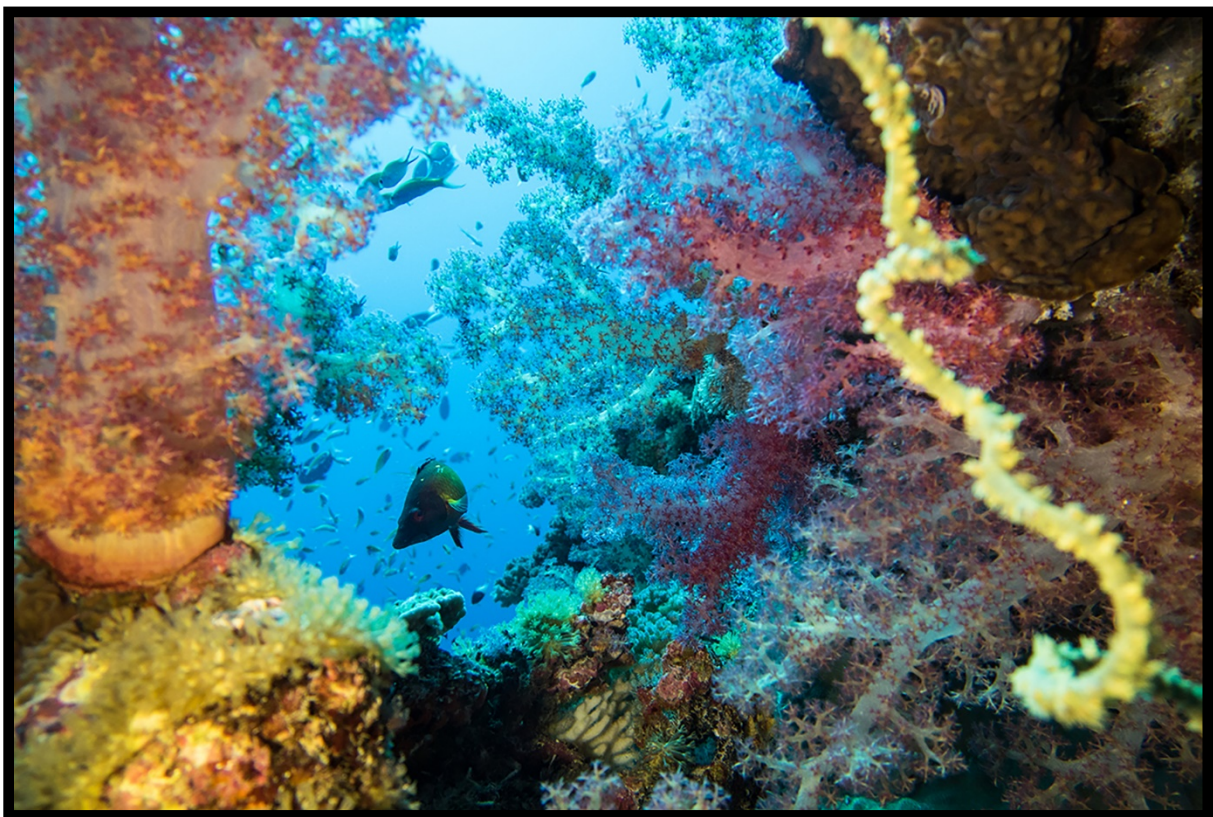
Cette thèse a eu un coût écologique, puissent ses potentiels apports le pardonner.

Enfin je tiens à dédier cette thèse à tous ceux qui, au Venezuela ou ailleurs, ne bénéficient pas de telles opportunités de faire vivre leur passion.

Et pour finir, ou commencer, avec un brin de légèreté, ce couplet du *Soleil et la Lune* de Charles Trenet :

*« Philosophes écoutez cette phrase est pour vous
Le bonheur est un astre volage
Qui s'enfuit à l'appel de bien des rendez-vous
Il s'efface il se meurt devant nous
Quand on croit qu'il est loin il est là tout près de vous
Il voyage il voyage il voyage
Puis il part il revient il s'en va n'importe où
Cherchez-le il est un peu partout... »*

Chapitre 1. Introduction générale



©Armand Daydé

1.1 Contexte

Sur les 8 millions d'espèces animales et végétales estimées sur Terre, près d'un million pourraient disparaître d'ici le siècle prochain (IPBES, 2019). Une extinction de masse, au sens paléontologique, a lieu lorsque les taux d'extinction sont supérieurs aux taux de spéciation de telle sorte que plus de 75% des espèces disparaissent sur un court intervalle géologique (typiquement moins de deux millions d'années ; Barnosky *et al.*, 2011). Bien que l'extrapolation d'un taux d'extinction à partir du taux estimé sur une courte période est à prendre avec précaution (Barnosky *et al.*, 2011), les éléments apportés par l'IPBES semblent malheureusement confirmer la sixième extinction de masse annoncée par Barnosky *et al.* (2011) il y a moins de 10 ans. Au-delà de la vitesse d'extinction, la caractéristique majeure de cette crise est la responsabilité de la seule espèce humaine dans la disparition de tant d'autres.

1.1.1 Conservation des récifs coralliens dans l'Anthropocène

Les récifs coralliens sont vraisemblablement les écosystèmes marins les plus emblématiques de cette crise puisque plus du tiers pourraient disparaître d'ici à 2050. Avec une surface actuelle estimée à 284 000 km², les récifs coralliens occupent moins de 0,1 % de la surface des océans mais sont présents dans les zones superficielles de toute la zone intertropicale (profondeur < 50 m ; Spalding *et al.*, 2001 ; Figure 1.1). La diversité qu'ils abritent est estimée à près d'un million d'espèces pluricellulaires (entre 550 000 et 1 330 000), soit plus de 30 % de la biodiversité des océans (Fisher *et al.*, 2015), ce qui en fait l'écosystème marin le plus diverse par unité de surface (Knowlton *et al.*, 2010). A l'instar des insectes dans les forêts tropicales, la majeure partie de la diversité des récifs coralliens est le fait de la multitude de petits organismes qui y vivent (Knowlton *et al.*, 2010).

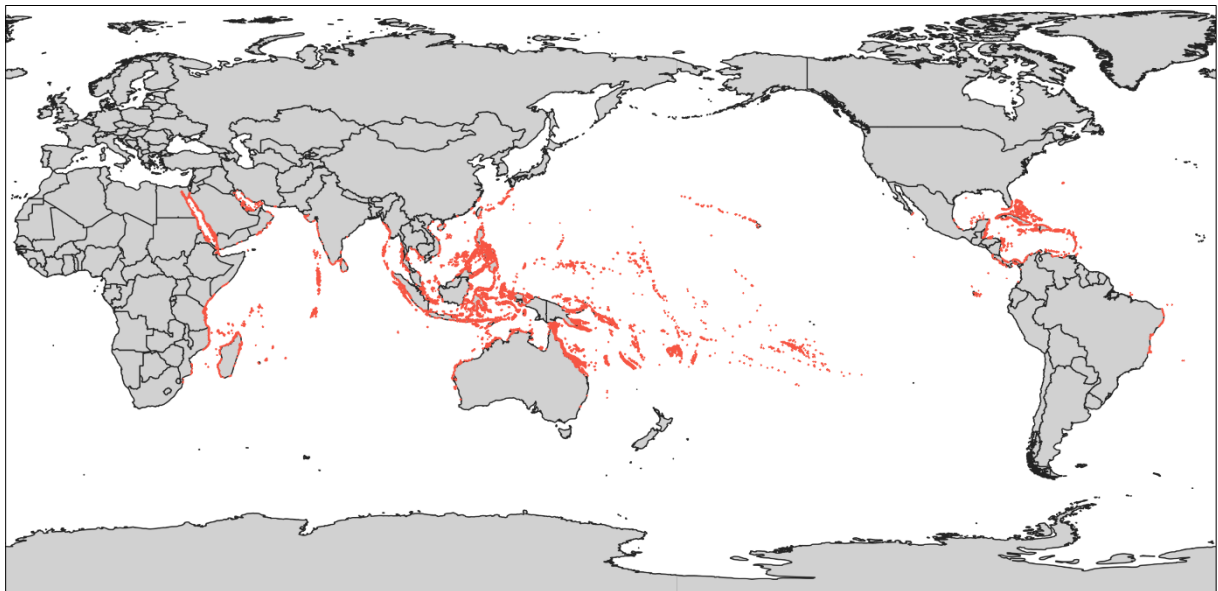


Figure 1.1. Répartition des récifs coralliens à la surface du globe.

La biodiversité des récifs coralliens garantie leur productivité (e.g. McClanahan *et al.*, 2011). Une partie de la biomasse qu'ils produisent (i.e. poissons, invertébrés) constitue l'apport principal en protéines pour des dizaines de millions de personnes (Moberg & Folke, 1999; Kittinger *et al.*, 2012), et la

structure tridimensionnelle qu'ils édifient assure la protection des littoraux dans plus de 100 pays (Moberg & Folke, 1999; Harris *et al.*, 2018). Lorsque l'on considère l'ensemble des services écosystémiques rendus par les récifs coralliens, ce sont environ 850 millions de personnes qui dépendent de ces écosystèmes (Moberg & Folke, 1999; Kittinger *et al.*, 2012). Au vu de leur déclin actuel, leur capacité à continuer de fournir ces services est profondément remise en question (Woodhead *et al.*, 2019).

En effet, une autre caractéristique que les récifs coralliens partagent avec les forêts tropicales est leur vulnérabilité face aux impacts anthropiques, qu'ils soient locaux ou globaux (Knowlton *et al.*, 2010). Les principales conséquences des changements climatiques qui affectent les récifs sont l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des phénomènes de blanchissement corallien, l'intensification des cyclones, ainsi que l'acidification des océans (Van Hooidonk *et al.*, 2014; Cheal *et al.*, 2017; Hughes *et al.*, 2017). Beaucoup d'incertitudes planent sur l'évolution à court terme des émissions de gaz à effet de serre. En suivant le scénario « moyen » visé par les accords de Paris de 2015 (RCP 4.5; COP 21), près de la moitié des récifs coralliens mondiaux subiront des épisodes de blanchissements sévères tous les ans à l'horizon 2050 (Van Hooidonk *et al.*, 2016). Ces épisodes répétés affecteront profondément la composition de ces écosystèmes (e.g. Robinson *et al.*, 2019). Une diminution significative du taux de calcification des coraux due à l'acidification des océans est également à prévoir dans les prochaines décennies (Van Hooidonk *et al.*, 2014), conduisant à terme à l'aplanissement des récifs coralliens (Perry & Alvarez-Filip, 2018). Alors que l'amplitude des blanchissements annoncés est fortement variable entre pays, et même au sein des pays, les effets de l'acidification des océans seront probablement répartis de façon plus homogène (Van Hooidonk *et al.*, 2014, 2016). En plus de ces impacts globaux, les pollutions et apports terrigènes qui détériorent la qualité des eaux, les aménagements côtiers, ainsi que la surpêche déstabilisent localement les fonctions clés de l'écosystème corallien (e.g. D'agata *et al.*, 2014; McClanahan *et al.*, 2014; Harborne *et al.*, 2016; Robinson *et al.*, 2019).

L'amplitude des changements à venir pourrait cependant redéfinir l'importance des fonctions assurées par les organismes récifaux : les fonctions « clé » d'aujourd'hui pourraient demain devenir marginales, et inversement (Bellwood *et al.*, 2019a). L'implication de tels changements fonctionnels sur la fourniture de services par les récifs coralliens est pour l'instant méconnue et nécessite une meilleure compréhension du lien mécanique entre fonctions et services. Le réchauffement global des eaux pourrait en outre favoriser l'apparition de nouvelles zones récifales, ainsi que l'émergence de nouveaux services écosystémiques (Williams & Graham, 2019; Woodhead *et al.*, 2019).

1.1.2 Fragmentation et dispersion des récifs coralliens : défis et opportunités de conservation

Face à ces incertitudes, notre approche de l'écologie des récifs doit nécessairement intégrer les processus socioéconomiques et culturels humains, autant que les processus biophysiques, si l'on veut réussir la gestion de ces systèmes dans cette ère de changements rapides (Williams *et al.*, 2019). L'un des enjeux majeurs de ce début de siècle reste cependant de définir les priorités de conservation (e.g. biodiversité ? fonctions écologiques ?) et d'identifier les réseaux de localités les plus à même d'assurer leur pérennité (Hughes *et al.*, 2017; Bellwood *et al.*, 2019b).

Les récifs coralliens sont regroupés en amas relativement petits, et parfois particulièrement isolés (Figure 1.1), avec une composition spécifique extrêmement hétérogène au sein de ces amas et entre eux (Bellwood *et al.*, 2019b). Le « triangle de corail » (i.e. archipel indo-malais) concentre la

majorité de la biodiversité récifale mondiale. Alors que la diversité diminue lorsque l'on s'éloigne de ce centre de biodiversité, le taux d'endémisme augmente (Hughes *et al.*, 2002). Ainsi, les localités à fort taux d'endémisme ne coïncident généralement pas avec celles à forte diversité taxonomique et fonctionnelle, et ce pour de nombreux taxa comme les poissons ou les coraux (Hughes *et al.*, 2002; Parravicini *et al.*, 2014).

Qu'elles soient au cœur du « triangle de corail » ou dans des zones périphériques, de nombreuses localités sont exposées à de fortes pressions anthropiques et ne bénéficient pas d'un statut de protection adapté, conduisant à leur vulnérabilité à la fois taxonomique et fonctionnelle (Mouillot *et al.*, 2014; Parravicini *et al.*, 2014). Le choix idéal serait de pouvoir assurer la protection de l'ensemble des récifs coralliens, mais cette solution n'est pas applicable dans un monde aux ressources limitées (Parravicini *et al.*, 2014). La conservation des récifs se heurte en outre à la réalité sociale des populations riveraines. Alors que le bien-être futur de ces populations dépend de la capacité des écosystèmes coralliens à continuer d'assurer la fourniture de biens et services (e.g. protection littorale, apports en protéines, tourisme), ces populations font face à une nécessité immédiate d'exploiter les ressources récifales pour subvenir à leurs besoins. De fait, l'établissement d'une stratégie globale de conservation pose un véritable défi.

Au-delà des considérations sociales, Hughes *et al.* (2002) préconisent une double approche combinant d'une part la conservation de la connectivité et de la diversité génétique des espèces à fortes capacités de dispersion, et d'autre part la protection intensive et localisée des zones périphériques à fort taux d'endémisme. Dans une optique pragmatique de conservation, Beyer *et al.* (2018) identifient 50 zones prioritaires renfermant chacune 500 km² de récifs coralliens. Ces zones présentent à la fois une forte connectivité, n'ont souffert ni de récents stress thermiques ni de dégradations, et figurent parmi les moins exposées aux perturbations à venir (i.e. blanchissements, cyclones). Elles pourraient permettre le réensemencement futur de récifs disparus ou profondément altérés, dans l'hypothèse d'une stabilisation climatique (Beyer *et al.*, 2018; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2018). En tant que tel, la dispersion et la fragmentation des récifs constituent une véritable opportunité pour leur conservation. Face à des impacts anthropiques directs tels que la pêche, l'isolement de certains récifs coralliens par rapport aux centres de consommation les plus proches peut également être un atout important (Maire *et al.*, 2016).

Le niveau de connaissance élevé des processus qui assurent le maintien des récifs coralliens dans leur forme actuelle, y-compris à différents degrés de forçages anthropiques, permet de fixer des objectifs de gestion précis (e.g. McClanahan *et al.*, 2011, 2014; Graham & McClanahan, 2013; MacNeil *et al.*, 2015; Graham *et al.*, 2015). Par ailleurs, les caractéristiques essentielles à l'efficacité des Aires Marines Protégées (AMPs) ont été identifiées (Edgar *et al.*, 2014), et l'importance absolue de préserver des sites isolés « quasi-pristines » comme sanctuaires de biodiversité et de diversité fonctionnelle a été démontrée (e.g. D'agata *et al.*, 2016; Maire *et al.*, 2016). Ces connaissances doivent contribuer à la définition de priorités de conservation et de stratégies adaptées aux échelles régionales et locales. En outre, l'idée de recourir localement à des interventions actives sur les écosystèmes coralliens (i.e. « ingénierie écologique ») semble de plus en plus admise dans la communauté scientifique (e.g. Rau *et al.*, 2012; van Oppen *et al.*, 2015; Anthony *et al.*, 2017; Hughes *et al.*, 2017).

La pérennité des récifs coralliens passe donc par l'articulation entre des décisions politiques fortes à l'échelle globale (i.e. stabilisation voire réduction des émissions de CO₂), la définition de priorités de conservation et de stratégies adaptées à l'échelle régionale s'appuyant sur la mise en place

d' Aires Marines Protégées (AMPs) avec des statuts ad hoc (e.g. pêche, usages), ainsi que par des actions locales pour réduire et gérer les menaces (Kennedy *et al.*, 2013; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2018).

Que ce soit pour décider des sites prioritaires à conserver et suivre leur évolution dans le temps, évaluer l'efficacité des mesures de gestion mises en œuvre, ou encore détecter la survenue de perturbations écologiques, des méthodes de suivis et de diagnostic efficaces sont indispensables. Au vu de la rapidité et de l'hétérogénéité spatiale des changements à venir, ces méthodes doivent pouvoir être mises en œuvre à des pas de temps resserrés et à des échelles spatiales élargies pour espérer répondre aux besoins des plans de conservation (Hughes *et al.*, 2017; Bellwood *et al.*, 2019b).

1.1.3 Méthodes de monitoring dans les récifs coralliens

Le monitoring des écosystèmes coralliens a reposé pendant des décennies sur des évaluations visuelles réalisées par des plongeurs sur des surfaces définies (transects, quadrats, ...). La diversité, l'abondance et la biomasse des assemblages de poisson sont traditionnellement évaluées en plongée SCUBA le long de transects de plusieurs dizaines de mètres de longueur, et de largeur fixe (e.g. Brock, 1954; Brock, 1982), ou plus récemment de largeur variable (i.e. « distance sampling » ; e.g. Kulbicki & Sarraména, 1999). Des points de comptage fixe circulaire ont également été employés (Bohnsack & Bannerot, 1986). De même, des évaluations le long de transects (e.g. Point Intercept Transect, Line Intercept Transect ; voir comparaison de ces méthodes par Facon *et al.*, 2016) ou utilisant des quadrats (e.g. Medium Scale Approach ; Clua *et al.*, 2006) ont été développées pour évaluer la composition relative des communautés benthiques (e.g. recouvrement corallien).

Ces méthodes reposent sur l'expertise taxonomique des plongeurs et leur expérience de la mise en œuvre d'une méthode donnée. La comparaison de données collectées par différents observateurs est donc soumise à certains biais (e.g. appréciations subjectives des abondances et tailles des poissons, de la largeur du transect, identification *in situ* des genres/espèces de coraux, ... ; voir Emslie *et al.*, 2018). La présence de plongeurs peut en outre modifier le comportement des espèces, en attirant certaines et en repoussant d'autres, conduisant à une évaluation biaisée de l'assemblage réellement présent. Par ailleurs, la diversité et l'abondance des espèces cryptiques sont largement sous-évaluées par les comptages visuels (Brock, 1982). Enfin, la visibilité (i.e. turbidité de la colonne d'eau) peut varier de quelques mètres à plusieurs dizaines de mètres sur les récifs coralliens ; ces variations affectent particulièrement la détectabilité des individus et peuvent introduire des biais importants (Kulbicki, 1998).

Ces méthodes requièrent la présence de plongeurs à haut niveau d'expertise sur le terrain, et la logistique et les coûts associés limitent fortement leur utilisation sur de nombreux sites ainsi que la fréquence temporelle des suivis. En outre, l'isolement de nombreux récifs rend difficile les suivis réguliers et donc l'observation de changements et de déclin, faisant de leur gestion un véritable défi (Lammers *et al.*, 2008). Ce type de méthodes est néanmoins encore très largement utilisé à l'heure actuelle, par exemple dans les programmes de monitoring global (e.g. GCRMN, AGRRA). Afin d'assurer la collecte de données les plus homogènes possible à l'échelle du globe, le GCRMN cible le suivi de « variables océaniques essentielles » (i.e. Essential Oceanic Variables – EOVS ; Obura *et al.*, 2019). Ces suivis sont cependant fortement soumis à la subjectivité de chaque observateur, ce qui rend la comparaison des données à cette échelle uniquement viable pour des indicateurs grossiers tels que la couverture totale en coraux vivants (Obura *et al.*, 2019). Concernant les assemblages de poissons, les comparaisons à une telle échelle sont quasiment impossibles (Obura *et al.*, 2017).

Les progrès technologiques ont peu à peu permis l'émergence de nouvelles techniques basées sur l'analyse d'images (i.e. photographies, vidéos) en adaptant les méthodes d'évaluations visuelles. Les premières utilisations de vidéos pour évaluer les assemblages de poissons ont près de 70 ans, mais ont réellement pris leur essor avec l'avènement du numérique dans les années 2000 ; l'utilisation de stéréo-caméras, appâtées ou non, ou de caméras rotatives a notamment été développée (voir revue par Mallet & Pelletier, 2014). Déployés depuis la surface, ces dispositifs permettent à la fois une couverture spatiale plus importante et l'évaluation des assemblages sans biais dus à la présence de plongeurs, offrant une bonne complémentarité et une vraie alternative aux comptages visuels sous-marins (Mallet *et al.*, 2014). De la même manière, l'évaluation du benthos à partir de photographies (i.e. photo-quadrats, vidéo-transects, ...) s'est développée peu à peu (e.g. Luckhurst & Luckhurst, 1978; Page *et al.*, 2001).

L'avantage majeur de ces techniques est de s'affranchir du biais observateur : les données brutes (i.e. photographies, vidéos) peuvent être soumises à l'avis d'autres experts, ré-analysées et stockées de façon durable. L'utilisation de ces techniques reste néanmoins sensible aux facteurs environnementaux tels que la turbidité de l'eau. Par ailleurs, ces méthodes sont plus rapides à mettre en œuvre sur le terrain que celles basées sur la présence de plongeurs ; elles nécessitent en revanche un temps de traitement et d'analyse au laboratoire plus important. Les récents progrès dans le traitement des grands volumes de données (Schoening *et al.*, 2018; Williams *et al.*, 2019), comme par exemple la reconnaissance automatique des espèces de poissons (Villon *et al.*, 2018), pourrait rapidement faciliter l'utilisation de ces méthodes. En outre, l'efficacité croissante des ASV (véhicules autonomes de surface), des AUV (véhicules autonomes sous-marins), ou encore des ROVs (Remotely Operated underwater Vehicles), capables de prendre des séries de photographies ou de vidéos, pourrait permettre à court terme d'augmenter sensiblement les échelles spatiales et temporelles d'évaluation (voir exemples dans Obura *et al.* 2019).

Par ailleurs, l'évaluation quantitative de l'habitat récifal s'est basée jusqu'à maintenant sur une vision bidimensionnelle (i.e. pourcentages de recouvrement de différentes composantes benthiques). Bien que l'importance de la complexité structurale de l'habitat ait été suggérée très tôt par Luckhurst & Luckhurst (1978), les méthodes pour l'évaluer sont longtemps restées empiriques (e.g. technique de la chaîne, Luckhurst & Luckhurst, 1978; indices semi-quantitatifs, Clua *et al.*, 2006). Le développement récent des techniques de photogrammétrie sous-marine apporte un nouveau souffle à l'étude des habitats en permettant une évaluation quantitative extrêmement précise de leurs caractéristiques tridimensionnelles (e.g. Burns *et al.*, 2015). Ses applications à l'échelle des paysages sont déjà prometteuses (e.g. Ferrari *et al.*, 2016; Storlazzi *et al.*, 2016). Une fois que les photographies nécessaires à la reconstruction des modèles 3D pourront être prises de façon automatique par des véhicules sous-marins et que leur traitement sera automatisé, la photogrammétrie sous-marine sera vraisemblablement la technique de référence pour évaluer *in situ* les habitats récifaux.

Après les méthodes s'appuyant sur la présence de plongeurs *in situ* et celles pouvant être mises en œuvre sans, la télédétection est le troisième grand type de méthode à se baser sur le visuel. La télédétection permet aujourd'hui le suivi de nombreuses caractéristiques des écosystèmes coralliens, dont certaines des EOVS présentées par Obura *et al.* (2019). En effet, des techniques d'imagerie satellite et aérienne (i.e. photographie, hyperspectral, LIDAR) permettent de dresser des cartes d'habitat précises incluant des estimations du recouvrement des principales composantes benthiques (e.g. coraux vivants, macroalgues, substrats meubles), ainsi que des évaluations de la complexité structurale de l'habitat et de la profondeur des récifs (e.g. Andréfouët *et al.*, 2009; Hedley *et al.*, 2016; Roelfsema

et al., 2018; Bajjouk *et al.*, 2019; Purkis *et al.*, 2019; Wedding *et al.*, 2019), ou encore de suivre des phénomènes d'ampleur tels que le blanchissement corallien (e.g. Elvidge *et al.*, 2004). Là aussi le développement des techniques de classification automatique augmente considérablement le potentiel de ces méthodes. Offrant une couverture spatio-temporelle sans comparaison avec celle des suivis visuels *in situ* et une « objectivité » des mesures, la télédétection devrait devenir rapidement un des piliers des réseaux de suivis des écosystèmes coralliens.

Cette revue non-exhaustive des méthodes d'évaluation quantitative des écosystèmes coralliens montre la prévalence des approches basées sur le visuel. Je n'aborde pas ici les méthodes extractives (e.g. empoisonnement à la roténone, pêche expérimentale) qui sont de moins en moins utilisées. Cependant, d'autres approches permettant d'évaluer et suivre l'état écologique de ces écosystèmes ont été développées. Par la détection de traces moléculaires témoignant de l'activité de certains organismes, la métabolomique peut par exemple permettre la détection de dysfonctionnement dans le métabolisme des coraux (Sogin *et al.*, 2014). Par ailleurs, le métabarcoding de l'ADN environnemental permet de détecter les traces d'ADN laissées par les organismes qui occupent un écosystème. Par exemple, en Nouvelle-Calédonie, l'utilisation de cette technique a permis de révéler la présence d'espèces de requins que ni les comptages visuels en plongée ni les stéréo-caméras appâtées n'avaient détectées, avec en outre un effort d'échantillonnage bien moindre (Boussarie *et al.*, 2018). Cet exemple illustre combien des approches très différentes peuvent apporter des informations complémentaires sur la biodiversité ou le fonctionnement des écosystèmes. La réduction des efforts d'échantillonnage permet en outre d'envisager des suivis à des pas de temps resserrés à de plus grandes échelles spatiales. L'émergence récente des suivis écosystémiques par acoustique passive (Passive Acoustic Monitoring - PAM -) s'inscrit dans cette double perspective de complémentarité par rapport aux méthodes existantes et d'amélioration potentielle des échelles de suivis.

1.1.4 De la bioacoustique à l'écoacoustique : évolution des technologies et des questionnements

En 350 avant J.C., Aristote identifie déjà l'émission de sons par les poissons et émet des hypothèses sur leurs mécanismes de production. Au 19^{ème} siècle, Dufossé et Darwin approfondissent les observations et les questionnements (voir Lobel *et al.*, 2010). Les premiers enregistrements de sons d'origine biologique en milieu marin semblent dater des années 40 (Loye & Proudfoot, 1946). Ces auteurs décrivent leurs enregistrements comme le bruit que produirait une « usine de chaudières modérément actives » (« moderately busy boiler factory »). Entre 1945 et 1950, plusieurs études identifient la production de sons par les crevettes pistolets (e.g. Loye & Proudfoot, 1946 ; Johnson *et al.*, 1947), les poissons (e.g. Loye & Proudfoot, 1946) et les cétacés (Schevill & Lawrence, 1950). Durant les 50 années qui suivent, la caractérisation des sons produits par différentes espèces de poissons et de cétacés se développe considérablement, stimulée notamment par les recherches dans le domaine militaire (voir e.g. revues par Zelik *et al.*, 1999; Lobel *et al.* 2010). En 2002, Watanabe *et al.* démontrent que le nombre d'impulsions émises par minute par les crevettes-pistolet diminue dans les milieux anoxiques, et mettent ainsi en avant l'utilisation de l'acoustique passive comme outil de suivi de la santé des écosystèmes marins. Après des décennies d'études bioacoustiques, l'étude de Watanabe *et al.* (2002) est probablement la première étude en milieu marin à s'inscrire dans le domaine de l'écoacoustique.

Bien que les deux disciplines soient intimement liées, l'écoacoustique considère le son comme un composant et un indicateur des processus écologiques, alors que la bioacoustique s'intéresse au comportement animal et étudie principalement le son comme un vecteur d'information entre individus (Sueur & Farina, 2015). Le développement des technologies d'enregistrement des sons et l'abaissement de leur coût ont largement contribué à l'essor de l'écoacoustique en rendant possible l'utilisation simultanée d'enregistreurs sur des sites multiples et sur du long-terme dans les milieux terrestres (e.g. Acevedo & Villanueva-Rivera, 2006) et marins (e.g. Lammers *et al.*, 2008; Sousa-Lima *et al.*, 2013). Cette discipline se base sur l'utilisation de l'acoustique passive comme moyen fiable et non-invasif de détecter et suivre l'activité des individus, et par extension la dynamique des écosystèmes, sans interférer avec leur comportement (Sueur & Farina, 2015).

Sueur & Farina (2015) définissent l'écoacoustique comme « une discipline théorique et appliquée qui étudie le son sur un large éventail d'échelles spatiales et temporelles dans le but d'évaluer la biodiversité et d'aborder d'autres questions écologiques ». L'écoacoustique regroupe des concepts issus de plusieurs disciplines :

- écologie
- bioacoustique
- écologie des paysages sonores
- ingénierie audio, traitement du signal, traitement des « big data », statistiques
- écologie des populations, des communautés, des paysages
- biologie de la conservation

La contribution de chaque discipline est détaillée par Sueur & Farina (2015). De par la diversité d'échelles auxquelles les études sont conduites, l'écoacoustique couvre un spectre de recherches rarement rencontré en écologie. Elle peut jouer un rôle central dans l'évaluation de la biodiversité et de la qualité de l'habitat en détectant l'occurrence d'espèces d'intérêt, en estimant les changements de diversité acoustique des paysages dans le temps et dans l'espace, et en évaluant l'importance des bruits générés par les activités anthropiques dans le façonnage de cette diversité (Sueur & Farina, 2015). L'écoacoustique propose ainsi une nouvelle forme d'approche écosystémique basée sur l'enregistrement du son ambiant, aussi appelé « paysage sonore ».

1.2 Qu'est-ce que le son ?

En comparant les définitions de deux dictionnaires (i.e. Oxford versus Collins), Sueur (2018) souligne la complexité de définir le son et les questions d'ordre philosophique que peuvent engendrer cette définition. Selon la théorie de la communication proposée par Shannon & Weaver (1949), le son est un signal émis par une source, se propage dans un milieu, et est reçu par un récepteur. Dans le cas de l'étude des paysages sonores, les sons sont émis par des sources multiples (bio-, géo-, et anthrophonie), se propagent dans l'air ou l'eau et sont reçus par un microphone ou un hydrophone. La définition purement physique du son (dictionnaire Collins) suffit ainsi à la présente étude :

« Une perturbation périodique de la pression ou de la densité d'un fluide, ou de la déformation élastique d'un solide, produite par un objet vibrant. »

Le son voyage en tant qu'onde longitudinale à une vitesse de 331 m.s^{-1} dans l'air (à 0°C au niveau de la mer). Sa vitesse dans l'eau est presque cinq fois plus importante et dépend des conditions de pression, température et salinité. Elle varie entre 1450 et 1550 m.s^{-1} (Abraham, 2019).

1.2.1 Capter le son

En milieu marin, l'« objet vibrant » peut prendre des formes aussi variées qu'un poisson, une hélice de bateau, ou une goutte de pluie à la surface. Pour simplifier, la perturbation initiée par cet « objet » va être transmise de particule d'eau en particule d'eau jusqu'au récepteur (i.e. l'hydrophone), exerçant alors une certaine force à sa surface. Le rapport de la force sur la surface est appelé « pression acoustique ». La perturbation initiale (i.e. le son), même brève, est en fait constituée d'une succession de hautes et basses pressions. Dans le cas d'un son monotone, cette succession décrit une courbe sinusoïdale régulière dans le temps. Le nombre de cycles que décrit la courbe (e.g. depuis un pic de haute pression au pic de haute pression suivant) sur un intervalle de temps d'une seconde est appelé fréquence. Elle est exprimée en Hertz (Hz) ou kiloHertz (kHz). La figure 1.2, extraite de Sueur (2018), illustre les deux courbes sinusoïdales produites par deux sons monotones de fréquences différentes (Figure 1.2). Que le son émis à la source soit fort ou faible, sa fréquence reste inchangée. En revanche l'amplitude de la courbe (e.g. la différence entre hautes et basses pressions successives) variera en fonction du « volume sonore » émis à la source.

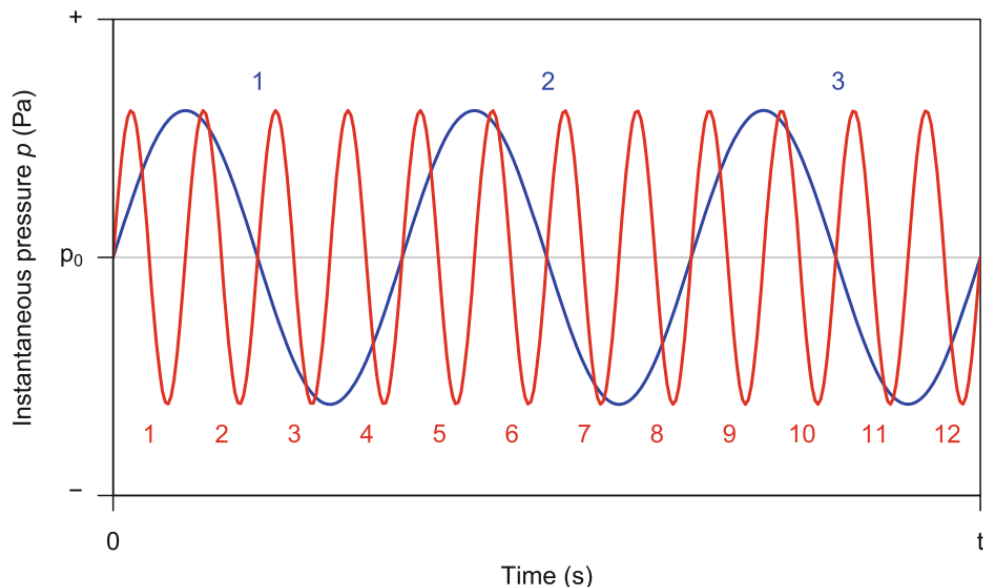


Figure 1.2. Formes d'ondes de deux sons monotones (bleu et rouge) avec des fréquences différentes. Le son rouge a une fréquence quatre fois supérieure à celle du son bleu. Dans le cas où $t = 1$ s, la fréquence du son bleu est de 3 Hz (i.e. on observe trois cycles en 1 s), et celle du son rouge de 12 Hz. Le son rouge est donc plus aigu que le son bleu, mais leur amplitude est identique. Sueur (2018).

En pratique, l'oscillogramme du son ambiant enregistré dans un écosystème (ici sur un récif corallien) ressemble plutôt à la figure 1.3. D'apparence irrégulière, cette forme d'onde résulte en fait de l'addition (i.e. « superposition ») de l'ensemble des ondes émises par les multiples sources qui composent le paysage sonore étudié. La figure 1.4, extraite de Sueur (2018), explique comment trois formes d'ondes (i.e. trois sources distinctes) s'additionnent pour créer une forme d'onde unique, contenant l'information relative aux trois sources.

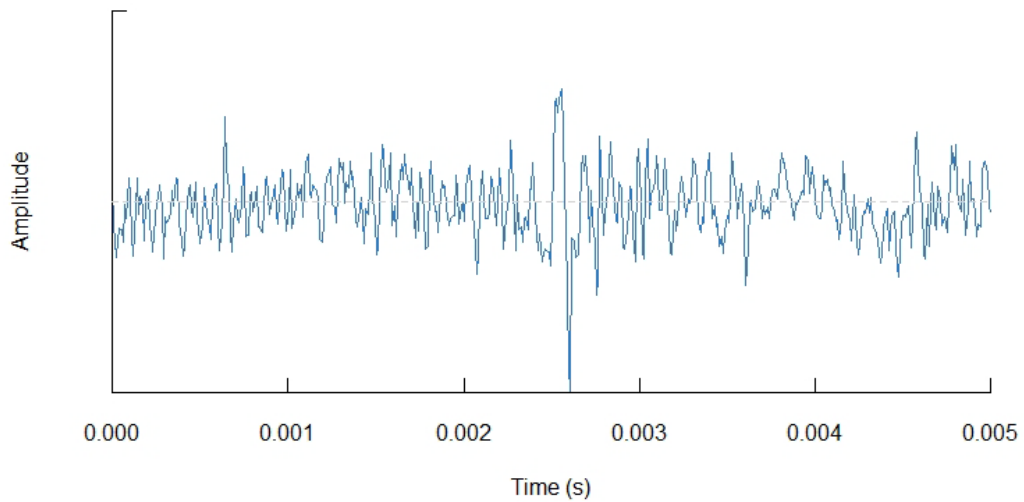


Figure 1.3. Variations d’amplitude du son ambiant d’un récif corallien enregistré sur une durée de 5 ms. Tel qu’expliqué ensuite (1.2.2), le signal brut (i.e. variations de la pression instantanée) est transformé fidèlement en variations d’amplitude par la chaîne d’acquisition (transduction électroacoustique puis numérisation). Les variations d’amplitude ici présentées sont donc assimilables à un oscillogramme qui représenterait la forme d’onde du signal brut.

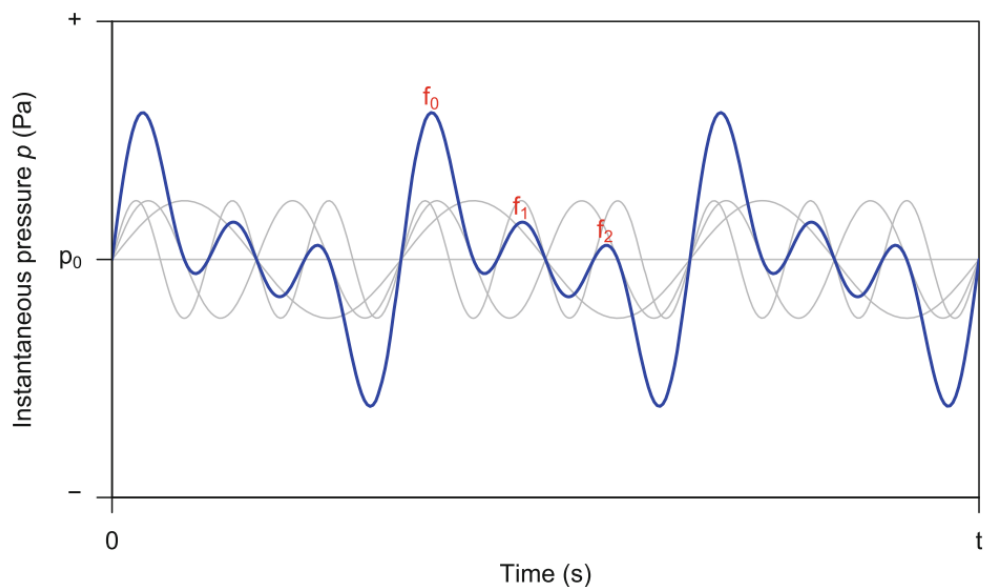


Figure 1.4. Forme d’onde résultante de trois sources distinctes (représentée en bleu). Les formes d’onde de chaque source sont en gris. Sueur (2018).

En captant le signal global, un hydrophone (ou microphone) permet ainsi de capter les ondes sonores émises simultanément par une multitude de sources au cours du temps.

1.2.2 Hydrophone et carte de numérisation : de l'analogique au numérique

L'hydrophone est un transducteur électroacoustique : il transforme des variations de pression acoustique en variations de tension électrique. Cette transformation est réalisée grâce aux propriétés piézoélectriques d'un réseau de céramiques qui se polarisent en fonction de la pression reçue, c'est le « cœur » de l'hydrophone. La tension électrique de sortie est un signal analogique. Il est ensuite amplifié dans la plupart des cas, soit par un amplificateur intégré à l'hydrophone, soit par un amplificateur externe. Cette tension de sortie peut être visualisée avec un oscilloscope : le rendu visuel correspond alors aux figures 1.2, 1.3 et 1.4.

Cependant, la seule visualisation de ce type de signal analogique ne permet pas d'analyser le son avec un ordinateur, et une seconde phase clé est nécessaire : la numérisation. La numérisation permet la transformation d'une variable analogique (i.e. la tension électrique) en une série de nombres que l'ordinateur pourra analyser. Elle met en jeu deux étapes, l'échantillonnage et la quantification, qui sont réalisées par la carte de numérisation. Globalement, l'enjeu de ces deux étapes est de décrire le signal continu reçu (i.e. la tension électrique) le plus fidèlement possible par une suite de valeurs discrètes.

Durant l'échantillonnage, la carte de numérisation mesure à intervalle régulier la valeur de la tension reçue. L'intervalle entre deux mesures successives est défini par la fréquence d'échantillonnage, aussi appelée taux d'échantillonnage (i.e. *sampling rate*). Le taux d'échantillonnage n'est pas défini arbitrairement et va surtout dépendre du type de son auquel on s'intéresse. Plus les fréquences d'intérêt sont élevées et plus il faut un nombre important de mesures pour les décrire. La figure 1.5 sert de base pour illustrer ceci de façon simple. La même tension (issue de la transformation de la pression acoustique par l'hydrophone) est échantillonnée de deux façons différentes. La courbe du bas est échantillonnée à un taux quatre fois inférieur à celui de la courbe du haut. Ces deux courbes décrivent un même signal monotone, comme la courbe bleue dans la figure 1.2. Dans les deux cas, le nombre de points d'échantillonnage choisi permet de décrire le signal ; cette description est cependant plus fidèle pour la courbe du haut. Si un deuxième signal, caractérisé par une fréquence beaucoup plus élevée (i.e. les cycles de hautes et basses pressions acoustiques – et donc hautes et basses tensions électriques – sont beaucoup plus resserrés) vient s'ajouter au premier (comme dans les figures 1.2 et 1.3), il sera mieux décrit avec le taux d'échantillonnage de la courbe du haut qu'avec celui de la courbe du bas. Ainsi, plus les fréquences d'intérêt sont élevées (i.e. sons aigus), plus le taux d'échantillonnage doit être élevé afin de décrire la forme du signal le plus fidèlement possible. Pour ce-faire le théorème de Nyquist-Shannon préconise l'échantillonnage d'au moins deux points par cycle (Shannon 1949). Par exemple, si l'on souhaite étudier les fréquences d'un paysage sonore jusqu'à 50 000 Hz (50 kHz), le taux d'échantillonnage doit être au moins de 100 kHz. La fréquence maximale à laquelle on peut s'intéresser (ici 50 kHz) est appelée fréquence de Nyquist.

L'étape de l'échantillonnage définit la finesse temporelle, et donc également fréquentielle, de la numérisation. L'étape de la quantification définit la précision avec laquelle sera numérisé le volume sonore. Durant la quantification, une valeur numérique est attribuée à chaque point échantillonné en fonction de son amplitude (i.e. la tension mesurée à ce point). L'échelle des valeurs attribuées n'est pas continue : c'est une série de 2^n nombre entiers centrée autour de 0. « n » définit le codage. La majorité des systèmes utilisent un codage sur une échelle de 16 bits. $16 \text{ bits} = 2^{16} = 65536$ valeurs possibles.

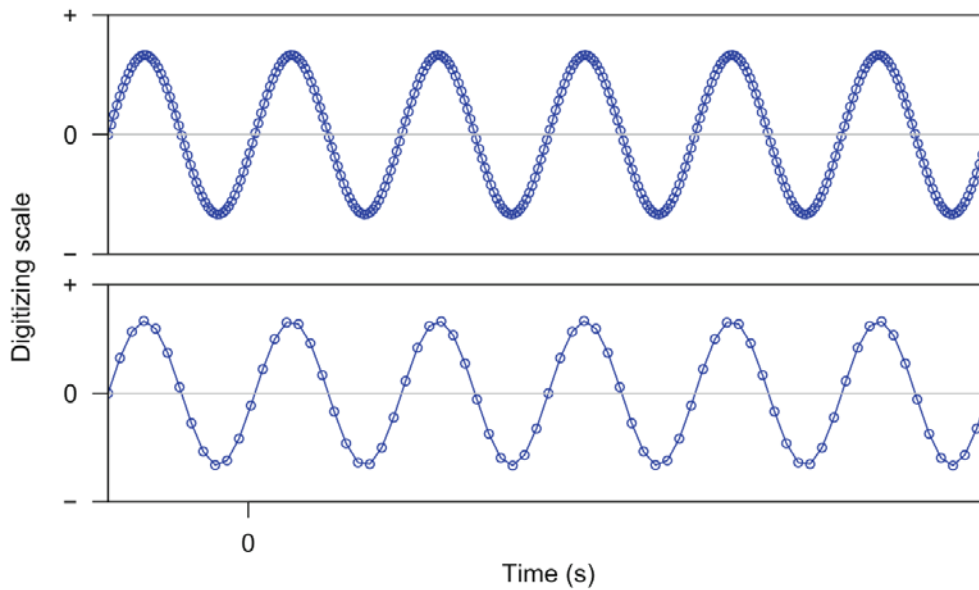


Figure 1.5. L'échantillonnage. Le son numérisé est un processus discret le long de l'échelle de temps. La même onde est échantillonnée à deux taux différents : l'onde du haut est échantillonnée à un taux quatre fois plus élevé que l'onde du bas. Chaque point est un échantillon ; la ligne est le son continu original (ici un son monotone). Sueur (2018).

1.2.3 Les unités

La chaîne d'acquisition (hydrophone + carte de numérisation) met en jeu une série d'unités différentes. La pression acoustique reçue par les céramiques de l'hydrophone, en Pascals (Pa), est exprimée par rapport à une pression de référence P_{ref} fixée à $1 \mu\text{Pa}$ dans l'eau. Le ratio P/P_{ref} est donc sans unité. Ce ratio est transformé en volts (V) par l'hydrophone. La carte de numérisation lui attribue ensuite une valeur binaire (i.e. de -32768 à $+32768$ dans le cas du codage 16 bits). Afin de pouvoir couvrir cette large gamme de valeurs, l'unité utilisée est le deciBel, noté dB. Elle quantifie le niveau de pression du son (Sound Pressure Level -SPL-) qui se calcule suivant la formule :

$$\text{SPL} = 20 \log_{10} (P/P_{ref})$$

Suivant cette formule, un doublement de la pression acoustique (i.e. un son « deux fois plus fort ») se traduira par une augmentation de $+6$ dB du SPL. En tenant compte de la sensibilité nominale de l'hydrophone exprimée en dB re $1 \text{ V } \mu\text{Pa}^{-1}$ (référence $1 \text{ V } \mu\text{Pa}^{-1}$), du gain d'un éventuel préamplificateur, et du gain de numérisation (rapport entre la tension d'entrée de la carte de numérisation et la valeur binaire qui en sort), il est possible de calculer la valeur « réelle » du SPL, et ainsi comparer les valeurs obtenues dans différentes études. La calibration régulière de la chaîne d'acquisition permet de contrôler la stabilité qualitative et quantitative des mesures qu'elle fournit. Pour ce-faire, un pistonphone délivre une pression acoustique connue à la chaîne d'acquisition, et la mesure du SPL « en sortie de chaîne » est contrôlée. A noter qu'un hydrophone avec une sensibilité de -160 dB re $1 \text{ V } \mu\text{Pa}^{-1}$ captera des sons faibles qu'un hydrophone avec une sensibilité de -180 ne captera pas. En revanche, le premier n'arrivera pas à retranscrire certains sons trop forts (i.e. il saturera) alors que le second les captera. Le choix du matériel doit ainsi être déterminé selon l'objet d'étude.

La notion de sensibilité introduit celles d'atténuation et de propagation des ondes sonores. Les ondes de basses fréquences (de quelques Hz à 500 Hz ; Hildebrand, 2009) sont soumises à de faibles atténuations et se propagent sur de longues distances alors que les ondes de fréquences moyennes (500 Hz à 25 kHz ; Hildebrand, 2009) se propagent sur des distances plus restreintes (< dizaines de km). L'atténuation devient extrême pour les hautes fréquences et les sons enregistrés dans ces fréquences sont donc émis à proximité. En plus de la fréquence des signaux, le volume auquel ils sont émis par la source, les caractéristiques du milieu (température et salinité de l'eau, profondeur) et les propriétés géoacoustiques du fond océanique (reliefs, nature du substrat) déterminent l'atténuation et la distance de propagation des sons (Urlick, 1983; Kuperman, 1988; Wang *et al.*, 2017). Par exemple, la complexité tridimensionnelle des constructions coralliennes, la présence de fonds durs ou encore la présence d'îles influent fortement sur la propagation des ondes sonores à différentes échelles spatiales (Hildebrand, 2009). Les sons enregistrés sur un site peuvent donc être émis à des distances de quelques mètres à plusieurs centaines de mètres, voire beaucoup plus loin pour les fréquences très basses (Lammers *et al.*, 2008). Ainsi la surface effective de l'échantillonnage acoustique autour d'un hydrophone varie selon les espèces émettrices et le type de son émis, mais aussi dans l'espace et dans le temps (Gibb *et al.*, 2019).

Cette brève introduction au son est loin d'être exhaustive, voire même simpliste sur certains points. Tous les détails nécessaires à la bonne compréhension de ce phénomène physique sont disponibles dans les ouvrages de Au & Hastings (2008), Erbe (2011), Sueur (2018), et Abraham (2019).

Cette introduction a néanmoins mis en lumière les trois grandes composantes du son au centre de l'étude des paysages sonores : l'amplitude, le temps et la fréquence. Elle a également introduit un premier type de visualisation du son, l'oscillogramme, qui représente l'amplitude du signal en fonction du temps. Ce signal brut est néanmoins difficile à interpréter (Figure 1.3).

Les transformées de Fourier permettent de décomposer le signal brut en une somme de formes d'ondes simples, tel qu'illustré par la figure 1.4. Cet outil mathématique constitue la base du traitement du signal, j'y reviendrai dans le Chapitre 2. Les transformées de Fourier permettent de représenter le son dans ses trois dimensions via des spectrogrammes, qui sont probablement la représentation la plus utilisée en écoacoustique. Les fréquences sont alors visualisées en ordonnée, le temps en abscisse, et l'amplitude selon un gradient de couleur.

1.3 Diversité des paysages sonores dans les récifs coralliens

La précision du matériel de captation et de numérisation disponibles aujourd'hui permet de décrire finement les caractéristiques du large panel de sons (brefs, longs, graves, aigus, forts, faibles, ...) qui constituent les paysages sonores. Ces derniers sont définis par Pijanowski *et al.* (2011a) comme « l'arrangement complexe de sons d'origines multiples qui crée des motifs dans l'espace et dans le temps ». Ces sons appartiennent à trois grandes classes (Pijanowski *et al.*, 2011a, 2011b) :

- la biophonie est l'ensemble des sons produits par les différents organismes vivants
- la géophonie représente les sons issus de l'environnement géophysique (vent, eau, etc.)
- l'anthrophonie est générée par les activités humaines

Les dynamiques spatiales et temporelles des paysages sonores résultent d'interactions complexes entre les organismes vivants, leur environnement naturel et les activités anthropiques. L'étude de la

biophonie, au cœur de l'évaluation de la biodiversité, est en ce sens indissociable de l'étude des géophonies et anthrophonies associées (Pijanowski *et al.*, 2011b).

Les récifs coralliens ont une signature acoustique caractéristique, plus sonore et plus riche que la signature océanique (Kennedy *et al.*, 2010). Ils représentent un environnement sonore très hétérogène dans lequel une multitude d'organismes acoustiquement actifs produisent des signatures spectrales uniques (Freeman *et al.*, 2014a). A cette riche biophonie s'ajoutent des sons créés par des processus physiques (géophonie : vagues, vent, pluie...) et générés par les activités humaines (anthrophonie : bruits de moteurs, plongeurs, exploration sismique...) (Urlick, 1983; Hildebrand, 2009).

1.3.1 La biophonie

De nombreuses études bioacoustiques ont caractérisé les signaux émis par des espèces ou groupes d'espèces particuliers. Ces études apportent considérablement à l'interprétation des paysages sonores enregistrés dans les récifs coralliens.

Le crépitement engendré par l'activité des crevettes pistolet (snapping shrimps, *Alpheus* spp.) domine le son ambiant des eaux superficielles dans les zones intertropicale et subtropicale (profondeur < 60 m et latitudes < 40° ; Everest *et al.*, 1948; Knudsen *et al.*, 1948). Ce crépitement est issu de l'addition de « clics » générés par un grand nombre d'individus de crevettes. La fermeture extrêmement rapide de leur pince crée une bulle de cavitation dont l'effondrement est à l'origine du « clic » (durée < 2 ms). Ce mécanisme leur sert à la fois à se défendre (Schmitz & Herberholz, 1998) et à étourdir ou tuer des proies (Versluis *et al.*, 2000). Les clics sont en effet des signaux sonores très énergétiques qui peuvent augmenter le son ambiant de 20 dB dans les fréquences moyennes. Ces sons hautement transitoires dominent les paysages sonores récifaux (Lammers *et al.*, 2008; Freeman *et al.*, 2014a, 2014b). Leur spectre de fréquences s'étale de 20 Hz à plus de 200 kHz (Versluis *et al.*, 2000), avec un pic d'amplitude variant de 1,5 à 5 kHz dans les récifs coralliens de différentes régions (Au & Banks, 1998; Kennedy *et al.*, 2010; Staaterman *et al.*, 2013, 2014; Piercy *et al.*, 2014). Toute la bande de 2 à 20 kHz est fortement marquée par l'activité des crevettes pistolet (Radford *et al.*, 2014; Kaplan *et al.*, 2015), tel qu'illustré par la figure 1.6a. Au & Banks (1998) et Versluis *et al.* (2000) considèrent que le crépitement dû à leur activité constitue une limite sérieuse à l'utilisation de l'acoustique sous-marine.

L'activité d'autres macro-organismes benthiques mobiles (crustacés, mollusques, échinodermes, ...) a été enregistrée en aquarium. Freeman *et al.* (2014b) ont montré que les frottements des coquilles et exosquelettes de bernard-l'hermites sur un substrat de corail mort produisaient des sons dans la bande de fréquences 11-17 kHz. Par ailleurs, Radford *et al.* (2008a) observent que les sons de broutage émis par les oursins résonnent dans leur squelette calcaire. La fréquence de ces sons dépend de la taille des oursins : 822 Hz pour le plus gros, 2800 Hz pour le plus petit.

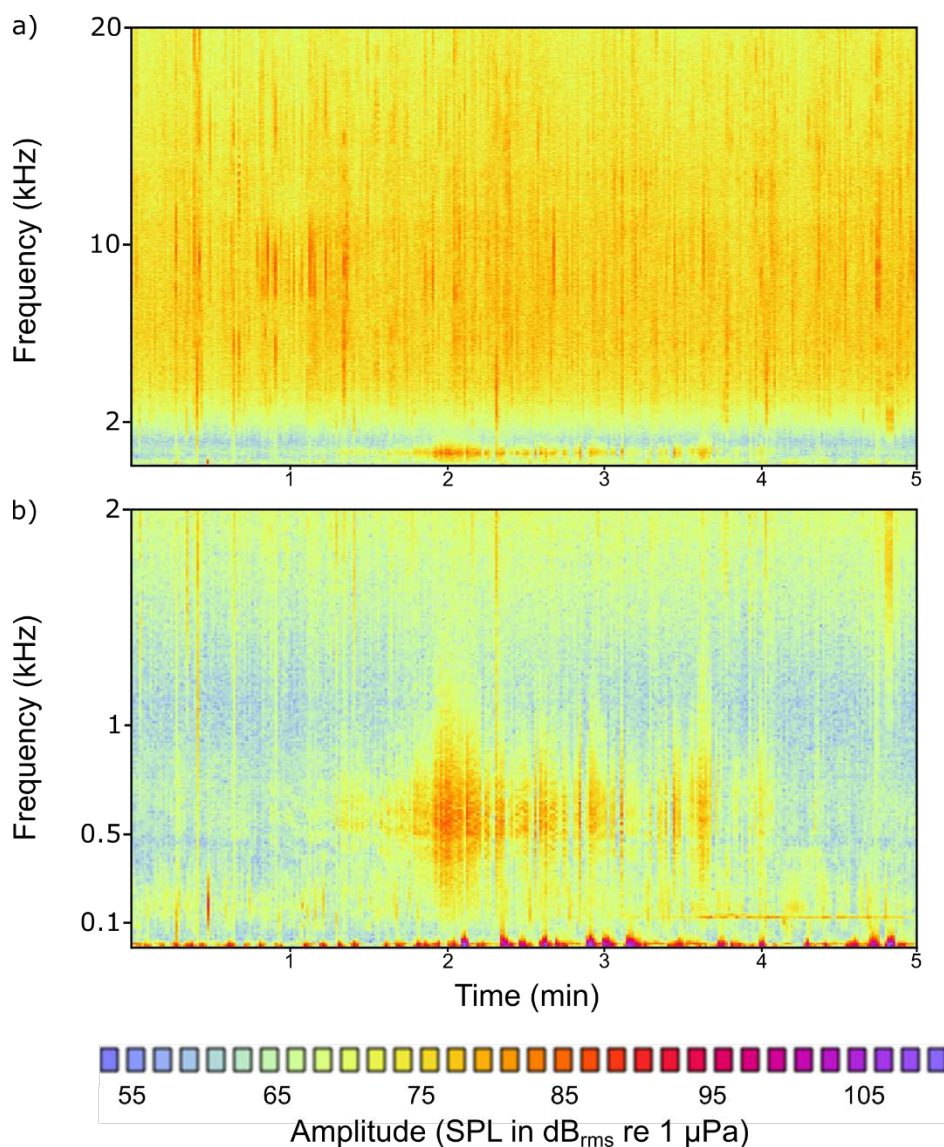


Figure 1.6. Spectrogrammes d'un échantillon de 5 min du paysage sonore enregistré sur le site de Varangue (VARG) à La Réunion en début de nuit ; a) Visualisation sur la bande de fréquences de 0 à 20 kHz ; b) Visualisation sur la bande de fréquences de 0 à 2 kHz. L'activité des crevettes pistolet domine la bande de 2 à 20 kHz. D'autres sources de biophonie (poisson ou macro-invertébrés) se distinguent nettement à partir de 1min30 entre 100 et 1000 Hz. Le passage d'un bateau éloigné complète ce paysage sonore à partir de 3min40. L'influence des vagues est difficilement perceptible et ne dépasse pas les 50 Hz. Ecoute : E1_VARG_figure1.6_141016_194008.wav

Les sons produits par les poissons de récifs ont été largement sous-étudiés jusqu'alors (Lobel *et al.*, 2010). Ces auteurs citent cependant une première étude en 1963 qui couplait suivi acoustique et vidéo des assemblages de poisson, et un programme de 1969 visant à caractériser les sons d'espèces en plongée *in situ* à l'aide de recycleurs en circuit fermé (voir méthode dans Lobel, 2001; Tricas & Boyle, 2014). Lobel *et al.* (2010) recensent 273 espèces de poissons récifaux pour lesquelles une activité acoustique a été identifiée. Une première approche utilisée repose sur la capture d'individus et l'enregistrement de leur activité acoustique en captivité (e.g. Parmentier *et al.*, 2005, 2017). Lobel *et al.* (2010) soulignent néanmoins que cette approche ne permet pas de comprendre l'ensemble des interactions des individus dans leur environnement acoustique naturel. Lobel (2001) préconise pour ce-faire l'enregistrement en plongée *in situ* en circuit fermé. Les sons émis par les poissons de récif peuvent résulter : i) d'interactions compétitives pour la nourriture ou pour l'espace ; ii) de

comportements de parade nuptiale, de ponte ou de défense des nids ; iii) de comportements alimentaires ; iv) de déplacements en larges bancs (Lobel *et al.*, 2010; Tricas & Boyle, 2014). Ces signaux acoustiques prennent des formes très diverses, en termes de durée, de type de signal et de fréquence d'émission (Lobel *et al.*, 2010; Tricas & Boyle, 2014). Ils se répartissent depuis les basses (< 100 Hz) jusqu'aux moyennes fréquences (8 kHz) (Lobel *et al.*, 2010) mais la majorité se concentre dans les fréquences < 1000 Hz (Hildebrand, 2009; Tricas & Boyle, 2014). Une partie de ces signaux sont produits de façon volontaire par les poissons (i.e. vocalisations ; voir Lobel *et al.*, 2010). D'autres sont produits involontairement. Par exemple, les poissons perroquets et poissons balistes produisent des sons sur une large bande de fréquences de façon involontaire lorsqu'ils s'alimentent (2-6 kHz ; Lobel *et al.*, 2010 ; Tricas & Boyle, 2014). La durée des unités sonores de base des poissons de récifs coralliens varie entre 10 ms et 6 s (Lobel *et al.*, 2010), comme pour les espèces d'eaux tempérées (Amorim, 2006). Parmi les typologies utilisées pour les classifier, l'utilisation d'onomatopées capture à la fois les composantes temporelles et fréquentielles des sons de poissons (Lobel *et al.*, 2010 ; Figure 1.7). Les poissons produisent des sons de façon individuelle, mais également en « chœurs » en suivant des cycles nycthémeraux, lunaires ou saisonniers. Ces chœurs peuvent indiquer des agrégations reproductives (Cato & McCauley, 2002; McWilliam *et al.*, 2017a, 2017b; Ibrahim *et al.* 2018).

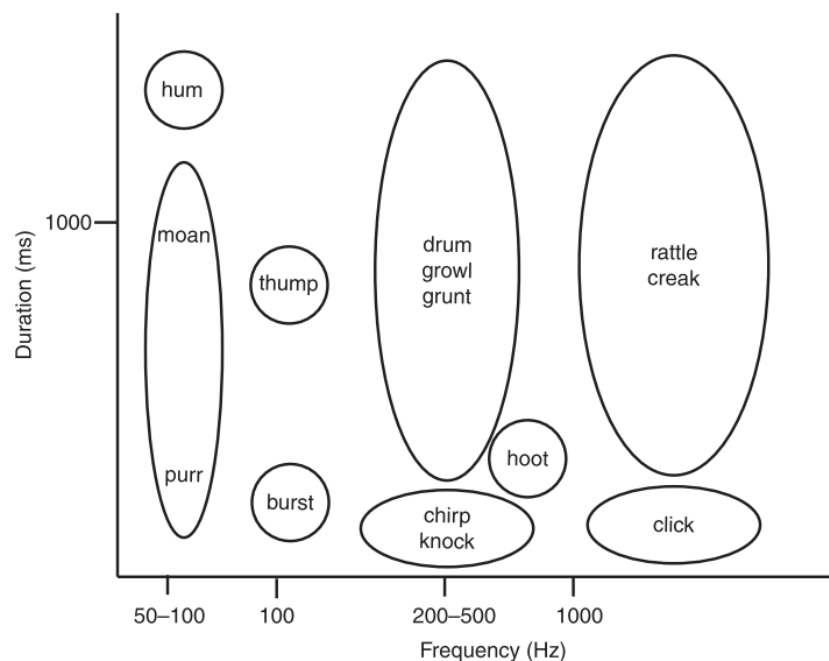


Figure 1.7. Terminologie utilisée pour décrire les sons produits par les poissons. Lobel *et al.* (2010).

A ce jour, les organismes récifaux décrits acoustiquement sont en grande partie mobiles. Qu'ils soient émis par des macro-organismes benthiques ou des poissons, les sons composant la biophonie dans les basses fréquences (< 2 kHz) peuvent ponctuellement avoir une empreinte forte sur les paysages sonores enregistrés (e.g. Figure 1.6.b). Les sons d'origine biologique identifiés dans les basses fréquences de la figure 1.6.b correspondent probablement à des vocalisations de poissons, mais pourraient également résulter de « stridulations » produites par les macro-invertébrés (écouter E1_VARG_figure1.5_141016_194008.wav). Bien qu'aucune étude n'ait à ce jour mis en évidence la production de sons par les coraux, Freeman *et al.* (2018) ont montré que l'activité photosynthétique des macroalgues produisait des sons dans les moyennes et hautes fréquences (> 2 kHz).

1.3.2 La géophonie

En milieu marin, les principales sources de géophonie sont liées aux agitations de surface : déferlement des vagues, vent, formation et éclatement de bulles d'air, pluie (Hildebrand, 2009). Les vagues de surface à longue période (vagues infra gravitaires) dominent le bruit ambiant dans les fréquences inférieures à 10 Hz (Webb, 1998; Hildebrand, 2009). Les autres agitations de surface arborent un pic d'amplitude autour de 300-500 Hz et ont une influence locale sur les paysages sonores ; cette influence diminue quand la profondeur augmente (Curtis *et al.*, 1999; Cato & McCauley, 2002; Hildebrand, 2009; Abraham, 2019).

Le son du déferlement des vagues peut occuper de larges bandes de fréquences (Figure 1.8). Ces différentes agitations peuvent masquer provisoirement les sons d'origine biologique (Cato & McCauley, 2002; Figure 1.8).

Staaterman *et al.* (2014) mettent en évidence un lien entre l'amplitude du son dans les basses fréquences et la vitesse du vent en surface mais indiquent que cette variable ne peut pas expliquer l'ensemble des variations acoustiques observées. Ces auteurs expliquent en outre que la pluie n'est pas un facteur de variation significatif dans leur étude. L'arrivée d'une forte pluie peut cependant modifier profondément le paysage sonore (Figure 1.9), avec un pic d'amplitude entre 15 et 24 kHz (Nystuen, 1985; Abraham, 2019). Par ailleurs, Bertucci *et al.* (2015) attribuent l'augmentation de l'intensité du son sur la bande 20-5000 Hz au niveau des passes récifales à des mouvements d'eau plus importants dans ces zones.

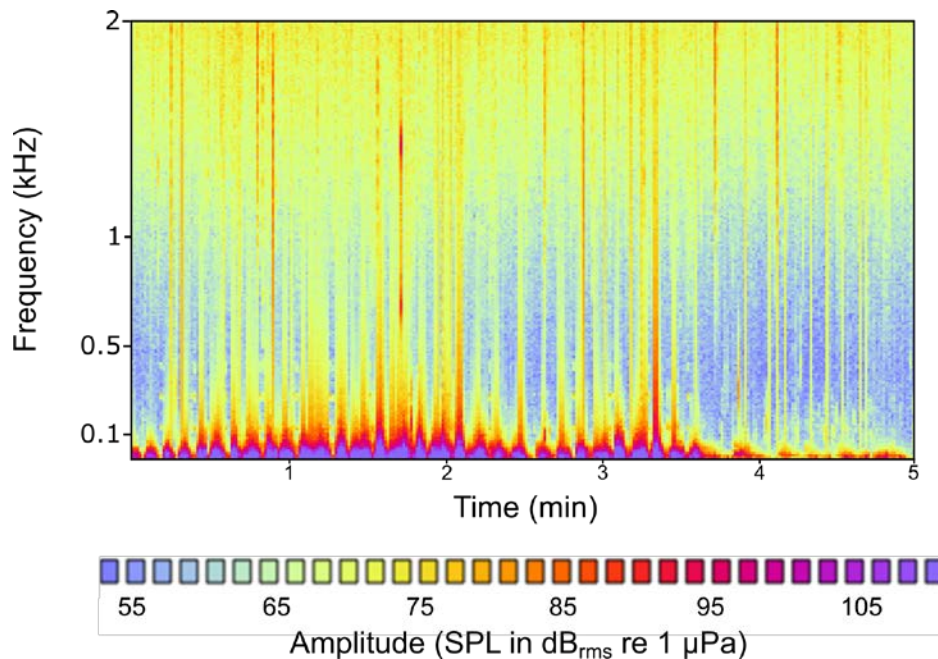


Figure 1.8. Spectrogramme d'un échantillon de 5 min du paysage sonore enregistré sur le site de Copacabana (COPA) à La Réunion en début de nuit. Alors que le déferlement des vagues domine nettement la bande de fréquences de 0 à 2 kHz, son influence se confond dans le « bruit de fond » généré par les crevettes pistolet dans les fréquences > 2 kHz. Ecoute : E2_COPA_figure1.8_011016_204640.wav

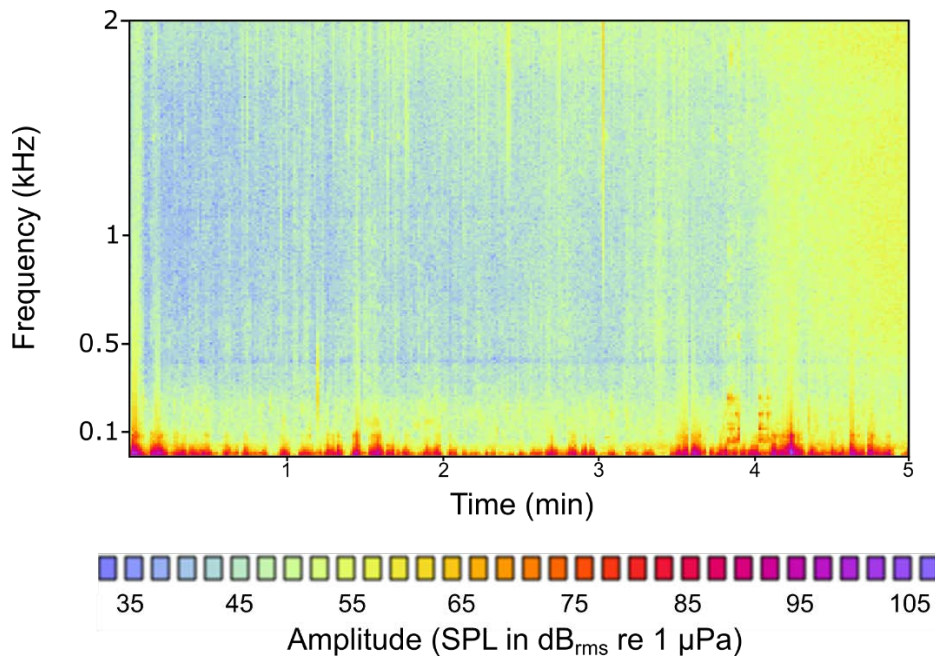


Figure 1.9. Spectrogram d'un échantillon de 5 min du paysage sonore enregistré sur la station fixe d'Europa (EU10) en fin de matinée. Une pluie forte commence peu après 4 min. L'enregistrement est réalisé avec un système différent, le volume sonore est plus bas. Ecoute : E3_EUR10fixe_figure1.9_140119_114318.wav

1.3.3 L'anthroponie

Dans le bruit de fond océanique, la bande des basses fréquences (10-500 Hz) est dominée par des sons générés par la navigation à moteur, l'exploration pétrolière et gazière, les opérations navales, la pêche, la recherche scientifique, la construction, etc. (Hildebrand, 2009). Ces sons sont de plus en plus forts et largement répandus.

Les sons du trafic maritime commercial sont particulièrement présents dans les fréquences de 10 à 100 Hz (Wenz, 1972; Hildebrand, 2009; Abraham, 2019). Ces sons se propagent sur de grandes distances à l'échelle d'un bassin océanique et les très basses fréquences enregistrées en un point peuvent correspondre à une accumulation des signaux émis par l'ensemble du trafic du bassin océanique (Hildebrand, 2009). Leur impact sur les paysages sonores se concentre cependant à proximité des ports majeurs et des voies de navigation hautement fréquentées (Hildebrand, 2009).

L'exploration pétrolière et gazière, de plus en plus profonde, tend à avoir une importance croissante dans les basses fréquences du bruit de fond océanique, mêmes dans des localités à des milliers de kilomètres des exploitations (Hildebrand, 2009).

Le bruit généré par la navigation de plaisance en bateaux à moteurs peut également être un composant important du son ambiant dans certaines régions côtières. Ces sons correspondant à des moyennes (0,5 à 25 kHz) et hautes fréquences (> 25 kHz), leur propagation est plus réduite et leur influence est donc essentiellement locale (Hildebrand, 2009; Li *et al.*, 2015).

Freeman *et al.* (2014b) identifient des sons liés à la présence de plongeurs SCUBA et de petites embarcations à moteurs, essentiellement sur les plages de fréquences de 0 à 6 kHz et de 16 à 18 kHz. Leur empreinte peut être extrêmement marquée localement (Figure 1.10) et Radford *et al.* (2005) indiquent que les sons émis dans les basses fréquences par les plongeurs pourraient être détectés à des centaines de mètres par les poissons et crustacés.

Les sondeurs (militaires, de plaisance ou de pêche) peuvent également avoir une influence locale importante dans les moyennes et hautes fréquences (Hildebrand, 2009). Certains signaux d'origine

biologique peuvent donc être ponctuellement masqués par les signaux d'origine anthropique, en particulier si la source de bruit est située dans un rayon < 1 km autour du point d'enregistrement (Pine *et al.*, 2016).

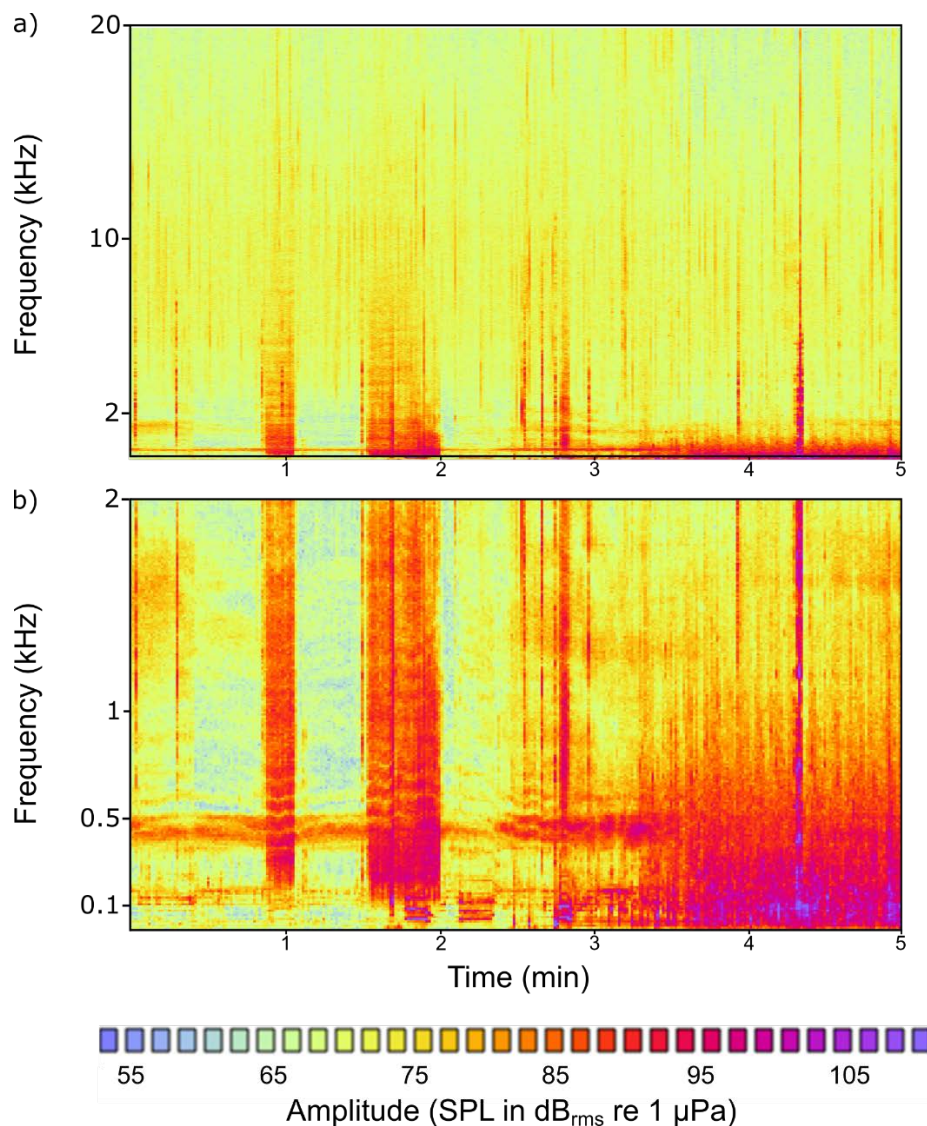


Figure 1.10. Spectrogramme d'un échantillon de 5 min du paysage sonore enregistré sur le site de Varangue (VARG) à La Réunion en début de journée. Dans la figure 1.6, le passage d'un bateau éloigné avait une influence faible sur le paysage sonore. Ici le bateau est au point mort ou à basse vitesse quasiment à la verticale de l'hydrophone (distance < 20 m) jusqu'à 3 min, l'impact sur le paysage sonore est important. A partir de 3min10, des plongeurs sont à proximité de l'hydrophone. Ecoute : E4_VARG_figure1.10_241016_092748.wav

L'acoustique passive fournit un moyen non invasif pour évaluer à la fois l'écosystème et certains forçages environnementaux et anthropiques qu'ils subit (Blumstein *et al.*, 2011; Farina, 2018; Gibb *et al.*, 2019). Grâce aux avancées technologiques récentes, les paysages sonores peuvent être enregistrés en continu ou à intervalles de temps très réguliers. Les écologues ne pouvant en écouter qu'une petite fraction (Towsey *et al.*, 2014), le véritable défi réside dans le développement d'outils efficaces pour la gestion et l'analyse des jeux de données collectés (Sueur *et al.*, 2014). Deux approches se complètent en répondant à des questionnements écologiques différents, allant de l'évaluation des populations à celle des communautés et de leur habitat (Gibb *et al.*, 2019). La première est

l'identification automatique de signaux d'intérêt. Elle vise à rechercher dans le paysage sonore un signal caractéristique de l'activité d'une espèce (e.g. Aide *et al.*, 2013). Cette approche nécessite des données de référence pour « entraîner » l'outil de détection automatique. L'acquisition des données de référence (i.e. une banque des sons produits par l'espèce, de taille suffisante pour être représentative de ses variations temporelles et spatiales) peut être chronophage, en particulier dans les écosystèmes hautement diversifiés (Gibb *et al.*, 2019). La deuxième approche est l'utilisation d'indices écoacoustiques. Elle vise à produire une évaluation globale de l'écosystème à partir de son paysage sonore, non plus à l'échelle des populations, mais à celle des communautés et des habitats. Ce changement d'échelle a été initié par Boelman *et al.* (2007) et Sueur *et al.* (2008a). La démarche d'élaboration de ce type d'indices passe par la recherche de liens entre des caractéristiques des communautés (e.g. diversité, biomasse) ou des paysages (e.g. qualité de l'habitat) et des caractéristiques des paysages sonores associés (e.g. amplitude du son sur une bande de fréquences donnée).

1.4 Notion d'indices écoacoustiques

1.4.1 Développement en milieu terrestre

Alors que les contours de l'écoacoustique ne sont réellement définis qu'en 2014 à l'occasion d'un congrès à Paris (voir Sueur & Farina, 2015), plusieurs études s'inscrivent fondamentalement dans cette discipline depuis la fin des années 1990. En 1997, Fischer *et al.* proposent d'utiliser les caractéristiques acoustiques de populations de sauterelles pour évaluer la qualité de leur habitat. Leur étude est à ma connaissance une des premières à définir ainsi des indices « écoacoustiques » qui, suivant la définition de la discipline, établissent une relation entre des caractéristiques des paysages sonores (i.e. une mesure ou un indice acoustique) et des processus écologiques. Dans les années 2000, les avancées technologiques rapides permettent de déployer plus d'enregistreurs sur de plus longues durées, et les études de Boelman *et al.* (2007) et Sueur *et al.* (2008a) donnent l'impulsion au développement de nombreux indices écoacoustiques (voir Sueur *et al.*, 2014). Ces indices sont en partie basés sur des indices de Shannon appliqués au son selon différentes combinaisons de ses trois dimensions (i.e. fréquence, temps, amplitude). Mis à disposition via des packages de R (e.g. « seewave », « soundecology »), ils sont rapidement testés dans différents milieux : forêts et étangs en Europe (Pieretti *et al.*, 2011; Depraetere *et al.*, 2012; Desjonquères *et al.*, 2015), zones insulaires montagneuses en Nouvelle-Calédonie (Gasc *et al.*, 2013), patchs forestiers en Australie (Fuller *et al.*, 2015), zones de savanes au Brésil (Ferreira *et al.*, 2018). D'autres études sont référencées dans Gasc *et al.* (2017). Les indices écoacoustiques développés sont corrélés à différentes mesures de la diversité taxonomique, phylogénétique et de l'abondance de plusieurs communautés animales (e.g. oiseaux, orthoptères, cicadas). Certains de ces indices sont également sensibles au type et à la qualité de l'habitat (Boelman *et al.*, 2007; Fuller *et al.*, 2015; Gómez *et al.*, 2018). Afin d'explorer au mieux la complexité des paysages sonores, l'utilisation simultanée de plusieurs indices est préconisée (Sueur *et al.*, 2014; Buxton *et al.*, 2018; Gómez *et al.*, 2018; Towsey *et al.*, 2018). Towsey *et al.* (2014) combinent divers indices écoacoustiques et projettent leurs variations de façon synthétique sous forme de « false colour spectrograms ». La déclinaison dans le temps de ces spectrogrammes (e.g. mois, années) permet la visualisation rapide des dynamiques temporelles de l'écosystème à partir d'un panel d'indices (Phillips *et al.*, 2018; Towsey *et al.*, 2018).

1.4.2 Variabilité des paysages sonores et indices écoacoustiques en milieu récifal

Les paysages sonores pélagiques ont été enregistrés des zones polaires aux zones équatoriales (Curtis *et al.*, 1999; Haver *et al.*, 2017). De nombreux habitats côtiers ont également été échantillonnés : récifs rocheux tropicaux (Bittencourt *et al.*, 2016) et tempérés (Radford *et al.*, 2010; Harris *et al.*, 2016; Pieretti *et al.*, 2017), forêts de kelps et herbiers (Ceraulo *et al.*, 2018; Rossi *et al.*, 2017), mangroves (Bertucci *et al.*, 2015; Staaterman *et al.*, 2017), habitats récifaux profonds (Bertucci *et al.*, 2017), ... Ces études ont peu à peu testé les différents indices écoacoustiques élaborés en milieu terrestre et montré leur utilité pour évaluer des caractéristiques des écosystèmes telles que la diversité des assemblages de poissons (Harris *et al.*, 2016). A l'instar de Fischer *et al.* (1997) en milieu terrestre, Watanabe *et al.* (2002) a proposé de mesurer indirectement la qualité de l'habitat de zones côtières à partir du nombre de clics produits par minute par les crevettes pistolets. Lammers *et al.* (2008) soulignent le potentiel important du suivi par acoustique passive des habitats marins, en particulier pour des écosystèmes aussi fragmentés et isolés que les récifs coralliens. Après les travaux préliminaires réalisés par ces auteurs, les études se multiplient. Certaines visent à décrire la phénologie, et/ou la variabilité spatiale des paysages sonores récifaux. D'autres recherchent des corrélations entre des descripteurs écologiques des communautés récifales (e.g. poissons, coraux, macro-invertébrés benthiques) et des mesures acoustiques afin de produire des indices écoacoustiques. Le tableau ci-dessous établit une liste représentative (mais non-exhaustive) des études mettant en jeu l'acoustique passive dans les récifs coralliens (Tableau 1.1). Il montre la variété des sites échantillonnés, les principaux aspects étudiés et surtout l'hétérogénéité des protocoles d'échantillonnage utilisés.

Tableau 1.1. Liste des principales études mettant en jeu l'acoustique passive dans les récifs coralliens. PAC : Pacifique; CAR : Caraïbes; GBR : Great Barrier Reef; Prof. : profondeur.

Etude	Localisation	Prof.	Echantillonnage acoustique sur chaque site	Aspects des paysages sonores étudiés
Lammers <i>et al.</i> 2008	4 sites Oahu Hawaii, PAC	5- 15m	30s toutes les 15min : 10 jours/mois sur 1 an (1 site) entre 17 et 42 jours (3 sites)	résultats préliminaires – variations temporelles (nycthémér., saisonnières)
Kennedy <i>et al.</i> 2010	11 sites Archipel Las Perlas Panama, PAC	1.5- 5.5m	2 min	variations spatiales – indices écoacoustiques
Staaterman <i>et al.</i> 2013	2 sites - Ar. Las Perlas, PAC - Florida Keys, CAR	4.5m 7m	12s toutes les 5min pendant 2 jours	variations nycthémérales – différences inter-sites
Freeman <i>et al.</i> 2014a	1 site Kure Atoll Hawaii, PAC	15m	4 min toutes les 30min pendant 1 cycle d'utilisation	variations à très petite échelle spatiale – variations nycthémérales -
Freeman <i>et al.</i> 2014b	5 sites îles de la Ligne, PAC	10m	5 à 7 min toutes les 10 min pendant 2 à 5 jours	variations spatiales et nycthémérales – indices écoacoustiques
Piercy <i>et al.</i> 2014	7 sites Philippines, PAC	< 20m	2 enregistrements de 1min espacés d'1h	variations spatiales – indices écoacoustiques
Radford <i>et al.</i> 2014	3 sites Lizard Island, GBR Australie, PAC	5- 13m	5min toutes les heures pendant 48 heures	variations spatiales inter- habitats – variations nycthémérales -
Staaterman <i>et al.</i> 2014	2 sites Florida Keys, CAR	7m	12s toutes les 5min / 14 mois	variations nycthémérales, lunaires, saisonnières – relations avec variables environnementales

Bertucci <i>et al.</i> 2015	46 sites dans 5 habitats Moorea Polynésie Fr, PAC	0.5- 20 m	1 à 3 enregistrements de 1min	variations nycthémerales et spatiales intra et inter habitats
Kaplan <i>et al.</i> 2015	3 sites St John US Virgin Islands, CAR	10 - 12 m	-enregistrement continu de 24h, 4 enregistreurs par site -2.5min toutes les 2h / ±100j 2 enregistreurs par site	variations spatiales, nycthémerales, lunaires et saisonnières – indices écoacoustiques
Nedelec <i>et al.</i> 2015	42 sites dans 7 baies Mangareva Polynésie Fr, PAC	0.6- 4.5 m	3 enregistrements de 3min	variations nycthémerales et spatiales – indices écoacoustiques et influence environnementale
Bertucci <i>et al.</i> 2016	8 sites Moorea Polynésie Fr, PAC	10 m	5min toutes les 1h / 48h 3 répliqués espacés de 3 sem.	variations nycthémerales et spatiales – indices écoacoustiques
Freeman & Freeman 2016	23 sites Archipel hawaïen, PAC	10 m	4min toutes les 5min / 48h	variations nycthémerales et spatiales – indices écoacoustiques
Lammers & Munger 2016	1 site French Frigate Shoals Archipel hawaïen, PAC	23.5 m	30s toutes les 15min pendant 19 mois	variations temporelles
Kaplan <i>et al.</i> 2017	7 sites Maui Hawaï, PAC	6.2- 14.6 m	30s toutes les 5min pendant 18 mois	variations spatio-temporelles – indices écoacoustiques
McWilliam <i>et al.</i> 2017a et 2017b	6 sites Lizard Island, GBR Australie, PAC	5- 30m	Enregistrement en continu sur des périodes de 2 à 216 jours ~ 800j cumulés sur les 6 sites	caractérisation d'évènement de vocalisations en « chœurs » - variations spatiales et temporelles
Staaterman <i>et al.</i> 2017	12 sites dans 4 habitats Bocas del Toro Panama, CAR	1 - 10 m	1 min toutes les 10 min / 24 h	variations nycthémerales et spatiales inter habitats – indices écoacoustiques
Freeman <i>et al.</i> 2018	17 sites Archipel hawaïen, PAC	10 m	4min toutes les 5min / 48h	variations nycthémerales et spatiales – indices écoacoustiques
Lillis & Mooney 2018	2 sites St John US Virgin Islands, CAR	10 - 12 m	1 min toutes les 20 min / 84 j	variations spatio-temporelles – indices écoacoustiques

Toutes ces études se sont intéressées à des mesures d'amplitude du son pour caractériser les paysages sonores des récifs coralliens : Sound Pressure Level (SPL) ou Power Spectral Density (PSD). Les valeurs obtenues par ces deux types de mesures ne sont pas directement comparables entre elles mais les résultats obtenus avec l'une ou l'autre convergent (voir Lindseth & Lobel, 2018). Certaines études ont également testé des indices écoacoustiques issus du milieu terrestre : l' « Acoustic Complexity Index » (ACI ; Staaterman *et al.*, 2014, 2017; Kaplan *et al.*, 2015; Bertucci *et al.*, 2016) et l' « Acoustic Entropy » (H ; Kaplan *et al.*, 2015; Staaterman *et al.*, 2017). Comme proposé par Watanabe *et al.* (2002), le nombre de clics produits par minute par les crevettes pistolets a été mesuré dans trois études (Radford *et al.*, 2014; Nedelec *et al.*, 2015; Lillis & Mooney, 2018). Ces différentes mesures, et leur lien à des descripteurs écologiques, ont été testés à diverses échelles spatiales et temporelles.

1.4.2.a Variations spatiales

1.4.2.a.i) Echelles de variations

Freeman *et al.* (2014a) étudient la distribution des sons sur une surface récifale estimée à 1600 m². Grâce à un réseau d'hydrophones, ils mettent en évidence la variabilité des paysages sonores à une échelle de quelques mètres à quelques dizaines de mètres au sein d'un récif. A une échelle plus large, Radford *et al.* (2014) et Bertucci *et al.* (2015) mettent en évidence des variations du son ambiant entre différents types d'habitats coralliens adjacents (e.g. récif frangeant, barrière, lagon, arrière récif, ...) et caractérisent la signature acoustique de chacun. Les résultats de Bertucci *et al.* (2015) suggèrent une variabilité non-négligeable des paysages sonores au sein de chaque habitat. Afin de comparer les variations intra- et inter-habitats, Kaplan *et al.* (2015) déploient quatre dispositifs d'enregistrements espacés de 20 m les uns des autres sur trois récifs distincts éloignés d'au moins 1 km : ils mettent en évidence des variations intra-récifs négligeables par rapport aux variations inter-récifs. Suite à cette étude, ces auteurs recommandent l'utilisation d'un seul dispositif d'enregistrement par site (Kaplan *et al.*, 2015). Il reste cependant difficile d'estimer la surface de récif échantillonnée par l'enregistrement du paysage sonore en un point précis : comme indiqué précédemment (1.2.3.), cette surface dépend de la bande de fréquences considérée, de la nature du substrat, de la complexité de l'habitat, ...

Kennedy *et al.* (2010), Staaterman *et al.* (2014), Piercy *et al.* (2014), Freeman *et al.* (2014b) et Freeman & Freeman (2016) montrent des différences de signatures acoustiques entre récifs d'un même archipel. Leurs études s'intéressent respectivement à l'archipel de Las Perlas (côte ouest du Panama), aux Florida Keys, aux Philippines centrales et à l'archipel Hawaïen. D'autres études montrent des différences à l'échelle plus restreinte d'une île : Kaplan *et al.* (2015) dans les Caraïbes, Bertucci *et al.* (2015, 2016) en Polynésie Française, Kaplan *et al.* (2017) à Hawaï, Radford *et al.* (2014) et McWilliam *et al.* (2017a, 2017b) autour de Lizard Island en Australie. A ma connaissance, seules les études de Piercy *et al.* (2014) et Staaterman *et al.* (2013) ont cherché à comparer les signatures spectrales de récifs situés dans des régions différentes (i.e. récifs en Oman et en Indonésie pour la première, récifs de la côte pacifique du Panama et des Caraïbes pour la seconde). Par ailleurs, Bertucci *et al.* (2016) et Piercy *et al.* (2014) se sont intéressés à la variabilité des paysages sonores entre sites ayant des statuts de protection différents.

Malgré l'hétérogénéité spatiale mise en évidence à ces diverses échelles, les signatures acoustiques enregistrées sur les différents récifs suivent un profil relativement similaire (i.e. spectre en fréquences) d'un point de vue qualitatif (e.g. Kennedy *et al.*, 2010; Staaterman *et al.*, 2013, 2014, 2017; Freeman *et al.*, 2014b; Bertucci *et al.*, 2015; Kaplan *et al.*, 2015). Ce constat illustre que certains processus biologiques à l'origine des paysages sonores enregistrés sont ubiquistes, quels que soient la région ou l'état écologique du récif (Freeman *et al.*, 2014b). Ceci permet d'envisager la comparaison des signatures acoustiques de récifs même éloignés spatialement, mais appelle à la mise en évidence d'indices écoacoustiques suffisamment fins pour comprendre les liens entre les caractéristiques écologiques d'un site et son paysage sonore.

La similarité qualitative des spectres le long d'un gradient de qualité de l'habitat est soulignée par Piercy *et al.* (2014) mais ces auteurs montrent que l'amplitude sonore globale (SPL_{RMS}) et la richesse en événement acoustiques (i.e. « transient content ») diminuent significativement avec la qualité de l'habitat. Le développement d'indices écoacoustiques en lien avec la qualité des habitats doit donc vraisemblablement faire appel à des approches plus quantitatives que qualitatives.

1.4.2.a.ii) *Corrélations avec des descripteurs des assemblages de poissons*

Dans l'étude de Kennedy *et al.* (2010), de fortes amplitudes du son (SPL) enregistrées de jour dans les basses fréquences (i.e. bandes d'octaves centrées sur 250 Hz et 500 Hz, soit les bandes de fréquences 177-353 Hz et 353-706 Hz) indiquent des diversités et densités de poissons élevées. Kaplan *et al.* (2015) trouvent des corrélations significatives entre la différence d'amplitude dans les basses fréquences (100-1000 Hz) entre le crépuscule et la nuit (ou l'aube et la nuit) et les densités de poissons. De même, Kaplan *et al.* (2017) trouvent une corrélation positive entre les différences d'amplitude journalière dans les basses fréquences (50-1200 Hz) et l'abondance des espèces de poissons sonifères (i.e. qui produisent des sons par vocalisation). Dans l'étude de Staaterman *et al.* (2017) l'abondance et diversité en espèces de poissons cryptiques sont positivement corrélées à l'amplitude dans les basses fréquences (25-1000 Hz), que cette dernière soit calculée le jour, la nuit, à l'aube ou au crépuscule. Par ailleurs, les différents chorus de poissons étudiés par McWilliam *et al.* (2017a) sont facilement identifiés par des augmentations de l'amplitude du son dans différentes bandes de basses fréquences (< 700 Hz), parfois très fines (e.g. 340-360 Hz).

Alors que les corrélations entre l'amplitude du son dans les basses fréquences et la diversité ou l'abondance des poissons ne sont pas significatives dans leur étude, Bertucci *et al.* (2016) montrent que l'ACI calculé sur la bande de fréquences 20-2000 Hz est significativement corrélé à la diversité en poissons, que toutes les espèces ou seulement les espèces sonifères soient prises en compte, et que les enregistrements soient réalisés de jour ou de nuit. En revanche, Kaplan *et al.* (2015) et Staaterman *et al.* (2017) ne trouvent aucun lien entre l'ACI et la composition des assemblages de poissons. Ils n'obtiennent pas non plus de corrélations significatives en utilisant l'entropie acoustique (H). Kaplan *et al.* (2017) considèrent que les mesures d'amplitude sont à l'heure actuelle plus robustes et faciles à comprendre que des indices tels que l'ACI. Staaterman *et al.* (2017) suggèrent cependant que ces indices peuvent simplement avoir besoin de développements et tests approfondis. Les études de Bohnenstiehl *et al.* (2018) et Bolgan *et al.* (2018) vont dans ce sens en cherchant à comprendre comment la variation des paramètres de calcul de l'ACI (e.g. FFT, overlap) influe sur la capacité de l'indice à détecter à la fois des sons divers et abondants.

Bien qu'utilisant des bandes de fréquences de largeurs contrastées (de quelques dizaines à plusieurs centaines de Hz) dans des régions différentes, ces différents exemples montrent que le calcul d'indices acoustiques sur des bandes de basses fréquences reflète au moins en partie des descripteurs globaux de l'assemblage de poissons. Ce résultat est tout à fait en accord avec les résultats des études bioacoustiques ayant caractérisé les sons émis (volontairement ou non) par les poissons (voir 1.3).

1.4.2.a.iii) *Corrélations avec des descripteurs des assemblages benthiques*

Coraux et macroalgues sont au cœur du fonctionnement de l'écosystème corallien (Harborne *et al.*, 2016). Bien qu'aucune étude n'ait à ce jour mis en évidence de production de sons par les coraux, la diversité et la couverture corallienne sont des facteurs importants dans la prédiction de l'amplitude du son enregistré dans les bandes d'octave centrées sur 250, 500 et 1000 Hz (Kennedy *et al.*, 2010). Ainsi la couverture corallienne explique 38% des variations d'amplitude sonore observées dans l'étude de Kennedy *et al.* (2010). Kaplan *et al.* (2015) trouvent des corrélations positives entre la couverture corallienne et les différences d'amplitude (entre crépuscule et nuit, ou entre nuit et aube) dans les basses fréquences (100-1000 Hz). Les résultats obtenus ensuite par Kaplan *et al.* (2017) sont cependant contradictoires puisque ces auteurs montrent que la couverture corallienne est significativement

corrélée aux différences d'amplitude journalière dans les hautes fréquences (1,8-20,5 kHz). De plus, Bertucci *et al.* (2016) trouvent des corrélations positives entre la couverture corallienne et l'amplitude du son à la fois dans les basses (20-2000 Hz) et hautes fréquences (2-10 kHz). Par ailleurs, Nedelec *et al.* (2015) montrent des corrélations négatives entre l'amplitude du son dans les basses fréquences (< 630 Hz) et la couverture en corail vivant, mais des corrélations positives avec la couverture en corail mort. Alors que les indices écoacoustiques développés pour refléter les assemblages de poissons sont cohérents d'une étude à l'autre, l'interprétation des corrélations entre la diversité ou la couverture corallienne et des indices acoustiques semble plus délicate. En considérant la couverture corallienne non plus globale mais séparée par formes de croissance ou par familles, Nedelec *et al.* (2015) montrent que les corrélations avec des indices acoustiques peuvent être très variables. Leur étude fait ainsi un premier pas vers un éclaircissement des relations entre paysage sonore et composition benthique.

D'autres composantes benthiques ont également été mises en relations avec des indices acoustiques. Bertucci *et al.* (2016) ont montré une forte corrélation négative entre la couverture en débris coralliens et l'amplitude du son enregistré de nuit dans les basses fréquences. Par ailleurs Freeman & Freeman (2016) trouvent des corrélations positives entre l'amplitude du son sur la bande 100-500 Hz et la complexité de l'habitat (i.e. rugosité et pourcentage de cavités dans leur étude), ou encore la couverture en algues corallines encroûtantes (i.e. CCA). Ces résultats restent valables que le son ait été enregistré de jour ou de nuit (Freeman & Freeman, 2016). Ces auteurs trouvent également des corrélations positives entre l'amplitude du son dans les hautes fréquences (>2 kHz) et la couverture en macroalgues (Freeman & Freeman, 2016). Ils expliquent ensuite cette corrélation par le son que produisent les bulles d'air relâchées par les algues durant la photosynthèse (Freeman *et al.*, 2018).

1.4.2.a.iv) *Corrélations avec l'activité des macro-invertébrés benthiques mobiles*

L'amplitude du son dans les hautes fréquences (>2 kHz) est aussi positivement corrélée au nombre de clics produits par minute par les crevettes pistolets (Alpheidae) (Lillis & Mooney, 2018). L'amplitude du son et le nombre de clics peuvent ainsi être utilisés pour évaluer leur activité. La signification écologique de la présence de ces organismes fait cependant débat. Les crevettes pistolet sont généralement très abondantes dans les récifs coralliens morts ou fragmentés, les zones de débris ou les éponges (Cato & Bell, 1992; Hultgren & Duffy, 2010; Enochs *et al.*, 2011; Freeman *et al.*, 2014a), et Nedelec *et al.* (2015) mettent en évidence une corrélation négative entre l'activité des crevettes et la couverture en corail vivant, et une corrélation positive avec la couverture en corail mort. D'autres études lient la présence des crevettes pistolet à la complexité structurale que génère la présence de coraux vivants (Kennedy *et al.*, 2010; Radford *et al.*, 2014). Leur présence ne semble donc pas être un indicateur fiable de la couverture en corail vivant (Staaterman *et al.*, 2013; Kaplan *et al.*, 2015) mais pourrait s'avérer être un bon indicateur de l'état de santé des peuplements macro-benthiques (Watanabe *et al.*, 2002) et de la complexité structurale des récifs (Radford *et al.*, 2014). Les crevettes pistolet sont en fait représentées par plus de 600 espèces avec des exigences écologiques diverses (Anker *et al.*, 2006), il est donc peu probable de trouver une relation simple et unique entre leur présence et les caractéristiques écologiques des sites échantillonnés.

L'influence de l'activité des autres macro-invertébrés benthiques mobiles sur les paysages sonores récifaux est abordée dans certaines études (e.g. Kennedy *et al.*, 2010) mais à ma connaissance une seule étude s'est consacrée à étudier cet aspect en particulier (Freeman *et al.*, 2014b). Freeman *et al.* (2014b) ont mis en évidence que les frottements des coquilles et exosquelettes de bernard-hermites (Paguroidea) sur un substrat de corail mort produisaient des sons entre 14 et 15 kHz en

aquarium. Ils ont ensuite montré *in situ* que l'augmentation de l'amplitude du son dans les hautes fréquences (entre 11 et 17 kHz) en début de nuit correspondait à une augmentation de l'activité des crustacés, gastropodes et ophiures (évaluée par photographie nocturne à intervalles de temps réguliers). Freeman *et al.* (2014b) considèrent que les structures externes de ces organismes (exosquelette et/ou coquille dure, ou test de calcite) interagissent de façon passive avec le substrat au cours des déplacements de l'organisme, générant les sons identifiés dans leur étude. Le fait que l'activité sonore dans la bande 11-17 kHz se poursuive le jour à moindre intensité est interprétée par Freeman *et al.* (2014b) comme la preuve que l'activité des macro-organismes benthiques continue le jour, mais dans les anfractuosités du cœur du récif, sous la surface corallienne. Néanmoins, dans une étude intégrant un nombre de sites plus important, Freeman & Freeman (2016) trouvent des corrélations entre l'abondance des oursins et des bernard-l'hermites et l'amplitude du son dans les basses fréquences (respectivement 0,5-1 et 1-2 kHz) et aucune corrélation avec l'amplitude dans les hautes fréquences. Ces résultats divergeant soulignent la nécessité d'études complémentaires.

1.4.2.a.v) Proxies

Les indices écoacoustiques peuvent refléter directement l'activité de certains organismes (e.g. poissons) mais des relations indirectes entre indices acoustiques et caractéristiques écologiques ont également été suggérées. Par exemple, dans les récifs coralliens passés sous dominance algale, les algues fixées sur le substrat réduisent le contact entre les structures rigides des macro-invertébrés benthiques et les roches ou coraux du substrat. Les signaux acoustiques produits par ce contact doivent de fait être d'autant plus réduits qu'il y a d'algues fixées : les caractéristiques des sons produits par les macro-invertébrés benthiques pourraient ainsi servir de proxy de l'état écologique des récifs coralliens (Freeman *et al.*, 2014b). Par ailleurs, Freeman & Freeman (2016) trouvent des corrélations positives entre la complexité de l'habitat et l'amplitude du son dans les basses fréquences (< 1 kHz). Ils interprètent ce résultat par le fait que les organismes cryptiques qui produisent du son dans ces bandes de fréquences sont d'autant plus nombreux que l'habitat est complexe. L'amplitude du son dans les basses fréquences constitue ainsi un proxy de la complexité de l'habitat. D'autres exemples de proxies sont disponibles dans la littérature, comme la corrélation entre les densités de poissons et l'amplitude du son sur les bandes d'octaves centrées sur 8 et 12 kHz (Kennedy *et al.*, 2010).

1.4.2.a.vi) Effets de l'anthroponie et de la géophonie sur les indices écoacoustiques

Les bandes de fréquences influencées par la géo- et l'anthroponie ont été identifiées par plusieurs études (voir 1.3). Les auteurs ayant cherché à développer des indices écoacoustiques ont le plus souvent exclu les échantillons dominés par ce type de signaux afin de se concentrer sur la biophonie (e.g. Kennedy *et al.*, 2010; Piercy *et al.*, 2014; Kaplan *et al.*, 2015; Nedelec *et al.*, 2015; Bertucci *et al.*, 2015; Freeman *et al.*, 2016; Staaterman *et al.*, 2017). Bertucci *et al.* (2016) indiquent que les échantillons dominés par la géo- et l'anthroponie sont caractérisés par des valeurs inhabituellement élevées de SPL ou des valeurs extrêmes d'ACI.

Freeman *et al.* (2014b) et Heenehan *et al.* (2017) identifient une augmentation de l'amplitude du son dans les fréquences entre 0 et 6 kHz due au passage de bateaux. L'étude de Kaplan & Mooney (2015) quantifie l'influence des bateaux de tourisme sur les paysages sonores de récifs coralliens sur une période de 4 mois. Ils montrent que 6 à 12 % des échantillons de sons sont « pollués » par la présence de bateaux, et que l'amplitude du son dans les basses fréquences (100-1000 Hz) augmente

alors de plus de 7 dB par rapport aux niveaux normaux. De plus, ils observent que le pic d'énergie passe des hautes fréquences (pic « normal » dû à l'activité des crevettes pistolets, voir 1.3) à des fréquences plus basses en présence de bateaux, pouvant alors masquer les signaux d'origine biologique (voir également 1.3). Les sons de bateaux de tourisme posent ainsi une sérieuse menace sur les capacités de communications entre animaux, et pourraient diminuer le recrutement des juvéniles et augmenter le risque de prédation pour certaines espèces de poissons (Holles *et al.*, 2013; Kaplan & Mooney, 2015; Simpson *et al.*, 2016). L'impact sonore de la présence de plongeurs est moins documenté mais Freeman *et al.* (2014b) identifient une augmentation de l'amplitude du son entre 16 et 18 kHz en leur présence. Heenehan *et al.* (2017) considèrent que les activités humaines altèrent considérablement les paysages sonores dans les baies peu profondes de leur étude, particulièrement le jour.

Staaterman *et al.* (2014) indiquent que l'augmentation de l'amplitude du son dans les basses fréquences (25-2000 Hz) est liée à l'augmentation de la vitesse du vent. Ils précisent cependant que le vent n'explique pas toute la variance observée dans cette bande de fréquences. Kaplan *et al.* (2017) trouvent très peu de relations entre les indices acoustiques et la vitesse du vent et expliquent l'absence de corrélations par l'éloignement de la bouée de mesures météorologiques de leurs sites d'étude. De plus, Kaplan *et al.* (2015) trouvent une corrélation entre l'amplitude du son dans les hautes fréquences (2-20 kHz) et la vitesse du vent sur un seul de leurs trois sites d'étude. Nedelec *et al.* (2015) montrent une corrélation positive entre l'amplitude du son sur une large bande de fréquences (0,01-22,05 kHz) et l'état de la mer (échelle de Beaufort). Quant à Lillis & Mooney (2018), ils observent une diminution de 50% du nombre de clics émis par minute par les crevettes pistolet à l'occasion d'une inversion de la direction du vent et une diminution des vagues.

1.4.2.b Variations temporelles

Des variations des paysages sonores des récifs coralliens ont été détectées à trois échelles temporelles : circadienne, lunaire et saisonnière.

1.4.2.b.i) Variations circadiennes

Les variations circadiennes sont les mieux décrites. Lammers *et al.* (2008) montrent que l'amplitude du son sur la bande de fréquences 0-12,5 kHz décrit des cycles de 24h avec un pic à l'aube et au crépuscule. Ils attribuent cette cyclicité à l'activité des crevettes pistolets. Lammers & Munger (2016) observent cette cyclicité sur des bandes plus fines, à la fois dans les basses et hautes fréquences. Dans les récifs coralliens du Pacifique, l'amplitude dans les bandes de hautes fréquences est plus élevée la nuit que le jour (e.g. Staaterman *et al.*, 2013; Freeman *et al.* 2014b; Bertucci *et al.*, 2015, 2016; Freeman & Freeman, 2016; Lammers & Munger, 2016; Kaplan *et al.*, 2017) alors que la tendance inverse est observée dans les Caraïbes en Floride et aux îles vierges US (Staaterman *et al.*, 2014; Kaplan *et al.*, 2015; Lillis & Mooney, 2018) ; les pics d'activité à l'aube et au crépuscule sont en revanche communs aux deux provinces biogéographiques. Dans les deux cas ces variations sont attribuées à l'activité des crevettes pistolets. Cette observation pourrait suggérer que les espèces de crevettes pistolet des Caraïbes et du Pacifique ont des rythmes de vie opposés, ou encore que ces récifs fonctionnent différemment. Cependant l'étude de Lammers *et al.* (2008) montre cette même tendance opposée sur deux sites localisés dans des habitats différents autour d'une même île. Par ailleurs, Bertucci *et al.* (2015) observent des amplitudes de variations circadiennes différentes d'un habitat à l'autre.

Lorsque l'on considère les basses fréquences, l'amplitude du son est plus élevée le jour que la nuit dans les localités du Pacifique, avec des pics d'amplitude à l'aube et au crépuscule (e.g. Staaterman *et al.*, 2013; Radford *et al.*, 2014; Bertucci *et al.*, 2015; Freeman & Freeman, 2016; Lammers & Munger 2016; Kaplan *et al.*, 2017). McWilliam *et al.* (2017a) et Staaterman *et al.* (2017) indiquent que les pics d'amplitude dans les basses fréquences au crépuscule résultent des vocalisations produites en chœur par les poissons (i.e. « chorus »). Dans leur étude, Bertucci *et al.* (2016) assimilent la période du crépuscule à la nuit. Ceci pourrait expliquer que les niveaux d'amplitude dans les basses fréquences sont plus élevés la nuit que le jour dans leur étude, à la différence des autres localités étudiées dans le Pacifique. Dans les Caraïbes, des pics à l'aube et au crépuscule sont également observés mais l'amplitude dans les basses fréquences est comparable entre le jour et la nuit (Staaterman *et al.*, 2014; Kaplan *et al.*, 2015).

Staaterman *et al.* (2017) observent par ailleurs que le pic d'amplitude dans les basses fréquences au crépuscule s'accompagne d'une diminution de l'ACI et de l'entropie acoustique H. Ils expliquent ceci par le fait que lorsque de nombreux individus de la même espèce vocalisent simultanément, le signal qui en résulte est monotone, ceci se traduisant par une diminution des valeurs des indices ACI et H. Les résultats des études de Staaterman *et al.* (2014) et Bertucci *et al.* (2016) sont similaires concernant le rapport entre amplitude et ACI.

1.4.2.b.ii) Variations lunaires et saisonnières

La cyclicité lunaire de l'amplitude dans les basses et hautes fréquences est environ quatre fois moins marquée que la cyclicité journalière (Kaplan *et al.*, 2017). L'amplitude dans les basses fréquences est maximale durant les phases de nouvelle lune et minimale durant celles de pleine lune, quel que soit le moment de la journée considéré (Staaterman *et al.*, 2014; Kaplan *et al.*, 2015, 2017). Les chorus de poissons suivent des cycles similaires et pourraient expliquer au moins en partie la cyclicité de l'amplitude des basses fréquences (McWilliam *et al.*, 2017a, 2017b). A l'inverse, l'amplitude dans les hautes fréquences, due à l'activité des crevettes pistolet, atteint son maximum en pleine lune, en particulier la nuit et au moment du crépuscule dans le Pacifique (Kaplan *et al.*, 2017). Comme pour la cyclicité circadienne, la tendance opposée est observée dans les Caraïbes (Staaterman *et al.*, 2014; Lillis & Mooney, 2018).

Dans les Caraïbes, Staaterman *et al.* (2014) montrent que l'amplitude dans les hautes fréquences est maximale en saison chaude et humide, révélant ainsi une activité plus importante des crevettes pistolet lorsque la température de l'eau et la luminosité atteignent leur maximum annuel (Staaterman *et al.*, 2014; Lillis & Mooney, 2018). Kaplan *et al.* (2015, 2017) observent une plus grande stabilité saisonnière dans le Pacifique. Dans l'étude de Staaterman *et al.* (2014), l'ACI calculé sur les basses fréquences montre également des tendances saisonnières marquées. Cet indice atteint son maximum en fin de saison sèche, au commencement de la période de reproduction de nombreuses espèces de poissons (Lobel *et al.*, 2010), et son minimum à la fin de la saison chaude. Durant la saison chaude en Australie, Mc Cauley & Cato (2000) et McWilliam *et al.* (2017a) observent une augmentation des vocalisations de poissons (chorus). De fait, comme expliqué par Staaterman *et al.* (2017), de nombreuses vocalisations superposées pourraient faire baisser l'ACI et expliquer le minimum observé pour cet indice en fin de saison chaude par Staaterman *et al.* (2014). Au vu des variations temporelles des paysages sonores, Kaplan *et al.* (2017) considèrent que des évaluations acoustiques de courte durée pourraient ne pas être représentatives de la dynamique des récifs coralliens.

1.5 Classification automatique de sons d'intérêt

Les indices écoacoustiques fournissent une évaluation globale des paysages sonores alors que les méthodes de classification vont au contraire chercher à en évaluer certains détails. Une analogie simple permet de comprendre la complémentarité de ces deux approches. En considérant le paysage sonore comme une œuvre musicale jouée par un orchestre symphonique, les indices écoacoustiques viseraient à caractériser l'amplitude sonore ou encore la complexité des lignes mélodiques basses (ou aigues) de l'œuvre, sans tenir compte qu'elles soient jouées par les bassons, les contrebasses, les tubas ou les timbales (ou les flûtes, violons, clarinettes et triangle pour les aigus). Les méthodes de classification chercheraient au contraire à repérer automatiquement les motifs joués par un type d'instrument, par exemple la contrebasse, et pourraient même dans certains cas repérer le jeu spécifique de chaque contrebassiste.

1.5.1 Méthodes de classification automatique et développement en milieu terrestre

Les méthodes de classification peuvent être supervisées ou non : dans le premier cas des signaux annotés par des experts sont utilisés pour entraîner le système de classification, alors que dans le second c'est la structure même des signaux qui est analysée par le système et qui guide la classification, sans intervention de l'expert (Blumstein *et al.*, 2011).

Dans les méthodes supervisées, le début et la fin de chaque son d'intérêt d'un jeu de données test sont d'abord repérés par un observateur. Ensuite, des descripteurs acoustiques sont calculés pour chacun de ces sons d'intérêt (e.g. fréquences minimales et maximales, puissance maximale, durée, dans Acevedo *et al.*, 2009), ou alors le son d'intérêt est transformé en matrice à l'aide des transformées de Fourier (e.g. template matching, dans Ulloa *et al.*, 2016). Un deuxième jeu de données de validation est ensuite annoté de la même manière et l'ensemble de ce jeu de données est transformé de la même façon (i.e. descripteurs acoustiques ou matrice). Le système de détection « balaye » ensuite le jeu de données de validation en repérant les portions de signal ayant un certain degré de similitude (i.e. corrélation) avec les sons d'intérêt identifiés sur le jeu de données test. Le degré de similitude, ou seuil, est fixé par l'observateur. L'évaluation de la performance du système de classification met en jeu les taux de vrais positifs et faux positifs. Le taux de vrais positifs (« true positive rate ») correspond au pourcentage de sons d'intérêt (« sounds of interest ») réellement détectés par le système sur le jeu de données de validation. Le taux de faux positifs (« false positive rate ») correspond au pourcentage de sons « autres » que le système détecte par erreur comme étant des sons d'intérêts (Provost *et al.* 1997). La courbe ROC (Receiver Operating Characteristic) résulte du tracé du taux de vrais positifs en fonction du taux de faux positifs et l'aire sous la courbe (AUC) permet d'évaluer la performance du système. Ce type de méthode de classification a été utilisé avec succès dans les milieux terrestres pour estimer la présence ou l'abondance d'espèces d'oiseaux et d'amphibiens (e.g. Acevedo *et al.*, 2009; Ulloa *et al.* 2016; Stowell *et al.*, 2019) mais aussi des événements de pluie (Bedoya *et al.*, 2017). Afin de gagner du temps par rapport aux méthodes supervisées qui nécessitent du temps d'écoute pour annoter les jeux de données, des méthodes non-supervisées ont également été développées ; elles sont basées sur la reconnaissance automatique de patterns spécifiques dans les spectrogrammes des échantillons de sons enregistrés (e.g. Stowell & Plumbley, 2014; Ulloa *et al.*, 2018).

1.5.2 Classifications automatiques dans les récifs coralliens

Historiquement, les méthodes de classification automatique en milieu marin se sont principalement portées sur la détection de cétacés. Curtis *et al.* (1999) utilisent ainsi une méthode de classification supervisée pour déterminer la présence de bateaux ou de baleines dans leurs enregistrements. Des méthodes de classification supervisée ont également montré leur capacité à détecter les clics et les sifflements de différentes espèces de dauphins (Roch *et al.*, 2011; Frasier *et al.*, 2017).

A ma connaissance, une des premières études à tester un système de détection automatique dans les récifs coralliens est celle de Mann & Lobel (1995). Ces auteurs mettent au point un détecteur suivant une méthode de classification supervisée et testent sa capacité à quantifier les patterns de production de son d'un poisson demoiselle, en lien avec sa période de reproduction. Plus récemment, Wall *et al.* (2014) se basent sur l'amplitude du son entre 50 et 130 kHz pour élaborer un détecteur automatique et évaluer les variations de l'activité vocale d'*Epinephelus morio* durant une année. En effet les sons produits par cette espèce de mérou dominant cette bande de basses fréquences dans leur zone d'étude (West Florida Bank). Les méthodes de classification proposées par Ibrahim *et al.* (2018) sont également supervisées et se basent sur l'extraction des caractéristiques des sons produits par quatre autres espèces de mérours des Caraïbes. Dans cette étude, Ibrahim *et al.* (2018) mettent en évidence le haut degré de performance de plusieurs méthodes de classification pour suivre l'activité vocale de ces espèces sur des sites d'agrégation reproductive. Alors que la majorité des études se focalise sur une espèce ou un petit groupe d'espèces, Noda *et al.* (2016) rassemblent des échantillons de sons issus de deux bases de données en libre accès (FISHBASE et DOSISTS). Comme Ibrahim *et al.* (2018), ils montrent la capacité de plusieurs méthodes à classer de façon exacte la majorité des sons produits par 102 espèces, dont une bonne partie d'espèces récifales des Caraïbes, en se basant sur des caractéristiques de ces sons (e.g. MFCC - Mel Frequency Cepstral Coefficients - voir Noda *et al.*, 2016). L'étude de Noda *et al.* (2016) est probablement la première à s'intéresser simultanément à un panel d'espèces aussi large. Ces auteurs encouragent l'extension de leurs travaux à l'ensemble des espèces sonifères identifiées jusqu'alors, dont environ 300 espèces de poissons dans les récifs coralliens (Lobel *et al.*, 2010; Tricas & Boyle, 2014). Ils encouragent également la constitution de bibliothèques de sons en ligne afin de faciliter les recherches dans ce domaine. Ils indiquent cependant la nécessité de constituer des jeux de données collectées *in situ* (e.g. Lobel, 2001) et sur du long-terme, plus de la moitié des échantillons utilisés dans leur étude ayant été enregistrés en conditions « non-naturelles ». Les enregistrements en conditions contrôlées (i.e. aquarium) permettent de refléter l'activité vocale des espèces, mais cette approche n'est pas adaptée à la caractérisation des sons résultant d'interactions avec d'autres individus, d'autres espèces ou avec l'habitat (e.g. reproduction, défense, fuite, recherche de nourriture, ...), limitant ainsi son intérêt.

Plus de 6000 espèces de poissons vivent dans les récifs coralliens (Kulbicki *et al.*, 2013), mais seule l'activité acoustique de 5% d'entre-elles a jusqu'alors été identifiée. Il est probable que certaines de ces espèces ne soient pas capables de produire des sons de façon volontaire (i.e. vocalisation) mais que certaines de leurs activités (e.g. recherche de nourriture) soient traduites par des signatures sonores spécifiques. L'enregistrement et la caractérisation des différents types de sons produits par les diverses activités des milliers d'espèces récifales prendront vraisemblablement des années voire des décennies. Leur caractérisation ne se fera efficacement que si les données collectées sont mises à disposition de tous au fur et à mesure dans des bibliothèques en ligne (Gibb *et al.*, 2019). Gibb *et al.* (2019) considèrent que la forte diversité de certains écosystèmes tropicaux, tels que les récifs coralliens, est

un frein majeur au développement d'approches par classification automatique. Ils préconisent le développement d'indices écoacoustiques pour faciliter le suivi de ce type d'écosystèmes.

Le développement de systèmes de détection automatique des bruits générés par les bateaux a jusqu'alors été limité par la variabilité de ces signaux (e.g. vitesse, type et puissance du moteur, direction du mouvement, ...), mais pourrait considérablement faciliter le nettoyage des données collectées dans le cadre de suivis à long-terme (Kaplan & Mooney, 2015). Par ailleurs, Lin *et al.* (2017) proposent une méthode de classification non-supervisée basée sur la périodicité des signaux pour nettoyer les échantillons enregistrés sur du long-terme, en extrayant uniquement l'information biologique.

1.6 Problématique

Le potentiel des indices écoacoustiques et de la classification automatique a été démontré dans les récifs coralliens. De nombreux ajustements sont cependant nécessaires avant de faire de l'acoustique passive un outil fiable et opérationnel capable d'évaluer et suivre ces écosystèmes à de larges échelles spatio-temporelles. Cette thèse s'inscrit dans cette perspective et se propose d'y contribuer.

Le **chapitre 2** présente les sites d'étude et les méthodes mises en œuvre durant cette thèse pour leur évaluation acoustique et écologique. Quelques précisions sont également apportées sur le traitement des données collectées.

Le premier objectif de cette thèse est d'ordre méthodologique et vise à affiner les protocoles d'échantillonnage utilisés jusqu'alors. Farina (2018) considère en effet que le manque de protocoles standardisés pour la collecte et le traitement des données est pour le moment un frein au développement de l'approche écoacoustique. Il s'interroge notamment sur le moment et la durée des déploiements d'enregistreurs autonomes sur le terrain, et sur l'intervalle temporel entre un épisode d'enregistrement et le suivant, en évoquant l'influence importante des saisons.

Dans les récifs coralliens, les études écoacoustiques se sont intéressées aux variations spatiales des paysages sonores en utilisant des protocoles variables (moment de la journée, nombre et durée des échantillons collectés, ...). Dans la plupart des cas, ces choix ont probablement plus répondu à des contraintes techniques et logistiques (matériel d'enregistrement utilisé, disponibilité des bateaux, ...) qu'à une réelle adaptation à l'objet d'étude. Par ailleurs, des variations temporelles importantes ont été mises en évidence dans certaines études. Plusieurs questions émergent de ces constats :

- Peut-on comparer l'état écologique de différents sites à partir de leur paysage sonore s'il est enregistré au cours de journées, phases lunaires, voire saisons différentes ?
- Dans quelle mesure les rythmes biologiques (circadien, lunaire, saisonnier) influencent la capacité des indices acoustiques à détecter des différences d'état écologique entre sites ?
- Connaissant les variations temporelles des paysages sonores, comment optimiser l'évaluation acoustique de différents sites (moment, effort d'échantillonnage, durée des échantillons, type d'indices, ...) ?

Le **chapitre 3** avance des éléments de réponse à ces différentes questions en proposant un protocole d'échantillonnage acoustique optimisé à partir de données collectées sur quatre sites à La Réunion.

Le deuxième objectif vise à définir de nouveaux indices écoacoustiques et à explorer leur validité dans différents contextes géographiques. En effet, alors que de nombreux indices ont été développés en

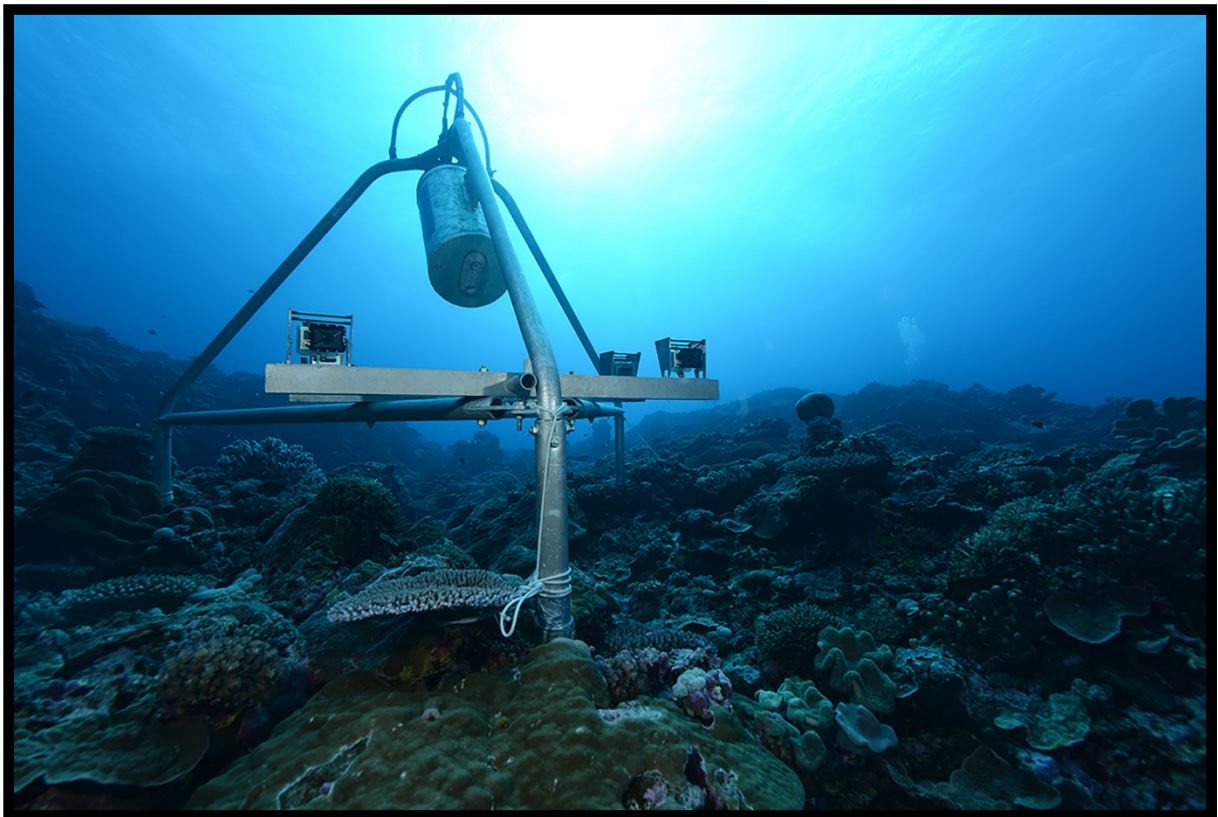
milieu terrestre (e.g. Sueur *et al.* 2014), peu d'entre eux ont été testés jusqu'à présent dans les récifs coralliens. De plus, ces indices ont été mis en relation avec des descripteurs « traditionnels » de l'état écologique de ces écosystèmes (i.e. diversité et densité en poissons, couverture en corail vivant). Des études récentes indiquent cependant que la biomasse des groupes fonctionnels de poissons (e.g. MacNeil *et al.*, 2015), la diversité des formes de croissance corallienne et la complexité structurale de l'habitat (e.g. Darling *et al.*, 2017) sont de meilleurs descripteurs de l'état, mais surtout du fonctionnement des écosystèmes coralliens. De fait, le **chapitre 4** explore des relations innovantes entre indices acoustiques et fonctions écosystémiques en se basant sur les données collectées sur neuf sites autour de l'île Europa (océan Indien), préservée des perturbations anthropiques directes.

Dans le **chapitre 3**, le protocole d'échantillonnage optimisé à La Réunion (océan Indien) est testé avec succès sur 6 sites récifaux de Nouvelle-Calédonie (océan Pacifique), suggérant la possibilité d'utiliser de mêmes indices écoacoustiques dans différents contextes géographiques. Cependant, seuls deux types d'indices sont testés dans le chapitre 3, et sur un nombre de sites limité. En s'appuyant sur les résultats des chapitres 3 et 4, le **chapitre 5** compare la capacité d'un panel d'indices écoacoustiques et d'un panel de variables environnementales à prédire la structure taxonomique et fonctionnelle des assemblages de poissons récifaux. Ce chapitre quantifie ainsi la plus-value apportée par l'utilisation d'indices écoacoustiques pour prédire la structure des assemblages de poissons. Ce chapitre fait appel aux données collectées sur 31 sites de l'Indo-Pacifique avec des statuts contrastés (pêchés, réserves, quasi-pristines).

Le troisième objectif de cette thèse est d'apporter des éléments pour le développement des suivis à long-terme par acoustique passive. Le **chapitre 6** teste l'utilité des nouveaux indices écoacoustiques « fonctionnels » (élaborés dans le chapitre 4) pour le suivi à long-terme d'un récif corallien isolé comme celui de l'île Europa. Grâce au financement européen BEST 2.0 obtenu au cours de cette thèse, une station autonome de suivi acoustique en continu a été installée sur le récif de l'île. Les 10 premiers mois de données acoustiques sont analysés et discutés dans le chapitre 6.

Le **chapitre 7** est consacré à la discussion des principaux résultats de cette thèse et avance des perspectives de développement.

Chapitre 2. Matériels et méthodes



©Eric Folcher - IRD

2.1 Sites d'étude

Afin de limiter les biais méthodologiques qui peuvent résulter de la comparaison d'habitats différents situés à des latitudes différentes (Srivastava, 1999), tous les sites échantillonnés durant cette thèse sont situés sur des pentes externes de récifs coralliens à une profondeur comprise entre 10 et 20 m et à une latitude entre 18 et 22,5° sud (Figure 2.1). J'ai choisi de me focaliser sur les pentes externes qui sont typiquement les habitats récifaux les plus divers et ceux qui supportent le panel de services écosystémiques le plus large (Mumby *et al.*, 2008). De plus, les études écoacoustiques précédentes ont majoritairement travaillé dans cette gamme de profondeur (Tableau 1.1).

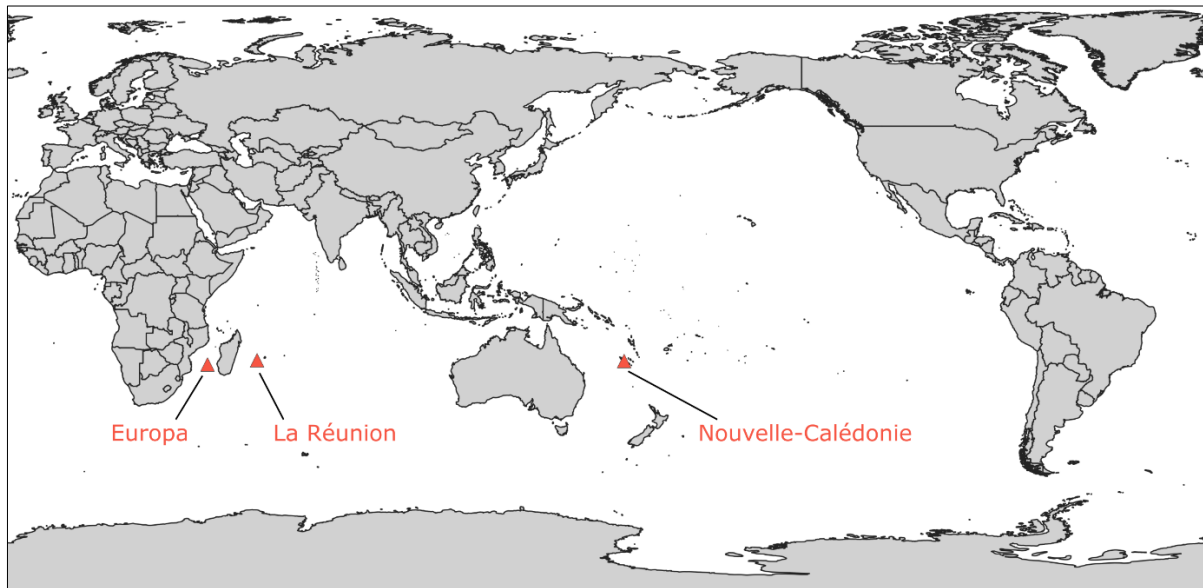


Figure 2.1. Localisation des sites d'étude.

Dans l'océan Indien, quatre sites ont été échantillonnés sur la côte ouest de l'île de La Réunion et neuf sites autour de l'île Europa, dans le canal du Mozambique (Figure 2.1). Dans l'océan Pacifique, 18 sites ont été échantillonnés autour de la Nouvelle Calédonie, depuis les récifs Aboré et M'Béré situés face à Nouméa, jusqu'aux récifs d'Entrecasteaux situés à plus de 100 milles marins au nord-ouest de la grande terre. Le tableau 2.1 résume pour chaque site la période d'échantillonnage, le type de données collectées et les chapitres dans lesquels ces données ont été utilisées.

Tableau 2.1. Liste des sites d'étude. RUN : Réunion ; NC : Nouvelle-Calédonie ; EUR : Europa ; UVC : Underwater Visual Census ; RUV : Remote Underwater Video ; MSA : Medium Scale Approach

Site	Océan	Campagne	Période	Durée enregistrée	Poissons	Habitat	Chapitres
COPA	Indien	RUN - lunaire	sept - oct 2016	>3 jours par phase lunaire	UVC	MSA	3
VARG	Indien	RUN - lunaire	sept - oct 2016	>3 jours par phase lunaire	UVC	MSA	3
COPA	Indien	RUN - saison	sept 2016 et mars 2017	>3 jours par saison	UVC	MSA	3 et 5
IGES	Indien	RUN - saison	oct 2016 et avril 2017	>3 jours par saison	UVC	MSA	3 et 5
VARG	Indien	RUN - saison	sept 2016 et mars 2017	>3 jours par saison	UVC	MSA	3 et 5
KIOS	Indien	RUN - saison	oct 2016 et avril 2017	>3 jours par saison	UVC	MSA	3 et 5
ENT1	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Evaluation rapide	3 et 5
ENT2	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Evaluation rapide	5
ENT3	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Evaluation rapide	5
ENT4	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Evaluation rapide	5
GNL1	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Evaluation rapide	3 et 5
GNL2	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Evaluation rapide	5
ABO1	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Photo-transects	5
ABO2	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Photo-transects	5
ABO3	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Photo-transects	3 et 5
ABO4	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Photo-transects	3 et 5
ABO5	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Photo-transects	5
ABO6	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Photo-transects	5
MBE1	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Photo-transects	5
MBE2	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Photo-transects	3 et 5
MBE3	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Photo-transects	5
MBE4	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Photo-transects	5
MBE5	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Photo-transects	3 et 5

MBE6	Pacifique	NC - spatial	juin - juil 2017	24h	RUV	Photo-transects	5
EUR1	Indien	EUR - spatial	avril 2018	2h	RUV	Modèles 3D	4 et 5
EUR2	Indien	EUR - spatial	avril 2018	24h	RUV	Modèles 3D	4 et 5
EUR3	Indien	EUR - spatial	avril 2018	24h	RUV	Modèles 3D	4 et 5
EUR7	Indien	EUR - spatial	avril 2018	24h	RUV	Modèles 3D	4 et 5
EUR8	Indien	EUR - spatial	avril 2018	24h	RUV	Modèles 3D	4 et 5
EUR9	Indien	EUR - spatial	avril 2018	24h	RUV	Modèles 3D	4 et 5
EUR10	Indien	EUR - spatial	avril 2018	24h	RUV	Modèles 3D	4 et 5
EUR11	Indien	EUR - spatial	avril 2018	24h	RUV	Modèles 3D	4 et 5
EUR12	Indien	EUR - spatial	avril 2018	2h	RUV	Modèles 3D	4 et 5
EUR10	Indien	EUR - temporel	avril 2018 à mars 2019	>300 jours	/	/	6

2.1.1 Ile de La Réunion : quatre sites

Les quatre sites échantillonnés sur la côte ouest de l'île de La Réunion ont été sélectionnés à partir d'une étude récente (Bigot *et al.*, 2016) afin de maximiser les contrastes écologiques entre sites, contrastes nécessaires à la réponse aux questions du chapitre 3. Une première campagne (RUN-lunaire) s'est déroulée simultanément sur les sites de Copacabana (COPA) et Varangue (VARG) durant quatre phases lunaires consécutives en saison fraîche. Sur chaque site et pour chaque phase lunaire, le paysage sonore a été enregistré en continu durant trois jours au minimum. Une seconde campagne (RUN-saison) a permis d'évaluer les quatre sites une première fois en saison fraîche (septembre-octobre 2016) et une seconde fois en saison chaude (mars-avril 2017). Là aussi, des enregistrements continus de trois jours au minimum ont été collectés lors de chaque déploiement.

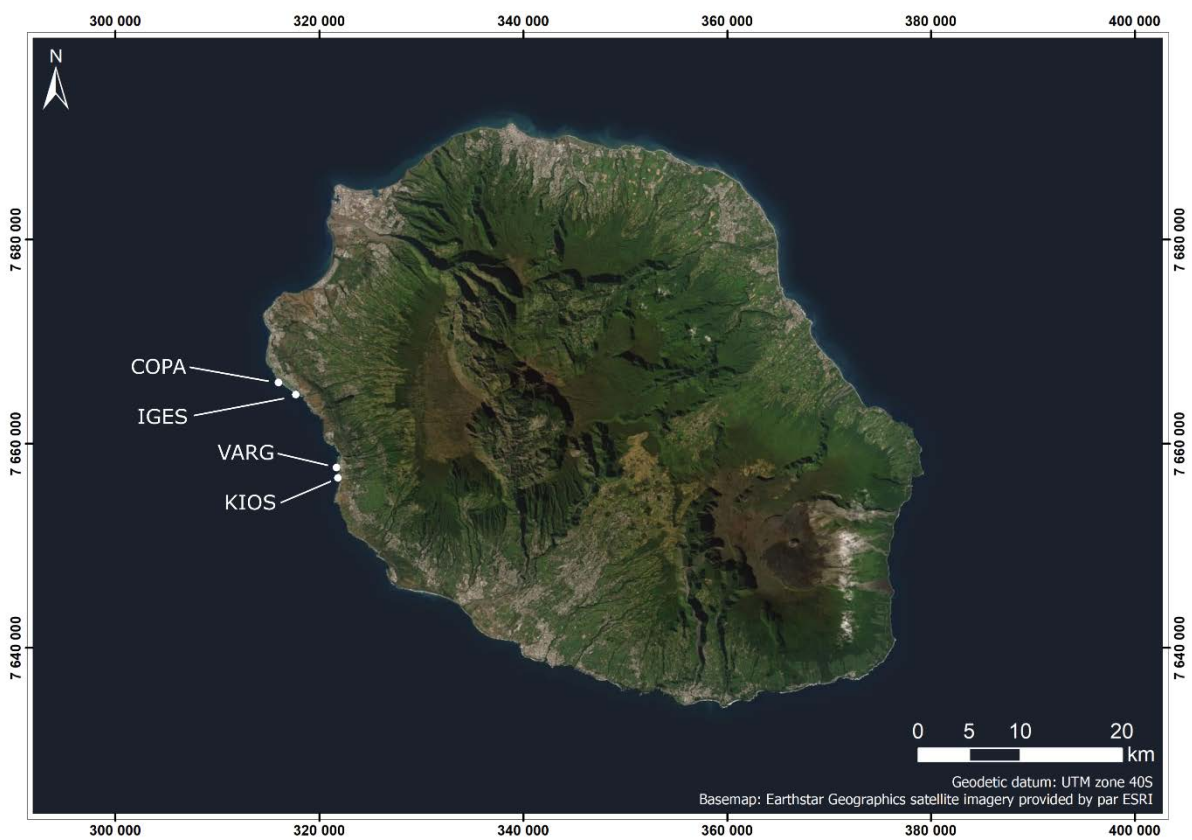


Figure 2.2. Localisation des sites échantillonnés sur la côte ouest de l'île de La Réunion.

2.1.2 Nouvelle-Calédonie : dix-huit sites

La campagne menée en Nouvelle-Calédonie est le fruit d'une collaboration avec Laurent Vigliola, chercheur de l'UMR ENTROPIE basé à l'IRD de Nouméa. Cette campagne s'est déroulée en deux temps. J'ai d'abord embarqué avec l'équipe de Laurent durant 12 jours sur l'Amborella, navire du Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie, dans le cadre d'une mission du programme « Apex » visant à remplacer un réseau de récepteurs VEMCO destiné au suivi des déplacements de requins. Six sites éloignés des perturbations anthropiques directes ont été échantillonnés durant cette mission sur les récifs d'Entrecasteaux et du Grand Lagon Nord. Basé ensuite au centre IRD de Nouméa, j'ai bénéficié de moyens nautiques et de l'accompagnement de plongeurs pour échantillonner 12 autres sites, six situés dans la réserve marine d'Aboré et six situés sur le récif M'Béré. Les 18 sites échantillonnés en Nouvelle-Calédonie décrivent ainsi un gradient écologique d'intérêt.

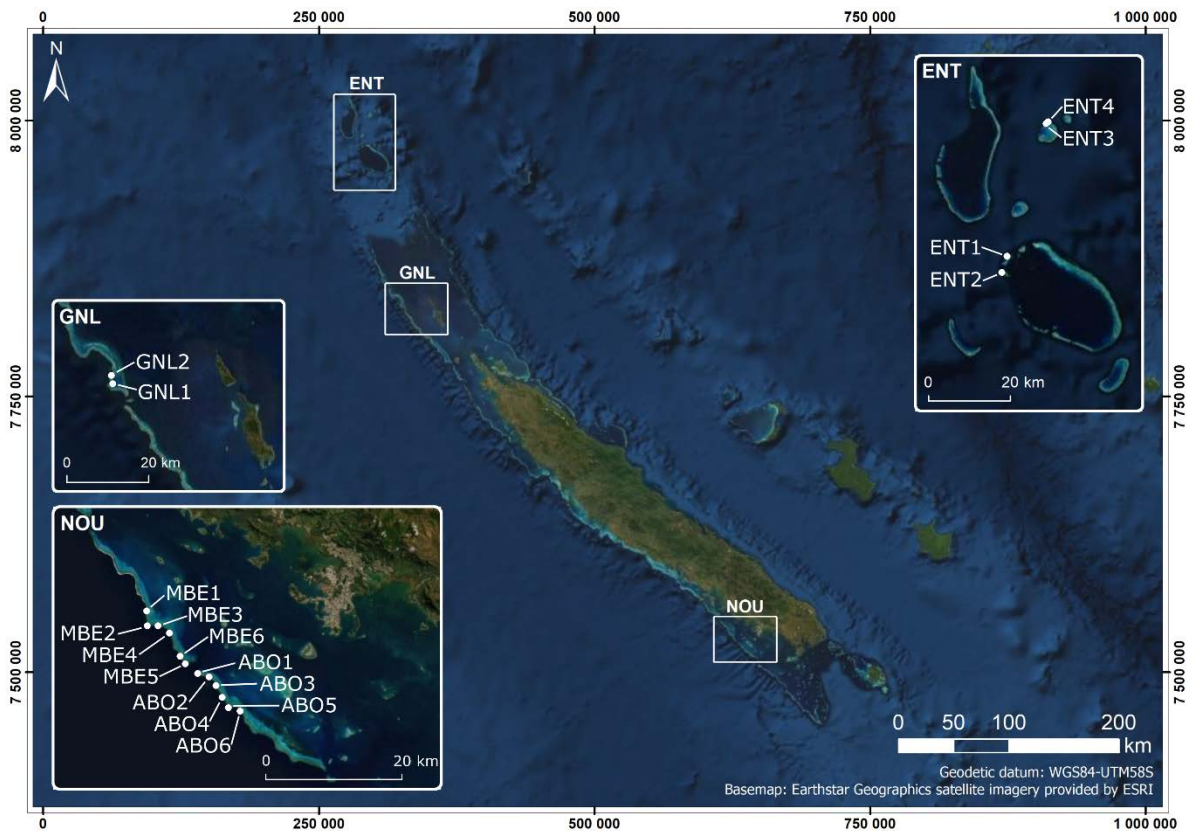


Figure 2.3. Localisation des sites échantillonnés en Nouvelle-Calédonie.

2.1.3 Ile Europa : neuf sites

La campagne menée à Europa a été réalisée dans le cadre du projet CORCOPA, financé par la commission européenne via le programme BEST 2.0. Cette campagne avait deux objectifs principaux : i) installer une station autonome de suivi acoustique continu sur le récif corallien de l'île Europa ; ii) établir des liens entre l'état/le fonctionnement des peuplements récifaux d'Europa et des indices acoustiques afin d'interpréter en termes écologiques les futures variations acoustiques enregistrées par la station de suivi. La campagne a mobilisé une équipe de 13 personnes durant 18 jours à bord du navire Antsiva.

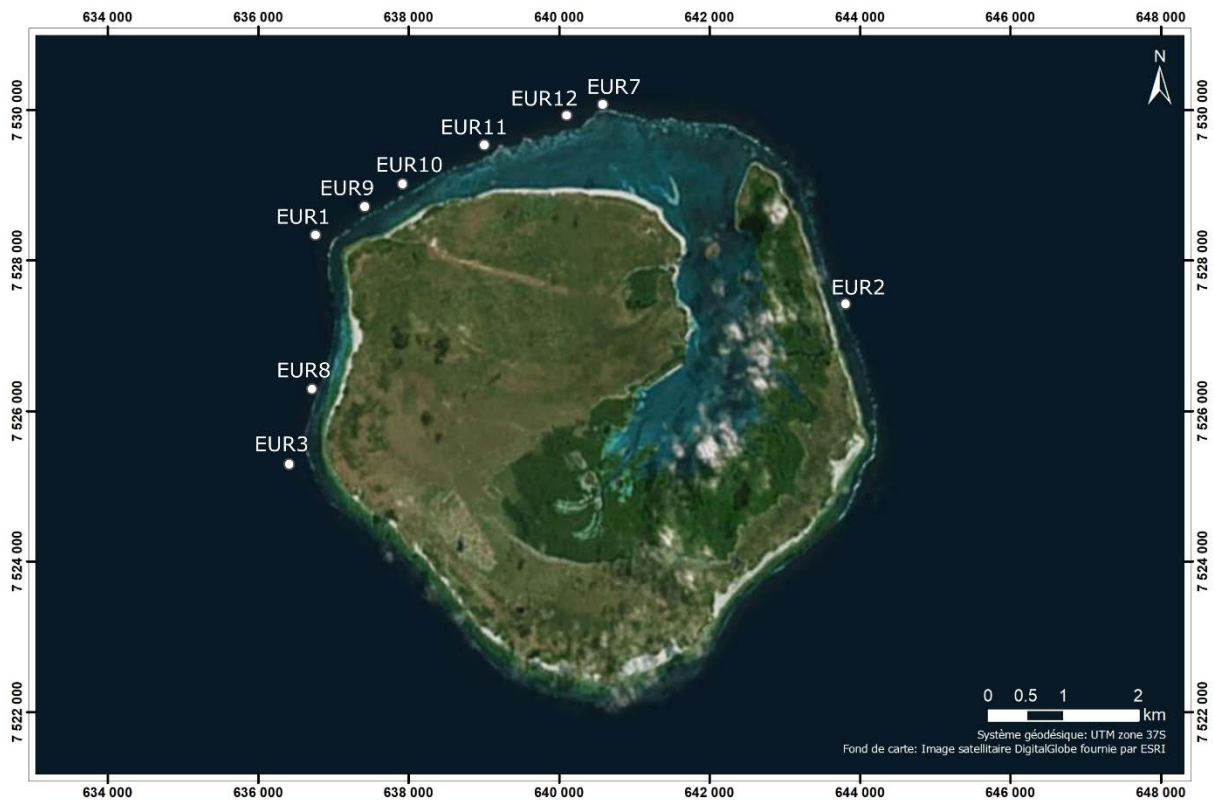


Figure 2.4. Localisation des sites échantillonnés autour de l'île Europa. La station de suivi continu a été installée sur le site EUR 10.

2.2 Collecte et traitement des données acoustiques

2.2.1 Systèmes d'enregistrement acoustique

Tableau 2.2. Matériel et méthodes de déploiement utilisés dans les études écoacoustiques sur les récifs coralliens.

Etude	Hydrophone	Enregistreur	Positionnement de(s) l'hydrophone(s)
Lammers <i>et al.</i> 2008	Sensor Technology SQ26-01 sh : -193.5 dB re 1V.μPa ⁻¹ < 1.5 dB de 1 Hz à 28 kHz	25 kHz 16 bit	fixé sur le fond
Kennedy <i>et al.</i> 2010	HiTech HTI-96 sh : -164.3 dB re 1V.μPa ⁻¹ <1.5 dB de 200 Hz à 22 kHz	44 kHz 24 bit	suspendu à 1m du fond
Staaterman <i>et al.</i> 2013	HiTech HTI-96 sh : -169.7 dB re 1V.μPa ⁻¹ <1.5 dB de 200 Hz à 22 kHz	44.1 kHz 20 kHz 16 bit	- fixé sur le fond - suspendu à 1.5m du fond
Freeman <i>et al.</i> 2014a	Réseau linéaire de 7 hydrophones	81.9 kHz 24 bit	fixés à 30 cm du fond
Freeman <i>et al.</i> 2014b	HiTech HTI-96-MIN sh : -169.9 dB re 1V.μPa ⁻¹ <0.5 dB de 100 Hz à 20 kHz	50 ou 80 kHz 16 bit	fixé à 2m du fond
Piercy <i>et al.</i> 2014	HiTech HTI-96-MIN sh : -169.9 dB re 1V.μPa ⁻¹ <0.5 dB de 100 Hz à 20 kHz	44.1 kHz 24 bit	suspendu à 5m sous la surface
Radford <i>et al.</i> 2014	HiTech HTI-96-MIN sh : -169.9 dB re 1V.μPa ⁻¹ <0.5 dB de 10 Hz à 30 kHz	48kHz 24 bit	fixé à 1m du fond
Staaterman <i>et al.</i> 2014	HiTech HTI-96-MIN sh : -169.7 dB re 1V.μPa ⁻¹ <0.5 dB de 2 Hz à 30 kHz	20 kHz 16 bit	fixé à 1.5m du fond
Bertucci <i>et al.</i> 2015	HiTech HTI-96-MIN sh : -165 dB re 1V.μPa ⁻¹ <0.33 dB de 20 Hz à 20 kHz	44.1 kHz 16 bit	suspendu à mi-hauteur d'eau
Kaplan <i>et al.</i> 2015	- Navy Type II ceramique BF et MF - HiTech HTI-96-MIN sh : -165 dB re 1V.μPa ⁻¹ <0.33 dB de 20 Hz à 20 kHz	- 16 (BF)/120 kHz (MF) 16 bit - 80 kHz 16 bit	fixés sur le fond
Nedelec <i>et al.</i> 2015	HiTech HTI-90 sh : -165 dB re 1V.μPa ⁻¹ <0.33 dB de 100 Hz à 30 kHz	44.1 kHz 16 bit	suspendu à 50cm du fond
Bertucci <i>et al.</i> 2016	HiTech HTI-96-MIN sh : -180 dB re 1V.μPa ⁻¹ <0.33 dB de 20 Hz à 20 kHz	48 kHz 16 bits	fixé sur le fond
Freeman & Freeman 2016	sh du système : -165 dB re 1V.μPa ⁻¹	80 kHz 16 bits	fixé à 2m du fond

Lammers & Munger 2016	Sensor Technology SQ26-01 sh : -193.5 dB re 1V.μPa ⁻¹ <1.5 dB de 1 Hz à 28 kHz	40 kHz 16 bit	fixé sur le fond
Kaplan <i>et al.</i> 2017	Sensor Technology SQ26-01 sh : -193.5 dB re 1V.μPa ⁻¹ <1.5 dB de 1 Hz à 28 kHz gain de 47.5 dB	50 kHz 16 bit	fixé sur le fond
McWilliam <i>et al.</i> 2017a et 2017b	A) SoundTrap 202 flat response within ±3 dB between 20 Hz & 60 kHz ; B) HTI 96-MIN	A) 48 kHz 16 bits B) 18 kHz	fixé sur le fond
Staaterman <i>et al.</i> 2017	sh : -150 dB re 1V.μPa ⁻¹	20 kHz 16 bits	fixé sur le fond ?
Freeman <i>et al.</i> 2018	sh du système : -165 dB re 1V.μPa ⁻¹	80 kHz 16 bits	fixé à 2m du fond
Lillis & Mooney 2018	HiTech HTI-96-MIN sh : -180 dB re 1V.μPa ⁻¹ flat response between 0,1 & 30 kHz ; gain de 20 dB	80 kHz 16 bits	fixé sur le fond

Les études précédentes ont utilisé des hydrophones avec une sensibilité allant de -150 à -193,5 dB re 1V.μPa⁻¹ (Tableau 2.2). Après avoir testé plusieurs configurations (type d'hydrophone, gain du préamplificateur) sur les pentes externes récifales à La Réunion et échangé avec l'équipe de NortekMed, nous avons choisi la configuration suivante :

- Hydrophone omnidirectionnel RESON TC4014-5 avec une sensibilité (sh) de -186 dB re 1V.μPa⁻¹ et une réponse plate (± 2 dB) de 30 Hz à 100 kHz (voir Annexe 2.1)
- pré-amplificateur RESON EC6081 (VP2000) avec un gain de +20 dB, un filtre analogique passe-haut fixé à 10 Hz et un filtre passe-bas fixé à 50 kHz
- carte d'acquisition MEASUREMENT COMPUTING USB-1608FS-Plus (16 bit) câblée en non-différentiel, avec un taux d'échantillonnage de 100 kHz et une dynamique en entrée de +/- 1V
- PC équipé d'un logiciel d'acquisition (développé par NortekMed) enregistrant des fichiers consécutifs de 5 min en format .wav avec 200 Go de stockage disponible ; le nom de fichier contient la date et l'heure de début d'enregistrement

Le système est alimenté par des piles lui procurant une autonomie maximale d'environ 8 jours en enregistrement continu. Les alimentations de l'hydrophone et du reste du système sont totalement indépendantes pour ne pas créer d'interférences dans le signal enregistré. L'ensemble est contenu dans un cylindre en aluminium dont l'étanchéité est assurée par un double joint torique. Deux enregistreurs identiques (Figure 2.5) ont été utilisés pour réaliser l'ensemble des déploiements ponctuels sur les sites décrits dans le paragraphe précédent. Leur calibration a été régulièrement vérifiée durant l'étude à l'aide d'un pistonphone Bruel & Kjaer 4229.

La station autonome installée à Europa utilise une chaîne d'acquisition identique, à l'exception de la carte d'acquisition dont la dynamique d'entrée est de +/- 10 V, entraînant une différence de -20 dB dans les mesures fournies.

Nous avons choisi d'utiliser un taux d'échantillonnage relativement élevé (100 kHz) pour ces différents systèmes, permettant d'étudier la bande de fréquences de 0 à 50 kHz. Bien que les études menées à ce jour dans les récifs coralliens aient surtout mis en évidence l'intérêt des bandes de fréquences inférieures à 20 kHz, les bandes de fréquences plus élevées restent à étudier. De plus, l'acoustique passive pourrait permettre à terme le suivi simultané d'écosystèmes comme les récifs

coralliens et de populations de dauphins, dont les activités acoustiques dépassent très largement les 20 kHz (Au & Banks, 2008). Ainsi les données collectées durant cette thèse pourront faire l'objet d'analyses ultérieures.



Figure 2.5. Un des deux enregistreurs acoustiques utilisés pour les déploiements ponctuels de cette étude. La carte d'acquisition et le préamplificateur sont visibles, le PC se situe derrière ces deux composants

2.2.2 Traitement des données acoustiques : les transformées de Fourier

Comme indiqué dans le paragraphe 1.2.3, les transformées de Fourier permettent de décomposer une forme d'onde complexe (i.e. le signal brut enregistré) en une somme infinie de formes d'ondes simples, chacune ayant sa propre fréquence, amplitude et phase (voir Figure 1.4). L'analogie proposée par Sueur (2018) est explicite : « la transformée de Fourier opère comme un prisme qui sépare la lumière blanche en différentes raies de couleurs ». Il serait laborieux d'en décrire ici toutes les déclinaisons, je me contenterai de donner les grands principes des transformées de Fourier discrètes à court-terme (Short-Time Discrete Fourier Transform – STDFT) mises en œuvre dans le calcul des spectrogrammes et des indices acoustiques. Les ouvrages de Hartmann (1998) et Sueur (2018) donnent tous les détails nécessaires à la compréhension de ces transformations mathématiques.

Les transformées de Fourier discrètes à court-terme (STDFT) utilisent une fenêtre de durée définie qui va se déplacer le long du signal brut à analyser. Pour chacune des positions successives de la fenêtre, les STDFT calculent le spectre en fréquences du signal (i.e. la répartition de l'amplitude selon les fréquences). De cette façon, un spectrogramme comme ceux présentés dans le chapitre 1 (e.g. Figure 1.6) est construit par « tranches verticales » successives grâce aux STDFT : chaque « ligne

verticale de pixels » du spectrogramme correspondant à un calcul de STDFT. Les deux dimensions de chaque « pixel » (i.e. temps en x, fréquence en y) vont évoluer en sens opposé lorsque l'on modifie la durée de la fenêtre, c'est l'incertitude de Heisenberg : quand on augmente la résolution temporelle (Δt), la résolution fréquentielle (Δf) diminue, et inversement.

Le choix de la durée de la fenêtre d'analyse (i.e. « window length »), le plus souvent exprimée en nombre de points et notée w_l , résulte ainsi d'un compromis à trouver entre ces deux résolutions. Ce compromis doit être défini en fonction des caractéristiques du signal étudié et du taux d'échantillonnage du système d'enregistrement (i.e. « sampling frequency », noté f_s). Les résolutions temporelles et fréquentielles sont déterminées par les relations : $\Delta t = w_l / f_s$ et $\Delta f = f_s / w_l$. A titre d'exemple, différents couples de résolutions de STDFT pour un échantillonnage réalisé à 100 kHz sont indiqués dans le tableau 2.3.

Tableau 2.3. Résolutions temporelles (Δt) et fréquentielles (Δf) des STDFT en fonction de la durée de la fenêtre d'analyse (en nombre de points, w_l) dans le cas d'un échantillonnage à 100 kHz.

Nb de points	512	1024	2048	4096	8192	16384	32768	65536	131072
Δf (Hz)	195,3	97,7	48,8	24,4	12,2	6,1	3,1	1,5	0,8
Δt (ms) ovlp 0%	5	10	20	41	82	164	328	655	1311
Δt (ms) ovlp 50%	2,6	5	10	20	41	82	164	328	655

Un système avec un taux d'échantillonnage de 100 kHz collecte 100 000 points par seconde. Si l'on choisit une durée de fenêtre de 512 points, chaque fenêtre successive durera 5,12 ms (= 512/100 000). Chaque STDFT calculera ainsi le spectre en fréquences moyen sur une durée de 5,12ms, résolution temporelle de cette STDFT. La résolution fréquentielle sera dans ce cas de 195,3 Hz (=100 000/512). Suivant le modèle biologique étudié, une meilleure résolution fréquentielle pourrait être plus opportune. En choisissant une durée de 1024 points, la résolution fréquentielle serait plus fine (97,7 Hz), au détriment de la résolution temporelle (10,2 ms).

Pendant, il peut être nécessaire dans certains cas d'avoir des résolutions fines à la fois dans les domaines temporels et fréquentiels. Une première façon de les obtenir est le chevauchement des fenêtres. Dans une STDFT classique, deux fenêtres successives ne se chevauchent pas. En introduisant un chevauchement entre fenêtres successives (i.e. « overlap »), la résolution temporelle est augmentée sans que cela affecte la résolution fréquentielle (voir exemple d'un overlap de 50% dans le tableau 2.3). Le temps de calcul nécessaire sera en revanche plus important. La deuxième façon est d'augmenter la résolution fréquentielle sans affecter la résolution temporelle. Elle consiste à augmenter artificiellement la taille de la fenêtre en y ajoutant des zéros (i.e. « zero padding »). Par exemple, avec un taux d'échantillonnage de 100 kHz et une fenêtre de 512 points, le Δf est de 195,3 Hz. En ajoutant 128 zéros, la fenêtre passe à 640 points et le Δf à 156,3 Hz. La résolution temporelle d'origine est conservée (5 ms). Le zero padding semble néanmoins moins utilisé que le chevauchement des fenêtres dans les études écoacoustiques.

La forme des fenêtres utilisées peut également influencer sur les résultats des transformées de Fourier. Les formes les plus couramment utilisées en écoacoustique semblent être « Hanning » et « Hamming ».

2.2.3 Logiciels utilisés et calculs d'indices acoustiques

Que ce soit pour calculer des spectrogrammes ou des indices, les logiciels utilisés en acoustique réalisent des STDFT. Dans la plupart des cas, les principaux paramètres (type de fenêtre, nombre de points, overlap) sont modifiables par l'utilisateur.

Un premier type de logiciel a été utilisé pour visualiser les échantillons de son, principalement sous forme de spectrogrammes (paragraphe 1.2.3.). En effet, ce type de visualisation s'avère bien plus efficace que la simple écoute pour annoter les fichiers contenant des vagues, des passages de bateaux, des saturations dues aux clics de crevettes pistolets, ou encore des chocs directs d'organismes sur l'hydrophone. Près de 18 000 échantillons de 5 min ont été utilisés dans les analyses de cette thèse, ils ont tous été visualisés et annotés de cette façon. J'ai utilisé la plupart du temps le logiciel « Replay_wavefile » développé par NortekMed. A titre indicatif ce logiciel met entre 10 et 15 s à calculer les STDFT et à afficher le spectrogramme d'un échantillon de 5 min (e.g. Figure 1.6). Il calcule les transformées de Fourier en utilisant une fenêtre de Hamming de 131 072 points sans overlap, conduisant à une résolution fréquentielle de 0,8 Hz et une résolution temporelle de 1,311 s. Les signaux émis par les organismes récifaux (e.g. poissons, crevettes pistolet) ont des durées généralement inférieures à 1 s. J'ai donc utilisé ponctuellement d'autres logiciels de visualisation, permettant de modifier le nombre de points utilisé dans les transformées de Fourier, et donc les résolutions fréquentielle et temporelle du spectrogramme (e.g. 1024 points). Plusieurs logiciels sont disponibles en libre accès : « Audacity », « Raven Lite », « AVS Audio editor », ...

Les calculs d'amplitude du son sur les échantillons collectés ont également été réalisés grâce à un logiciel développé par NortekMed dans le cadre de cette thèse, et plus particulièrement pour le chapitre 3. Dans une première étape, ce logiciel calcule l'amplitude du son sous forme de Sound Exposure Level (SEL) sur une durée de 1 s. L'amplitude du son (Root Mean Square du Sound Pressure Level, noté SPL rms) est ensuite obtenue pour des durées de 5 s, 1 min, 5 min, 30 min et 1 h grâce à la formule suivante : $SPL\ rms = SEL - 10 \log_{10}(t)$; avec t en s. En plus de permettre le calcul de l'amplitude du son sur des échantillons de cinq durées distinctes, ce logiciel effectue ce calcul sur sept bandes de fréquences différentes (en kHz) : 0,1-0,5 ; 0,5-1 ; 1-2 ; 2-7 ; 7-13 ; 13-20 et 0,1-20. Là aussi, les STDFT utilisent une fenêtre de Hamming sur 131 072 points.

Tous les autres indices acoustiques utilisés dans cette thèse ont été calculés grâce aux packages « seewave » (Sueur *et al.*, 2008b) et « soundecology » (Villanueva-Rivera & Pijanowski, 2016) du logiciel R (R core team 2019). Pour plusieurs indices, les fonctions utilisées permettent de choisir le type de fenêtre, le nombre de points et l'overlap des STDFT. Les bandes de fréquences sur lesquels les indices doivent être calculés sont également paramétrables dans certains cas.

2.2.4 Déploiements des enregistreurs

Dans certaines des études précédentes, les hydrophones ont été déployés directement sur le fond (tableau 2.3 et exemple Figure 2.6).



Figure 2.6. Enregistreurs déployés par Kaplan *et al.* (2015) dans les îles vierges US.

Cependant, deux raisons principales m'ont fait opter pour un autre mode de déploiement :

- 1- Les crevettes pistolets peuvent émettre des signaux très forts à la source et extrêmement localisés (i.e. « colonies » de crevettes, voir Freeman *et al.* 2014a). Ces colonies ne pouvant pas être localisées précisément au moment du déploiement, elles pourraient « par hasard » être très proche du site d'installation de l'hydrophone et nuire à la détection d'autres signaux, apportant un biais à l'enregistrement du paysage sonore « global » du site. Le fait que l'hydrophone soit posé à même le fond m'a semblé accroître ce risque.
- 2- Les récifs coralliens sont caractérisés par une complexité tridimensionnelle forte, créant des reliefs parfois très accidentés. Là aussi, des enregistrements réalisés sur le fond m'ont semblé *a priori* plus enclins à être biaisés par les reliefs récifaux que des enregistrements réalisés plus haut dans la colonne d'eau, qui pourraient plus probablement refléter le paysage sonore « global » du site.

De fait, j'ai choisi de positionner l'hydrophone à environ 1,5 m du substrat en le fixant au sommet d'un tripode en aluminium dessiné par NortekMed (Figure 2.7). Le triangle basal de ce tripode mesure environ 2m de côté. L'hydrophone est fixé « tête en bas » afin de limiter les perturbations potentielles dues aux agitations de surface. En effet, bien qu'étant omnidirectionnel, la réponse de l'hydrophone est légèrement moindre du côté de la prise où s'insère le câble qui le connecte au container étanche. Ce dernier est fixé à mi-hauteur du tripode.

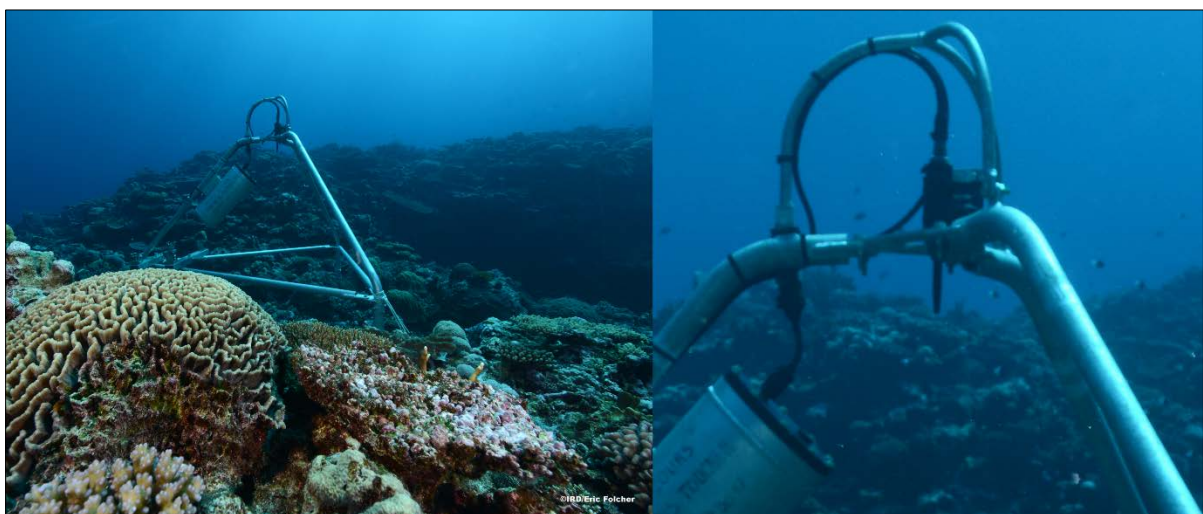


Figure 2.7. Dispositif d'enregistrement déployé sur le site ABO3 en Nouvelle-Calédonie.

2.3 Collecte des données écologiques

Le développement d'indices écoacoustiques, au cœur de cette thèse, nécessite de mettre en relation des indices acoustiques calculés sur les paysages sonores avec des descripteurs écologiques des sites étudiés. Différentes méthodes ont été mises en œuvres pour la collecte des données écologiques.

2.3.1 Evaluation de l'habitat et des paysages benthiques

Dans cette thèse, les différentes méthodes utilisées pour l'évaluation de l'habitat et des paysages benthiques ont nécessité des relevés en plongée SCUBA.

A la Réunion, j'ai choisi d'utiliser une méthode permettant d'évaluer de façon semi-quantitative la communauté benthique d'un site à l'échelle du paysage : la Medium Scale Approach (MSA ; Clua *et al.*, 2006). Les détails de cette méthode sont présentés dans le chapitre 3 (Materials & Methods – supporting information).

En Nouvelle-Calédonie, deux types de méthodes ont été employés. L'organisation de la mission du programme « Apex » sur les récifs d'Entrecasteaux et du Grand Lagon Nord n'a permis que de très courtes plongées sur chaque site. Des données semi-quantitatives globales ont néanmoins été collectées en s'inspirant de la MSA (recouvrement corallien sur une échelle de 1 à 5, complexité de l'habitat sur une échelle de 1 à 6, pente, ...). Sur les sites proches de Nouméa (récifs Aboré et M'Béré), j'ai opté pour la réalisation de trois photo-transects de 15 m pour évaluer le paysage benthique de chaque site, ne disposant ni du temps ni du matériel nécessaire à la mise en œuvre de la MSA (i.e. quadrats de 5 m de côté). Un minimum de 45 photos (chacune représentant une surface comprise entre 0,3 et 0,5 m²) a été collecté par site. Quinze points ont été tirés aléatoirement sur chaque photo. En suivant les classifications de substrats utilisées dans la MSA, le type de substrat correspondant à chaque point a été identifié, permettant leur évaluation quantitative à l'échelle de chacun des 12 sites (voir Annexe 2.2).

A Europa, le partenariat établi avec la thèse d'Isabel Urbina-Barreto a permis de mettre en œuvre une méthode innovante, la photogrammétrie sous-marine, pour évaluer les paysages benthiques en tenant compte de leur complexité tridimensionnelle. La méthode est décrite dans le chapitre 4 (Materials & methods).

Bien que différentes dans leur mise en œuvre, ces méthodes ont permis l'évaluation de plusieurs descripteurs des paysages benthiques :

- la complexité structurale du paysage (capacité en refuges pour la MSA, complexité de l'habitat pour la photogrammétrie) et la pente ;
- le recouvrement des principales formes de croissance corallienne (coraux branchus, colonnaires, encroûtants, massifs, tabulaires, laminaires, foliacés, en forme de casques ; Veron, 2000) ;
- le recouvrement d'autres substrats vivants tels que les macroalgues, le turf algal, les octocoralliaires (coraux mous), les éponges, ... ;
- le recouvrement des substrats minéraux (sable, dalle rocheuse ou corallienne, débris coralliens, corail mort, ...).

Les nombreuses photos et vidéos prises sur chacun des sites échantillonnés durant cette thèse ont permis d'homogénéiser l'évaluation de leur paysage benthique lorsqu'il s'est agi de les considérer tous dans une même analyse (chapitre 5).

2.3.2 Evaluation des assemblages de poissons

A la Réunion, j'ai mis en œuvre des comptages « classiques » en plongée SCUBA le long de transects à largeur fixe (i.e. Underwater Visual Censuses – UVC) pour évaluer les assemblages de poissons présents sur les quatre sites étudiés. Les détails de cette méthode sont présentés dans le chapitre 3 (Annex 3.1).

En Nouvelle-Calédonie et à Europa, j'ai utilisé des stéréo-caméras non-appâtées (Remote Underwater Videos – RUV) fixées sur le tripode supportant l'enregistreur acoustique, et orientées de façon à filmer pour moitié le substrat et pour moitié la colonne d'eau pendant une durée minimale de 90 min. Grâce à cette méthode, l'assemblage de poissons présent sur chacun de ces 27 sites a été évalué sans le biais introduit par la présence de plongeurs. Cette méthode présente également l'avantage de permettre la mise en relation des descripteurs des assemblages de poissons avec les enregistrements des paysages sonores réalisés simultanément. A contrario les paysages sonores enregistrés durant les comptages UVC ne peuvent pas être exploités du fait de la présence de plongeurs sur le site. Le logiciel EventMeasure (SeaGIS, Bacchus Marsh, Australia) a été utilisé pour le traitement des vidéos collectées sur les 27 sites de Nouvelle-Calédonie et Europa. Tous les détails relatifs au déploiement des caméras et au traitement des vidéos sont disponibles dans les sections *Materials & methods* et *Supporting information* des chapitres 3, 4 et 5. Le procédé de traitement est par ailleurs décrit pas à pas dans le manuscrit de thèse de Jean-Baptiste Juhel (Juhel, 2016).

Pour chaque site évalué par UVC ou RUV, une liste des espèces de poissons présentes a été établie, avec pour chaque espèce le nombre et la taille des individus observés. Les coefficients a et b définissent la relation entre la taille et le poids d'un individu : $\text{poids} = a * \text{taille}^b$. Ces coefficients ont été compilés pour chaque espèce rencontrée dans l'étude à partir des données disponibles dans Fishbase (Fishbase, 2019). Le poids de chaque individu observé a ainsi été estimé.

L'analyse des données ichtyologiques a suivi deux approches : une première basée sur la taxonomie, une seconde basée sur la prise en compte des traits de vie des espèces et la définition d' « entités fonctionnelles » (e.g. Guillemot *et al.*, 2011; Parravicini *et al.*, 2014).

D'un point de vue taxonomique, la richesse en espèces, l'indice de Shannon sur les abondances par espèce, et l'indice de Shannon sur les biomasses par espèce ont été calculés sur chaque site.

Dans l'approche fonctionnelle, ce ne sont plus les espèces mais des regroupements d'espèces partageant des traits de vie commun qui sont considérés. Six catégories de traits de vie ont été prises en compte : alimentation, classe de taille, grégarité, mobilité, hauteur dans la colonne d'eau et activité circadienne. Ces caractéristiques ont été extraites de Fishbase (Fishbase, 2019) pour chaque espèce. Les différents niveaux considérés pour chaque catégorie sont détaillés dans le chapitre 3 (Annex 3.1). Ces 6 traits de vie ont été considérés seuls (e.g. l'alimentation dans le chapitre 4) ou combinés en entités fonctionnelles (Chapitres 3 et 5) pour le calcul de descripteurs écologiques « fonctionnels ». Différents types de combinaisons ont été testés : de celles combinant deux traits de vie (e.g. alimentation * classe de taille) aux plus complexes combinant les six traits de vie. Dans cette approche, des individus appartenant à des espèces différentes peuvent être regroupés dans la même entité fonctionnelle. En symétrie à l'approche taxonomique, la richesse en entités fonctionnelles, l'indice de Shannon sur les abondances par entité fonctionnelle, et l'indice de Shannon sur les biomasses par entité fonctionnelle ont été calculés. Alors qu'un nombre variable d'espèces peut appartenir à une même entité, cette variabilité a été prise en compte en calculant l'indice de Shannon sur le nombre d'espèces par entité fonctionnelle.

Par ailleurs, sans qu'elles appartiennent à l'une ou l'autre des approches, les abondances et biomasses totales ont été calculées sur chaque site.

2.4 Annexes chapitre 2

Annexe 2.1

 Teledyne RESON Hydrophone TC4014

Hydrophone TC4014

Broad Band Spherical Hydrophone



- Wide usable frequency range
- Omnidirectional in all planes
- Built-in low noise preamplifier
- Long term stability
- Individually calibrated
- Available with differential output

Please note that this product requires a minimum quantity per order



TC4014-5

The TC4014-5 broad band spherical hydrophone offers a very wide usable frequency range with excellent omnidirectional characteristics in all planes. The overall receiving characteristics makes the TC4014-5 an ideal transducer for making absolute underwater sound measurements up to 480kHz. The wide frequency range also makes the TC4014-5 perfect for calibration purposes, particularly in higher frequencies. The TC4014-5 incorporates a low-noise 26dB preamplifier providing signal conditioning for transmission through long underwater cables.

The TC4014-5 features an insert calibration facility, which allows for a reliable test of the hydrophone.

The sensor element is permanently encapsulated in Special formulated NBR to ensure long term reliability. The rubber has been specially compounded to ensure acoustic impedance close to that of water. The hydrophone and connector housing are made of corrosion resistant aluminum-bronze.

TC4014-5 has differential output. The differential output is an advantage where long cables are used in an electrically noisy environment.

TECHNICAL SPECIFICATIONS

Usable Frequency range:	15Hz to 480kHz
Linear Frequency range:	30Hz to 100kHz ± 2 dB 25Hz to 250kHz ± 3 dB
Receiving Sensitivity:	Single ended: -186dB ± 3 dB re 1V/ μ Pa
	Diff. out: -180dB ± 3 dB re 1V/ μ Pa
Horizontal directivity:	Omnidirectional ± 2 dB at 100kHz
Vertical directivity:	270° ± 2 dB at 100kHz
Operating depth:	900m
Survival depth:	1200m
Operating temperature range:	-2°C to +55°C
Storage temperature range:	-40°C to +80°C
Weight in (air):	650g without cable
Max. output voltage:	≥ 2.8 Vrms (at 12VDC)
Preamplifier gain:	26dB
Supply voltage:	12 to 24VDC
High pass filter:	15Hz -3dB
Calibration path attenuation:	at 10kHz 14dB
Current consumption:	<28mA at 12VDC <34 mA at 24VDC
Max. output effect:	50mW

Annexe 2.2

Structure des communautés benthiques du récif M'beré et de la réserve du récif Aboré (Nouvelle Calédonie)



Jade SOURISSE, Sciences de la Mer
 sous la responsabilité de Simon ELISE et Henrich BRUGGEMANN
 Université de la Réunion – UMR Entropie



INTRODUCTION

Les communautés benthiques des récifs coralliens offrent une diversité de ressources et d'habitats pour un grand nombre d'organismes. La biodiversité des organismes peuplant les récifs coralliens repose ainsi en grande partie sur la diversité de leurs communautés benthiques. L'objectif de cette étude est de tester l'influence de différents facteurs locaux sur la structure des communautés benthiques du récif barrière de Nouvelle-Calédonie. Une comparaison du récif Aboré, en réserve depuis 1996, et du récif M'beré a été effectuée. L'influence de la pente et du degré d'exposition sur la structure des communautés benthiques a également été testée sur les deux récifs.

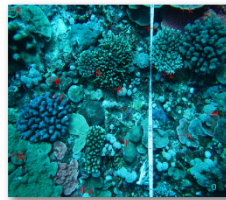


Figure 1: Exemple de photographie traitée sous CPCe

MATERIEL ET METHODES

Douze stations de pente externe ont été échantillonnées au large de Nouméa, via trois phototranssects par station. Le calcul du recouvrement de différentes grandes catégories et sous-catégories benthiques a été effectué avec le logiciel CPCe (Figure 1, Tableau 1). Deux indices de diversité ont également été calculés (Shannon-Weaver et Simpson). Des analyses exploratoires (Analyses en Composantes Principales, ACP) puis des analyses de variance ont été réalisées. L'effet du récif, de la pente et de l'exposition a été testé, ainsi que leurs interactions.

Tableau 1: Catégories et sous-catégories utilisées pour le traitement sous CPCe

CORAIL (C)	ALGUES (ALG)	MINÉRAUX (MIN)	AUTRES (OT)	MILLEPORE OMBRE INCONNU
CORAIL DIGITE SUBMASSIF (DGS)	TURF SUR DALLE ROCHEUSE (TDR)	CORAIL MORT MASSIF (CMM)	CORAIL MOU (SC)	MILLEPORE OMBRE (MIL)
CORAIL TABULAIRE (TAB)	TURF SUR CORAIL MORT (TCM)	CORAIL MORT BRANCHU (CMB)	ASCIDIÉS (AS)	INCONNU (UNK)
CORAIL FOLIACE (F)	MACROALGUES (MA)	DALLE ROCHEUSE (DR)	EPONGES (SP)	
CORAIL A PETITES BRANCHES (CPB)	CORALLINACÉES ENCROÛTANTES (CC)	DEBRIS CORALLIENS (DC)	ZOANTHAIRES (ZO)	
CORAIL A GROSSES BRANCHES (CPB)	ALGUES ENDOLITHIQUES (EA)	SABLE (S)	CYANOBACTERIES (CYA)	
CORAIL ENCROÛTANT (EN)		VASE (V)	ANEMONES (ANE)	
POLYPE SOLITAIRE LIBRE (PSL)		GROS BLOCS (GB)	BENITIERS (BEN)	
CORAIL MASSIF (MAS)		PETITS BLOCS (PB)	HERBIERS (HE)	
			OURSINS (OU)	

RESULTATS

La réserve du Grand Récif Aboré présente moins de variabilité que le récif M'beré en termes de couverture corallienne et algale (Figure 2). Aboré présente un plus grand recouvrement de corallinacées encroûtantes et de coraux encroûtants que M'beré (Figure 3). Les effets de la pente et de l'exposition sur la couverture en algues corallinacées encroûtantes dépendent du récif (Figure 4). Il semble qu'une plus grande diversité en morphes coralliens peut être observée à l'intérieur de la réserve (Figure 5). Les stations à faible pente présentent une moins grande proportion de coraux à petites branches et de coraux tabulaires, et sont moins diversifiées (Figure 6). On retrouve plus de coraux à petites branches au fond des baies que sur les pointes, et les stations intermédiaires sont plus diverses que les stations en pointe (Figure 7).

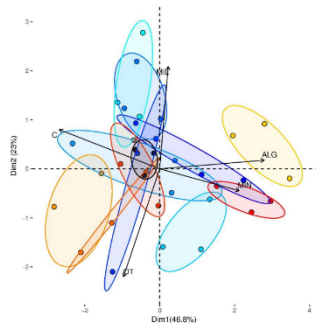


Figure 2: Distribution des transects selon l'ACP réalisée avec les grandes catégories

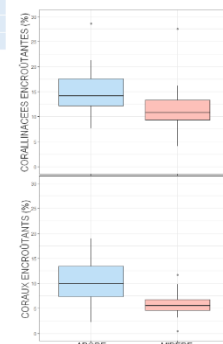


Figure 3: Pourcentage de recouvrement des CC et des EN selon le récif

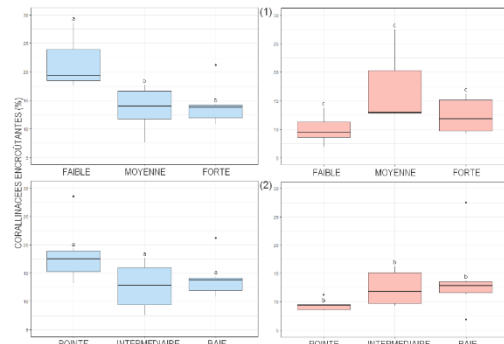


Figure 4: Pourcentage de recouvrement des CC selon la pente (1) et selon l'exposition (2) à Aboré (bleu) et M'beré (rose)

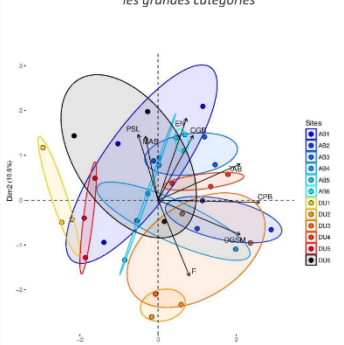


Figure 5: Distribution des transects selon l'ACP réalisée avec les sous-catégories de corail

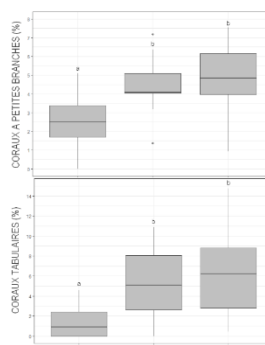


Figure 6: Pourcentage de recouvrement des CPB et TAB ainsi que valeur de SWI, selon la pente

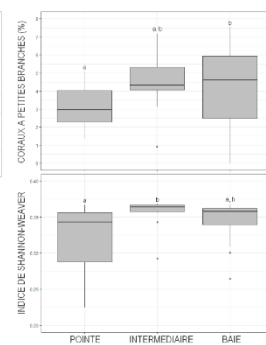


Figure 7: Pourcentage de recouvrement de CPB, ainsi que valeur de SWI, selon l'exposition

DISCUSSION

Il existe de l'hétérogénéité dans la structure des communautés benthiques autour de la passe de Dumbéa, cependant aucune affirmation de l'existence d'un « effet réserve » au Grand Récif Aboré n'est possible. Une forte pente (càd. une faible sédimentation) paraît favoriser une installation plus facile des coraux sur le substrat, ainsi qu'une meilleure survie. La diversité en morphes coralliens semble répondre à l'intensité du courant : les formes arborescentes s'observent plus facilement dans des conditions abritées, comme les baies, et présentent moins de risque de subir une quelconque sédimentation, alors que des squelettes denses, capables de résister à un fort hydrodynamisme, sont rencontrés plus facilement en conditions exposées, comme les pointes. Le maximum de diversité en morphes coralliens s'observe dans des conditions hydrodynamiques intermédiaires, ce qui suit l'hypothèse écologique de perturbation intermédiaire.

Chapitre 3. Optimisation des protocoles d'échantillonnage des paysages sonores récifaux



©Armand Daydé

Les études scientifiques, qu'elles soient à des fins de recherche, de gestion ou de mesure d'impacts, doivent pouvoir se baser sur des protocoles d'échantillonnage à même de révéler de façon fiable des différences écologiques, par exemple pour le suivi régulier d'un site ou la comparaison de multiples sites à un moment donné.

Les premières applications de l'acoustique passive à l'étude des écosystèmes coralliens ont mis en œuvre des protocoles d'échantillonnage extrêmement variés : temps d'enregistrements, durée des échantillons de son, intervalle entre deux échantillons successifs, ... Par ailleurs, certaines de ces études ont mis en évidence des variations importantes des paysages sonores à différentes échelles temporelles allant de la journée à la saison.

Dans ce contexte, le chapitre 3 vise à proposer des lignes directrices pour faciliter l'évaluation et le suivi des écosystèmes coralliens par acoustique passive. La démarche adoptée a été de sélectionner les combinaisons de paramètres d'échantillonnage (bande de fréquences, moment du cycle journalier, durée des échantillons) les plus à même de produire une caractérisation fiable et rapide des paysages sonores de sites écologiquement différents, en se basant sur deux types d'indices acoustiques. Le critère choisi pour évaluer la fiabilité de la caractérisation a été que la différence de paysage sonore entre les sites soit stable dans le temps (i.e. entre jours successifs, phases lunaires successives). Le temps minimum d'enregistrement nécessaire à cette caractérisation a ensuite été mis en évidence. Les combinaisons répondant le mieux à ces critères ont été sélectionnées à partir des données collectées à La Réunion, puis testées sur une partie du jeu de données de Nouvelle-Calédonie. La possibilité d'utiliser ces combinaisons dans différents contextes géographiques a ainsi été montrée.

An optimised passive acoustic sampling scheme to discriminate among coral reefs' ecological states

Simon Elise^{1,2,3}, Arthur Bailly⁴, Isabel Urbina-Barreto^{1,3,5}, Gérard Mou-Tham^{3,6}, Frédéric Chiroleu⁴, Laurent Vigliola^{3,6}, William D. Robbins^{7,8,9,10}, J. Henrich Bruggemann^{1,3}

¹UMR 9220 ENTROPIE, Université de La Réunion
97744 Saint-Denis, La Réunion, France

²NORTEKMED S.A.S.
83078 Toulon, France

³Laboratoire d'Excellence CORAIL
66000 Perpignan, France

⁴CIRAD, UMR PVBMT
97410 Saint-Pierre, La Réunion, France

⁵CREOCEAN OI
97490 Sainte-Clotilde, La Réunion, France

⁶UMR 9220 ENTROPIE, IRD Nouvelle-Calédonie
98848 Nouméa, Nouvelle-Calédonie

⁷Wildlife Marine,
Perth, Western Australia 6020, Australia

⁸Department of Environment and Agriculture, Curtin University,
Perth, Western Australia 6102, Australia

⁹School of Life Sciences, University of Technology Sydney,
Sydney, New South Wales 2007, Australia

¹⁰Marine Science Program, Department of Biodiversity, Conservation and Attractions,
Perth, Western Australia, Australia

Publié dans *Ecological Indicators*

Elise S., Bailly A., Urbina-Barreto I., Mou-Tham G., Chiroleu F., Vigliola L., Robbins W.D., Bruggemann J.H. (2019a) An optimised passive acoustic sampling scheme to discriminate among coral reefs' ecological states. *Ecological Indicators*, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105627>

Abstract

In the present era of rapid global change, innovative monitoring methods can greatly enhance our ability to detect ecological disturbances and prioritise conservation areas in a timely and cost-effective manner. While Passive Acoustic Monitoring (PAM) has recently emerged as a promising tool for monitoring ecological states in marine environments, the specifics of how to apply this method remains poorly defined. In this study we examined how different combinations of sampling settings (frequency bandwidth, time of sampling (day/night), and sample duration) influenced the ability of two acoustic indices, the Sound Pressure Level (SPL) and the Acoustic Complexity Index (ACI), to discriminate ecological states (ecostates) of coral reefs. We applied an iterative approach to select the most efficient, and consistent combinations of sampling settings to use for these two acoustic indices depending on the stability of their discriminating power across different time scales (successive days, moon phases, and seasons), and the minimum sampling effort required for reliable ecostate assessment. The ability of SPL and ACI to discriminate ecostate-specific soundscapes was more stable and required less sampling effort at nighttime. For indices calculated in the higher frequency band (>2 kHz), very short recording times (≤ 20 min divided into 5 s samples) were sufficient to discriminate ecostates, whereas longer recording times (≥ 200 min divided into 5 min samples) were necessary when using indices calculated in the lower frequency bands (<1 kHz). An optimised sampling scheme, i.e. the group of the five best combinations of settings to discern among coral reef ecostates, was determined at Reunion Island, Indian Ocean, then tested at New Caledonia, Pacific Ocean. Here, the classifications obtained through visual surveys and with the optimised acoustic sampling scheme were congruent. The concordance of our results with visual fish counts confirms the potential of ecoacoustics to rapidly and reliably characterise coral reefs' ecostate, allowing managers to prioritise conservation areas among numerous sites, and detect ecological changes over time. Our study provides clear guidelines for monitoring soundscapes by means of the ecoacoustic indices most widely used in the marine realm.

Key-words: coral reefs, ecoacoustic indices, ecological state (ecostate), marine habitats, Passive Acoustic Monitoring, sampling scheme

3.1 Introduction

Coral reefs around the world are undergoing major ecological upheavals due to climate change and human impacts (Sale, 2011). To mediate these increasing threats, adaptive governance and management of coral reef ecosystems is required (Hughes *et al.*, 2017). This involves developing reliable tools to rapidly assess and monitor the state and functioning of ecosystems across multiple spatial scales, enhancing the capacity to detect disturbances and understand their causes, and enabling timely implementation of adaptive conservation efforts (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2018).

The study of soundscapes is part of ecoacoustics, where sound is considered as both a component, and an indicator, of ecological processes (Sueur and Farina, 2015). Soundscapes originate from three sources, biophony, geophony, and anthrophony (Pijanowski *et al.*, 2011a), and have now been characterised for a range of marine ecosystems, including polar regions (Haver *et al.*, 2017), oceanic islands (Bittencourt *et al.*, 2016; Haver *et al.*, 2017), temperate reefs (Radford *et al.*, 2010; Harris *et al.*, 2016; Pieretti *et al.*, 2017), and mangrove forests (Staaterman *et al.*, 2017). These studies have focussed on both acoustic metrics and ecoacoustic indices (see review by Lindseth and Lobel, 2018), to attempt to classify different ecological states (ecostates) within these environments. Acoustic metrics describe the physical properties of the sounds such as amplitude (estimated by either the Sound Pressure Level [SPL] or Power Spectral Density [PSD]), while ecoacoustic indices, such as the Acoustic Entropy Index (H), the Acoustic Richness (AR) and the Acoustic Complexity Index (ACI) provide additional information about the soundscapes. To facilitate reading, both types are henceforth referred to as 'acoustic indices'. In the present study, we focussed on the two acoustic indices mostly used hitherto on coral reefs, these being the SPL and ACI (Pieretti *et al.*, 2011).

On coral reefs, high values of SPL (and PSD) or ACI in the lower frequencies (< 1 kHz) indicate healthy reef environments consisting of diverse and abundant reef fish assemblages, high coral cover and richness, high crustose coralline algae cover, high structural complexity or high density of mobile macro-invertebrates (Kennedy *et al.*, 2010; Piercy *et al.*, 2014; Kaplan *et al.*, 2015; Bertucci *et al.*, 2016; Freeman and Freeman, 2016; Staaterman *et al.*, 2017). Conversely, elevated levels of these indices in the higher frequencies (> 2 kHz) usually indicate more degraded ecostates, such as dead corals (Nedelec *et al.*, 2015) and abundant macroalgae (Freeman and Freeman, 2016). This is largely because degraded habitats have higher proportions of invertebrates such as snapping shrimps, which are the dominant sound producers of higher frequencies (e.g. Radford *et al.*, 2014; Kaplan *et al.*, 2015; Lillis and Mooney, 2018). Moreover, Freeman *et al.* (2018) have recently identified that macroalgae also produce high frequency sounds through their photosynthetic activity. Indeed, oxygen (with sometimes nitrogen) gas bubbles are created on the surface of macroalgal tissue as products of photosynthesis, and these bubbles generate a short high frequency "ping" sound as they detach from the macroalgal surface (Freeman *et al.*, 2018). As such, while PAM is widely recognised as a promising tool which may be able to detect differences in the ecostate of both temperate and tropical reef ecosystems (e.g. Kaplan *et al.*, 2015; Freeman and Freeman, 2016; Harris *et al.*, 2016; Pieretti *et al.*, 2017), the contribution of the different organisms to soundscapes, and the parametrisation of the indices reflecting their activity, need further investigation (Bertucci *et al.*, 2016; Staaterman *et al.*, 2017; Bolgan *et al.*, 2018).

Previous marine PAM studies have used a range of sampling settings, varying in sample duration, frequency, and sampling effort (i.e. total recording time) to assess marine ecostates (see Lindseth and Lobel, 2018). Several of these studies have highlighted temporal variations in ecoacoustic indices due to factors such as diel, lunar, and seasonal variation (e.g., Staaterman *et al.*, 2014; Kaplan *et al.*, 2015), however, the degree to which variation from these sources affects the capacity of acoustic indices to discriminate among ecostates has not yet been formally evaluated. To ensure that results and differences ascribed to ecological variation are not an outcome of sampling methodology, the influence of variation in these factors must be quantified, and minimised where possible. Similarly, an estimation of the minimum sampling effort required to reliably detect differences among different ecostates would further enhance the development of PAM as an operational monitoring tool. Such an approach has been used for acoustic monitoring of tropical forests (Pieretti *et al.*, 2015), but to our knowledge has not been applied to marine ecosystems, as marine studies have invariably focussed on ecological influences on ecoacoustic indices rather than the potential influence of the underlying sampling methodology. This study will contribute to address this shortfall.

Our main objective was to propose an optimised PAM sampling scheme which will reliably detect differences in ecostates among coral reefs. This scheme will have wide application for prioritising conservation areas and detecting the onset of disturbances (i.e. changes in ecostates).

Four main questions structured our study: i) Can visually-detected differences of coral reef ecostate also be detected by the commonly used acoustic indices SPL and ACI?; ii) Which are the combinations of acoustic sampling settings most able to consistently discriminate among ecostates across successive days, moon phases, and seasons?; iii) What is the minimum number of consecutive acoustic samples (i.e. sampling effort) required to obtain a reliable ecostate ranking?; and iv) Is the proposed acoustic sampling scheme for discriminating coral reef ecostates also applicable to coral reefs elsewhere?

3.2 Materials and Methods

3.2.1 Study sites

We conducted acoustic recordings and visual ecological surveys at four sites on the outer coral reef slopes of Reunion Island, and at six sites around New Caledonia (Figure 3.1). All sites were in 10-15 m depth, with gentle to moderate slopes, and characterised by coral reef matrix inhabited by fishes and invertebrates.

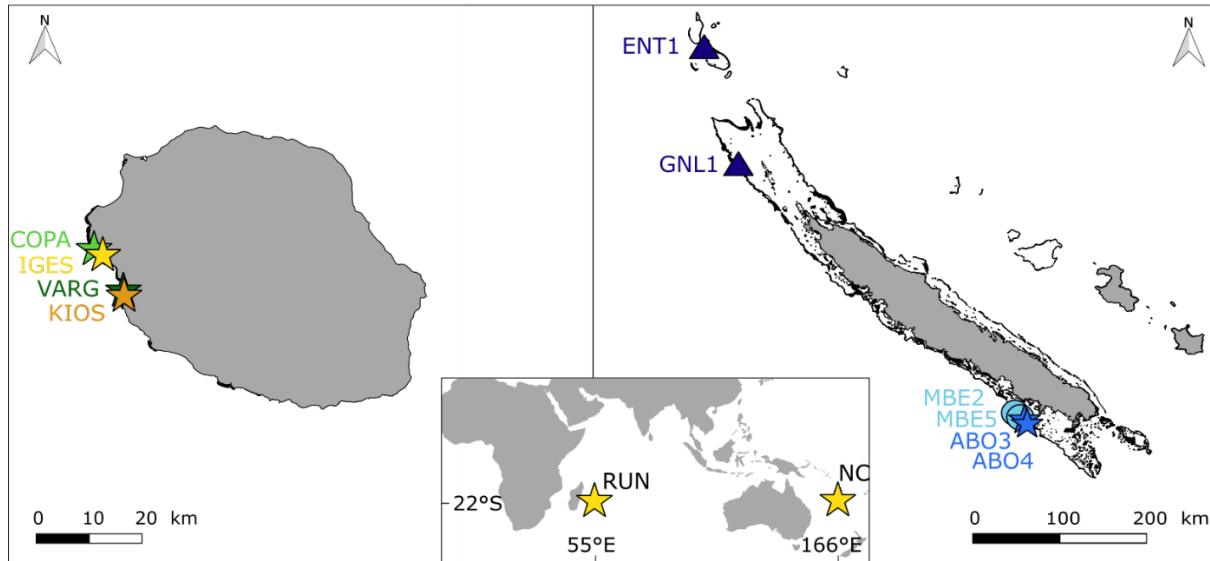


Figure 3.1. Location of the coral reef sites sampled (coordinates are given in Annex 3.1). Four sites were in Reunion Island (RUN), Indian Ocean; Copacabana (COPA), Igesa (IGES), Varangue (VARG), and Kiosque (KIOS). Six sites were in New Caledonia (NC), Pacific Ocean; D'Entrecasteaux (ENT1), Great Northern Lagoon (GNL1), M'berré (MBE2 and MBE5), Aboré (ABO3 and ABO4).

3.2.2 Developing optimal indices from experimental data

3.2.2.a Ecological surveys

Based on existing data (Bigot *et al.*, 2016), four Reunion Island sites were selected to represent the range of coral reef ecostates that can be found on the island's outer reef slopes. The ecostate of fish assemblage and benthic community was estimated visually at each of the four Reunion Island sites, using Underwater Visual Censuses (UVC) and Medium Scale Approach (MSA) along three 5 x 30 m belt-transects at each site (details in Annex 3.1). Fish assemblages were evaluated during each of the acoustic deployments (see below), i.e. they were evaluated at Copacabana and Varangue during four consecutive moon phases in the cool season (September-October 2016) and once in the hot season (March 2017). Due to bad weather and logistical constraints, we could visually sample Kiosque and Igesa only once in the cool season (October 2016). The four Reunion Island sites were considered to represent a gradient of ecostates based on the differences in fish diversity and abundance, and benthic complexity and coverage (see Annex 3.1). This visual ecostate classification using standard methodologies allowed comparison against the acoustic sampling, to determine whether similar classifications could be obtained using PAM.

3.2.2.b Acoustic recorders

Underwater soundscapes were recorded using two identical acoustic recording systems. Each system consisted of a large aluminium tripod which supported a RESON TC 4014-5 omnidirectional hydrophone (linear Frequency range: 30 Hz to 100 kHz \pm 2 dB; sensitivity: -186 dB re 1 V μ Pa $^{-1}$; RESON, Slangerup, Denmark) connected to an acquisition chain (pre-amplifier with gain set at 20 dB, acquisition card, and PC inside a waterproof container) designed by NORTEKMED S.A.S (Toulon, France). The hydrophone was fixed at the top of the tripod (approx. 1.5 m above the substrate), facing downwards to reduce capturing ambient sea surface noise. Systems were affixed to the substrate to

prevent movement during recordings. Both systems were calibrated with a Brüel & Kjaer 4229 hydrophone calibrator (Nærum, Denmark) and programmed to record continuously at 100 kHz and 16 bits-depth, providing an analysis range of 0-50 kHz. Fourteen deployments of at least 72 h were conducted on Reunion Island sites (five at Copacabana, five at Varangue, two at Kiosque and two at Igesa; details below). A single deployment of 24 h was conducted on each of the New Caledonian sites (coordinates of all sites are given in Annex 3.1).

3.2.2.c Data processing and definition of the combinations of settings tested

We began by selecting multiple different combinations of sampling settings (sample durations, acoustic indices, frequency bandwidths, and times of day) to characterise coral reef soundscapes. We then applied these combinations across different temporal scales (successive days, moon phases, and seasons) at the four different ecostates at Reunion Island, to select the combinations that were both discriminant, and robust to temporal influence. For the most discriminant and stable combinations, we then defined the minimum number of consecutive samples (i.e. sampling effort) required to obtain a reliable ecostate ranking. We called the resulting group of effective combinations the optimised sampling scheme. We finally tested the ability of this sampling scheme to discern ecostates across a range of New Caledonian outer reef slope sites known to vary in health and human impacts.

The continuous acoustic recordings resulting from each deployment were divided into four different sample durations: 30 min, 5 min, 1 min and 5 s. Each acoustic sample was individually inspected using spectrograms, and also listened to when necessary. We eliminated samples containing excessive wave or boat noise, or noise of animals probing the hydrophone. The number of “clean” samples used in the following analyses is indicated in Annex 3.2.

Two commonly used indices were calculated for each acoustic sample: the Sound Pressure Level (SPL) and the Acoustic Complexity Index (ACI). They were calculated on four bandwidths: 0.1-0.5 kHz, 0.5-1 kHz, 1-2 kHz and 2-7 kHz, based upon recent studies on coral reefs (e.g. Kaplan *et al.*, 2015; Bertucci *et al.*, 2016; Freeman and Freeman, 2016; Staaterman *et al.*, 2017). Details of calculations are given in Annex 3.1.

Time of day effects were examined for day, night, dawn, and dusk. Dusk and dawn choruses are important periods of acoustic activity for fishes, urchins and snapping shrimps (e.g. Radford *et al.*, 2008b; Kaplan *et al.*, 2015; McWilliam *et al.*, 2017a). Recording during these periods is thus encouraged by Kaplan *et al.* (2015) and Krause and Farina (2016) as it may allow a better detection of differences among habitats or ecostates (Radford *et al.*, 2010, 2014). However, the present study aimed to define a robust sampling scheme that can be implemented by managers and stakeholders with the most efficiency (i.e. in the most time-effective manner), even with limited logistical capacities (i.e. a single recording device). The rapid acoustic changes during dusk and dawn periods (Figure 3.2) add too much variability to the recordings, restraining their use as tools to compare ecostates. As such, we focussed on analyses on samples recorded during periods of relative soundscape stability. These being day (from 2 hours after sunrise to 2 hours before sunset) and night (from 3 hours after sunset to 2 hours before sunrise) (Figure 3.2).

Accounting for the above factors, we tested 64 combinations of settings to characterise soundscapes: two acoustic indices (SPL/ACI) x two times of day (day/night) x four bandwidths (0.1-0.5 kHz, 0.5-1 kHz, 1-2 kHz and 2-7 kHz) x four sample durations (30 min, 5 min, 1 min, 5 s).

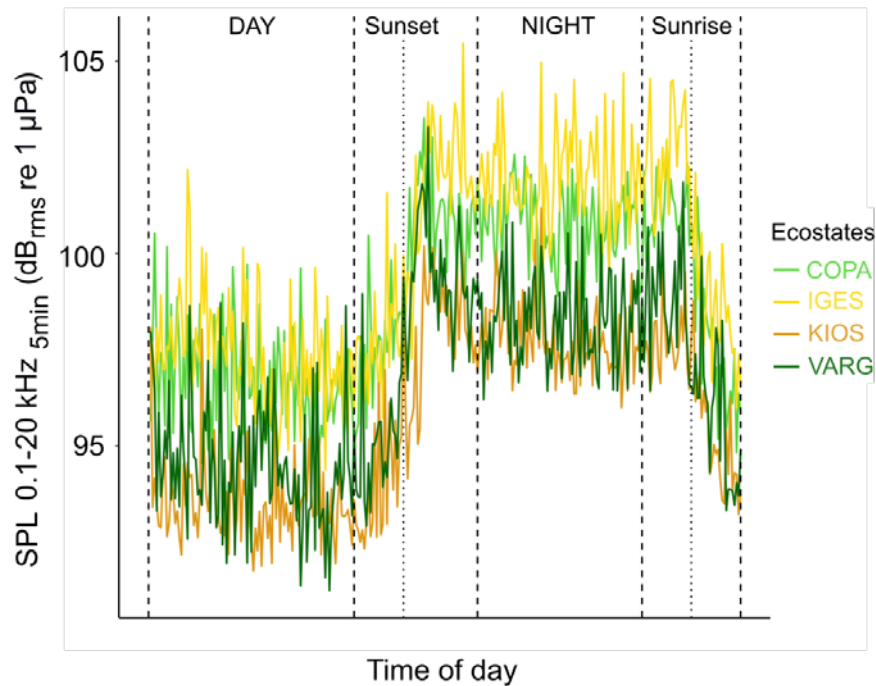


Figure 3.2. Time of day variations (24 h) of SPL calculated on the whole spectrum (0.1-20 kHz) on consecutive 5 min samples for the four ecostates (COPA: Copacabana, IGES: Igesa, KIOS: Kiosque, VARG: Varangue). Similar diel trends were observed regardless of index, sample duration, frequency bandwidth, or day.

3.2.2.d Temporal effects on the discriminating power of the combinations

We initially examined how temporal effects influenced soundscape classification based on the above combinations. Three scales of temporal effects were considered: seasonal, lunar and day effects.

Seasonal effects were examined for all four Reunion Island ecostates during new moon phases. This phase was chosen as it is considered the period of peak biological activity (Radford *et al.*, 2008b; Staatterman *et al.*, 2014), which should increase discriminating power. For each ecostate, ambient sound was recorded continuously for at least three consecutive days around the new moon in both cool (September-October 2016) and hot (March-April 2017) times of year (details in Annex 3.1). Copacabana and Varangue soundscapes were recorded simultaneously in September 2016 and March 2017, and Kiosque and Igesa soundscapes in October 2016 and April 2017.

Effects of moon phase were examined for two ecostates (Copacabana and Varangue), whose soundscapes were recorded simultaneously across four consecutive moon phases (new moon, first quarter, full moon, last quarter), from September to October 2016 (cool season). Logistical constraints did not allow us to sample Kiosque and Igesa.

Effects of sampling day were examined by recording ambient sound continuously for at least three consecutive days centred around the middle of each moon phase at each of the 14 deployments (seasonal and lunar).

3.2.2.e Statistical analyses

Using all clean sound samples, we first examined, for the 64 combinations, the effect of ecostate, season, and their interaction, with sampling day as a random factor. We then examined the effect of ecostate (Copacabana and Varangue), moon phase, and their interaction on the 64 combinations, with sampling day as a random factor. These analyses were performed with linear mixed models, while main significant effects were examined further using multiple comparison analyses performed with

the package *multcomp* (Bretz *et al.*, 2017). We determined the discriminating power of each combination as its capacity to discriminate among groups of ecostates (from zero groups=no significant differences among ecostates, to four groups=all four ecostates are significantly different). Following these two steps, we preferentially selected the best combinations consistently having the highest discriminating power among ecostates across both seasons, as well as stability in ranking ecostates across moon phases.

We then determined the minimum number of consecutive acoustic samples required by each of these best combinations to identify the same groups of ecostates. An increasing number of consecutive samples was randomly selected from each of the four ecostates (during day or night). At each increment of the number of samples, 1000 rankings of the four ecostates were examined, corresponding to 1000 random selections per ecostate. A successful number of replicates required was reached when the ranking obtained across ecostates was consistent in 950 over the 1000 cases. In order to simulate real field sampling conditions, the number of consecutive samples included samples to remove (i.e. containing wave noise, boat noise or noise of animals probing the hydrophone). The group of best combinations, associated to the minimum required sampling effort (the “optimal combinations”) collectively formed our optimised sampling scheme.

3.2.3 Testing the wider applicability of the selected sampling scheme

The optimised acoustic sampling scheme determined from Reunion Island data was tested on Pacific coral reefs representing a range of potentially different ecostates. Six outer reef slopes sites in New Caledonia were sampled once (Figure 3.1): two sites in the “M’béré” fished area, two in the “Aboré” Marine Protected Area, and two at remote reefs at “D’Entrecasteaux” and “Great Northern Lagoon”, nearly pristine areas far from New Caledonia’s northern tip. We recorded soundscapes continuously for 24 h on each site using the same recording setup deployed on Reunion Island, with additional 90 min videos simultaneously recorded with two GoPro cameras (San Mateo, USA) affixed to the tripod facing outwards. Sampling was conducted in July 2017 (cooler season) across different moon phases.

Due to logistical time constraints, the ecostate of each site was assessed from the video footage rather than the underwater visual censuses used in Reunion Island. Here, we identified individual fish and estimated an index of abundance (i.e. MaxN; see Annex 3.1) for each species, using the software *EventMeasure* (SEAGIS, Bacchus Marsh, Australia). From this we were able to calculate the five fish metrics previously used on Reunion visual data (i.e. species richness, functional richness, richness in obligate coral reef dwelling species, total abundance, large species abundance; details in Annex 3.1). These metrics were used to classify the six ecostates with a hierarchical clustering. We then classified the sites using our optimised acoustic sampling scheme, and compared this classification against the one obtained using visual census data.

All statistical analyses were realised with R software (Version 3.4.2, R core Team 2017), with all tests performed at a 0.95 level of significance.

3.3 Results

3.3.1 Ecological surveys at Reunion Island

Based on the visual census data, we differentiated and ranked the four sites into four ecostates (Table 3.1). Kiosque (KIOS) and Varangue (VARG) sites had higher fish diversity associated with more complex habitats, including higher coral cover and availability of refuges. In contrast, Copacabana (COPA) and Igesa (IGES) were characterised by less diverse fish assemblages and less complex benthic habitats.

Table 3.1. Means (\pm SD) of fish and benthic metrics from the visual surveys conducted for each ecostate during new moon phase in the cool season. Rankings are in parenthesis. Mean ecological ranking indicates the average of ranking values. VARG and COPA were evaluated during new moon in September 2016, and KIOS and IGES during new moon in October 2016. Results of the surveys conducted during other moon phases and season are presented in Annex 3.3.

Eco state	Fish assemblage					Benthos		Mean ecostate ranking
	Species richness	Functional richness	Hab. special. species rich.	All species abundance	Large species abundance	Availability of refuges	Coral cover (%)	
KIOS	51 \pm 2 (1)	38 \pm 2 (1)	29 \pm 1 (1)	275 \pm 34 (1)	8 \pm 2 (3)	15 \pm 2 (2)	17 \pm 3 (2)	1.6
VARG	43 \pm 6 (2)	35 \pm 5 (2)	24 \pm 3 (2)	210 \pm 26 (4)	13 \pm 11 (1)	16 \pm 2 (1)	28 \pm 2 (1)	1.9
COPA	42 \pm 4 (3)	33 \pm 5 (3)	22 \pm 4 (3)	235 \pm 63 (2)	4 \pm 2 (4)	14 \pm 4 (3)	16 \pm 1 (4)	3.1
IGES	40 \pm 7 (4)	30 \pm 6 (4)	20 \pm 6 (4)	231 \pm 47 (3)	11 \pm 4 (2)	11 \pm 2 (4)	17 \pm 5 (3)	3.4

3.3.2 Discriminating power of the combinations across seasons

Soundscapes from the four ecostates revealed at least two major differences following the ecological ranking from Kiosque to Igesa: activity in the higher frequency bands (> 2 kHz) increased while activity in the 0.1-0.5 kHz band decreased (Figure 3.3).

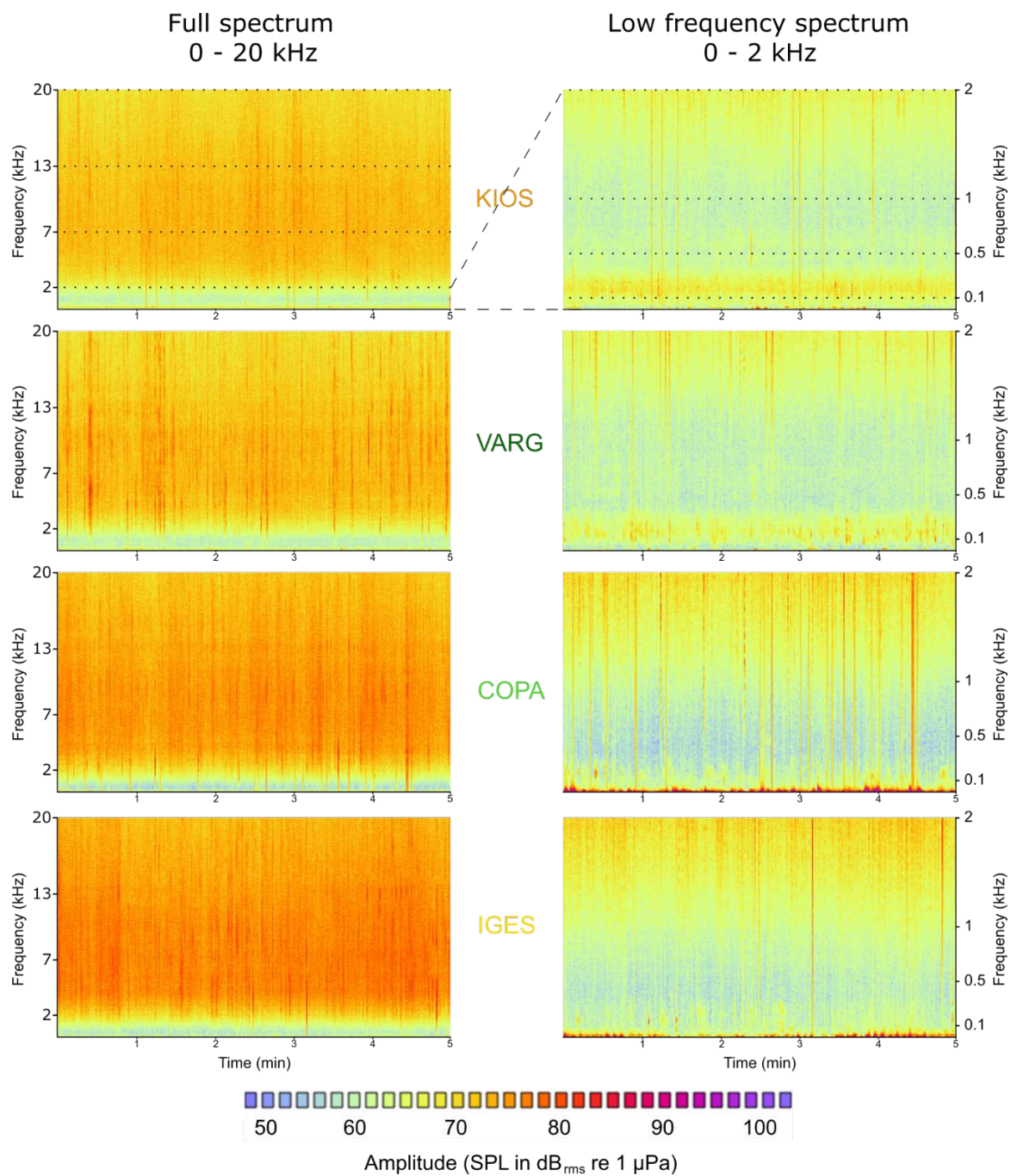


Figure 3.3. Spectrograms of a 5 min sound sample recorded around midnight during new moon in the cool season at each of the four ecostates sampled at Reunion Island. These four sound samples are available in the electronic supplement of the thesis: E5 to E8.

Out of the 64 combinations evaluated, 36 were able to discriminate at least three groups of ecostates in both seasons (Table 3.2), matching the ecological differences highlighted with the visual surveys. The remaining 28 combinations were eliminated from further analysis.

Although capable of differentiating among ecostates, season significantly affected 29 out of the 36 combinations selected, with an interaction between ecostate and season detected in 22 out of the 36 cases (Table 3.2). These results highlighted that for some ecostates, acoustic signatures differ between hot and cool seasons. Such variance over the year is not necessarily a reason not to use these combinations, but it does suggest that comparisons among ecostates should rely on data collected within a single period of year.

Table 3.2. Results of the linear mixed models and multiple comparison analyses of all clean sound samples recorded in two different seasons at the four sites (i.e. ecostates) in Reunion Island. Discriminating power of combinations is indicated in both hot and cool seasons; dark blue: the combination discriminates all four ecostates; medium blue: the combination discriminates three groups of ecostates; light blue: the combination discriminates two groups; white: no significant differences among ecostates. Numbers indicate the minimum sampling effort (in minutes; inferred from the number of consecutive samples) required to obtain the ranking. *: $p \leq 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$; NS: not significant; NA: samples sizes too low in the hot season to perform the analysis.

COMBINATION				Linear mixed models				Multiple comparison analyses		Selection (36 comb.)
Index	Time of day	Bandwidth (kHz)	Sample duration	Ecostate (Fix)	Season (Fix)	Season: ecostate (Fix)	Sampling day (Random)	Hot Season	Cool Season	
S P L	DAY	0.1-0.5	30 min	NA	NA	NA	NA			
			5 min	***	***	*	NS			
			1 min	***	***	***	***			
		0.5-1	30 min	NA	NA	NA	NA			
			5 min	***	***	NS	*			
			1 min	***	***	NS	***			
	1-2	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	**	NS	*				
		1 min	***	***	NS	***				
	NIGHT	0.1-0.5	30 min	NA	NA	NA	NA			
			5 min	***	*	NS	***			
			1 min	***	***	NS	***			
0.5-1		30 min	NS	NS	NS	NS				
		5 min	***	***	***	NS				
		1 min	***	***	***	***				
1-2	30 min	**	NS	NS	NS					
	5 min	***	NS	***	***					
	1 min	***	NS	***	***					
A C I	DAY	0.1-0.5	30 min	NA	NA	NA	NA			
			5 min	**	*	NS	***			
			1 min	**	**	NS	***			
	0.5-1	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	NS	NS	***				
		1 min	***	NS	NS	***				
1-2	30 min	NA	NA	NA	NA					
	5 min	***	***	NS	***					
	1 min	***	***	*	***					
NIGHT	0.1-0.5	30 min	**	NS	NS	***				
		5 min	*	*	NS	***				
		1 min	**	*	NS	***				
	0.5-1	30 min	***	***	***	NS				
		5 min	***	***	***	***				
		1 min	***	***	***	***				
1-2	30 min	***	**	***	***					
	5 min	***	NS	***	***					
	1 min	***	NS	***	***					
S P L	0.1-0.5	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
	0.5-1	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
1-2	30 min	NA	NA	NA	NA					
	5 min	***	***	NS	***					
	1 min	***	***	*	***					
A C I	DAY	0.1-0.5	30 min	**	NS	NS	***			
			5 min	*	*	NS	***			
			1 min	**	*	NS	***			
	0.5-1	30 min	***	***	***	NS				
		5 min	***	***	***	***				
		1 min	***	***	***	***				
1-2	30 min	***	**	***	***					
	5 min	***	NS	***	***					
	1 min	***	NS	***	***					
S P L	0.1-0.5	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
	0.5-1	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
1-2	30 min	NA	NA	NA	NA					
	5 min	***	***	NS	***					
	1 min	***	***	*	***					
A C I	DAY	0.1-0.5	30 min	**	NS	NS	***			
			5 min	*	*	NS	***			
			1 min	**	*	NS	***			
	0.5-1	30 min	***	***	***	NS				
		5 min	***	***	***	***				
		1 min	***	***	***	***				
1-2	30 min	***	**	***	***					
	5 min	***	NS	***	***					
	1 min	***	NS	***	***					
S P L	0.1-0.5	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
	0.5-1	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
1-2	30 min	NA	NA	NA	NA					
	5 min	***	***	NS	***					
	1 min	***	***	*	***					
A C I	DAY	0.1-0.5	30 min	**	NS	NS	***			
			5 min	*	*	NS	***			
			1 min	**	*	NS	***			
	0.5-1	30 min	***	***	***	NS				
		5 min	***	***	***	***				
		1 min	***	***	***	***				
1-2	30 min	***	**	***	***					
	5 min	***	NS	***	***					
	1 min	***	NS	***	***					
S P L	0.1-0.5	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
	0.5-1	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
1-2	30 min	NA	NA	NA	NA					
	5 min	***	***	NS	***					
	1 min	***	***	*	***					
A C I	DAY	0.1-0.5	30 min	**	NS	NS	***			
			5 min	*	*	NS	***			
			1 min	**	*	NS	***			
	0.5-1	30 min	***	***	***	NS				
		5 min	***	***	***	***				
		1 min	***	***	***	***				
1-2	30 min	***	**	***	***					
	5 min	***	NS	***	***					
	1 min	***	NS	***	***					
S P L	0.1-0.5	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
	0.5-1	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
1-2	30 min	NA	NA	NA	NA					
	5 min	***	***	NS	***					
	1 min	***	***	*	***					
A C I	DAY	0.1-0.5	30 min	**	NS	NS	***			
			5 min	*	*	NS	***			
			1 min	**	*	NS	***			
	0.5-1	30 min	***	***	***	NS				
		5 min	***	***	***	***				
		1 min	***	***	***	***				
1-2	30 min	***	**	***	***					
	5 min	***	NS	***	***					
	1 min	***	NS	***	***					
S P L	0.1-0.5	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
	0.5-1	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
1-2	30 min	NA	NA	NA	NA					
	5 min	***	***	NS	***					
	1 min	***	***	*	***					
A C I	DAY	0.1-0.5	30 min	**	NS	NS	***			
			5 min	*	*	NS	***			
			1 min	**	*	NS	***			
	0.5-1	30 min	***	***	***	NS				
		5 min	***	***	***	***				
		1 min	***	***	***	***				
1-2	30 min	***	**	***	***					
	5 min	***	NS	***	***					
	1 min	***	NS	***	***					
S P L	0.1-0.5	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
	0.5-1	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
1-2	30 min	NA	NA	NA	NA					
	5 min	***	***	NS	***					
	1 min	***	***	*	***					
A C I	DAY	0.1-0.5	30 min	**	NS	NS	***			
			5 min	*	*	NS	***			
			1 min	**	*	NS	***			
	0.5-1	30 min	***	***	***	NS				
		5 min	***	***	***	***				
		1 min	***	***	***	***				
1-2	30 min	***	**	***	***					
	5 min	***	NS	***	***					
	1 min	***	NS	***	***					
S P L	0.1-0.5	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
	0.5-1	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
1-2	30 min	NA	NA	NA	NA					
	5 min	***	***	NS	***					
	1 min	***	***	*	***					
A C I	DAY	0.1-0.5	30 min	**	NS	NS	***			
			5 min	*	*	NS	***			
			1 min	**	*	NS	***			
	0.5-1	30 min	***	***	***	NS				
		5 min	***	***	***	***				
		1 min	***	***	***	***				
1-2	30 min	***	**	***	***					
	5 min	***	NS	***	***					
	1 min	***	NS	***	***					
S P L	0.1-0.5	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
	0.5-1	30 min	NA	NA	NA	NA				
		5 min	***	***	NS	***				
		1 min	***	***	NS	***				
1-2	30 min	NA	NA	NA	NA					
	5 min	***	***	NS	***					
	1 min	***	***	*	***					
A C I	DAY	0.1-0.5	30 min	**	NS	NS	***			

3.3.3 Discriminating power of the combinations across sampling days and moon phases

All 36 previously selected combinations successfully detected differences in ecological state between Copacabana and Varangue (Table 3.3). In most cases, sample duration did not affect the ranking. For example, $ACI_{\text{night}2-7}$ was significantly higher at Varangue than at Copacabana, regardless whether samples of 30 min, 5 min, 1 min or 5 s were considered (Table 3.3).

When the effects of moon phase and sampling day were examined across the two ecostates tested, multiple comparison analyses showed that, for 26 out of the 36 combinations, Copacabana and Varangue remained significantly different, regardless whether acoustic samples were obtained during different days and/or different moon phases (e.g., $SPL_{\text{night}2-7_{5s}}$ in Annex 3.4) (Table 3.3). These 26 “stable” combinations thus produce comparable results from samples recorded independently over several days around different moon phases (Table 3.3). The 10 combinations for which ranking was not stable across moon phases were eliminated from further analyses.

Out of the 26 stable combinations, 11 were daytime combinations and 15 nighttime combinations, illustrating a slightly better stability and ability of nighttime combinations to discriminate among ecostates. In the cool season, 14 out of the 15 stable nighttime combinations (nine ACI, five SPL) discriminated the four ecostates (Tables 3.2 and 3.3), whereas in the hot season, discriminating power of nighttime combinations was slightly lower, with 12 out of the 15 stable nighttime combinations discriminating the four ecostates (Tables 3.2 and 3.3). For daytime combinations, discriminating power was also higher in the cool season, and better for ACI than SPL (Table 3.2 and 3.3).

Table 3.3. Results of the linear mixed models and multiple comparison analyses of all clean acoustic samples recorded around different moon phases at Copacabana (COPA) and Varangue (VARG). Results of the multiple comparison indicate the relative ranking of COPA and VARG for each of the 64 combinations tested. Light grey: COPA > VARG; dark grey: VARG > COPA (at a minimum level of 0.95); white: no significant differences among ecostates; green: the relative ranking is stable when pooling samples from the four moon phases. The 36 combinations selected in Table 3.2 are shaded in the last column. *: $p \leq 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$; NS: not significant.

COMBINATION				Linear mixed models				Multiple comparison analyses				Selection (26 comb.)		
Index	Time of day	Bandwidth (kHz)	Sample duration	Eco state (fix)	Moon phase (fix)	Phase: ecostate (fix)	Sampling day (random)	Ranking stability across phases	New Moon	First Quarter	Full Moon		Last Quarter	
S P L I G H T	DAY	0.1-0.5	30 min	NS	NS	NS	NS							
			5 min	NS	NS	NS	***							
			1 min	NS	*	**	***							
			5 s	NS	**	*	***							
	0.5-1	30 min	***	NS	NS	NS								
		5 min	***	NS	NS	NS								
		1 min	***	NS	NS	NS								
		5 s	***	NS	NS	NS								
	1-2	30 min	***	*	NS	NS								
		5 min	***	*	NS	NS								
		1 min	***	**	NS	NS								
		5 s	***	**	NS	NS								
2-7	30 min	***	NS	NS	NS									
	5 min	***	NS	NS	NS									
	1 min	***	*	NS	NS									
	5 s	***	*	NS	NS									
NIGHT	0.1-0.5	30 min	***	NS	NS	NS								
		5 min	***	***	***	***								
		1 min	***	***	***	***								
		5 s	***	***	***	***								
0.5-1	30 min	NS	NS	NS	NS									
	5 min	***	***	*	***									
	1 min	**	***	*	***									
	5 s	***	***	*	***									
1-2	30 min	***	**	NS	NS									
	5 min	***	***	NS	NS									
	1 min	***	***	NS	NS									
	5 s	***	***	NS	NS									
2-7	30 min	***	***	NS	NS									
	5 min	***	***	NS	NS									
	1 min	***	***	NS	NS									
	5 s	***	***	NS	NS									
A C O U S T I C	DAY	0.1-0.5	30 min	*	NS	NS	***							
			5 min	NS	NS	NS	***							
			1 min	NS	NS	NS	***							
			5 s	NS	NS	NS	***							
	0.5-1	30 min	***	NS	NS	NS								
		5 min	***	**	NS	NS								
		1 min	***	*	NS	NS								
		5 s	***	NS	NS	NS								
	1-2	30 min	**	NS	NS	NS								
		5 min	***	NS	NS	NS								
		1 min	***	NS	NS	NS								
		5 s	***	NS	NS	NS								
2-7	30 min	***	NS	NS	NS									
	5 min	***	NS	NS	NS									
	1 min	***	NS	NS	NS									
	5 s	***	NS	NS	NS									
NIGHT	0.1-0.5	30 min	**	*	NS	NS								
		5 min	**	*	NS	NS								
		1 min	**	**	NS	NS								
		5 s	***	*	NS	NS								
0.5-1	30 min	***	***	**	NS									
	5 min	***	***	***	NS									
	1 min	***	***	***	NS									
	5 s	***	**	***	NS									
1-2	30 min	***	NS	*	NS									
	5 min	***	*	*	NS									
	1 min	***	*	*	NS									
	5 s	***	*	*	NS									
2-7	30 min	***	*	NS	NS									
	5 min	***	**	NS	NS									
	1 min	***	*	NS	NS									
	5 s	***	*	NS	NS									

3.3.4 Selection of the optimal combinations

The 26 acoustic combinations still under analysis, particularly those recorded at night, were able to discriminate among ecostates even when samples were recorded on different days or during different moon phases, but not in different seasons. To reduce this to a more practical number of combinations, we next identified which combinations performed best when sampling effort is reduced. Given the seasonal variation, this step was conducted separately for both hot and cool seasons.

For eight out of the 26 combinations, the ranking of ecostates obtained with all the samples was also obtained with a random selection of a reduced number of consecutive samples (i.e. corresponding to a sampling effort of ≤ 250 min; see Figure 3.4 and framed sampling efforts in Table 3.2).

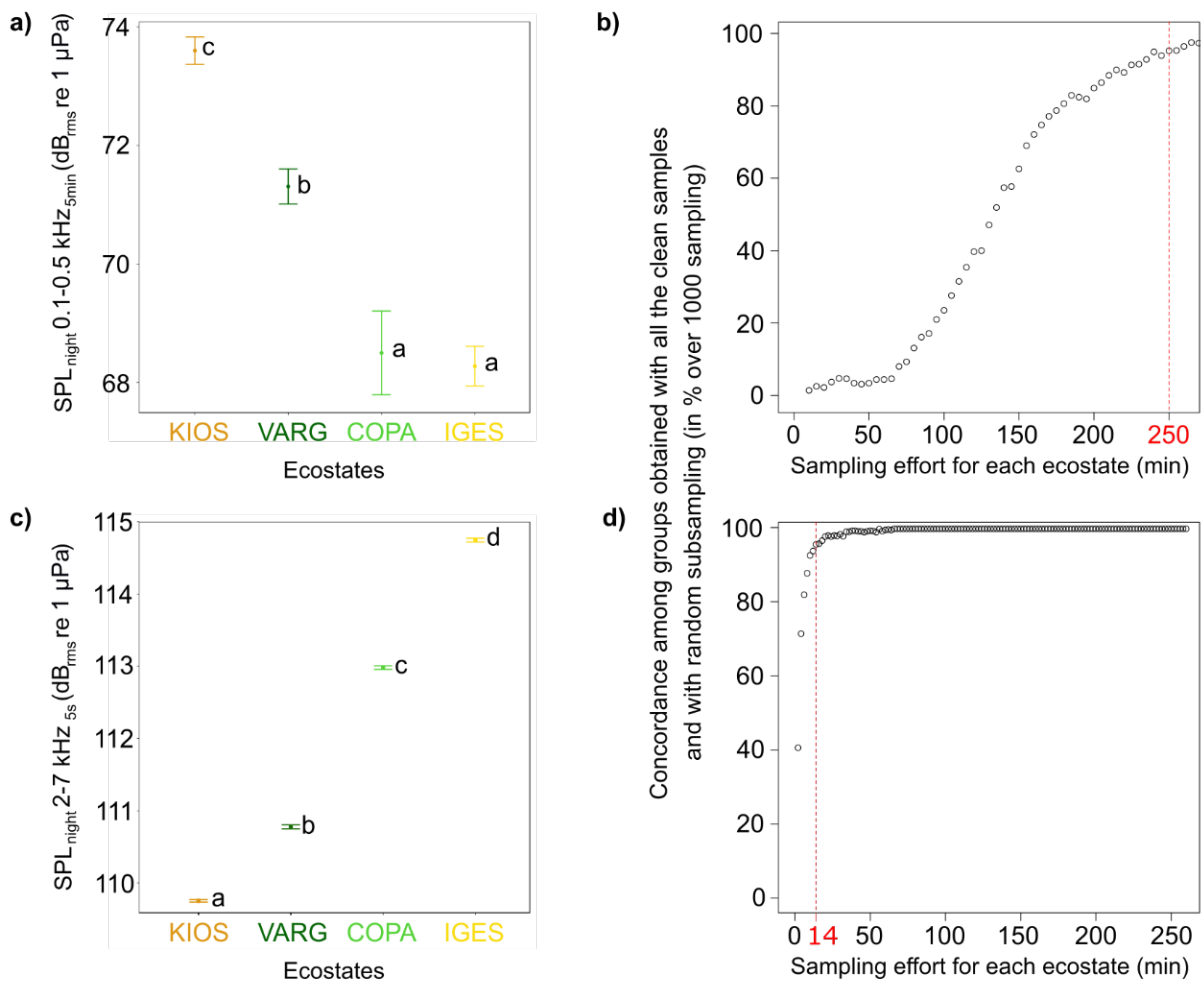


Figure 3.4. Mean SPL values (\pm asymptotic 95%CI) calculated on all the clean samples recorded at night for the four ecostates in cool season, and results of the corresponding random sampling analyses (1000 iterations): a) and b) for the 0.1-0.5 kHz bandwidth with a sample duration of 5 min, and c) and d) for the 2-7 kHz bandwidth with a sample duration of 5 s. Dashed red lines indicate the minimum sampling effort required to obtain the same ranking as in a) or c).

Out of these eight combinations, we selected the five for which sampling effort was the lowest, while representing different types of indices and bandwidth, to maximise the representativeness of various aspects of the soundscape (Table 3.4). All five combinations involved nighttime recordings (Table 3.4), however acoustic rankings were identical whether daytime or nighttime samples were considered. The

ranking consistency across daytime and nighttime combinations therefore allows visual data sampled at daytime to be compared with acoustic data sampled at night. The group of these five combinations of sampling settings was considered the most efficient and stable to confidently differentiate among ecostates across various temporal scales. The use of all five combinations simultaneously should therefore provide appropriate soundscape classification at other coral reef systems.

Table 3.4. Minimum sampling effort (recording time) and acoustic ranking of Reunion Island ecostates (based on the index values) for the selected five combinations. KIOS: Kiosque; VARG: Varangue; COPA: Copacabana; IGES: Igesa.

Optimal combination					Acoustic ranking of Reunion Island ecostates
Combination	Index	Time of day	Bandwidth (kHz)	Sample duration	
				Minimum sampling effort (min)	
SPL	night	0.1 - 0.5	5 min	250	KIOS > VARG > COPA = IGES
SPL	night	1 - 2	5 s	92	KIOS < VARG < COPA < IGES
SPL	night	2 - 7	5 s	14	KIOS < VARG < COPA < IGES
ACI	night	0.5 - 1	5 min	200	KIOS < VARG < COPA = IGES
ACI	night	2 - 7	5 s	20	KIOS < COPA < IGES < VARG

3.3.5 Validation of the sampling scheme: New Caledonia data

Soundscapes from New Caledonia and Reunion Island presented marked differences (Figures 3.3 and 3.5). In particular, activity in the 0.5-1 kHz band was higher in New Caledonia while activity in the frequency bands >2 kHz was higher in Reunion Island. In New Caledonia, ENT1 and GNL1 presented greater activity in the 0.1-0.5 kHz band, and lower activity in the frequency bands >2 kHz, than the other ecostates (Figure 3.5).

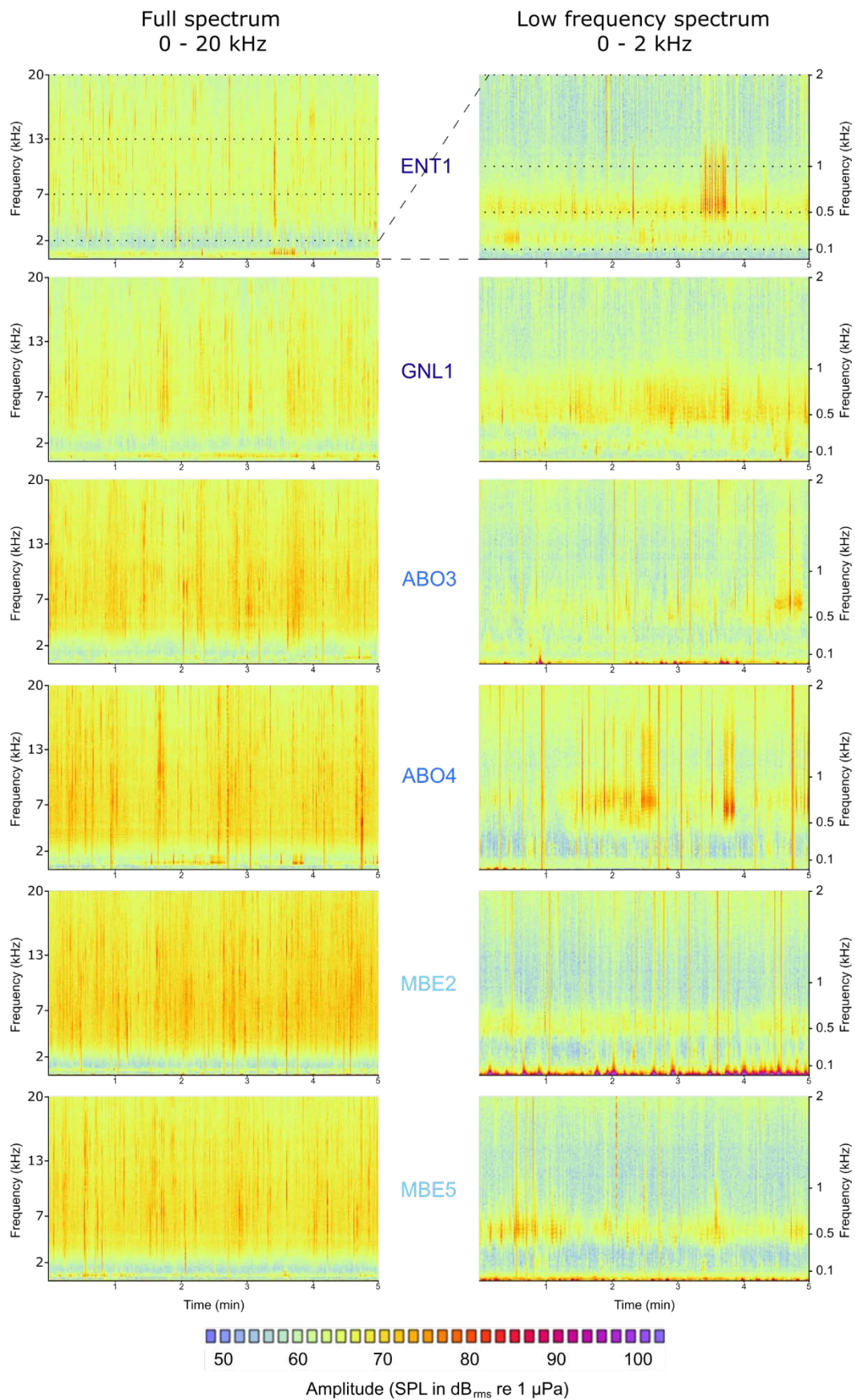


Figure 3.5. Spectrograms of a 5 min sound sample recorded around midnight on each of the six ecostates sampled in New Caledonia. These six sound samples are available in the electronic supplement of the thesis: E9 to E14.

Classifications obtained from the five optimal acoustic combinations (Figure 3.6a; Annex 3.5) and the five ecological metrics (Figure 3.6b; Annex 3.5) were congruent (Figure 3.6c.). This indicates that the optimised sampling scheme developed in Reunion Island was successful in differentiating and ranking ecostates on New Caledonian reefs to the same degree as determined by visual census. In both cases, the first node separated the pristine ecostates (GNL1 and ENT1) from the others, indicating that the pristine sites were most different. Similarly, both methods also separated MPA (ABO3 and ABO4) from non-MPA ecostates (MBE2 and MBE5) (Figure 3.6c). Interestingly, the acoustic classification was more sensitive to detecting differences between sites than the visual data, suggesting it may be capable of detecting more subtle ecostate differences.

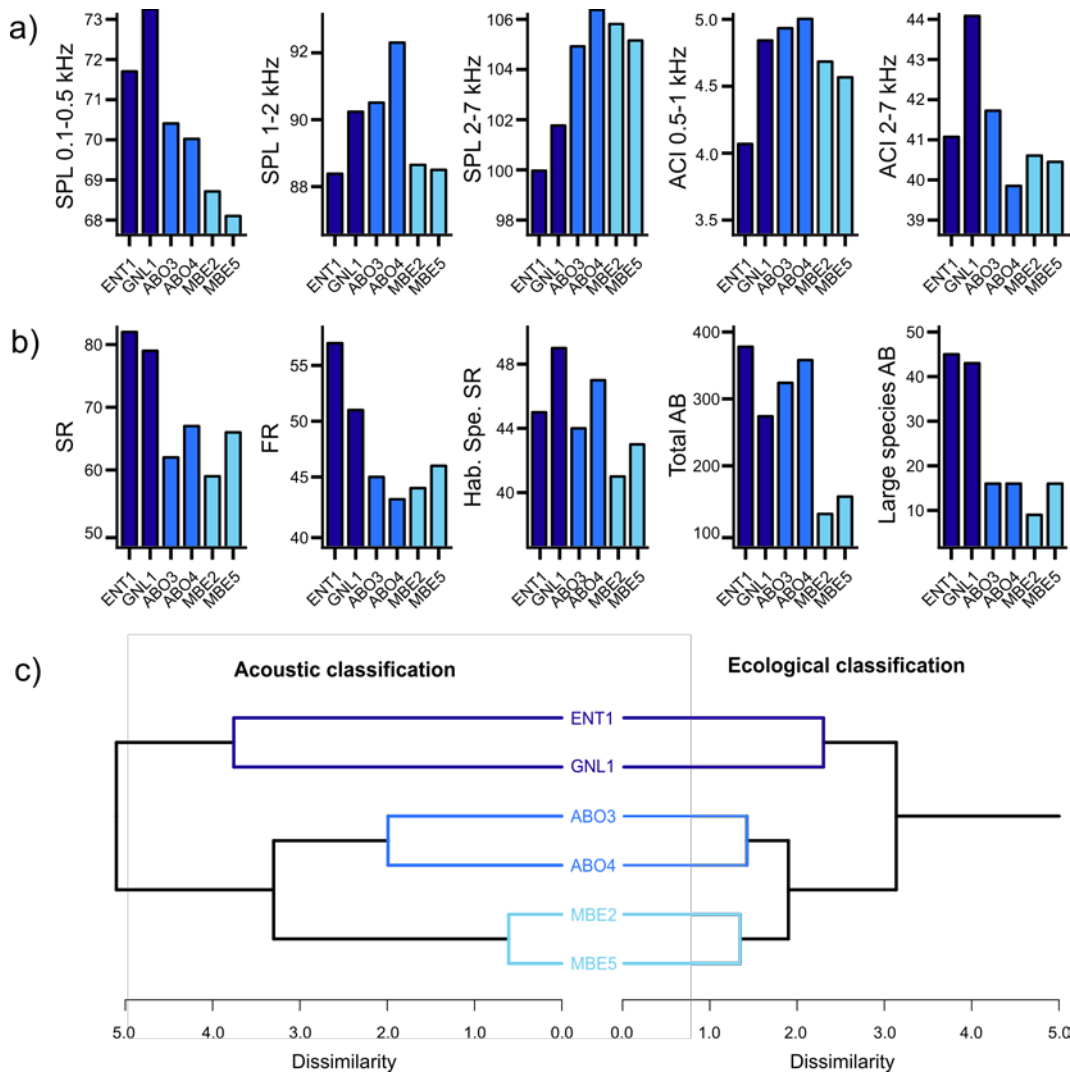


Figure 3.6. Validation on New Caledonia data. **a)** Values of the five optimal ecoacoustic combinations (SPL in dB_{rms} re $1 \mu\text{Pa}$ / ACI with no units) calculated on New Caledonia acoustic data; **b)** Values of five ecological metrics calculated on New Caledonia visual fish data; SR: Species Richness; FR: Functional Richness; Hab.Spe.SR: habitat specialised Species Richness; AB: abundance **c)** Hierarchical classification trees obtained with the five ecoacoustic combinations selected in this study (left), and the five ecological metrics reflecting the state of fish assemblages (right). ENT1: D'Entrecasteaux1, GNL1: Great Northern Lagoon1, MBE2: M'berré2, MBE5: M'berré5, ABO3: Aboré3, ABO4: Aboré4.

3.4 Discussion

Coral reefs are considered the most complex and biodiverse of marine ecosystems (Moberg and Folke, 1999). Our study demonstrated that, in spite of this complexity, simple proxies such as a small suite of acoustic indices are capable of discriminating among different ecostates. We suggest that this sampling scheme could also be used to monitor simpler and less diverse marine ecosystems, equally at risk to rapid climate changes and human impacts.

For each of the five combinations selected, ecostates were identically ranked whether acoustic samples were recorded during the day or night. This important finding allowed us to compare ecostates evaluated visually at daytime with acoustic characteristics recorded at night. In both regions examined, ecostates with diverse and/or abundant fish assemblages showed highest values of SPL in the 0.1-0.5 kHz band, as per other studies (Kennedy *et al.*, 2010; Kaplan *et al.*, 2015; Freeman and Freeman, 2016; Staaterman *et al.*, 2017). Similarly, more degraded ecostates at our two locations revealed highest values of SPL in the 2-7 kHz, as in Nedelec *et al.* (2015) and Freeman and Freeman (2016). The three other selected combinations do not individually allow such clear ecological interpretation, however they collectively add to the power to discriminate among ecostates. In spite of marked differences in the soundscapes recorded in Reunion Island and New Caledonia, the simultaneous use of the five combinations was effective in both regions. This observation has two implications: i) further investigations are needed to understand the influence of biogeographic variations in coral reef assemblages on the ecoacoustic indices used (Bertucci *et al.*, 2016; Staaterman *et al.*, 2017; Bolgan *et al.*, 2018); and ii) acoustic monitoring of marine ecosystems should not rely on a single index, but on the simultaneous use of different ecoacoustic indices calculated on several frequency bands (Sueur *et al.*, 2014; Bolgan *et al.*, 2018; Phillips *et al.*, 2018). For this reason we suggest using the optimal group of five combinations simultaneously.

Two main results reinforced this view. Firstly, either SPL or ACI calculated on various frequency bands may provide complementary information. Lower bands (< 1 kHz) and higher bands (> 2 kHz) combinations of a given index are only loosely correlated, while medium band combinations (1-2 kHz) are moderately correlated to both. Very similar results have been reported from the Hawaiian archipelago (Freeman and Freeman, 2016). Also, low frequency combinations could not detect significant differences between Copacabana and Igesa, whereas high frequency combinations could. Without using both frequency bands, successful differentiation among some ecostates may not be possible. Secondly, the information obtained by using both SPL and ACI indices appeared to be complementary: for a same frequency band, we obtained distinct rankings of the four Reunion Island ecostates depending on whether SPL or ACI was used. For example, in the 2-7 kHz frequency band, the site Varangue had the second lowest level for SPL but the highest level for ACI. Similar contrasts in the information provided by amplitude level and ACI were highlighted by Bertucci *et al.* (2016), Staaterman *et al.* (2017), and Pieretti *et al.* (2017) in tropical and temperate reefs. It would be interesting to confirm the results obtained with the ACI in the 2-7 kHz band by applying an amplitude filter prior to its calculation as proposed by Buscaino *et al.* (2016) and Pieretti *et al.* (2017). These results emphasise the richness and complementarity of the acoustic information provided by the five combinations selected in our study.

The selected optimal combinations all relied on acoustic data sampled at night. Indeed, nocturnal combinations had marginally greater discriminating power among ecostates, required lower sampling effort and were more stable across moon phases than daytime combinations. These results agree with the findings of Radford *et al.* (2014) and Bertucci *et al.* (2016) who highlighted greater differences among reef sites when using nightly recordings, and found less variance in ACI and SPL for nighttime indices (Bertucci *et al.* 2016), suggesting a higher temporal stability. Nocturnal sampling may also be less impacted by anthropogenic effects such as recreational boating, and can allow other sampling to occur during the day which may affect recordings if conducted simultaneously. Recording at dusk and dawn is encouraged by Kaplan *et al.* (2015) and Krause and Farina (2016) as they are moments when important information about animal assemblages may be conveyed through choruses (e.g. Radford *et al.*, 2008b; Kaplan *et al.*, 2015; McWilliam *et al.*, 2017a). However, rapid acoustic changes during dusk and dawn periods prevent the comparison of soundscapes sampled consecutively at different sites. In addition, the short dusk and dawn periods can make obtaining a minimum number of clean field recordings difficult, particularly in areas exposed to sea breezes or intense boat activity, weakening the potential to classify reef ecostates efficiently. In the present study we aimed to develop a sampling scheme which can be implemented easily, even under logistic and time constraints. Hence we recommend nighttime sampling rather than at dawn or dusk.

Although indices' values calculated with the five selected combinations had some variance among successive nights and moon phases, these variations did not compromise their capacity to discriminate among ecostates. This allows this method to be used across sites recorded during different days or even moon phases, which is typically the case during a field campaign. However, while the ranking of ecostates remained stable within each season, strong seasonal variation prevented the across-season comparisons. This is likely linked to seasonal variations in the activity, chorusing and presence of mobile fauna (e.g. McWilliam *et al.*, 2017a), and environmental changes such as upwelling events which may reduce fish sound production (Mann and Grothues, 2009). Louder activity and greater abundance of vocal animals in the hot season may increase variance and explain why we found ecoacoustic indices to have greater discriminating power during the cool season. This result must be taken with care, however, as fewer samples were available for the hot season, which could have affected the significance of the tests.

Our approach emphasized the use of two sample durations, 5 s and 5 min, which could result from large differences in the type of activity by organisms captured at lower and higher frequencies. SPL calculated for frequencies > 2 kHz are significantly correlated with the rate of snaps produced by snapping shrimps (Lillis and Mooney, 2018). As a snap lasts approximately 2 ms (Versluis *et al.*, 2000; Bohnenstiehl *et al.*, 2016), a single 5 s sample recorded on tropical or temperate reefs can contain tens to hundreds of snaps (Radford *et al.*, 2010, 2014; Nedelec *et al.*, 2015; Bohnenstiehl *et al.*, 2016; Lillis and Mooney, 2018), providing a reasonable insight of snapping shrimp activity, and thus differentiation of ecostate. Alternatively, biophony at frequencies below 1 kHz is dominated by fish sounds (Lobel *et al.*, 2010; Tricas and Boyle, 2014). Various activities of fishes (feeding, courtship, spawning, defence, escape) produce sounds that last from approximately 100 ms to a few seconds (Lobel *et al.*, 2010; Tricas and Boyle 2014) and are far less frequent than shrimp snaps (Tricas and Boyle, 2014). It appears, therefore, that 5 s samples fail to reflect the activity of fishes and that such short sample durations produce indices that are too variable to enable a reliable evaluation of differences in fish assemblages among ecostates. In contrast, a single 5 min sample can capture a large number of signals produced

by fishes. Similarly, although a sampling effort of 250 min should be adopted to capture the entire reef soundscape, recording a 20 min clip appears sufficient to obtain a reliable characterisation of the high frequency soundscape. This has important implications for conducting acoustic surveys, suggesting that numerous sites can be monitored during a single night using a single recorder.

The minimal sampling durations emphasized in the present study included samples to remove (i.e. containing wave noise, boat noise or noise of animals probing the hydrophone). While boat activity was reduced in the vicinity of Reunion Island reef slopes at night, a substantial number of samples was disturbed by waves, in spite of favourable oceanic conditions during deployments. This suggests that sampling effort could be reduced under calm sea states.

The time-consuming step of data screening and cleaning is still a major limitation for a wide implementation of PAM. While geophony or anthrophony may not influence indices like the ACI (e.g. Buscaino *et al.*, 2016), these sounds strongly affect the values of other indices such as amplitude (i.e. SPL or PSD), in particular in the frequency bands below 2 kHz (Hildebrand, 2009). For example, in our study, discriminating Varangue from Copacabana with SPL calculated on the 0.1-0.5 kHz bandwidth would have been more difficult without removing disturbed samples, as Copacabana was more exposed to waves which augmented low frequency sound levels. Ongoing advances in automated detection and classification of biophony (e.g. Lin *et al.*, 2017; Ibrahim *et al.*, 2018), geophony and anthrophony (e.g. Phillips *et al.*, 2018) are expected to bring effective tools for cleaning ambient sound samples soon.

In conclusion, this study provides a tested and validated optimised sampling scheme to compare the ecostate of coral reefs across the Indo-Pacific using PAM. This can facilitate the prioritisation of conservation targets, and aid in the detection of disturbances (i.e. ecostate changes). The successful application of the five complementary combinations optimised at Indian Ocean Reunion Island on West Pacific New Caledonian reefs suggests their wide applicability, and their capacity to detect ecological differences among sites with different species assemblages. We encourage additional studies in other regions to use this method and examine the use of further ecoacoustic indices. It is hoped that uptake of this methodology in the future will provide another tool for classifying reefs and allow remote sampling of reef ecostates at wider spatial scales.

Acknowledgements

We are grateful to Valentin Bouvot, Sophie Bureau, Lucas Bonnin, Germain Boussarie, Bertrand Bourgeois and Eric Folcher for their help on the field, and to Michel Kulbicki and Julio Urbina for their comments on an early draft. We thank the crew of research vessel Amborella (Government of New Caledonia) and the pilots of the Archamia (IRD Nouméa) for help in data collection, as well as the Reserve Naturelle Marine de La Réunion for authorising the work inside the marine reserve. The comments of three anonymous reviewers contributed to improve the manuscript. SE was supported by NORTEKMED S.A.S. and by a CIFRE fellowship, from the French ANRT, with agreement number 2015/1538.

3.5 Annexes chapter 3

Annex 3.1 - Materials and Methods: supporting information

Developing optimal indices from experimental data

Ecological surveys at Reunion Island sites

Site	Latitude (decimal degrees)	Longitude (decimal degrees)
Kiosque (KIOS)	-21.1827833	55.2838
Varangue (VARG)	-21.17355	55.2825
Copacabana (COPA)	-21.0977833	55.2288833
Igesa (IGES)	-21.1086333	55.2449167

Reef fish assemblages were evaluated using Underwater Visual Census (Labrosse, Kulbicki, & Ferraris, 2002) on each transect. During each census, a diver swam over the transect line identifying and counting all fishes within 2.5 m on either side of the central line. Highly mobile and wary species were enumerated on the first pass as the transect line was laid and all the remaining species during the second pass. Transects encompassed the entire water column from the seafloor to surface. All detected fishes were recorded.

Benthic composition was assessed along the same transects using the Medium Scale Approach (MSA) of Clua *et al.* (2006). Six 5 x 5 m quadrats were evaluated on each transect. Depth was measured in the centre of each quadrat along the transect. The availability of refuges was evaluated in each quadrat on a 1-6 scale, with 1 indicating the absence of any refuges (i.e. holes providing shelter for fishes or any other reef organisms) and 6 being the most complex reef matrix, with numerous refuges of diverse sizes. Scores of each quadrat were summed to produce a single measure by transect (min: 6; max: 36). Cover by benthic categories was evaluated on each quadrat on a 1-5 scale (1: cover comprised between 1 and 10%; 2: between 11 and 30%; 3: between 31 and 50%; 4: between 51 and 75%; 5: between 76 and 100%) as defined by Clua *et al.* (2006). Dead coral and live coral were calculated by transect as the mean cover across quadrats. Hard bottom cover included slabs (flat, smooth rocks), rocks, boulders, dead coral and live coral. Hard and soft bottom (sand, rubble, sediments, ...) represented 100% of cover. Octocorals, sponges, crustose coralline algae and macroalgal cover were evaluated on a second layer as they are found over-growing on hard and soft bottoms. Their cover was calculated as semi-quantitative cover index with a possible range from 0 to 30 on each transect.

Acoustic surveys: seasonal recordings

Seasonal variation was investigated at the four Reunion Island sites. Deployments were conducted during new moon only because new moon is considered the period of peak biological activity (Staaterman *et al.*, 2014) which may facilitate detecting potential seasonal changes. For each season, we deployed the two recording systems at two sites simultaneously (for at least three days centred around the middle of the new moon), and redeployed the same systems at the other two sites during the following new moon. We sampled Copacabana and Varangue in September 2016 (cool season) and March 2017 (hot season), Igesa and Kiosque in October 2016 (cool season) and April 2017 (hot season). Hot season recordings on Copacabana, Kiosque and Igesa were strongly disturbed by waves, less than 24h were available for analyses at these sites. The remaining recordings were obtained during calm sea states (Beaufort sea state < 3).

Data processing and definition of the indices to test: SPL and ACI calculations on seven bandwidths

Sound level was calculated as the Root Mean Square of Sound Pressure Level [rms(SPL)] (“SPL” in the following) using a software developed by NORTEKMED S.A.S. (Toulon, France). The software first calculated Sound Exposure Level (SEL) values with a Fast Fourier Transformation (FFT) size of 131,072 points and a Hamming window, matching a 0.762 Hz resolution. SPL values, in dB_{rms} re 1 µPa, were then calculated with formulas integrating SEL values and adapted for each sample duration.

Complexity of the signal was evaluated with the Acoustic Complexity Index (ACI) using the package *seewave* (Sueur *et al.*, 2008b) of R software. The ACI measures the variation in sound intensity within a recording over changing frequencies (see Pieretti, Farina & Morri 2011). Originally developed by these authors for analysing avian communities, the ACI was later successfully applied to marine habitats (e.g. Harris *et al.*, 2016, Bertucci *et al.*, 2016, Staaterman *et al.*, 2017). ACI were calculated on the entire length of the samples with a FFT size of 1024 points and a Hamming window, matching a 97.66 Hz resolution in the frequency domain, as recommended by Harris *et al.* (2016). Resolution in the time domain was 10 ms.

Based upon recent studies on coral reefs (e.g. Kaplan *et al.*, 2015; Bertucci *et al.*, 2016; Freeman and Freeman, 2016; Staaterman *et al.*, 2017), we initially selected seven bandwidths of interest for the calculation of SPL and ACI: 0.1-0.5 kHz, 0.5-1 kHz, 1-2 kHz, 2-7 kHz, 7-13 kHz, 13-20 kHz and the entire spectrum of 0.1-20 kHz. We examined correlations among both SPL and ACI values calculated for the seven bandwidths, using Pearson correlation to look for autocorrelations (see Annex 3.6). Index values for the entire spectrum (0.1-20kHz) and the higher frequency bands (2-7 kHz, 7-13 kHz and 13-20 kHz) were highly correlated for all sample durations in both lunar phase and seasonal datasets (see below); the mean Pearson correlation of these four bandwidths was 0.96 for SPL and 0.95 for ACI (Annex 3.6). To remove potential autocorrelations, we reduced the number of bandwidths of interest to four: 0.1-0.5 kHz, 0.5-1 kHz, 1-2 kHz and 2-7 kHz.

Testing the wider applicability of the selected sampling scheme

Site	Latitude (decimal degrees)	Longitude (decimal degrees)
ENT1	-18.3078333	162.9761833
GNL1	-19.5983667	163.3291667
ABO3	-22.3834445	166.2833333
ABO4	-22.3988889	166.2922222
MBE2	-22.3050556	166.1846111
MBE5	-22.35511	166.2389722

Based on the analysis of 90 min videos at each New Caledonian site, we calculated five metrics to evaluate the ecological state of the fish assemblages:

1- species richness: total number of species observed on the site

2- functional richness: total number of functional entities observed on the site. Functional entities were defined as the combination of six life-history traits: diet, species size class, schooling, daily activity, adult home range, and height in the water column. Diet was divided into six categories (H: herbivores, OM: omnivores, SI: sessile invertebrate feeders, MI: mobile invertebrate feeders, PK: plankton feeders, FC: piscivores). Species size, based on maximum recorded total length (FishBase, 2014), was divided into six size classes (S1: < 7 cm, S2: 7-15 cm, S3: 16-30 cm, S4: 31-50 cm, S5: 51-80 cm and S6: > 80 cm). Schooling was divided into solitary species (Sol), species living in pairs (Pair), species living in small groups (SmallG: 3-20 fish on average in a group), medium size groups (MedG: 20-50 fish) and large groups (LargeG: > 50 fish). Daily activity was divided into species active only during the day, species active only at night, and species active either during the day or the night. Adult home range was divided into sedentary species (Sed), mobile species (Mob - staying within the same reef for several days), and very mobile (VMob - constantly moving around and usually changing reefs within a day). Height in the water column was divided into species staying on the bottom (Bottom- benthic), species hovering just above the bottom (Low- demersal) and species hovering high above the reef (High-pelagic). Life-history traits were compiled for each species according to the classification used in recent articles (see e.g. Parravicini *et al.*, 2013; Mouillot *et al.*, 2014; Kulbicki *et al.*, 2015; Mellin *et al.*, 2016).

3- richness in obligate coral reef dwelling species: total number of habitat-specialised species observed on the site. These include coral-dwelling species, species that closely associate with live coral at settlement (see review in Pratchett *et al.*, 2008) and species associated with anemones, gorgonians, sponges and soft corals.

4- total abundance: sum of the MaxN for all the species observed on the site. The maximum abundance “MaxN” for a species is calculated as the maximum number of individuals of this species that can be observed on a single frame.

5- large species abundance: sum of the MaxN for all the species whose maximum recorded total length (FishBase 2014) is above 50 cm.

Annex 3.2 – Table S1

Number of clean samples obtained during each deployment at Reunion Island sites. Number of samples is detailed by time of day (day/night) and for the five sample lengths initially considered. In addition, number of samples is detailed by season (hot/cool) for seasonal datasets and by moon phase (NM: New Moon; FQ: First Quarter; FM: Full Moon; LQ: Last Quarter) for lunar datasets.

	1 h	30 min	5 min	1 min	5 sec
COPA	59	163	1373	6934	84704
<u>NM</u>	<u>8</u>	<u>25</u>	<u>263</u>	<u>1320</u>	<u>15934</u>
day	2	7	114	573	6886
night	6	18	149	747	9048
<u>FQ</u>	<u>23</u>	<u>58</u>	<u>412</u>	<u>2077</u>	<u>25135</u>
day	8	22	187	946	11559
night	15	36	225	1131	13576
<u>FM</u>	<u>5</u>	<u>18</u>	<u>242</u>	<u>1240</u>	<u>15660</u>
day	1	8	109	565	7182
night	4	10	133	675	8478
<u>LQ</u>	<u>23</u>	<u>62</u>	<u>456</u>	<u>2297</u>	<u>27975</u>
day	12	35	268	1353	16475
night	11	27	188	944	11500
VARG	65	183	1485	7548	92388
<u>NM</u>	<u>19</u>	<u>50</u>	<u>409</u>	<u>2049</u>	<u>25421</u>
day	3	14	172	863	11134
night	16	36	237	1186	14287
<u>FQ</u>	<u>21</u>	<u>54</u>	<u>382</u>	<u>1923</u>	<u>23273</u>
day	6	19	154	780	9516
night	15	35	228	1143	13757
<u>FM</u>	<u>8</u>	<u>28</u>	<u>290</u>	<u>1502</u>	<u>18389</u>
day	2	8	112	586	7035
night	6	20	178	916	11354
<u>LQ</u>	<u>17</u>	<u>51</u>	<u>404</u>	<u>2074</u>	<u>25305</u>
day	3	18	193	998	12349
night	14	33	211	1076	12956

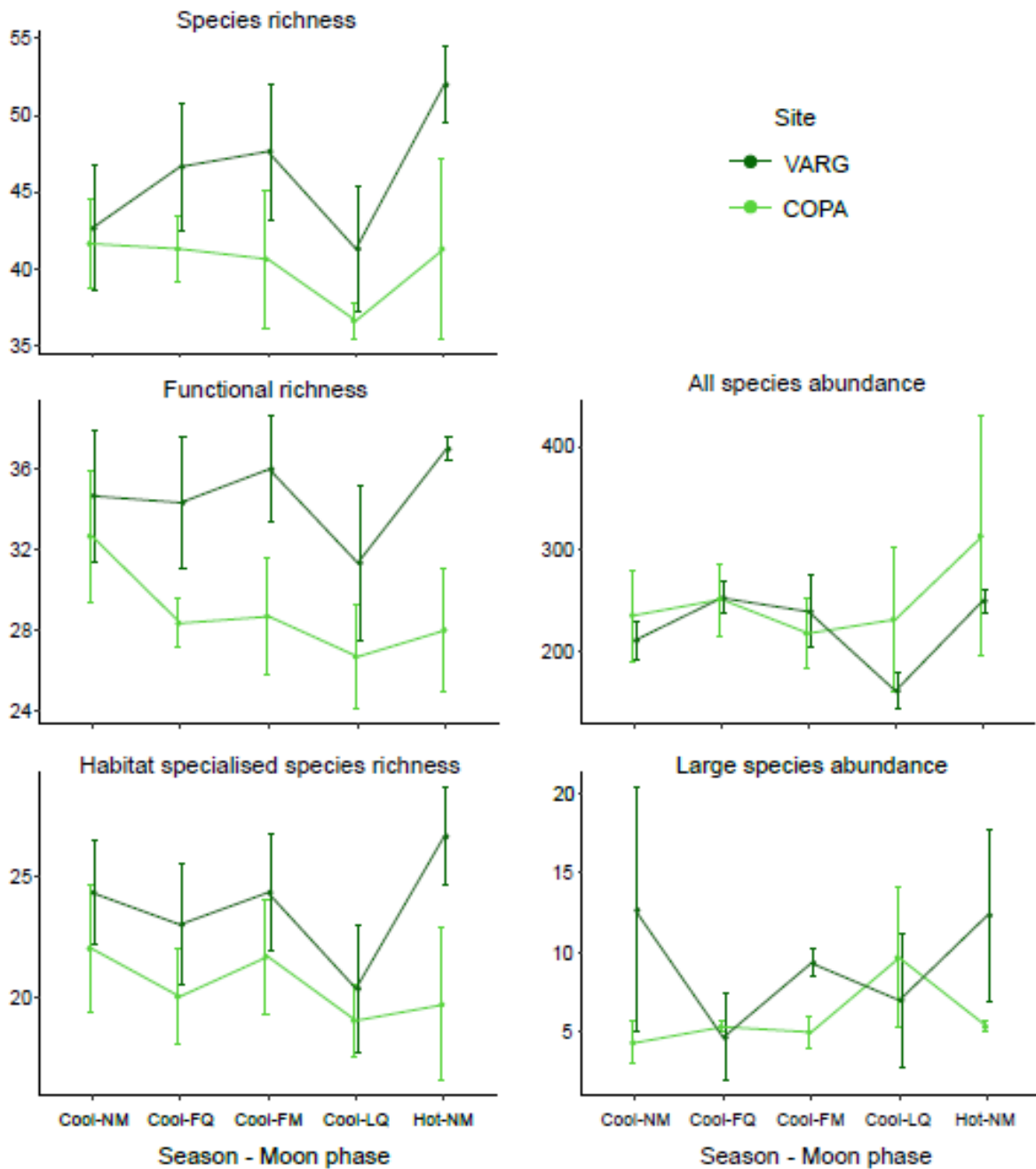
LUNAR DATASETS

SEASONAL DATASETS

	1 h	30 min	5 min	1 min	5 sec
COPA	12	35	351	1765	21375
<u>hot</u>	<u>4</u>	<u>10</u>	<u>88</u>	<u>445</u>	<u>5441</u>
day	0	1	24	122	1557
night	4	9	64	323	3884
<u>cool</u>	<u>8</u>	<u>25</u>	<u>263</u>	<u>1320</u>	<u>15934</u>
day	2	7	114	573	6886
night	6	18	149	747	9048
IGES	25	68	538	2697	33026
<u>hot</u>	<u>3</u>	<u>11</u>	<u>90</u>	<u>451</u>	<u>5601</u>
day	1	3	19	96	1212
night	2	8	71	355	4389
<u>cool</u>	<u>22</u>	<u>57</u>	<u>448</u>	<u>2246</u>	<u>27425</u>
day	11	30	244	1224	14954
night	11	27	204	1022	12471
KIOS	29	71	501	2541	30514
<u>hot</u>	<u>7</u>	<u>14</u>	<u>95</u>	<u>485</u>	<u>5827</u>
day	0	0	6	34	415
night	7	14	89	451	5412
<u>cool</u>	<u>22</u>	<u>57</u>	<u>406</u>	<u>2055</u>	<u>24687</u>
day	6	23	194	985	11847
night	16	34	212	1070	12840
VARG	38	102	870	4361	53371
<u>hot</u>	<u>19</u>	<u>52</u>	<u>461</u>	<u>2312</u>	<u>27950</u>
day	5	18	175	881	10703
night	14	34	286	1431	17247
<u>cool</u>	<u>19</u>	<u>50</u>	<u>409</u>	<u>2049</u>	<u>25421</u>
day	3	14	172	863	11134
night	16	36	237	1186	14287

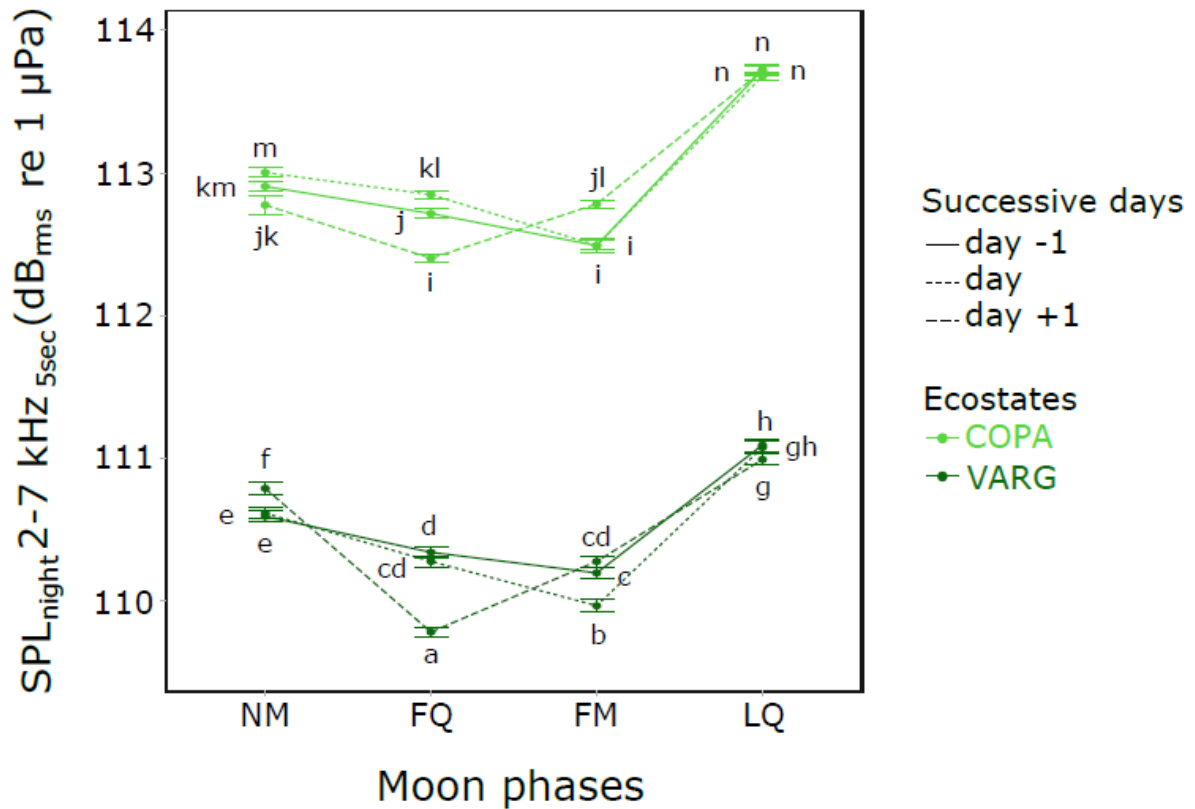
Annex 3.3 – Figure S1

Means (\pm SE) of fish metrics from the visual surveys conducted at Varangue and Copacabana during four consecutive moon phases in cool season, and during new moon in hot season. NM: New Moon, FQ: First Quarter, FM: Full Moon, LQ: Last Quarter.



Annex 3.4 – Figure S2

Mean SPL values (\pm asymptotic 95%CI) on the 2-7 kHz bandwidth for samples of 5 seconds recorded at night on Copacabana (COPA) and Varangue (VARG) during three days centred on four consecutive moon phases (NM: New Moon, FQ: First Quarter, FM: Full Moon, LQ: Last Quarter). Letters indicate significant differences among groups identified by multiple comparison Tukey's test at level 5%. Similar figures were constructed for each of the 64 combinations.



Annex 3.5 – Table S2

Values of ecological metrics and acoustic indices calculated on the six study sites in New Caledonia (see Annex 3.1 - supplementary methods for details)

SITE	Ecological metrics				
	SR	FR	Hab.Spe.SR	Total AB	Large spec AB
ABO3	62	45	44	324	16
ABO4	67	43	47	358	16
MBE2	59	44	41	128	9
MBE5	66	46	43	154	16
ENT1	82	57	45	378	45
GNL1	79	51	49	274	43

SITE	Acoustic indices				
	SPL 0,1-0,5kHz_5min	ACI 0,5-1kHz_5min	SPL 1-2kHz_5sec	SPL 2-7kHz_5sec	ACI 2-7kHz_5sec
ABO3	70.4	4.93	90.51	104.92	41.72
ABO4	70.02	5.00	92.3	106.38	39.85
MBE2	68.71	4.68	88.65	105.82	40.6
MBE5	68.1	4.57	88.5	105.16	40.45
ENT1	71.7	4.07	88.38	99.97	41.07
GNL1	73.26	4.84	90.24	101.77	44.08

Annex 3.6 – Table S3

Matrices of the correlations (Pearson's ρ) among ecoacoustic indices values, obtained for the 16 Reunion Island datasets: 2 temporal scales (moon phase/season) X 2 types of indices (SPL/ACI) X 4 sample durations (30min/5min/1min/5sec). Correlation values among indices calculated on the entire spectrum (0.1-20kHz) and the higher frequency bands (2-7 kHz, 7-13 kHz and 13-20 kHz) have been highlighted in grey. For each matrix, the mean Pearson's ρ among 0.1-20 kHz, 2-7 kHz, 7-13 kHz, and 13-20 kHz indices values is indicated in bold in the last column.

SPL: lunar datasets

30 min	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	0,09	0,44	0,81	0,97	0,98	0,97	0.95
0.1 - 0.5 kHz		0,63	0,24	0,11	0,06	0,05	
0.5 - 1 kHz			0,69	0,49	0,37	0,38	
1 - 2 kHz				0,86	0,74	0,74	
2 - 7 kHz					0,91	0,92	
7 - 13 kHz						0,95	

5 min	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	0,05	0,47	0,83	0,97	0,99	0,98	0.96
0.1 - 0.5 kHz		0,56	0,12	0,04	0,03	0,03	
0.5 - 1 kHz			0,65	0,48	0,43	0,43	
1 - 2 kHz				0,86	0,77	0,78	
2 - 7 kHz					0,93	0,93	
7 - 13 kHz						0,96	

1 min	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	0,09	0,45	0,81	0,97	0,98	0,97	0.95
0.1 - 0.5 kHz		0,62	0,19	0,08	0,06	0,05	
0.5 - 1 kHz			0,67	0,46	0,40	0,39	
1 - 2 kHz				0,85	0,75	0,75	
2 - 7 kHz					0,92	0,92	
7 - 13 kHz						0,96	

5 sec	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	0,09	0,45	0,81	0,97	0,98	0,97	0.95
0.1 - 0.5 kHz		0,62	0,19	0,08	0,06	0,05	
0.5 - 1 kHz			0,67	0,46	0,40	0,39	
1 - 2 kHz				0,85	0,75	0,75	
2 - 7 kHz					0,93	0,92	
7 - 13 kHz						0,96	

ACI: lunar datasets

30 min	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	0,04	-0,15	0,51	0,97	1,00	0,96	0.96
0.1 - 0.5 kHz		0,08	-0,14	-0,06	0,04	0,07	
0.5 - 1 kHz			0,69	-0,20	-0,21	-0,27	
1 - 2 kHz				0,51	0,46	0,35	
2 - 7 kHz					0,97	0,89	
7 - 13 kHz						0,96	

5 min	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	0,05	-0,07	0,57	0,97	0,99	0,95	0.95
0.1 - 0.5 kHz		0,17	-0,08	-0,04	0,04	0,06	
0.5 - 1 kHz			0,67	-0,15	-0,13	-0,17	
1 - 2 kHz				0,55	0,52	0,41	
2 - 7 kHz					0,96	0,87	
7 - 13 kHz						0,95	

1 min	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	0,13	0,05	0,57	0,95	0,98	0,94	0.93
0.1 - 0.5 kHz		0,28	0,03	0,02	0,09	0,12	
0.5 - 1 kHz			0,70	-0,05	-0,03	-0,03	
1 - 2 kHz				0,55	0,50	0,41	
2 - 7 kHz					0,93	0,83	
7 - 13 kHz						0,92	

5 sec	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	0,31	0,40	0,60	0,91	0,95	0,93	0.87
0.1 - 0.5 kHz		0,56	0,30	0,18	0,21	0,26	
0.5 - 1 kHz			0,76	0,28	0,27	0,30	
1 - 2 kHz				0,59	0,47	0,44	
2 - 7 kHz					0,84	0,74	
7 - 13 kHz						0,86	

SPL: seasonal datasets

30 min	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	-0,10	0,41	0,84	0,98	0,99	0,98	0.96
0.1 - 0.5 kHz		0,51	0,06	-0,11	-0,12	-0,10	
0.5 - 1 kHz			0,68	0,42	0,37	0,39	
1 - 2 kHz				0,85	0,80	0,80	
2 - 7 kHz					0,94	0,93	
7 - 13 kHz						0,97	

5min	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	-0,03	0,41	0,84	0,98	0,99	0,98	0.96
0.1 - 0.5 kHz		0,60	0,14	-0,06	-0,07	-0,03	
0.5 - 1 kHz			0,68	0,40	0,36	0,39	
1 - 2 kHz				0,86	0,79	0,80	
2 - 7 kHz					0,94	0,93	
7 - 13 kHz						0,96	

1min	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	-0,03	0,40	0,83	0,98	0,99	0,98	0.96
0.1 - 0.5 kHz		0,60	0,14	-0,06	-0,06	-0,03	
0.5 - 1 kHz			0,68	0,40	0,36	0,37	
1 - 2 kHz				0,86	0,78	0,78	
2 - 7 kHz					0,94	0,93	
7 - 13 kHz						0,96	

5sec	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	-0,03	0,41	0,84	0,98	0,99	0,98	0.96
0.1 - 0.5 kHz		0,59	0,13	-0,05	-0,05	-0,03	
0.5 - 1 kHz			0,67	0,41	0,37	0,37	
1 - 2 kHz				0,86	0,79	0,78	
2 - 7 kHz					0,94	0,93	
7 - 13 kHz						0,96	

ACI: seasonal datasets

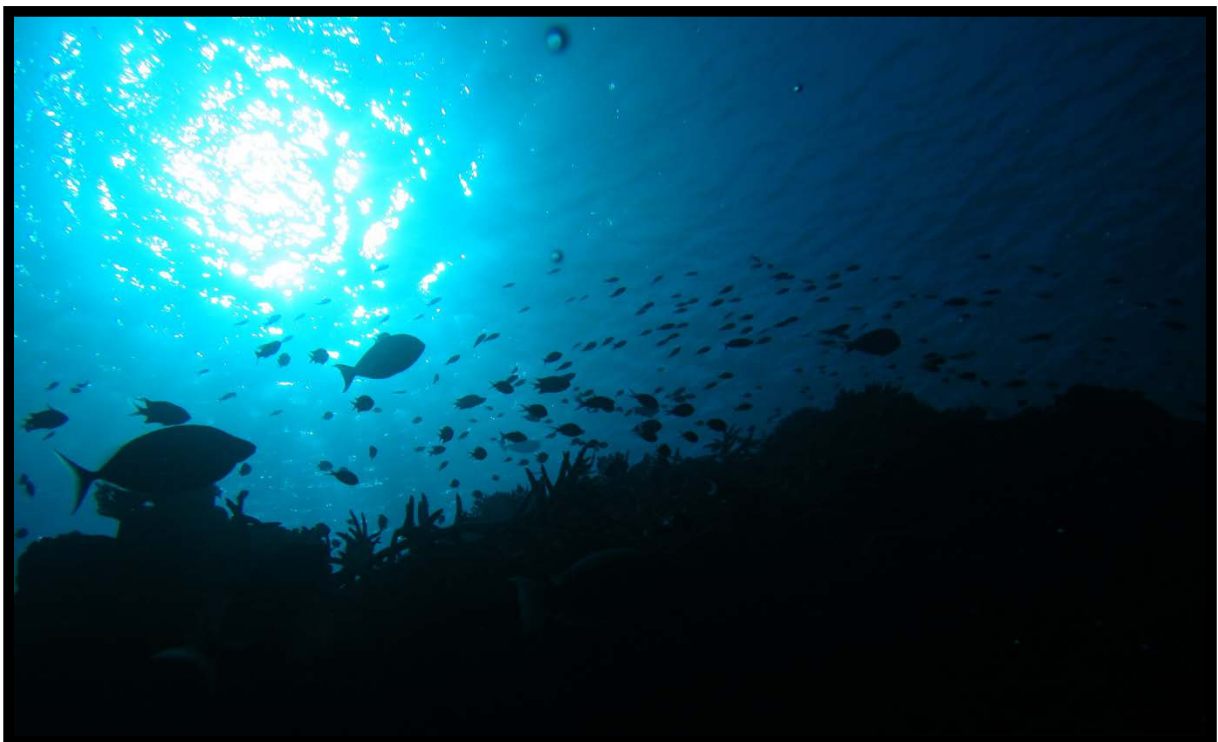
30 min	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	-0,25	0,43	0,84	0,99	1,00	0,99	0.98
0.1 - 0.5 kHz		0,09	-0,32	-0,31	-0,26	-0,25	
0.5 - 1 kHz			0,67	0,38	0,42	0,37	
1 - 2 kHz				0,82	0,82	0,79	
2 - 7 kHz					0,98	0,95	
7 - 13 kHz						0,98	

5 min	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	-0,25	0,38	0,83	0,98	1,00	0,98	0.97
0.1 - 0.5 kHz		0,18	-0,27	-0,31	-0,26	-0,25	
0.5 - 1 kHz			0,65	0,32	0,36	0,32	
1 - 2 kHz				0,80	0,81	0,78	
2 - 7 kHz					0,98	0,94	
7 - 13 kHz						0,98	

1 min	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	-0,13	0,40	0,80	0,97	0,99	0,97	0.96
0.1 - 0.5 kHz		0,29	-0,13	-0,20	-0,17	-0,14	
0.5 - 1 kHz			0,67	0,32	0,36	0,33	
1 - 2 kHz				0,77	0,76	0,73	
2 - 7 kHz					0,96	0,91	
7 - 13 kHz						0,96	

5 sec	0.1-0.5 kHz	0.5-1 kHz	1-2 kHz	2-7 kHz	7-13 kHz	13-20 kHz	
0.1 - 20 kHz	0,21	0,49	0,69	0,93	0,96	0,95	0.90
0.1 - 0.5 kHz		0,58	0,26	0,09	0,12	0,18	
0.5 - 1 kHz			0,76	0,40	0,38	0,40	
1 - 2 kHz				0,67	0,58	0,55	
2 - 7 kHz					0,87	0,80	
7 - 13 kHz						0,89	

Chapitre 4. Liens entre indices écoacoustiques et fonctions clé des récifs coralliens



©Simon Elise

Les études bioacoustiques menées dans les récifs coralliens ont identifié la production de sons de façon volontaire par de nombreux organismes, tels que les poissons par exemple (i.e. vocalisations). Elles ont également mis en évidence la production involontaire de sons par ces organismes, en lien avec leurs déplacements ou leurs activités d'alimentation par exemple. L'ensemble de ces sons est intimement lié au fonctionnement de l'écosystème. Les études visant à développer des indices écoacoustiques dans les écosystèmes récifaux se sont cependant majoritairement focalisé sur des aspects taxonomiques (e.g. lien entre caractéristiques des paysages sonores et richesse spécifique).

Alors que le maintien du fonctionnement des écosystèmes dans un contexte de changements rapides émerge comme une priorité absolue de conservation, le chapitre 4 propose une première exploration du potentiel des indices écoacoustiques à évaluer les fonctions clés des écosystèmes coralliens.

Ce chapitre constitue le premier volet du rapport scientifique remis aux gestionnaires de l'île Europa dans le cadre du projet CORCOPA (voir présentation du projet en Annexes 6.1 et 6.2). Les résultats obtenus ont au moins deux implications en terme de gestion : i) les résultats d'éventuelles études acoustiques ponctuelles réalisées sur ces mêmes sites à l'avenir pourront être comparés aux niveaux établis en avril 2018 ; ii) les liens établis vont pouvoir guider l'interprétation écologique des variations acoustiques enregistrées en continu par la station autonome de suivi installée à Europa.

Assessing key ecosystem functions through soundscapes: a new perspective from coral reefs

Simon Elise^{1,2,3}, Isabel Uribina-Barreto^{1,3,4}, Romain Pinel⁵, Vincent Mahamadaly⁵, Sophie Bureau^{1,3}, Lucie Penin^{1,3}, Mehdi Adjeroud^{3,6}, Michel Kulbicki^{3,6}, J. Henrich Bruggemann^{1,3}

¹UMR 9220 ENTROPIE, Université de La Réunion
97744 Saint-Denis, La Réunion, France

²NORTEKMED S.A.S.
83078 Toulon, France

³Laboratoire d'Excellence CORAIL
66000 Perpignan, France

⁴CREOCEAN OI
97490 Sainte-Clotilde, La Réunion, France

⁵GEOLAB S.A.S.
97438 Sainte-Marie, La Réunion, France

⁶UMR 9220 ENTROPIE, IRD, UPVD
66860 Perpignan, France

Publié dans *Ecological Indicators*

Elise S., Uribina-Barreto I., Pinel R., Mahamadaly V., Bureau S., Penin L., Adjeroud M., Kulbicki M., Bruggemann J.H. (2019b) Assessing key ecosystem functions through soundscapes: a new perspective from coral reefs. *Ecological Indicators*, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105623>

Abstract

The functioning of tropical coral reefs is imperilled by climate change, overfishing, and decreasing water quality. Maintaining their capacity to provide goods and services will critically depend on our ability to monitor their functioning at appropriate spatial and temporal scales. Given the constraints of traditional methods to respond to those needs, the potential of complementary tools such as Passive Acoustic Monitoring (PAM) is emerging. Coral reef soundscapes (i.e. ambient sound) encompass sounds produced by numerous organisms. Soundscape characteristics quantified by ecoacoustic indices have been found to reflect general ecosystem properties, such as diversity and abundance of fishes, and coral cover. The present study tested, on the virtually pristine coral reefs around Europa Island, South-West Indian Ocean, the capacity of acoustic indices to assess key ecosystem functions. Soundscapes were recorded during 2 h, and ecosystem functions were evaluated using video footage of the fish assemblages and underwater photogrammetry of the benthic landscapes. We found significant and strong correlations between six ecoacoustic indices and six key ecosystem functions, including habitat features and fish assemblage characteristics. The six ecoacoustic indices were representative of several combinations of frequency, amplitude and time analysis domains, highlighting the diversity of the functional information conveyed by soundscapes. Our findings reveal that a 2 h daytime recording on a coral reef could provide sufficient acoustic information to characterise major ecosystem functions of a site. This should facilitate the detection of functional disturbances at temporal and spatial scales adapted to the rapidity of upcoming climate changes. Our results also highlight the potential of ecoacoustics to bring novel and relevant insights in the functioning of ecosystems.

Key-words: Passive Acoustic Monitoring, coral reefs, soundscape, ecoacoustic indices, key ecosystem functions, conservation

4.1 Introduction

In the context of worldwide ecological disruption and decline of coral reef ecosystems (Hughes *et al.*, 2017), conservation strategies presently focused on the preservation of biodiversity should integrate the identification and maintenance of the ecosystem functions that are crucial for sustaining coral reefs (Hughes *et al.*, 2017; Bellwood *et al.*, 2019a). Also, notwithstanding the utmost importance of conserving marine biodiversity, it is critical to secure the services that even altered reef ecosystems can continue to provide to humans in the future (Hughes *et al.*, 2017). These benefits mostly rely on ecosystem functioning which is particularly imperilled by climate change, but also by local pressures like fishing and decreasing water quality (Bellwood *et al.*, 2012; MacNeil *et al.*, 2015; Harborne *et al.*, 2016). Thus, maintaining productive coral reefs will depend on our ability to rapidly detect functional disturbances and losses across multiple spatial scales, and respond in a time-effective manner with locally-adapted conservation measures involving human interventions (Hughes *et al.*, 2017; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2018). A first issue to solve is the deficit of operational methods and indicators for monitoring ecosystem functions. These should be simultaneously: i) well correlated to the functions evaluated; ii) easy to understand for management applications; iii) rapid to assess and reliable; iv) replicable across multiple spatial and temporal scales.

In this study, we considered that an ecosystem function was “the movement or storage of energy or material within an ecosystem” as defined by Bellwood *et al.* (2019a); we focussed on the key functions identified by Harborne *et al.* (2016) in their review: corals, algae, habitat complexity, plankton, invertebrates, plankton feeders, herbivores, and tertiary consumers.

As primary ecosystem engineers, scleractinian corals directly control processes as diverse as providing habitat for associated reef organisms, generating sand and promoting the recycling of organic matter (Wild *et al.*, 2011). Darling *et al.* (2012) consider coral growth form as one of the most important coral life history traits, determining the ecological functions fulfilled by corals (Bellwood *et al.*, 2019a). This implies that the functional characteristics of coral communities strongly depend on the relative abundance of the different coral growth forms present (González-Barrios and Álvarez-Filip, 2018). The diversity of coral growth forms, more than total live coral cover *per se*, also determines habitat complexity (Darling *et al.*, 2017; González-Barrios and Álvarez-Filip, 2018) which is a strong predictor of the taxonomic and functional structure of fish (e.g. Graham and Nash, 2013; Darling *et al.*, 2017) and invertebrate assemblages (Idjadi and Edmunds, 2006), as well as the recruitment of fish species (e.g. Pratchett *et al.*, 2008). Like corals, fleshy algae partake in bio-chemical cycles and play a significant role in shelter provision and habitat choice for reef organisms (Afeworki *et al.*, 2013; Fulton *et al.*, 2019). Growing faster, they permanently compete with corals for space, inducing a dynamic spatio-temporal equilibrium between coral-dominated states and states dominated by macroalgae (Hughes *et al.*, 2017; Fulton *et al.*, 2019).

Fish grazing on hard substrates, and particularly parrotfishes, contribute to four main benthic ecosystem processes: removal of algae, external bioerosion, coral predation and redistribution of sediments (Bellwood *et al.*, 2012). Most, but not all of grazing fishes are herbivores. We chose “grazers” as a generic term, even if this word may designate a more restricted group of herbivorous fishes (Green and Bellwood, 2009). By capturing zooplankton, planktivores introduce and sequester nutrients from both oceanic and lagoon ecosystems to the reef food web (Hamner *et al.*, 2007), while tertiary consumers are essential for food web stability (Bascompte *et al.*, 2005).

These ecosystem functions can be evaluated by traditional survey methods such as underwater visual census, photography and video footage, which produce both detailed (i.e. to species level) and quantitative assessments (i.e. substrate cover, abundance and biomass of mobile organisms). However, such surveys are limited in spatial and temporal coverage as they require high amounts of expert time in the field and for analysis, involving logistical constraints and elevated costs. Moreover, the presence of divers and variations of visibility can introduce sampling biases (Emslie *et al.*, 2018), while Bellwood *et al.* (2019a) argue that ecosystem functions are likely to be significantly underestimated using visual census. For these reasons, traditional methods should be combined with other tools to implement time and spatially efficient monitoring networks.

Passive Acoustic Monitoring (PAM) has great potential to help responding to the current marine conservation challenge. In fact, it requires low sampling efforts (Elise *et al.*, 2019a), and can be implemented from the surface without specific technical skills (e.g. Kennedy *et al.*, 2010), using recorders moored on the seafloor (e.g. this study) or drifting buoys (e.g. Lossent *et al.*, 2017), drastically reducing human costs and avoiding monitoring biases due to divers' presence. In addition, sampling schemes can be repeated identically across multiple spatial and temporal scales and the fully digital raw data produced can be easily compared among localities, stored, exchanged, and re-analysed when needed (Gibb *et al.*, 2019).

By recording ambient sound on a site (i.e. the soundscape), PAM captures a multitude of soniferous activities (feeding, courtship, spawning, defence, escape, etc.), some of which are intimately related with ecosystem functions (e.g. parrotfishes scraping the substrate). As such, PAM could be a particularly relevant tool to assess these functions. While cataloguing and automatic classification of the sounds produced by individual species have made considerable progress over the last decade (see Tricas and Boyle, 2014; Ibrahim *et al.*, 2018), Gibb *et al.* (2019) argue that this approach may be best suited to species-focused assessments rather than broader scope ecological monitoring, for which they recommend the use of ecoacoustic indices, especially in highly diverse ecosystems.

A suite of such indices has been developed to evaluate global ecological features through ecosystems' soundscapes (e.g. Sueur *et al.*, 2014). These indices have been shown capable of reflecting differences in species richness, phylogenetic diversity, or ecological state (see Gasc *et al.*, 2017 for terrestrial examples; Lindseth and Lobel, 2018 for marine examples). On coral reefs, amplitude (estimated by either Sound Pressure Level -SPL- or Power Spectral Density -PSD-) and Acoustic Complexity Index (ACI; Pieretti *et al.*, 2011) have been the mostly used acoustic indices. High values of these indices in the lower frequencies (<1 kHz) indicate diverse and abundant reef fish assemblages, high coral cover and richness, high crustose coralline algae cover, high structural complexity or high density of mobile macro-invertebrates (Kennedy *et al.*, 2010; Kaplan *et al.*, 2015; Bertucci *et al.*, 2016; Freeman and Freeman, 2016; Staaterman *et al.*, 2017). Conversely, elevated levels of these indices in the higher frequencies (>2 kHz) usually indicate more degraded ecological states, with high dead coral cover (Nedelec *et al.*, 2015), abundant photosynthetic macroalgae (Freeman and Freeman, 2016; Freeman *et al.*, 2018) and high densities of snapping shrimps, which are the dominant sound producers of higher frequencies (e.g. Radford *et al.*, 2014; Kaplan *et al.*, 2015; Lillis and Mooney, 2018). The ecoacoustic indices that have been developed hitherto on coral reefs are more oriented towards ecological state assessments than to monitoring functions. Apart from Freeman and Freeman (2016) and Freeman *et al.* (2018), who highlighted indices correlated with habitat complexity and macroalgal photosynthetic activity, respectively, we found no study describing links between explicitly identified

ecosystem functions and ecoacoustic indices calculated from soundscape recordings, whereas this potential has been emphasized by Blumstein *et al.* (2011) and Gasc *et al.* (2017).

The main objective of the present study was to evaluate the potential of Passive Acoustic Monitoring to reliably identify and evaluate specific key ecosystem functions, based on a coral reef study. We examined correlations between key functions assessed by imagery and a suite of acoustic indices, including some that have not been used in the marine realm to date. To focus strictly on the relationship between biophony and ecosystem functions, we conducted this study on the nearly pristine coral reefs of Europa Island (Figure 4.1), an isolated no-take area where anthrophony would not affect the recordings. In addition, soundscapes were recorded under particularly quiet conditions in terms of waves, wind and rain, to minimise the influence of geophony.

4.2 Materials and methods

4.2.1 Study area

In April 2018, we conducted image-based ecological surveys and acoustic recordings at nine sites on the slopes of Europa Island's fringing reefs, in the southern Mozambique channel (Figure 4.1). Europa Island is a near-pristine and isolated atoll (about 300 km from the nearest shore of Madagascar), whose access is restricted by military presence for almost 50 years, and protection by statute (no-take area) for over 20 years (Chabanet *et al.*, 2016). Its coral reefs comprise a planar area of 18 km², characterised by an exceptionally high biomass of fishes, including sharks, high live coral cover, locally exceeding 80%, and low algae cover (Chabanet *et al.*, 2016). The presence of large piscivores, herbivores and large schools of planktivores, as well as the contrasts in fish assemblages and benthic communities among sites reported by Chabanet *et al.* (2016) were of particular interest for our study. All sites were between 10 and 15 m depth, and were selected to reflect the diversity of reef slope habitats found around Europa Island (Figure 4.1 and Annex 4.2):

- EU1, EU2, EU3: exposed sites with gentle slopes and high cover of living substrate (> 50%);
- EU7, EU8, EU9: sites with steep slopes and high cover of living substrate (> 50%);
- EU10, EU11, EU12: sheltered sites with gentle slopes and relatively low cover of living substrate (< 45%).

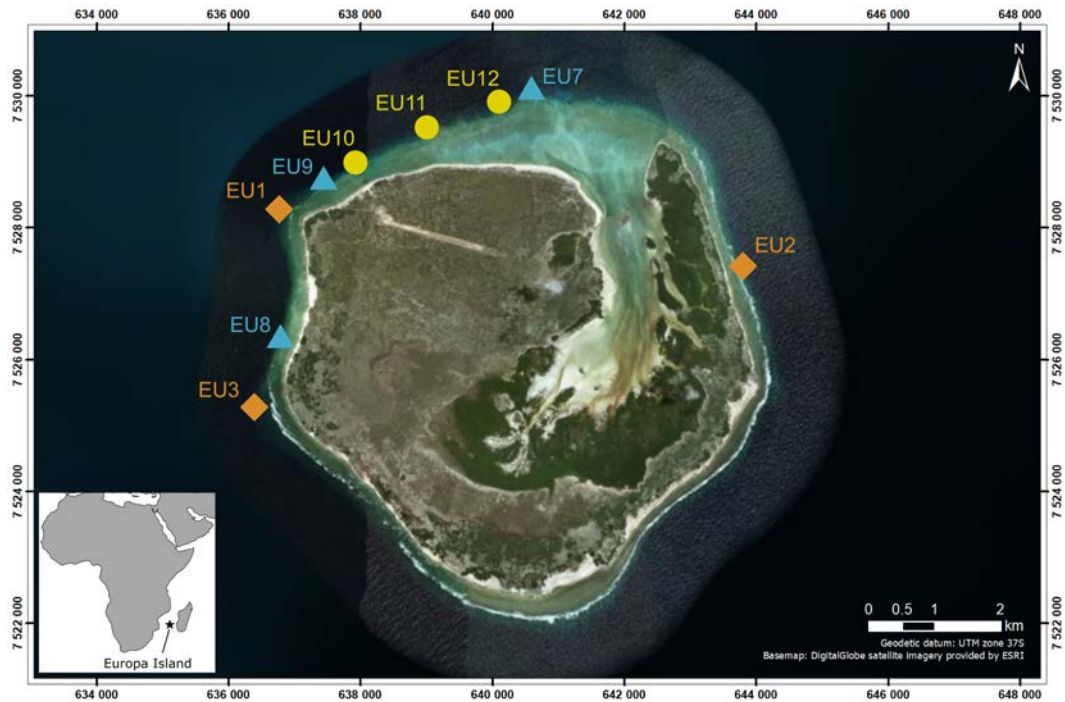


Figure 4.1. Location of the nine sites sampled on the outer reef slopes of Europa Island. Orange diamonds (EU1, EU2, EU3) indicate gentle slope sites exposed to wave action; yellow circles (EU10, EU11, EU12) correspond to sheltered gentle slope sites; blue triangles (EU7, EU8, EU9) correspond to steep slope sites.

4.2.2 Evaluation of key ecosystem functions

“Benthic functions”

At each site, a pair of divers carried out an image acquisition procedure designed to cover an area of 150 m² (15 x 10 m). Each diver was equipped with a Sony Alpha 7II camera with Sony FE16-35mm F4 lens in a Nauticam NA-A7II housing and 180 mm glass dome port. Photographs were taken while swimming in a boustrophedonic pattern 3 m above the substrate with cameras pointing downwards. Additional pictures were taken closer to high-complexity landscape components to capture parts that were invisible from above. Depth of eight ground control points placed across the surveyed area was measured with a dive computer, while their geographical coordinates were recorded with a GPS at the water surface, allowing to orient and georeference the site. Three scale bars were placed in the area for accurate scaling during photogrammetric processing. Depending on topography and structural complexity, between 500 to 1300 images were taken at each site.

A three-dimensional model of each site was constructed by photogrammetry using Pix4Dmapper Pro software (v4.2.26). The spatial resolution of the models (i.e. the ground sampling distance – GSD) was < 1 cm. Orthomosaics (geometrically rectified photographic projection) and Digital Surface Models (DSM; projection of the bottom elevation) were exported from the 3D models in order to evaluate different coral growth form covers and habitat complexity. Prior to analyses, the orthomosaics and DSMs were clipped to a plane area of exactly 150 m² in Global Mapper v19.0 software (Blue Marble Geographics, 2018). Three-dimensional surface was computed from the DSM with the “Surface Volume” tool (3D Analyst Extension) in ArcGIS 10 (ESRI, 2018). Habitat complexity was calculated as the ratio of 3D surface to 2D surface (i.e. 150 m²).

Cover of seven different coral growth forms (Annex 4.2; Veron, 2000) was estimated on the orthomosaic. Individual live coral colonies were delineated as polygons and the area of each polygon

computed in QGIS (QGIS Development Team, 2018). Polygons were classified according to growth form, their areas summed and converted to percentage of total surface area. For simplicity, we focussed on the two most contrasting forms (i.e. suggesting contrasting functions) that were well represented in the benthic communities across the study sites (Annex 4.2): i) encrusting and ii) laminar, foliose, helmet-shape (LFH) corals. Three “benthic functions” were thus considered: encrusting corals, LFH corals and habitat complexity.

“Fish functions”

Video footage was used to evaluate the diversity, abundance and biomass of fish assemblages at each site (e.g. Myers *et al.*, 2016). Stereo-cameras (two GoPro cameras, San Mateo, USA) affixed 50 cm above the substrate filmed during 90 min. Cameras were oriented so that footage captured half substrate and half the water column above. We identified individual fish and estimated an index of abundance and biomass for each species, using the software EventMeasure (SeaGIS, Bacchus Marsh, Australia). The maximum abundance “MaxN” for a species was calculated as the maximum number of individuals of this species that can be observed on a single frame of the footage. Size of these individuals was measured, and their biomass evaluated, to calculate the maximum biomass “MaxB” of this species. Diet and size class, based on maximum recorded total length (FishBase, 2018), were compiled for each species.

Diversity, abundance and biomass (logarithm) were calculated for three functions: grazers, planktivores, and tertiary consumers. Grazers included the scrapers/small excavators and grazers/detritivores species described in Green and Bellwood (2009). Planktivores were defined relying on species diet only. Tertiary consumers were defined as piscivorous and mobile invertebrate feeding species whose maximum recorded total length is > 50cm. Species corresponding to these three functions are indicated in Annex 4.3. As these functions can be considered alternatively in terms of diversity, abundance or biomass, each fish function was initially represented by three variables in our analyses.

Among the key functions highlighted by Harborne *et al.* (2016), algae, plankton and invertebrates could not be assessed. Indeed, the orthomosaics generated by photogrammetry are not well suited to assess algal abundance, while due to logistical constraints we could not assess plankton and invertebrate abundances. Hence our study focussed on six key functions represented by twelve variables (Table 4.1).

Table 4.1. List of the six key ecosystem functions considered in this study (from Harborne *et al.*, 2016) and the twelve corresponding variables tested. DIV: diversity; ABUND: abundance; Log BIOM: natural logarithm of biomass.

Key ecosystem function	Variable tested
Encrusting corals	Encrusting coral cover
Laminar, foliose, helmet-shape (LFH) corals	LFH coral cover

Habitat complexity	Habitat complexity
Herbivores	Grazers (DIV) Grazers (ABUND) Grazers (Log BIOM)
Planktivores	Planktivores (DIV) Planktivores (ABUND) Planktivores (Log BIOM)
Tertiary consumers	Tertiary consumers (DIV) Tertiary consumers (ABUND) Tertiary consumers (Log BIOM)

4.2.3 Evaluation of coral reef soundscapes

Underwater soundscapes were recorded using a TC 4014-5 omnidirectional hydrophone (linear Frequency range: 30Hz to 100kHz \pm 2dB; sensitivity: -186 dB re 1 V μ Pa $^{-1}$; RESON, Slangerup, Denmark) fixed to a large aluminium tripod and connected to an acquisition chain (preamplifier with gain set at 20dB, acquisition card, and PC inside a waterproof container) designed by NORTEKMED S.A.S (Toulon, France). The hydrophone was fixed at the top of the tripod (approx. 1.5 m above the substrate), facing downwards to reduce the capture of ambient sea surface noise. The tripod was tied to the reef to prevent any movement during acoustic recordings. The recording system was calibrated with a Brüel & Kjaer 4229 hydrophone calibrator (Nærum, Denmark), and programmed to record continuously at a sampling rate of 100 kHz and 16 bits-depth, providing an analysis range of 0-50 kHz.

At each site, soundscape was recorded for a minimum of two hours between 9:30 am and 3:30 pm, a time slot identified to present relatively constant reef organisms' activities (e.g. Myers *et al.*, 2016), as well as stable soundscapes (Elise *et al.*, 2019a). Sound recordings were performed at the same sites where benthic habitat was assessed, simultaneously to video footage assessing fish assemblages, with no divers present in the vicinity of the video or audio recording systems. Sound recording malfunction necessitated resampling four sites in the days following the video footage of fish assemblages. Given the short-term stability of soundscapes and biological activities we consider that this inconvenience did not jeopardize the validity of the study.

The continuous acoustic recording from each deployment was divided into 5 min samples, a duration that we found adapted to coral reef soundscapes' assessment in a previous study (Elise *et al.*, 2019a). Each acoustic sample was individually inspected using spectrograms, and also listened to when necessary, to eliminate samples containing wave or boat noise, or noise of animals probing the hydrophone. Spectrograms were visualised using a software developed by NORTEKMED S.A.S (FFT size 131,072 points, no overlap, hamming window; rms of SPL are calculated for each second to be displayed). Due to favourable meteorological conditions, only very few samples were eliminated. Twenty-four "clean" 5 min sound samples (.wav) were available for each of the nine sites.

For each sample, we calculated three ecoacoustic indices commonly used in marine studies (SPL, H and ACI) and three less known indices (BI, sh and th) (Table 4.2). SPL was computed with a software developed by NORTEKMED S.A.S (Toulon, France); H, ACI, sh and th were calculated using R package 'seewave' (Sueur *et al.*, 2008b), and BI was calculated using R package 'soundecology' (Villanueva-

Rivera and Pijanowski, 2016). See Annex 4.1 for details on the calculation of these acoustic indices. Apart from SPL which measures sound amplitude, these indices evaluate the acoustic diversity of a site in several ways.

Table 4.2. List of the acoustic indices calculated (more details in Sueur, 2018).

Sound-analysis domain	Acoustic index	Definition
Frequency - amplitude	Sound Pressure Level (SPL)	Ratio of the absolute local sound pressure (caused by a sound wave) and the reference level (P_{ref} underwater = 10^{-6} Pa) on a logarithmic scale (in dB), between two frequency limits
	Bioacoustic Index (BI)	Area under the curve of the dB mean spectrum between two frequency limits
	Spectral entropy (sh)	Shannon evenness of the frequency spectrum. sh was converted to spectral variability (sv) with the relation $sv = 1 - sh$
Time - amplitude	Temporal entropy (th)	Shannon evenness of the amplitude envelope. th was converted to temporal variability with the relation $tv = 1 - th$
Frequency - time - amplitude	Acoustic entropy index (H)	Multiplication of sh by th
	Acoustic Complexity Index (ACI)	Measure of the complexity of Short-time Discrete Fourier Transform matrix, giving more importance to sounds that are modulated in amplitude and, hence, reducing the importance of sound with a rather constant amplitude

While several studies on coral reefs have considered relatively wide frequency bands for indices calculations (i.e. 0-1 or 0-2 kHz versus > 2 kHz; e.g. Bertucci *et al.* 2016; Staatermann *et al.* 2017), others have focussed on more limited bandwidths (e.g. Kennedy *et al.*, 2010; Kaplan *et al.*, 2015; Freeman and Freeman, 2016). The results of these studies suggest that the key functions targeted in the present study (Table 4.1) may be related with acoustic activities below 1 or 2 kHz. For completeness, each of the six indices was calculated on five bandwidths: 0.1-0.5 kHz; 0.5-1 kHz; 1-2 kHz; 2-7 kHz; and the full bandwidth 0-50 kHz. Reef organisms' acoustic activities have been reported below 0.1 kHz (see e.g. Lobel *et al.*, 2010). However, the 0-0.1 kHz band is heavily subject to perturbations by waves - even under globally calm conditions - or commercial shipping, as these low frequencies propagate over long ranges (Hildebrand, 2009). Hence, we excluded frequencies below 0.1 kHz from our analyses.

We thus examined 30 different acoustic combinations (six indices x five bandwidths) in this study. Each index was averaged across the twenty-four 5 min samples available to obtain a single value for each site.

4.2.4 Statistical analyses

All statistical analyses were performed with R software (Version 3.5.0, R core Team 2018), with all tests at 0.95 significance level.

We first visualised the functional differences among the nine sites with three Principal Component Analyses conducted on the variables representing ecosystem functions.

We then examined the correlations among the twelve variables representing the six ecosystem functions (Table 4.1) and the 30 acoustic combinations. For each “benthic function”, we retained the best correlated acoustic index (i.e. with the highest significant Pearson correlation coefficient). For each “fish function” (i.e. grazers, planktivores, tertiary consumers), we retained the highest coefficient amongst diversity, abundance or biomass. We thus obtained six ecosystem function-acoustic index associations.

Values of the six functions on the one hand, and the six acoustic indices on the other hand, were visualised with a radar plot for each site. Radar plots of ecosystem functions and acoustic indices were superimposed. As a radar plot surface area depends on the order of the vertexes of the polygon, we calculated the mean surface area obtained across all possible permutations. We finally compared the mean plot area values for functions and acoustic indices to evaluate the potential of the suite of acoustic indices to reflect general ecosystem functioning.

4.3 Results

The sites revealed marked differences in their functional aspects as evaluated with the six key functions (Figure 4.2 and Annex 4.4), corresponding to three different habitat types. Results were consistent regardless whether “fish functions” were considered in terms of diversity, abundance or biomass (Figure 4.2). Exposed gentle slopes were characterised by higher encrusting coral cover and lower habitat complexity, while sheltered gentle slopes presented lower LFH coral cover. All key ecosystem functions values except encrusting coral cover were higher on the steep slopes sites (Figure 4.2).

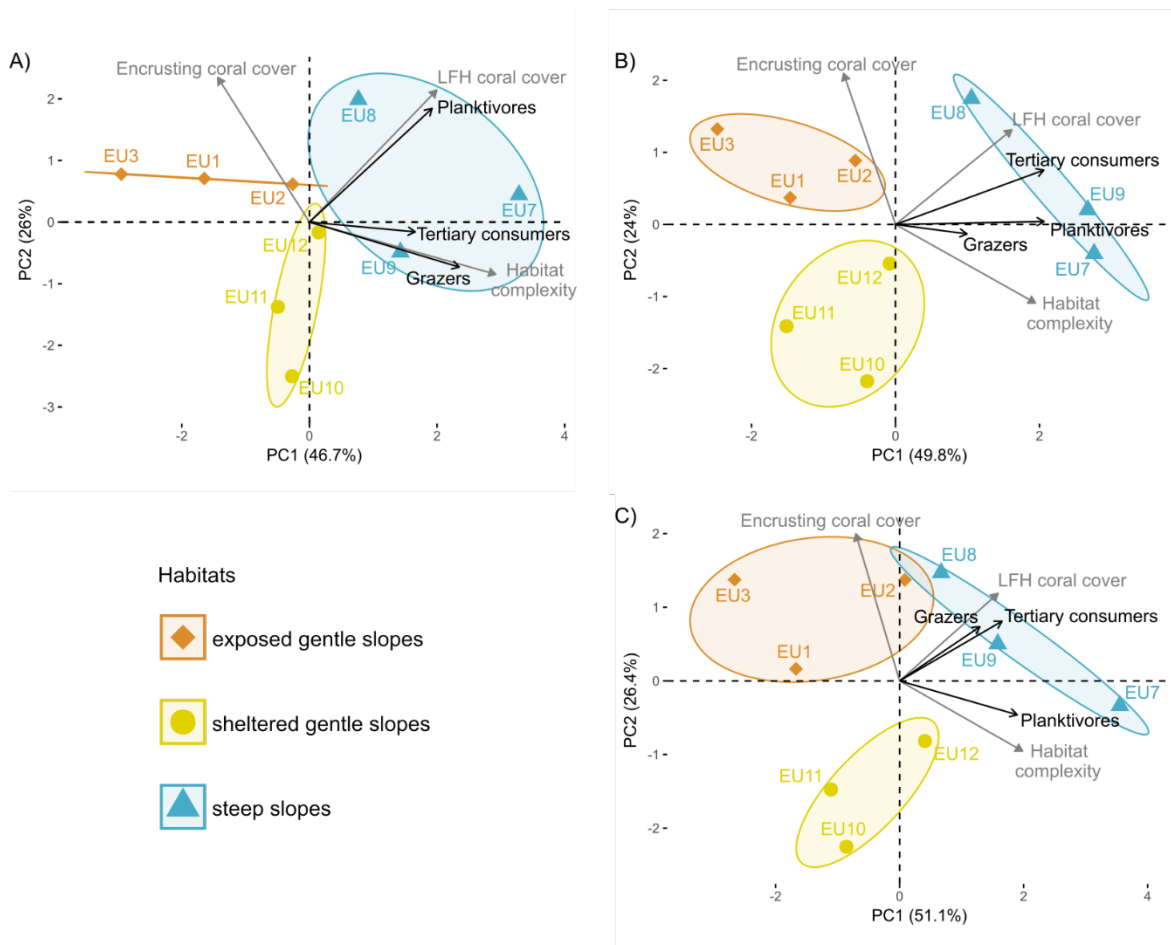


Figure 4.2. Principal Component Analyses performed on the six ecosystem functions with fish functions considered: A) in diversity; B) in abundance; C) in biomass (logarithm). LFH: laminar, foliose, helmet-shaped. Confidence ellipses at 0.95 significance level are indicated, i.e. ellipses would include 95% of the observations.

A comparison of two 5 min sound samples, representative of the soundscapes of the most functionally contrasted sites EU3 and EU7 (Figure 4.2), illustrates how acoustic characteristics may differ among sites. In this example, global sound energy was higher at the gently sloping site EU3 (Figure 4.3A and D), but spectrograms and frequency spectra revealed that this energy was mostly contained in the higher frequency band (> 2 kHz) (Figure 4.3B). In contrast, the steeply sloping site EU7 exhibited more energy than EU3 in the lower frequency bands (0.1-0.5 kHz, and, to a lesser extent, 0.5-1 kHz; Figure 4.3C). Frequency spectra (Figure 4.3B) also revealed that energy was more balanced between low and high frequency bands at EU7 than at EU3, the latter presenting higher spectral variability (Figure 4.3B).

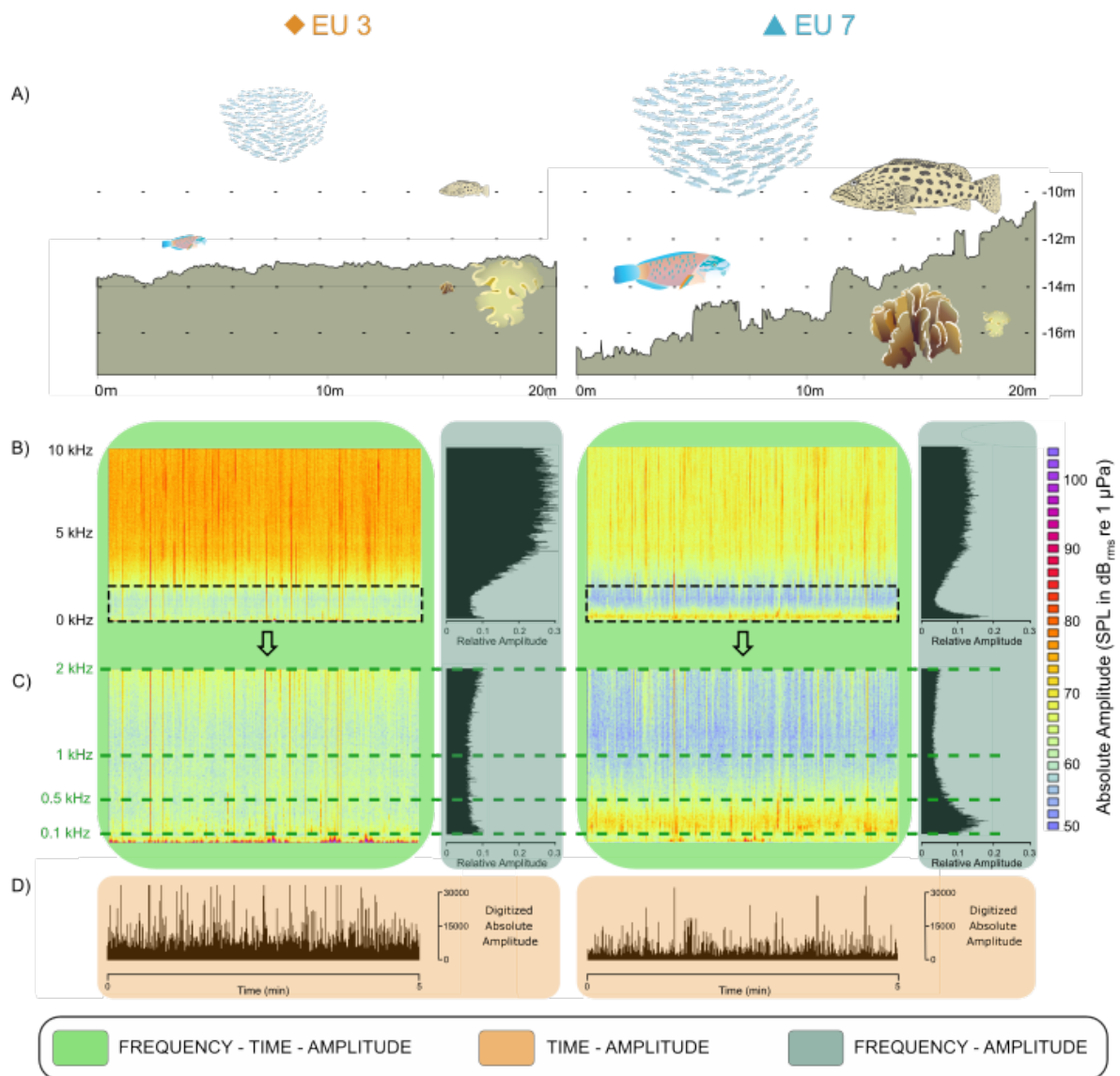


Figure 4.3. Key ecosystem functions and associated soundscapes at two contrasted sites (EU3 and EU7). A) Habitat complexity profile and the other five key functions. The size of icons is proportional to the function represented (encrusting coral cover, LFH coral cover, log biomass of planktivores, log biomass of grazers, abundance of tertiary consumers); B) Spectrogram and corresponding frequency spectrum shown for the 0-10 kHz bandwidth to highlight site contrasts; C) Spectrogram and corresponding frequency spectrum for the 0-2 kHz bandwidth; D) Amplitude envelope. Icons courtesy of Joanna Woerner, Dieter Tracey, Kim Kraeer, Lucy Van Essen-Fishman, and Tracey Saxby (Integration and Application Network of the University of Maryland Center for Environmental Science, <http://ian.umces.edu/imagelibrary/>). Spectrograms of each of the nine sites are shown in Annex 4.5, corresponding ground samples are available in the electronic supplement of the thesis (E15 to E23).

Several acoustic indices were able to detect these types of contrasts among soundscapes. The highest correlation coefficients between acoustic indices and ecosystem functions across the nine sites were obtained for acoustic indices encompassing the three sound-analysis domains, on various bandwidths (Annex 4.6 and Figure 4.4):

- Frequency-amplitude: SPL 0.1-0.5 kHz; bioacoustic index 0.5-1 kHz; bioacoustic index 1-2 kHz, spectral variability 0-50 kHz
- Time-amplitude: temporal variability 0-50 kHz
- Frequency-time-amplitude: ACI 1-2 kHz

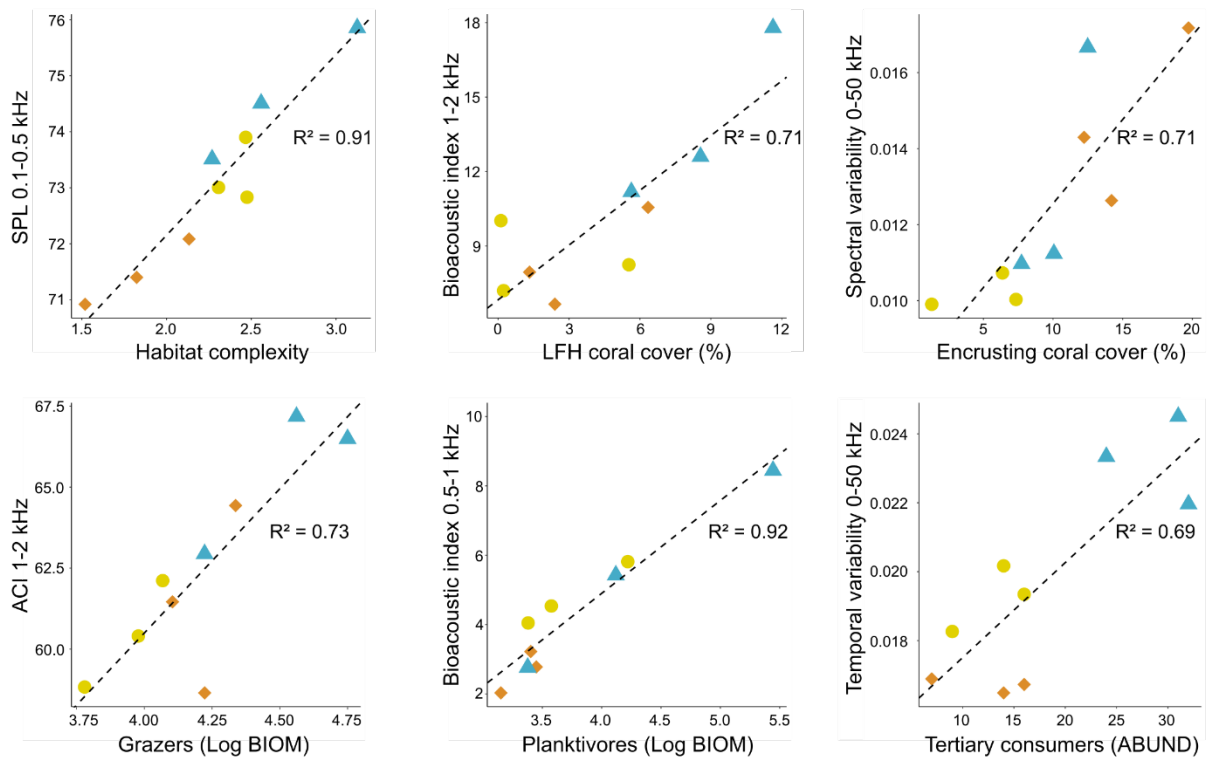


Figure 4.4. Graphical representations of the highest correlations found between acoustic indices and ecosystems functions. SPL values are in dBrms re 1 μ Pa, the other indices have no units. Orange diamonds (EU1, EU2, EU3) indicate gentle slope sites exposed to wave action; yellow circles (EU10, EU11, EU12) correspond to sheltered gentle slope sites; blue triangles (EU7, EU8, EU9) correspond to steep slope sites.

Values of spectral variability 0-50 kHz, and temporal variability 0-50 kHz were significantly different among the three habitat types (Figure 4.5). Values of bioacoustic index 1-2 kHz, and ACI 1-2 kHz were similar among sheltered and exposed gently sloping habitats, whereas values of SPL 0.1-0.5 kHz, and bioacoustic index 0.5-1 kHz significantly differed among these habitat types (Figure 4.5).

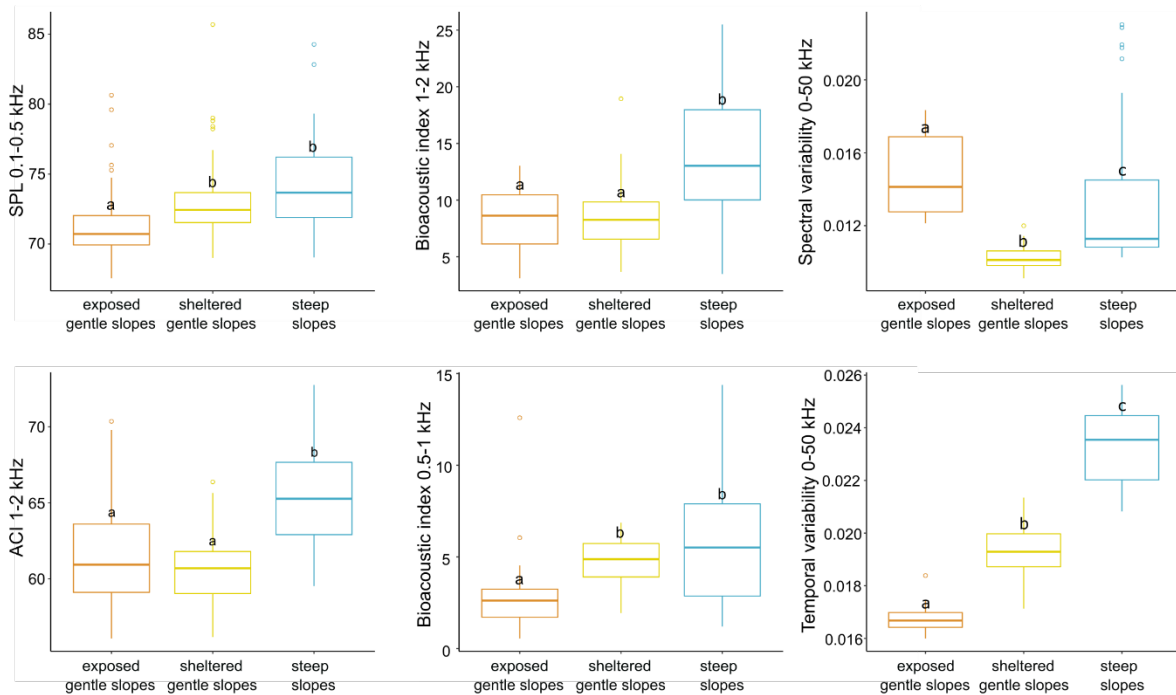


Figure 4.5. Boxplots showing the values of the six selected ecoacoustic indices for the three habitats (n=72 for each habitat type). Effects of habitat type was tested using Kruskal-Wallis and corresponding post-hoc tests, as the assumption of parametric tests were not met. Significant differences ($p < 0.001$) among habitats are indicated with different letters.

The simultaneous assessment of the six ecoacoustic indices provided a perception of general ecosystem functioning. The steep slopes sites (EU7, EU8 and EU9) presented higher functional and acoustic areas than the other sites (Figure 4.6), whereas differences among the gentle slope sites were more ambiguous. In most cases, the shape of the polygons obtained with ecosystem functions closely matched those obtained with ecoacoustic indices (EU3, EU10, EU11, EU7, EU8, EU9). This was, however, not the case for sites EU1, EU2, EU12. The high correlation between mean areas of functional and acoustic plots (Figure 4.7) suggested the possibility of an ecoacoustic assessment of general ecosystem functioning. However, mean areas of functional and acoustic plots were not well correlated for the functionally closest sites (i.e. gently sloping sites; Figure 4.7). In other words, sites that are functionally similar could not be discriminated using the six ecoacoustic indices simultaneously, whereas they could be discriminated when using indices SPL 0.1-0.5 kHz, spectral variability 0-50 kHz, temporal variability 0-50 kHz and bioacoustic index 0.5-1 kHz separately.

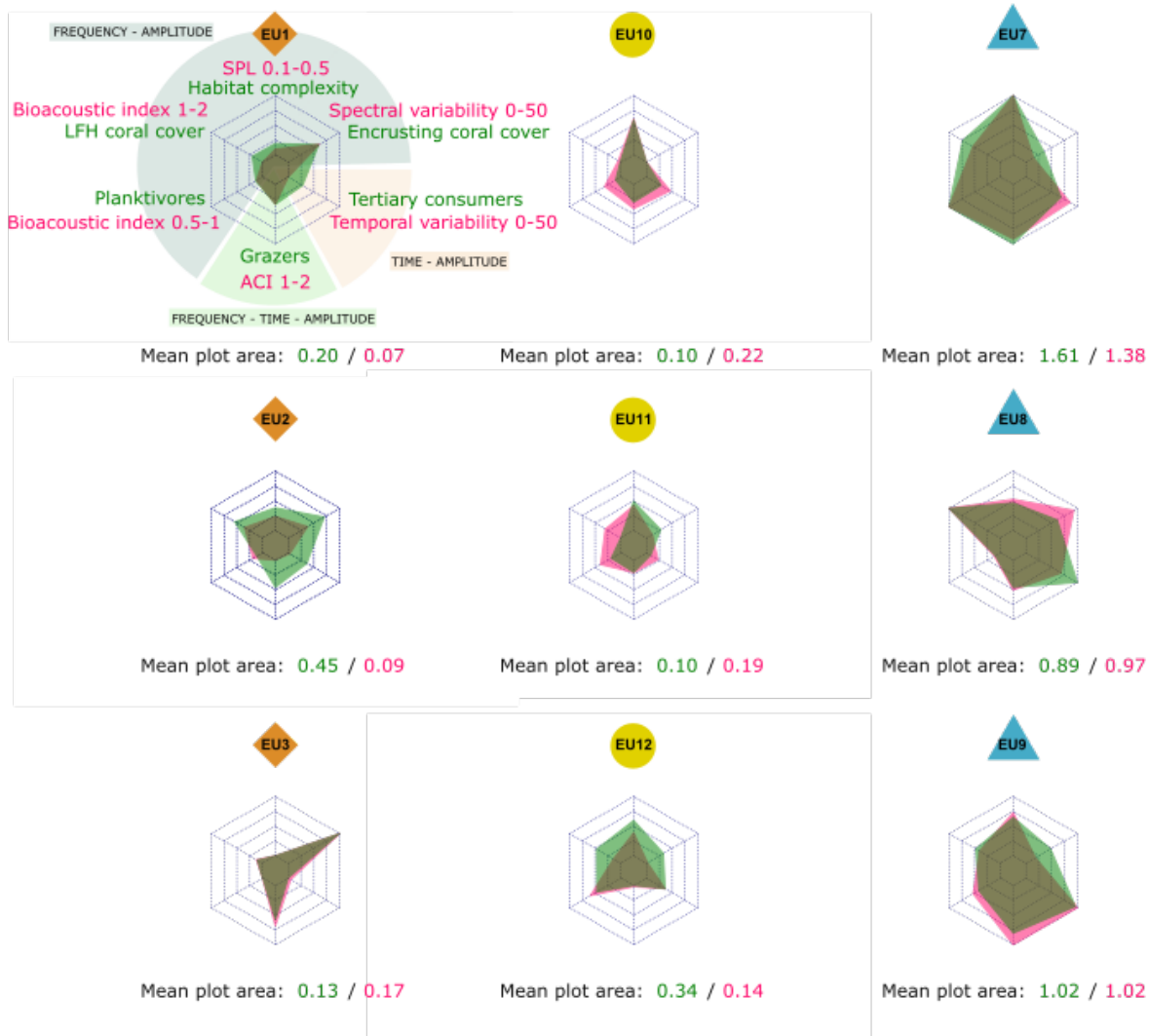


Figure 4.6. Radar plots representing the values of the six ecosystem functions (green) and the six corresponding acoustic indices (pink) for each site. Matching between functional and acoustic areas result in brown. Mean plot areas are calculated as the mean area of the 720 plots resulting from all the permutations of the six vertexes of the polygon.

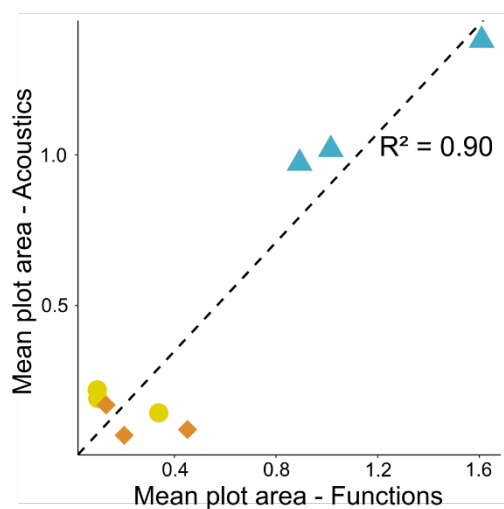


Figure 4.7. Correlation between mean areas of functional and acoustic plots.

4.4 Discussion

Climate change impacts coral reefs with variable intensities among regions, countries and localities (Hughes *et al.*, 2017; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2018). The amplitude of the expected changes calls for an adjustment of management and conservation goals towards more pragmatic strategies which prioritise the sustainability of ecosystem functions and services (Hughes *et al.*, 2017). This will require regular functional feedback from the field at multiple spatial scales to prioritise and monitor conservation areas, and readjusting conservation policies when necessary. While traditional methods (UVC, photo and video surveys) have limited capacities to respond to such monitoring needs, the utility of PAM in both spatially-extended surveys and long-term monitoring is increasingly recognised (see Lindseth and Lobel, 2018). As important components of coral reef ecosystem functioning (e.g. removal of carbonate or turf algae; Bellwood *et al.*, 2019a) intuitively imply sonorous processes, the present study explored whether acoustic indices were able to reflect several key ecosystem functions.

By including a sound-analysis domain (time-amplitude) and acoustic indices (temporal variability, bioacoustic index, spectral variability), to our knowledge not previously used on coral reefs (see Lindseth and Lobel, 2018), we disentangled the main acoustic features of the soundscapes recorded around Europa Island, and explored a novel characterisation of ecosystem functions by means of ecoacoustic indices.

Several studies suggested the potentially strong influence of habitat complexity on the soundscape (e.g. Kennedy *et al.*, 2010; Radford *et al.*, 2014), but only Freeman and Freeman (2016) showed SPL 0.1-0.5 kHz to be related to reef habitat complexity, which they assessed using chains and counting of holes. The present study also found SPL 0.1-0.5 kHz to be strongly correlated with habitat complexity, which was quantified using highly accurate underwater photogrammetry (e.g. Burns *et al.*, 2015). We concur with the hypothesis of Freeman and Freeman (2016) that structurally complex habitats accommodate a high diversity of organisms (e.g. fishes), whose activities produce low frequency sounds (Tricas and Boyle, 2014). Nonetheless, Lugli (2012) has highlighted the role of cavities in low frequency sound amplification. We therefore further suggest that, at the landscape scale, complex underwater structures could amplify low frequency sounds produced on site or coming from the surroundings, hence increasing low frequency sound levels. Less complex habitats would not obstruct the propagation of low frequency sounds, while sediments absorb them (Hughes *et al.*, 1990). Further studies will be needed to disentangle the influence of the physical structure itself and the activity of sheltered organisms on low frequency soundscapes.

Previous studies have found several acoustic indices to be related with total live coral cover (Kennedy *et al.*, 2010, Kaplan *et al.*, 2015; Bertucci *et al.*, 2016), but such a coarse evaluation without distinguishing growth forms can lead to an oversimplification of ecosystem functioning (Darling *et al.*, 2012; González-Barrios and Álvarez-Filip, 2018). Indeed, the diversity of coral growth forms strongly influences associated communities (e.g. fishes) by providing a variety of food and shelter opportunities (Pratchett *et al.*, 2008; Wilson *et al.*, 2008). Here we detected that coral growth forms were linked to diverse aspects of the soundscape.

On the one hand, cover of LFH corals was correlated to bioacoustic index 1-2 kHz. This frequency band is known to be related with invertebrate sounds (Radford *et al.*, 2008a; Freeman and Freeman, 2016), but also some fish sounds (e.g. Lobel *et al.*, 2010; Tricas and Boyle, 2014). As the bioacoustic index considers both the sound level and the number of frequency bands used (Boelman *et al.*, 2007),

its value in the 1-2 kHz band could reflect both diversity and abundance of the organisms that find shelter in the habitat provided by LFH corals.

On the other hand, encrusting coral cover was correlated with spectral variability, which is driven by the variability of sound amplitude across frequency bands. Sites with high encrusting coral cover, such as EU3, revealed marked differences between sound amplitude in high and low frequency bands, resulting in high spectral variability on the 0-50 kHz bandwidth. This variability could reflect the vacancy of numerous acoustic niches, as sites with high encrusting coral cover are less attractive to a diversity of reef organisms (e.g. Wilson *et al.*, 2008). We suggest that bioacoustic index 1-2 kHz and spectral variability 0-50 kHz represent proxies for the evaluation of different coral functions.

Earlier ecoacoustic studies have emphasized links between soundscapes and global diversity and abundance of fishes (Kennedy *et al.*, 2010; Kaplan *et al.*, 2015; Bertucci *et al.*, 2016; Staaterman *et al.*, 2017). However, biomass and functional traits are recognised as more accurate descriptors of the state and functioning of fish assemblages (e.g. MacNeil *et al.*, 2015). The only ecoacoustic study on coral reefs that included fish biomass did not detect a significant relationship with soundscape characteristics, possibly because they evaluated overall mobile fish biomass rather than the biomass of particular functional groups (Staaterman *et al.*, 2017). Biomass may have specific characteristics linked to the size distribution of fishes and the distinctive sounds produced by fish of various sizes within a species (e.g. Amorim and Hawkins, 2005). As large fishes may fulfil important roles for coral reef functioning (Bascompte *et al.*, 2005; Lokranz *et al.*, 2008) and are known to be highly vulnerable (e.g. Mellin *et al.*, 2016), the ability to detect high fish biomass, and therefore likely large fishes, could be an important contribution of ecoacoustics.

Among grazing fishes, parrotfishes (i.e. *Scarus* spp and *Chlorurus* spp) are particularly noisy when feeding by scraping teeth on hard substrates, producing a broad bandwidth sound from a few dozens of Hertz to about 9 kHz (Lobel *et al.*, 2010, Tricas and Boyle, 2014). However, in the present study, biomass of fish grazers was correlated with ACI calculated on the narrower 1-2 kHz bandwidth. As this frequency band is less energetic than other bandwidths on coral reefs (e.g. Kaplan *et al.*, 2015; Freeman and Freeman, 2016), ACI calculated between 1 and 2 kHz could be well suited to detect scraping events, which stand out from background noise. Indeed, ACI was originally developed to detect transient, fast modulating and highly energetic events, in contrast to more sustained background noise (Pieretti *et al.*, 2011). Bohnenstiehl *et al.* (2018), and Bolgan *et al.* (2018) have emphasized the necessity of a careful choice of the frequency-time resolution settings to calculate ACI. In our case, the time resolution was 82 ms, which is the lower limit of the duration of a scraping event (Tricas and Boyle, 2014), and could be well adapted to reflect the intensity of grazing activity.

Nearly all plankton feeding fishes form schools, whether they are sedentary or mobile, gathering at times in huge numbers. Sedentary planktivores are always small and were represented in our study by several species of *Chromis* (Pomacentridae) and *Pseudanthias* (Serranidae). Mobile planktivores are larger and comprise several major groups such as *Caesionidae*, *Acanthuridae* and *Balistidae*. They may represent a sizeable proportion of the abundance and biomass of fishes, but because they roam over large areas their presence at a given place is highly variable, with soundscapes varying accordingly. Tricas and Boyle (2014) have recorded the in situ acoustic activity of *Pseudanthias bicolor* when schooling, with a maximum frequency of 793 Hz. During the analysis of the video footage, we observed numerous events of rapid movements of schools of planktivores, particularly when chased by predators. These produced clearly audible sounds characterised by highly energetic frequency peaks

between 0.5 and 1 kHz, which could explain the correlation of planktivores' biomass with bioacoustic index 0.5-1 kHz.

The abundance of tertiary consumers was correlated with temporal variability on the 0-50 kHz bandwidth. We suggest that tertiary consumers preferentially target sites where numerous acoustic events occur, traducing activity by a variety and/or abundance of potential prey. In turn, their chasing activity itself could contribute to the temporal variability of the soundscapes on these sites. Most tertiary consumer fishes are highly mobile and usually roam widely. Therefore, their abundance and biomass on one spot of the reef may vary greatly during the day, and soundscapes may vary accordingly. Sites with high temporal acoustic variability could thus reflect the movements of predators and/or their prey.

Our results were based on a single day assessment by site, though they might have benefited from video and acoustic data recorded over several days to strengthen the correlations found. Nevertheless, an earlier study (Elise *et al.*, 2019a) showed that ranking of sites based upon SPL 0.1-0.5 kHz remained stable even when soundscapes were recorded during different days and moon phases. As data were collected over a ten days' period at Europa Island, we can reasonably assume that variations over this period were higher among than within sites for SPL 0.1-0.5 kHz. Further studies could test the temporal stability of the other indices used in the present study. In addition, the robustness of our ecoacoustic functional indices to meteorological or anthropogenic disruptions should be evaluated, as these particularly affect the frequency bands below 2 kHz (Hildebrand, 2009).

Our study showed that even in a long-term protected locality like Europa, without fishing, land run-off or significant local human activity, the levels of various ecosystem functions vary substantially among reef sites. We found PAM able to capture these spatial variations, highlighting the sensitivity of this tool. To further assess the relevance of the "functional" ecoacoustic indices here described, regional studies should record soundscapes across natural and anthropic gradients, combined with visual surveys (Gibb *et al.*, 2019). Once achieved this calibration phase, ecoacoustic information could assist managers to identify priority conservation areas and define management targets. Moreover, real-time monitoring of functional ecoacoustic indices may improve our comprehension of the impact of disturbances and the temporal dynamics of ecosystem responses.

This study revealed that a simple 2h-recording of ambient sound could be sufficient to provide a snapshot of the functioning of a coral reef site. Without the need for divers' interventions, this could enable the deployment and retrieval of tens of recording devices in a single day, making possible the "acoustic functional mapping" of a large area within a short time span. The combination of traditional visual surveys with complementary methods such as remote sensing, environmental DNA surveys, and PAM opens novel perspectives in terms of management of coral reefs from local to regional scales, overriding the usual limits of traditional visual assessments.

Acknowledgements

This study was funded by the European Commission (DG DEVCO) through the BEST 2.0 program (project CORCOPA). SE and IUB were supported by a CIFRE fellowship, from the French ANRT, with agreement numbers 2015/1538 and 2017/0322. The authors are grateful to Armand Dayde, Erwan Meyer, Franco Nirvola, and the crew of yacht *Antsiva* for their assistance in data collection. We also thank Laurent Vigliola and Jessica Meeuwig for use of the video equipment and analysis software, the military forces (FAZSOI) and *Ocean Innovation Tour* for logistical support, and the TAAF (Terres Australes et Antarctiques Françaises) for permits. The comments of two anonymous reviewers and of Julio A. Urbina contributed to improve this manuscript.

4.5 Annexes chapter 4

Annex 4.1 - Materials and Methods: supporting information

Calculation of the ecoacoustic indices

Recent studies have demonstrated that ecoacoustic indices (ACI, H) are sensitive to both number and diversity of sounds produced by fishes, with no mean to disentangle between the influence of each (Bolgan *et al.*, 2018; Bohnenstiehl *et al.*, 2018). Moreover, these studies highlighted that the performances of ACI and H were strongly dependent on the frequency-time resolution settings chosen to calculate them. For Bolgan *et al.* (2018), it appears that each specific situation requires ad hoc settings for the ACI to be representative of variation in fish sound abundance and diversity.

We took these elements into account: i) having in mind that no distinction between sound abundance and diversity was possible when interpreting the results of H and ACI; ii) choosing resolution settings close to those considered as optimal by Bolgan *et al.* (2018) and Bohnenstiehl *et al.* (2018). In fact, coarse frequency resolutions (>31.2 Hz) produced poor results in these studies while too fine resolution (7.8 Hz) was not deemed suitable (Bolgan *et al.*, 2018). The sampling rate of the recording device (f_s) and the number of points used in calculating the Fast Fourier Transform (NFFT) define the frequency resolution of the analysis ($\Delta f = f_s / \text{NFFT}$). With our recording device having a sampling rate of 100 000 Hz, we chose to use 8192 points in the calculation of FFT for ACI and H, to match a frequency resolution of 12.2 Hz, close to the 15.6 Hz and 23.4 Hz highlighted by Bolgan *et al.*, (2018) and Bohnenstiehl *et al.*, (2018) respectively. The same number of points (8192) was also used in the calculation of Bioacoustic Index and sh.

Each of the 6 following acoustic metrics was calculated on 5 frequency bands (0.1-0.5 kHz; 0.5-1 kHz; 1-2 kHz; 2-7 kHz; 0.1-50 kHz):

1- **Sound Pressure Level (SPL)**. Sound level was calculated as the Root Mean Square of Sound Pressure Level [rms(SPL)] using a software developed by NORTEKMED S.A.S. (Toulon, France). The software first calculated Sound Exposure Level (SEL) values with a Fast Fourier Transformation (FFT) size of 131,072 points and a Hamming window, matching a 0.762 Hz resolution. SPL values, in dB_{rms} re 1 μ Pa, were then calculated with formulas integrating SEL values on each frequency band.

2- **Bioacoustic Index (BI)** was calculated using the function “bioacoustic_index” from the package “soundecology” (Villanueva-Rivera and Pijanowski, 2016) of R software. It represents the area under the curve of the dB mean spectrum between two frequency limits (Sueur, 2018). Area value is a function of both the sound level and the number of frequency bands used in the sample (Boelman *et al.*, 2007).

3- **Spectral entropy (sh)** was calculated using the function “sh” from the package “seewave” (Sueur *et al.*, 2008b) of R software. As it represents the shannon evenness of the frequency spectrum (Sueur, 2018), sh provides a measurement of the diversity of frequency peaks in the sample.

4- **Temporal entropy (th)** was calculated using the function “th” from the package “seewave” (Sueur *et al.*, 2008b) of R software. As it represents the shannon evenness of the amplitude envelop (Sueur, 2018), th provides a measurement of the temporal stability in the sample.

5- **Acoustic entropy index (H)** was calculated using the function “H” from the package “seewave” (Sueur *et al.*, 2008b) of R software. Comprising both temporal and spectral entropy, it attempts to measure the average diversity within an acoustic community and should increase with the number of vocalizing species and evenness of the acoustic environment (Sueur *et al.*, 2008a).

6- **Acoustic Complexity Index (ACI)** was calculated using the function “ACI” from the package “seewave” (Sueur *et al.*, 2008b) of R software. The ACI measures the variation in sound intensity within a recording over changing frequencies (see Pieretti *et al.*, 2011). Originally developed by these authors for analysing avian communities, the ACI was later successfully applied to marine habitats (e.g. Harris *et al.*, 2016, Bertucci *et al.*, 2016, Staaterman *et al.*, 2017).

For H, sh and th calculations on narrow bandwidths (0.1-0.5 kHz; 0.5-1 kHz; 1-2 kHz; 2-7 kHz), we first used the functions “fir” from seewave package and “normalize” from tuneR to filter sound samples (Ligges *et al.*, 2018).

Annex 4.2 – Table S1

Benthic composition of the nine study sites, evaluated with orthomosaics and DSM analyses. Seven main coral growth forms were considered. *LFH: Laminar /foliaceus / helmet-shaped forms.

SITE			EU1	EU2	EU3	EU7	EU8	EU9	EU10	EU11	EU12
Slope (°)			1.5	0.4	0.7	36.6	21.7	21.7	5.8	0.4	2.2
LIVING SUBSTRATE (%)	Coral growth forms	Branching	5.5	15.3	8.7	12.2	7.8	13.6	11.3	3.9	3,9
		Columnar	0.4	1.0	1.6	0.2	0.9	0.1	0.0	0.0	0,0
		Encrusting	12.2	14.2	19.7	7.7	12.5	10.1	1.3	6.4	7,3
		Free-living	0.0	0.0	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0,0
		LFH*	2.4	6.3	1.3	8.6	11.6	5.6	0.2	0.1	5,5
		Massive	9.6	13.5	7.1	9.7	17.8	9.1	4.9	14.1	17,2
		Table-plate like	0.0	16.2	0.1	0.3	2.1	0.4	0.2	0.6	0,0
	TOTAL coral cover		30.1	66.5	38.6	38.6	52.7	38.8	18.0	25.0	34.1
Millepores			11.5	0.7	2.6	9.8	4.0	9.4	6.0	3.0	5.7
Octocorals			12.8	7.8	18.4	7.5	10.8	12.4	5.2	3.0	2.7
TOTAL living substrate			54.3	75.0	59.6	56.0	67.5	60.7	29.1	31.0	42.5
MINERAL SUBSTRATE (%)	Dead coral		2.0	0.7	3.4	1.3	2.0	4.0	2.0	0.0	0.0
	Rock		5.3	6.8	11.4	11.9	11.3	14.0	32.7	19.2	21.4
	Rubble		3.3	2.0	3.4	1.3	2.0	0.7	2.7	13.3	19.4
	Sand		11.3	3.4	0.7	5.3	4.6	4.0	8.0	9.3	4.7

Annex 4.3 – Table S2

List of the fish species considered for the assessment of "fish functions"

Family	Genus	Species	Function
Acanthuridae	Acanthurus	dussumieri	Grazer
Acanthuridae	Acanthurus	lineatus	Grazer
Acanthuridae	Acanthurus	nigricauda	Grazer
Acanthuridae	Acanthurus	nigrofuscus	Grazer
Acanthuridae	Acanthurus	sp	Grazer
Acanthuridae	Acanthurus	tristis	Grazer
Acanthuridae	Acanthurus	xanthopterus	Grazer
Acanthuridae	Zebrasoma	scopas	Grazer
Blenniidae	Cirripectes	sp	Grazer
Pomacanthidae	Centropyge	multispinis	Grazer
Pomacanthidae	Centropyge	sp	Grazer
Pomacentridae	Plectroglyphidodon	johnstonianus	Grazer
Scaridae	Chlorurus	sordidus	Grazer
Scaridae	Chlorurus	strongylocephalus	Grazer
Scaridae	Hipposcarus	harid	Grazer
Scaridae	Scarus	caudofasciatus	Grazer
Scaridae	Scarus	frenatus	Grazer
Scaridae	Scarus	ghobban	Grazer
Scaridae	Scarus	globiceps	Grazer
Scaridae	Scarus	psittacus	Grazer
Scaridae	Scarus	rubroviolaceus	Grazer
Scaridae	Scarus	scaber	Grazer
Scaridae	Scarus	sp	Grazer
Scaridae	Scarus	tricolor	Grazer
Acanthuridae	Acanthurus	thompsoni	Planktivore
Atherinidae		spp	Planktivore
Balistidae	Melichthys	niger	Planktivore
Balistidae	Odonus	niger	Planktivore
Caesionidae	Caesio	lunaris	Planktivore
Caesionidae	Caesio	teres	Planktivore
Caesionidae	Pterocaesio	tile	Planktivore
Holocentridae	Myripristis	murdjan	Planktivore
Labridae	Cirrhilabrus	exquisitus	Planktivore
Labridae	Thalassoma	amblycephalum	Planktivore
Pempheridae	Pempheris	sp	Planktivore
Pomacentridae	Chromis	dimidiata	Planktivore
Pomacentridae	Chromis	lepidolepis	Planktivore
Pomacentridae	Chromis	sp	Planktivore
Pomacentridae	Chromis	ternatensis	Planktivore
Pomacentridae	Chromis	weberi	Planktivore
Pomacentridae	Pomachromis	richardsoni	Planktivore

Ptereleotridae	Nemateleotris	magnifica	Planktivore
Ptereleotridae	Ptereleotris	evides	Planktivore
Serranidae	Pseudanthias	evansi	Planktivore
Serranidae	Pseudanthias	squamipinnis	Planktivore
Balistidae	Balistoides	viridescens	Tertiary consumer
Carangidae	Caranx	lugubris	Tertiary consumer
Carangidae	Caranx	melampygus	Tertiary consumer
Carangidae	Caranx	sp	Tertiary consumer
Carcharhinidae	Carcharhinus	galapagensis	Tertiary consumer
Carcharhinidae	Triaenodon	obesus	Tertiary consumer
Haemulidae	Plectorhinchus	obscurus	Tertiary consumer
Haemulidae	Plectorhinchus	sp	Tertiary consumer
Labridae	Bodianus	bilunulatus	Tertiary consumer
Labridae	Cheilinus	undulatus	Tertiary consumer
Labridae	Coris	aygula	Tertiary consumer
Labridae	Hemigymnus	fasciatus	Tertiary consumer
Lethrinidae	Lethrinus	obsoletus	Tertiary consumer
Lethrinidae	Monotaxis	grandoculis	Tertiary consumer
Lutjanidae	Aphareus	furca	Tertiary consumer
Lutjanidae	Aprion	virescens	Tertiary consumer
Lutjanidae	Lutjanus	argentimaculatus	Tertiary consumer
Lutjanidae	Lutjanus	bohar	Tertiary consumer
Mullidae	Parupeneus	barberinus	Tertiary consumer
Serranidae	Aethaloperca	roga	Tertiary consumer
Serranidae	Cephalopholis	argus	Tertiary consumer
Serranidae	Cephalopholis	sp	Tertiary consumer
Serranidae	Epinephelus	fuscoguttatus	Tertiary consumer
Serranidae	Epinephelus	polyphekadion	Tertiary consumer
Serranidae	Epinephelus	sp	Tertiary consumer
Serranidae	Epinephelus	tauvina	Tertiary consumer
Serranidae	Epinephelus	tukula	Tertiary consumer
Serranidae	Plectropomus	laevis	Tertiary consumer
Serranidae	Variola	louti	Tertiary consumer

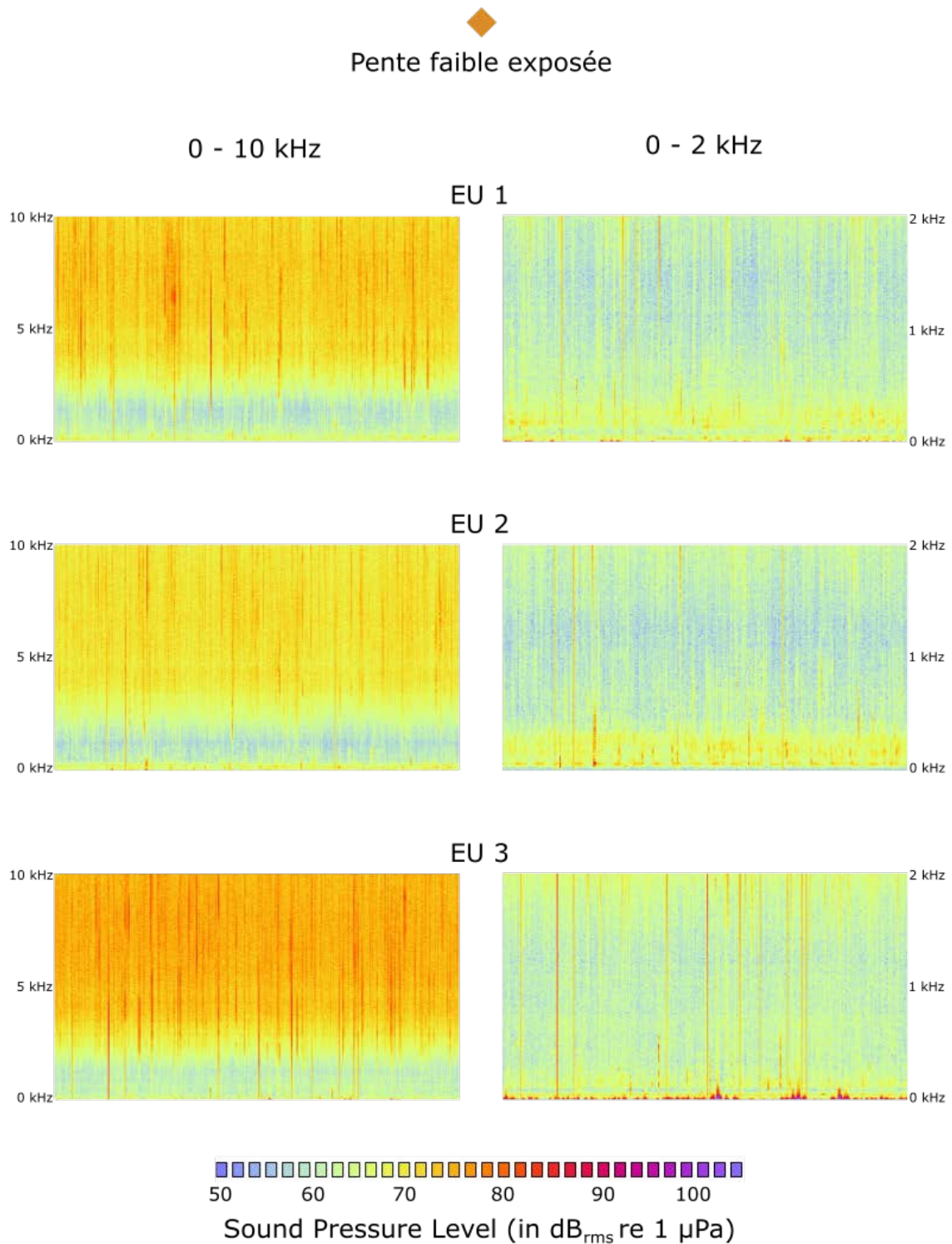
Annex 4.4 – Table S3

Values of the six key functions evaluated at the nine study sites. "Fish functions" are described in diversity, abundance and biomass (log). Min and max values are indicated in light and dark grey for each function

SITE	Benthos			Fish Diversity			Fish Abundance			Fish biomass (log)		
	Habitat complexity	Encrusting coral cover	LFH coral cover	Grazers	Planktivores	Tertiary consumers	Grazers	Planktivores	Tertiary consumers	Grazers	Planktivores	Tertiary consumers
EU1	1.82	12.2	2.4	7	8	8	15	375	14	4.1	3.4	4.3
EU2	2.13	14.2	6.3	10	6	14	21	219	16	4.2	3.4	5.1
EU3	1.52	19.7	1.3	9	5	6	23	168	7	4.3	3.2	4.0
EU7	3.13	7.7	8.6	16	11	10	21	1269	24	4.7	5.4	4.8
EU8	2.27	12.5	11.6	8	9	14	14	383	32	4.2	3.4	4.9
EU9	2.56	10.1	5.6	13	6	19	33	1245	31	4.6	4.1	5.0
EU10	2.47	1.3	0.2	10	4	12	21	302	14	4.1	3.4	4.2
EU11	2.31	6.4	0.1	11	6	9	17	82	9	4.0	3.6	4.3
EU12	2.47	7.3	5.5	9	7	10	20	207	16	3.8	4.2	4.8

Annex 4.5

Spectrograms shown for the 0-10 kHz and 0-2 kHz bandwidths for each of the nine study sites. Spectrograms were calculated on a single sound sample randomly chosen at each site. They can be listened in the electronic supplement of the thesis (E15 to E23).



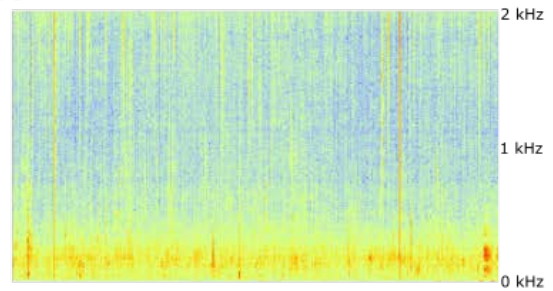
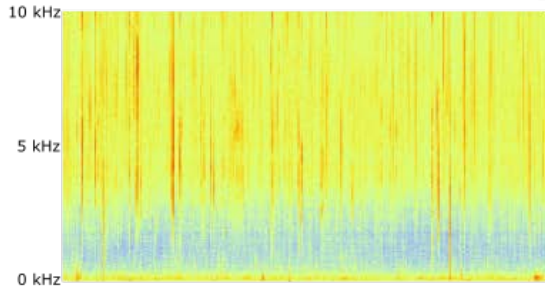


Pente faible protégée

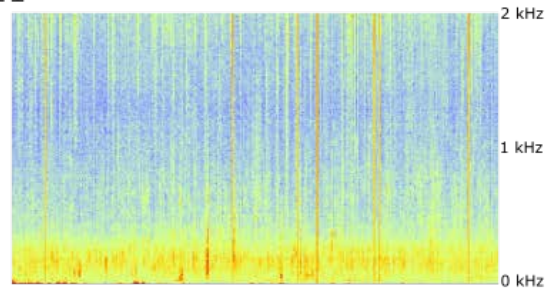
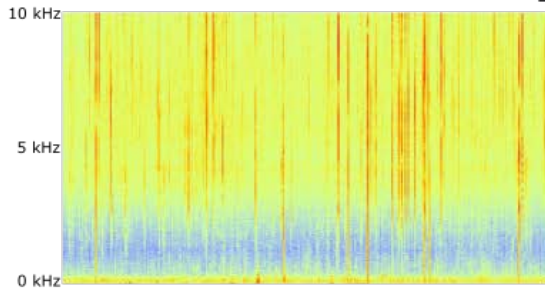
0 - 10 kHz

0 - 2 kHz

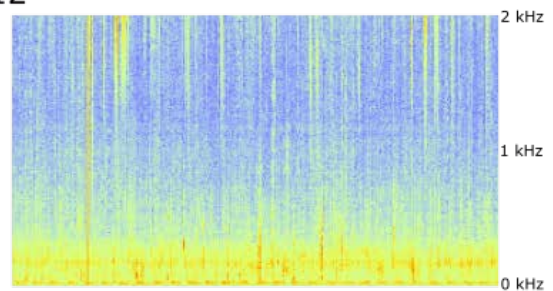
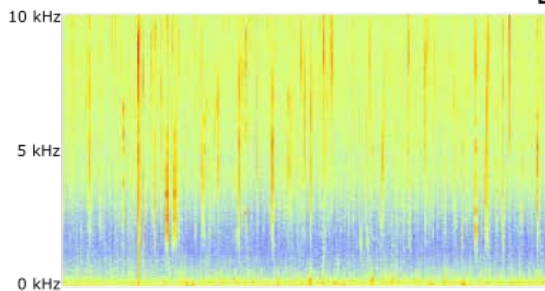
EU10



EU11



EU12



Sound Pressure Level (in dB_{rms} re 1 μPa)

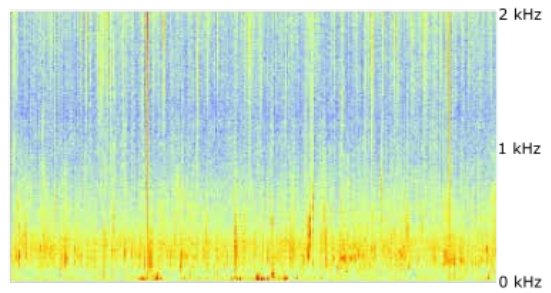
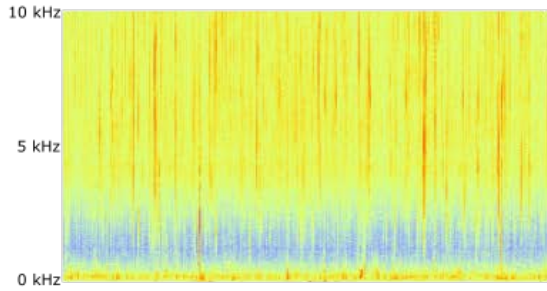


Pente forte

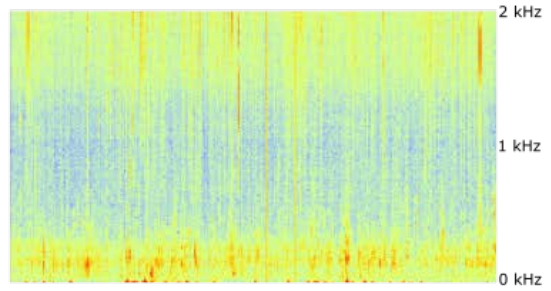
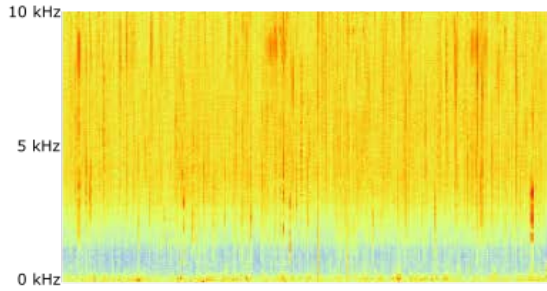
0 - 10 kHz

0 - 2 kHz

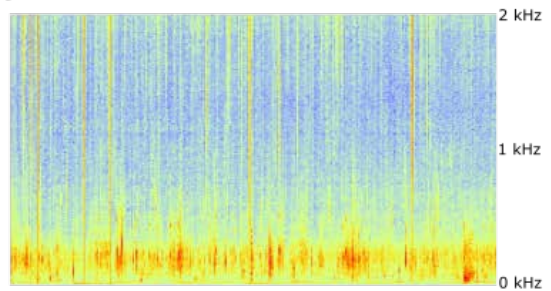
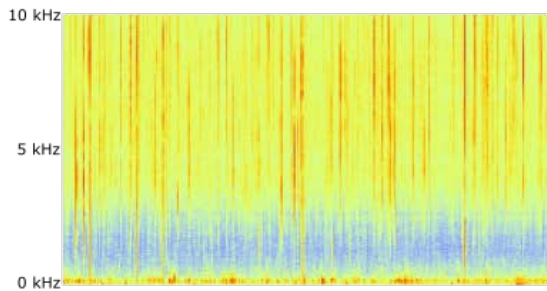
EU 7



EU 8



EU 9



Sound Pressure Level (in dB_{rms} re $1 \mu\text{Pa}$)

Annex 4.6 – Table S4

Value and significance of the correlations among the 30 acoustic indices and the 12 variables representing the six key ecosystem functions. Correlations among key ecosystem functions are also indicated. GZ: grazers; PK: planktivores; TC: tertiary consumers.

Index with bandwidth in kHz	BENTHOS			DIV FISHES			ABUND FISHES			BIOM FISHES		
	Hab comp	ENC coral cover	LFH coral cover	DIV GZ	DIV PK	DIV TC	ABUND GZ	ABUND PK	ABUND TC	BIOM GZ	BIOM PK	BIOM TC
SPL 0 -50	-0,73	0,80	0,03	-0,45	0,00	-0,34	-0,23	-0,23	-0,18	0,16	-0,49	-0,30
SPL 0,1-0,5	0,91	-0,63	0,49	0,66	0,52	0,33	0,06	0,62	0,57	0,43	0,73	0,38
SPL 0,5 - 1	-0,16	0,28	-0,04	0,08	0,01	-0,25	-0,01	0,09	-0,19	0,40	-0,04	-0,24
SPL 1 - 2	-0,57	0,61	0,21	-0,47	0,01	-0,15	-0,34	-0,27	0,00	0,10	-0,53	-0,16
SPL 2 - 7	-0,68	0,75	0,06	-0,43	0,00	-0,29	-0,24	-0,21	-0,13	0,19	-0,50	-0,30
ACI 0 -50	0,53	-0,52	0,17	0,33	-0,05	0,58	0,50	0,55	0,60	0,30	0,29	0,16
ACI 0,1-0,5	-0,08	0,48	0,46	0,17	0,12	0,38	0,19	0,29	0,50	0,62	-0,13	0,21
ACI 0,5 - 1	0,14	0,18	0,22	0,45	0,00	0,41	0,28	0,34	0,34	0,67	-0,01	0,16
ACI 1 - 2	0,31	0,08	0,20	0,59	0,25	0,28	0,56	0,81	0,51	0,87	0,43	0,01
ACI 2 - 7	0,67	-0,57	0,07	0,56	0,04	0,40	0,61	0,65	0,44	0,34	0,59	0,15
H 0 -50	-0,11	-0,35	-0,65	-0,15	-0,43	-0,36	-0,16	-0,51	-0,74	-0,60	-0,14	-0,27
H 0,1 - 0,5	-0,49	0,08	-0,65	-0,34	-0,54	-0,12	0,15	-0,28	-0,53	-0,26	-0,43	-0,28
H 0,5 - 1	-0,63	0,64	-0,24	-0,25	-0,27	-0,05	0,39	0,13	-0,05	0,33	-0,38	-0,35
H 1 - 2	-0,07	-0,02	-0,59	0,28	-0,31	-0,09	0,61	0,34	-0,30	0,29	0,15	-0,33
H 2 - 7	-0,72	0,35	-0,37	-0,69	-0,41	-0,39	-0,49	-0,90	-0,65	-0,72	-0,73	-0,26
BI 0 -50	-0,72	0,55	-0,02	-0,65	-0,29	0,07	-0,13	-0,29	0,05	-0,02	-0,78	-0,23
BI 0,1 - 0,5	0,71	-0,66	0,32	0,37	0,14	0,50	-0,01	0,14	0,43	-0,11	0,34	0,49
BI 0,5 - 1	0,91	-0,54	0,28	0,84	0,50	0,16	0,29	0,68	0,32	0,40	0,96	0,38
BI 1 - 2	0,35	0,14	0,85	0,22	0,57	0,46	-0,14	0,32	0,76	0,37	0,22	0,60
BI 2 - 7	-0,61	0,21	-0,58	-0,50	-0,45	-0,13	0,02	-0,36	-0,46	-0,38	-0,53	-0,26
sv 0 -50	-0,69	0,83	0,24	-0,51	0,12	-0,24	-0,29	-0,24	0,04	0,09	-0,49	-0,19
sv 0,1 - 0,5	0,64	-0,31	0,63	0,37	0,56	0,16	-0,19	0,27	0,53	0,13	0,52	0,36
sv 0,5 - 1	0,53	-0,63	0,16	0,11	0,21	-0,05	-0,43	-0,24	-0,06	-0,48	0,32	0,28
sv 1 - 2	-0,08	0,02	0,40	-0,46	0,15	-0,07	-0,70	-0,59	0,04	-0,56	-0,29	0,22
sv 2 - 7	-0,68	0,64	-0,09	-0,52	0,04	-0,58	-0,41	-0,37	-0,41	-0,08	-0,40	-0,38
tv 0 -50	0,77	-0,38	0,54	0,65	0,39	0,65	0,46	0,81	0,83	0,61	0,63	0,49
tv 0,1 - 0,5	-0,27	0,64	0,32	0,05	0,16	-0,08	0,05	0,13	0,21	0,50	-0,12	-0,12
tv 0,5 - 1	0,46	-0,07	0,38	0,63	0,29	0,45	0,18	0,51	0,51	0,68	0,29	0,32
tv 1 - 2	0,42	0,01	0,39	0,60	0,38	0,44	0,42	0,81	0,68	0,85	0,42	0,20
tv 2 - 7	0,83	-0,53	0,31	0,74	0,29	0,54	0,54	0,84	0,66	0,58	0,72	0,35

	BENTHOS			DIV FISHES			ABUND FISHES			BIOM FISHES		
	Hab comp	ENC corals	LFH corals	DIV GZ	DIV PK	DIV TC	ABUND GZ	ABUND PK	ABUND TC	BIOM GZ	BIOM PK	BIOM TC
Hab comp		-0,68	0,42	0,78	0,47	0,42	0,22	0,67	0,54	0,39	0,84	0,51
Encrusting			0,18	-0,31	0,05	-0,19	0,03	-0,14	-0,08	0,19	-0,34	0,00
LFH				0,20	0,73	0,46	-0,07	0,44	0,82	0,37	0,41	0,80
DIV GZ					0,33	0,28	0,53	0,78	0,32	0,73	0,82	0,32
DIV PK						-0,04	-0,34	0,50	0,52	0,38	0,66	0,42
DIV TC							0,54	0,50	0,77	0,36	0,10	0,74
AB GZ								0,58	0,25	0,55	0,26	0,24
AB PK									0,69	0,87	0,75	0,45
AB TC										0,52	0,39	0,74
BIOM GZ											0,53	0,28
BIOM PK												0,41
BIOM TC												

-0,90	Significant negative correlation (Pearson's r < -0,8)
-0,74	Significant negative correlation (Pearson's r < -0,7)
0,70	Significant positive correlation (Pearson's r > 0,7)
0,96	Significant negative correlation (Pearson's r > 0,8)

Chapitre 5. Plus-value des indices écoacoustiques pour l'évaluation des assemblages de poissons



©Armand Daydé

En moins de dix ans, nombre d'études ont souligné les liens existant entre des caractéristiques des paysages sonores et des descripteurs taxonomiques et fonctionnels de la structure des assemblages de poissons récifaux par l'intermédiaire d'indices écoacoustiques. Si l'intérêt de ces indices a été démontré, la plus-value de leur utilisation par rapport aux autres outils de suivi disponibles n'a pas été quantifiée.

Face aux besoins urgents d'augmenter la résolution spatio-temporelle des suivis dans les écosystèmes coralliens, les méthodes basées sur la collecte de données en plongée vont très vite être insuffisantes.

Dans ce contexte, le chapitre 5 propose de comparer l'apport des informations fournies par l'acoustique passive avec l'apport d'informations environnementales évaluées grossièrement (i.e. pouvant par exemple être obtenues par des méthodes de télédétection) à la prédiction de la structure des assemblages de poissons récifaux. Cette partie de l'étude porte sur l'ensemble des sites échantillonnés durant cette thèse afin de prendre en compte un panel de forçages environnementaux le plus large possible, incluant des influences anthropiques contrastées.

The added value of ecoacoustic indices in predicting the structure of reef fish assemblages

Simon Elise^{1,2,3}, François Guilhaumon^{4,5}, Gérard Mou-Tham^{3,6}, Isabel Urbina-Barreto^{1,3,7}, Laurent Vigliola^{3,6}, Michel Kulbicki^{3,8}, J. Henrich Bruggemann^{1,3}

¹UMR 9220 ENTROPIE, Université de La Réunion
97744 Saint-Denis, La Réunion, France

²NORTEKMED S.A.S.
83078 Toulon, France

³Laboratoire d'Excellence CORAIL
66000 Perpignan, France

⁴MARBEC, IRD, CNRS, Univ. Montpellier, Ifremer
Montpellier, France

⁵IRD, Saint-Denis de la Réunion, France

⁶UMR 9220 ENTROPIE, IRD Nouvelle-Calédonie
98848 Nouméa, Nouvelle-Calédonie

⁷CREOCEAN OI
97490 Sainte-Clotilde, La Réunion, France

⁸UMR 9220 ENTROPIE, IRD UPVD
66860 Perpignan, France

En preparation pour être soumis à *Biology Letters*

Elise S., Guilhaumon F., Mou-Tham G., Urbina-Barreto I., Vigliola L., Kulbicki M., Bruggemann J.H. The added value of ecoacoustic indices in predicting the structure of reef fish assemblages.

5.1 Introduction

Human activities profoundly impact the state and functioning of coral reefs, raising concerns about their persistence in the near future (Harborne et al., 2016; Williams and Graham, 2019). A coordinated global coral reef conservation strategy is necessary to permanently readjust conservation priorities and policies (Hoegh-Guldberg et al., 2018; Bellwood et al., 2019b). This should be supported by efficient monitoring networks, able to provide reliable information at appropriate temporal and spatial scales (Hughes et al., 2017; Hoegh-Guldberg et al., 2018). While current networks mostly rely on visual ecological surveys performed by divers (e.g. Global Coral Reef Monitoring Network - GCRMN), such observer-based monitoring is likely to be exceeded by the velocity and scale of the expected changes. As a suite of emerging tools considerably improves our monitoring capacities (Mumby, 2017), the specific advantages of each should be identified to optimise their simultaneous use (Obura et al., 2019). Among these tools, remote sensing (i.e. satellite or aerial surveys) and Passive Acoustic Monitoring (PAM) have great potential to complement in situ visual surveys (Mellin et al., 2012; Staaterman et al., 2017).

Remote sensing can provide information about habitat, including coral cover and habitat complexity, over large areas (Roelfsema et al., 2018; Bajjouk et al., 2019; Purkis et al., 2019). These habitat features, coupled with geographic (e.g. wave exposure, slope, reef area) and anthropogenic variables (e.g. “gravity”, protection status), can in turn predict reef fish assemblages structure (Friedlander et al., 2003; Darling et al., 2017; Cinner et al., 2018; Barneche et al., 2019; Wedding et al., 2019). As such, the contribution of remotely sensed habitat characteristics in predicting fish assemblages structure was quantified by Mellin et al. (2012) and Wedding et al. (2019). Passive Acoustic Monitoring (PAM) was also found to be a promising tool to assess coral reef fish assemblages, with ecoacoustic indices correlated to reef fish species richness and abundance (e.g. Kennedy et al., 2010; Bertucci et al., 2016) and several key ecosystem functions ensured by fishes (Elise et al., 2019b). Nonetheless, the performance of ecoacoustic indices in predicting fish assemblages structure has not been quantified to date. Moreover, as the need for functional assessments is increasing (Hughes et al., 2017; Bellwood et al., 2019a), the nature of the functional information provided by ecoacoustic indices has to be specified. Here we compare the performance of “coarse” environmental data (i.e. which could be sampled remotely) and acoustic data in predicting fish assemblages structure in different environmental settings, including contrasted anthropogenic pressure regimes. We chose to focus on reef fishes since they represent both a good indicator of ecosystem dynamics and pressure (MacNeil et al., 2015) and a tough conservation challenge as tens of millions of people depend on them as their major source of protein (Moberg & Folke, 1999). Upscaled surveys could be determinant in the sustainable exploitation of this resource.

5.2 Materials and methods

The study was conducted at 31 outer reef slope sites located between 10 and 20 m depth around three indo-pacific islands (see Figures 2.1 to 2.4). At each site, twenty-four 5 min sound samples were recorded between 9:30 am and 3:30 pm. Twenty-six acoustic indices were calculated on each sound sample and mean values were computed for each index at each site.

Eight environmental variables were considered, comprising geographic, habitat and anthropogenic pressure characteristics. Among geographic variables, we evaluated exposure to waves, slope and coral reef area around the site. To approximate the precision which can be provided by

remote sensing, three habitat variables were visually estimated on semi-quantitative scales during a short dive at each site: habitat complexity, live coral cover and soft bottom cover. Anthropogenic pressure variables were protection status and gravity (i.e. human disturbance based on population size surrounding each reef and travel time to the nearest population centre; Cinner et al., 2018).

The structure of fish assemblages was evaluated using Remote Underwater Videos (RUV) at Europa Island and New Caledonia sites, and Underwater Visual Censuses (UVC) at Reunion Island sites. We calculated five taxonomic descriptors of assemblages emerging properties: species richness, total abundance, total biomass, and two Shannon indexes computed on either species abundance or biomass. Functional descriptors were based on functional entities (FEs) rather than species. A FE represents a proxy for the ecological function ensured by a group of fish species, categorised on the basis of shared life-history traits. Here we took into account five different traits (diet, species size class, schooling, home range, and level in the water column). We successively considered all possible combinations of two to five traits, resulting in the examination of 26 different types of FE with increasing levels of functional resolution. We calculated four kinds of functional descriptors: functional richness (i.e. number of FE) and three Shannon indices calculated on the distribution of either species richness, abundance, and biomass among FEs (henceforth called functional distribution of richness, abundance, and biomass respectively). Hence, using the four kinds of functional descriptors for each of the 26 types of FE, a total of 104 functional descriptors was computed. Biomasses were log-transformed prior to the calculation of biomass-related descriptors.

To summarise the information provided by environmental and acoustic variables and avoid model over-fitting, we performed a Principal Component Analysis on both sets of explanatory variables and retained the first three axes of each (respectively annotated env1, env2, env3 and acous1, acous2, acous3). Three linear models were built for each of the 109 fish descriptors:

- (combined) Fish ~ env1 + env2 + env3 + acous1 + acous2 + acous3 + ocean
- (environment) Fish ~ env1 + env2 + env3 + ocean
- (acoustics) Fish ~ acous1 + acous2 + acous3 + ocean

Where ocean effect was not significant in the combined model, it was removed from the analyses. Adjusted coefficients of determination (i.e. adjusted R^2) were examined for the three models. These coefficients can, on occasion, take negative values in multiple regression, corresponding to cases where the explanatory variables explain less variation than random normal variables would (Legendre, 2007). In such cases, their value was set to zero as recommended by Legendre (2007).

Then, variation partitioning was computed to quantify the fraction of variation only explained by environmental variables, the fraction only explained by acoustic variables (i.e. the added value of using acoustic variables), as well as the fraction explained by both (i.e. common fraction). See Annex 5.1. Adjusted R^2 and fractions of variation were examined for the 109 fish descriptors. To better understand the nature of the functional information provided by the ecoacoustic indices, we finally examined how the adjusted R^2 of acoustic models (or either the fraction only explained by acoustic variables) was influenced by the number of traits considered in the FE, and by the identity (e.g. diets, size class) of those traits. Additional details are provided in supporting information.

5.3 Results

The three first axes of environmental and acoustic PCA explained 80 % and 70 % of inter-sites variation respectively. For the environmental PCA (Annex 5.2a), distribution along the first axis was mostly driven by anthropogenic constraint (i.e. gravity) and habitat characteristics (i.e. habitat complexity, coral cover). Soft bottom cover was the main driver of the second axis. Remaining variables contributed equally to the first two axes. When considering the acoustic PCA (Annex 5.2b), sites were geographically distributed along the first axis, with lowest values for Pacific Ocean sites and highest for Indian Ocean sites (except EUR12). Almost all Sound Pressure Level (SPL)-type indices were more influential on the first axis. The other types of indices alternatively contributed to the first or second axis depending on the frequency bandwidths considered (Annex 5.2b).

Depending on the fish descriptor considered, adjusted R^2 of the combined models ranged from 0 to 0.58, with a mean value (\pm sd) of 0.34 ± 0.12 . For the environment models, adjusted R^2 ranged from 0 to 0.60, with a mean value (\pm sd) of 0.31 ± 0.11 , while adjusted R^2 of the acoustic models ranged from 0 to 0.47, with a mean value (\pm sd) of 0.12 ± 0.14 (Fig 1).

The independent contribution of acoustic variables to the variation explained by the combined models (i.e. fraction (only acoustics)) varied greatly. It ranged from -0.06 to 0.22 with a mean value (\pm sd) of 0.03 ± 0.05 (Fig 1). This fraction of variation only explained by acoustics significantly enhanced the explicative power of combined models (Pearson's $\rho = 0.37$, $p < 0.001$) (Fig 1a). This fraction was negative for 35 % of the fish descriptors tested (38 descriptors over 109), revealing that acoustic data did not add explicative power to the combined model for these 38 descriptors (Fig 1a et 1b). These descriptors were total abundance, Shannon index calculated on species biomass, and descriptors of the functional richness, functional distribution of richness and functional distribution of biomass.

We found no significant relation between the fraction only explained by acoustic variables and the fraction only explained by environmental variables (Pearson's $\rho = -0.09$, $p = 0.35$) (Fig 1b), nor between the fraction only explained by acoustic variables and the common fraction (Pearson's $\rho = 0.03$, $p = 0.73$).

The fraction only explained by environmental variables reached the highest values for a number of descriptors of functional richness and functional distribution of biomass (Fig 1c). For other descriptors, particularly those reflecting the functional distribution of abundance, this fraction was lower than the fraction only explained by acoustic variables (Fig 1b). As such, with this increased contribution of acoustic variables where environmental variables performed poorly (Fig 1c), combined model were found able to predict a large range of descriptors of the fish assemblages structure.

Although the number of taxonomic descriptors was too low (i.e. five versus 104) to perform a statistical test, acoustic models appeared globally more explicative for functional descriptors than for taxonomic descriptors of the fish assemblage structure (Fig 1c).

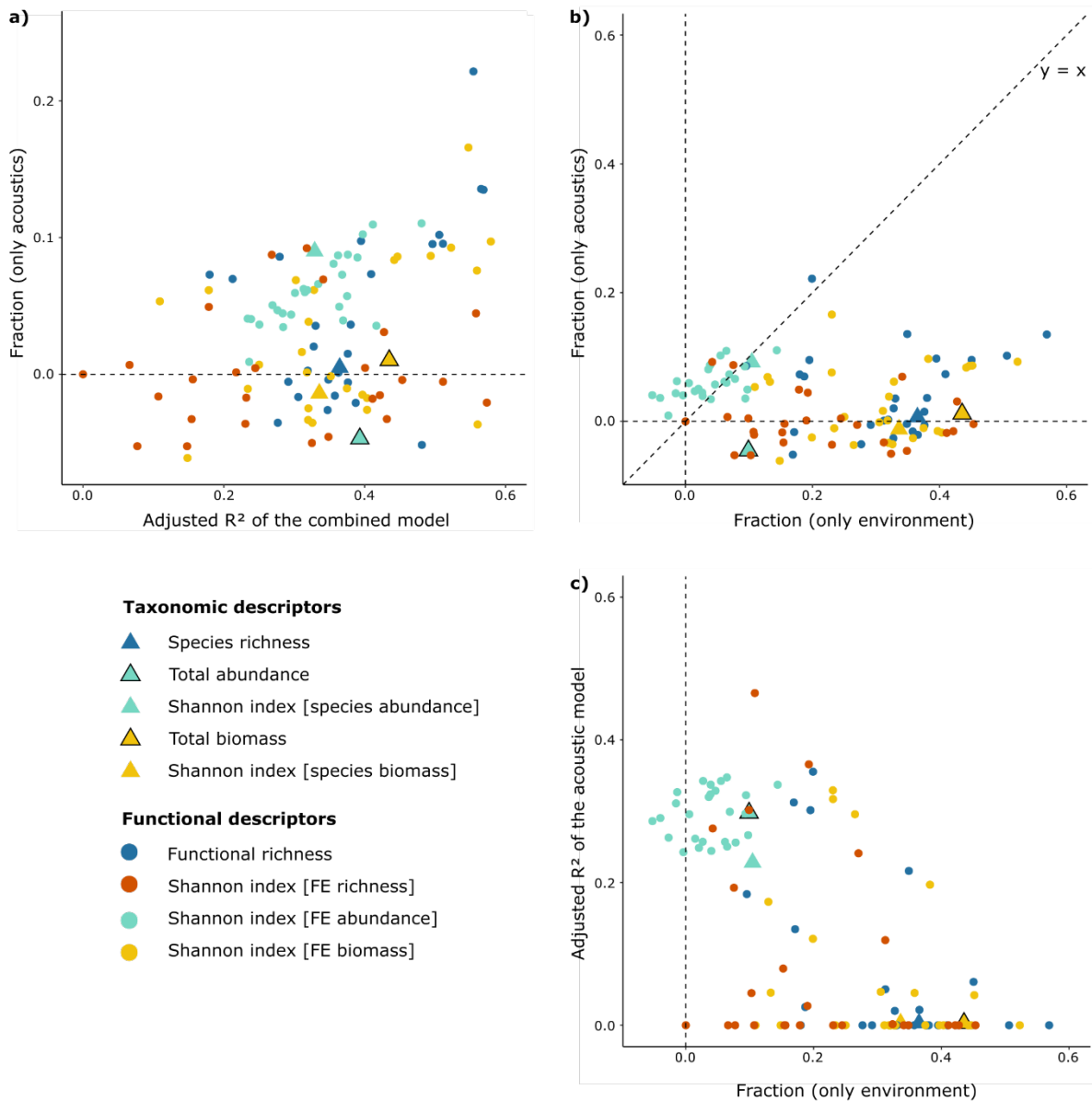


Figure 5.1. Relationships between: **a)** Fraction (only acoustics) and adjusted R^2 of the combined model; **b)** Fraction (only acoustics) and fraction (only environment); **c)** Adjusted R^2 of the acoustic model and fraction (only environment). Results are shown for the models performed on the 109 fish descriptors (each point represents a descriptor). Fraction (only acoustics): fraction of the combined model only explained by acoustic variables. Fraction (only environment): fraction only explained by environmental variables.

Adjusted R^2 of the acoustic models were significantly affected by the type of functional descriptor (anova, $F = 35.87$, $df = 3$, $p < 0.001$) and by the number of traits considered to construct the FEs (anova, $F = 19.06$, $df = 1$, $p < 0.001$). These effects were independent (interaction term, $F = 1.25$, $df = 3$, $p = 0.30$) (Annex 5.3). Adjusted R^2 of the acoustic models were significantly higher for the functional distributions of abundance than for other functional descriptors (TukeyHSD, $F = 30.19$, $df = 3$, $p < 0.001$) (Annex 5.4), and significantly decreased with increasing functional resolution (i.e. an increasing number of traits considered to construct the FEs) (slope = -0.05 , $t = -3.06$, $p < 0.01$)

When level in the water column was considered in the 2-trait FEs, adjusted R^2 of the acoustic models were significantly higher than when this trait was not considered, for all functional descriptors except the functional distributions of abundance (Fig 2a, b and c). Nonetheless, this trait was not found

to have a significant influence when considering the fraction only explained by acoustics, suggesting that acoustic and environmental data were partially redundant in the predictions of the functional descriptors which included level in the water column.

When diet was taken into account in FE composition, the fraction only explained by acoustic variables was significantly enhanced for functional richness and functional distribution of abundance (Fig 2f and 2g), revealing the particular added value of acoustic variables in predicting diet-integrating functional descriptors. On the contrary, considering schooling and size class in FE composition significantly dropped the adjusted R^2 of acoustic models and the fraction only explained by acoustic variables, for the functional distribution of abundance and richness respectively (Fig 2e and 2h).

Functional richness in 2-trait FEs combining diet and level in the water column was the functional descriptor for which the added value of acoustic variables was the highest [Fraction (only acoustics) = 0.22]. Adjusted R^2 of the acoustic and combined model were respectively 0.36 and 0.55 for this descriptor.

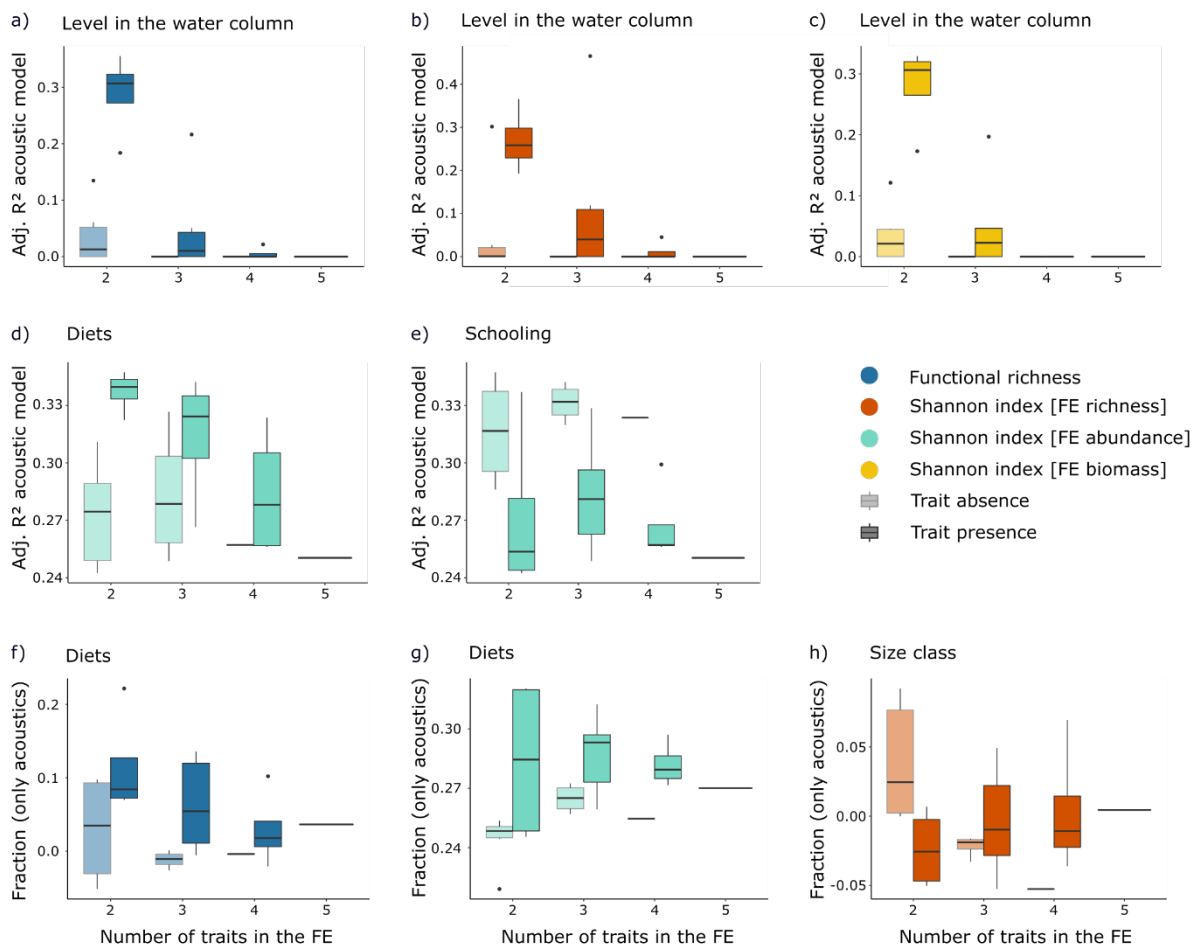


Figure 5.2. Boxplots representing the significant effects ($p < 0.01$) of the number and identity of traits on the adjusted R^2 of the acoustic models (or either the fraction only explained by acoustic variables).

5.4 Discussion

One of the main challenges of global monitoring networks is to provide standardised assessments that can be compared among numerous localities at increasing temporal scales. To tackle this issue, the observer-based GCRMN targets Essential Ocean Variables (EOV) at various degrees of detail (see Obura et al., 2019). Hedley et al. (2016) underline that remote sensing tools allow large scale assessments but with less precision than in situ surveys. In the meanwhile, Obura et al. (2019) explain that the comparison of observer-based data is reliable at large scales mainly for coarser levels of EOV (e.g. total hard coral cover). As these levels are typically those which can be assessed using remote sensing tools, this overlap suggests that human effort in the field could be better used to grasp nuances of reef state and functioning (González-Barrios and Álvarez-Filip, 2018; Obura et al., 2019). For fishes, standardised observer-based evaluations are still more difficult and in some cases impossible (Obura et al., 2017), even for coarse EOV (e.g. species richness), due to large differences in the fish taxa monitored, and to the biases resulting from abundance estimates provided by numerous different observers. Adding that monitoring by trained divers is time and cost intensive, monitoring networks clearly need to integrate complementary tools to gain in efficiency and spatio-temporal resolution. A first step was provided by Wedding et al. (2019) who demonstrated the benefits of coupling the information of habitat maps with the 3D information provided by LIDAR to enhance the prediction of fish assemblages structure.

Our results show that the main aspects of the functional structure of fish assemblages (i.e. the four types of functional descriptors) may be predicted by combining remote sensing and PAM approaches. We found these two approaches to be complementary as the fractions only explained by acoustic variables and by environmental variables were not correlated. Even if predictions are far from being perfect (i.e. maximum adjusted R^2 were around 0.6), these preliminary results warrant the integration of other types of data (e.g. eDNA, mRNA) to evaluate the level of precision accessible with unmanned monitoring systems, and better identify the ecological components on which observer-based in situ surveys should focus.

PAM alone was found able to predict the functional distribution of richness, abundance and biomass, as well as the functional richness of coral reef fish assemblages. The contribution of PAM was particularly important for predicting the functional distribution of abundance, as environmental variables were less performant with regard to this aspect. This result confirms that ecoacoustic indices are reliable proxies for the evaluation of fish abundance (Kennedy et al., 2010; Staaterman et al., 2017; Elise et al., 2019b). The best predictions were obtained for coarse functional classifications (i.e. 2-trait FEs) while increasing the functional resolution by including more traits resulted in poorer predictions. In a previous study (Elise et al., 2019b), we suggested that part of the ecological functions ensured by fishes were related to sonorous processes through feeding, movements and defence, for example. The present study confirms that ecoacoustic indices can be significant predictors of functional proxies (i.e. FE), but adds that a “reasonable” level of details should be targeted (i.e. 2-trait FEs). PAM predictions were significantly enhanced when considering level in the water column and diet, and further developments of ecoacoustic indices could first focus on these two traits. In contrast, schooling and size class hindered the predictive capacity of PAM. Beyond the reflection on which functional information is conveyed through soundscapes, this result suggests that considering local specificities is crucial when defining the functional role of individuals. For example, there were important differences between theoretical schooling classifications and observed aggregations of individuals depending on the study sites, which could explain poorer results when considering this trait. Ocean

effect was significant in 33 % of the models, including all the models of the functional distribution of abundances. This suggests that while some ecoacoustic indices could be used in all geographical settings, others should be defined depending on the context. As such, this study provides baselines for further development of ecoacoustic indices as tools for monitoring coral reef structure and functioning.

In the present study we found that a panel of acoustic variables could significantly improve the global prediction of the functional structure of fish assemblages. That significant results could be obtained through such a coarse approach is very promising, as more specific research could lead to the definition of highly accurate ecoacoustic indices (i.e. one, or a few, acoustic indices as predictors of the richness, or abundance, or biomass, of a specific FE). In addition, we demonstrated here that acoustic variables were able to predict the functional structure of fish assemblages across sites with contrasted natural and anthropogenic pressures, and located in two oceans, confirming the ability of PAM to be used in a diversity of contexts (Elise et al., 2019a).

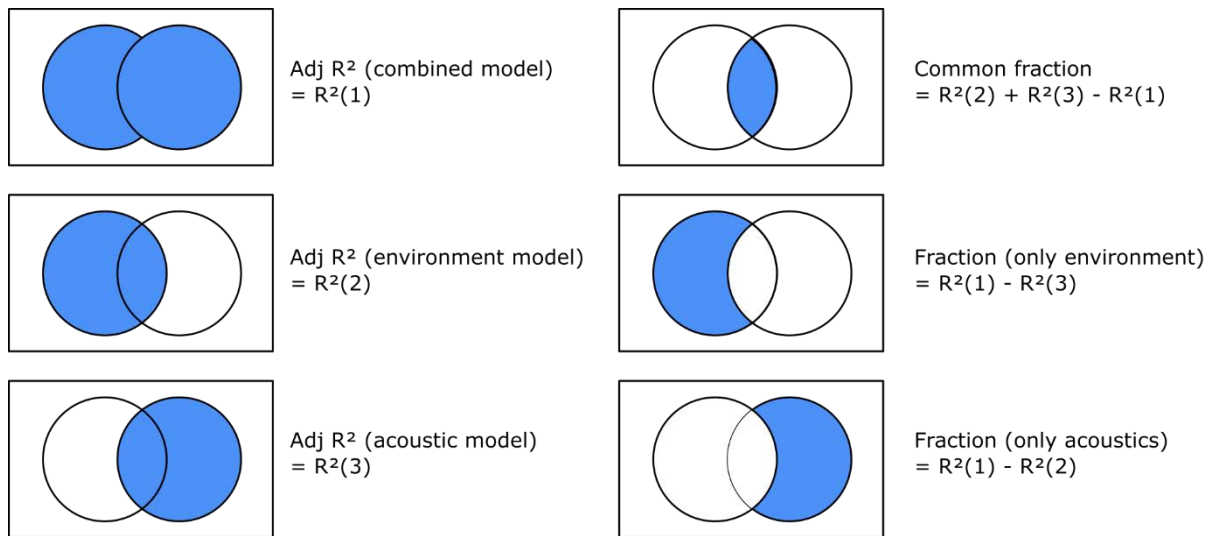
Acknowledgements

We are grateful to Valentin Bouvot, Sophie Bureau, Lucas Bonin, Germain Boussarie, Bertrand Bourgeois, Armand Dayde, Eric Folcher, Erwan Meyer, and Franco Nirvola for their help on the field. We thank the crews of yacht *Antsiva* and research vessel *Amborella*, and the pilots of the *Archamia* and *Mangabe* for their assistance in data collection. We also thank Jessica Meeuwig for use of the video analysis software, the military forces (FAZSOI) and *Ocean Innovation Tour* for logistical support.

5.5 Annexes chapter 5

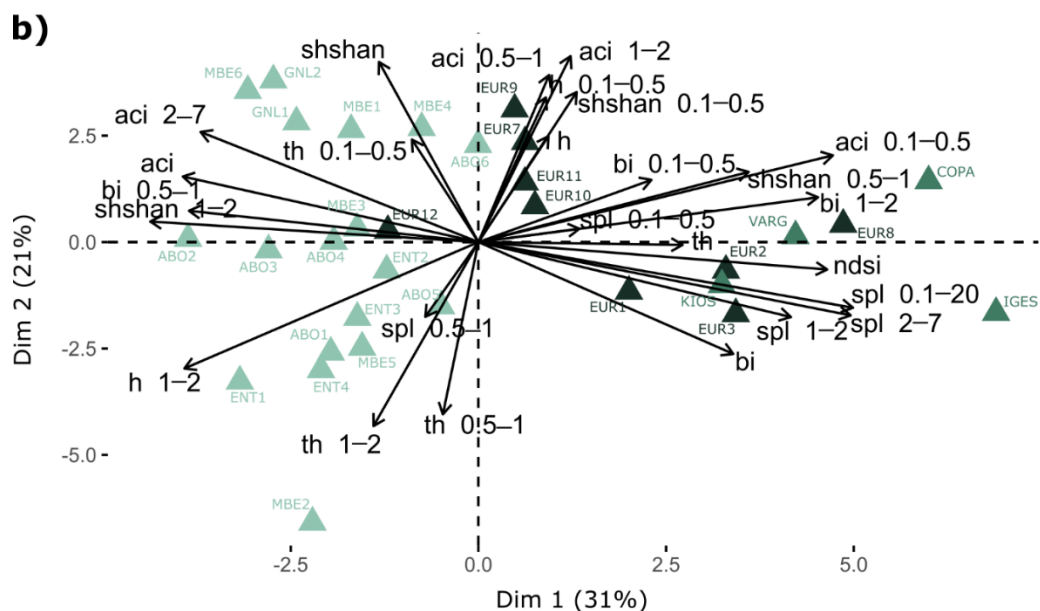
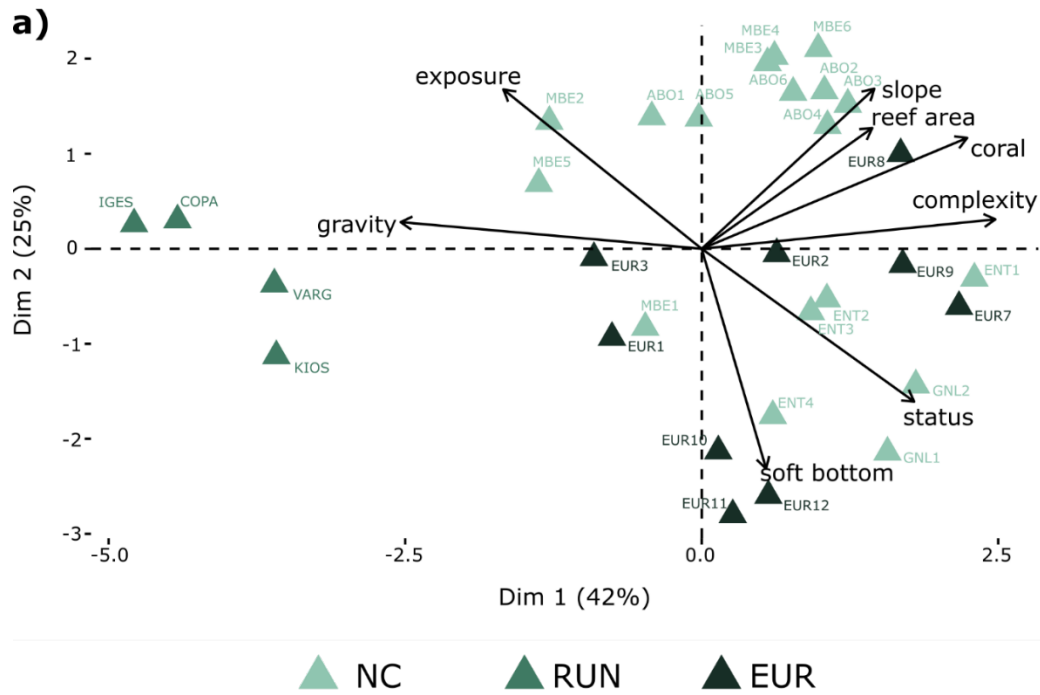
Annex 5.1

Venn diagrams representing the partition of the variation of a response variable (i.e. a descriptor of fish assemblage structure) between the two sets of explanatory variables (i.e. environment and acoustics). The rectangle represents 100% of the variation in the response variable. Common fraction is the intersection (not the interaction) of the amounts of variation explained by linear models of environment and acoustics. Adapted from Legendre (2007).



Annex 5.2

Principal Component Analyses performed: a) on the eight environmental variables, and b) on the twenty-six acoustic indices considered in this study.



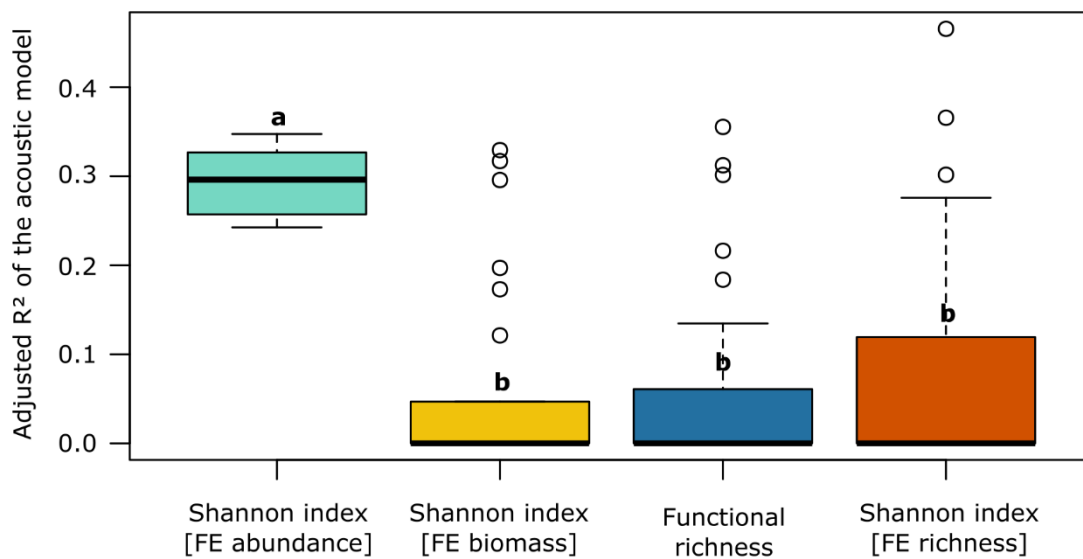
Annex 5.3

Results of the anova performed on the linear model $R^2(\text{acoustics}) \sim \text{type of descriptor} * \text{Nb of traits}$

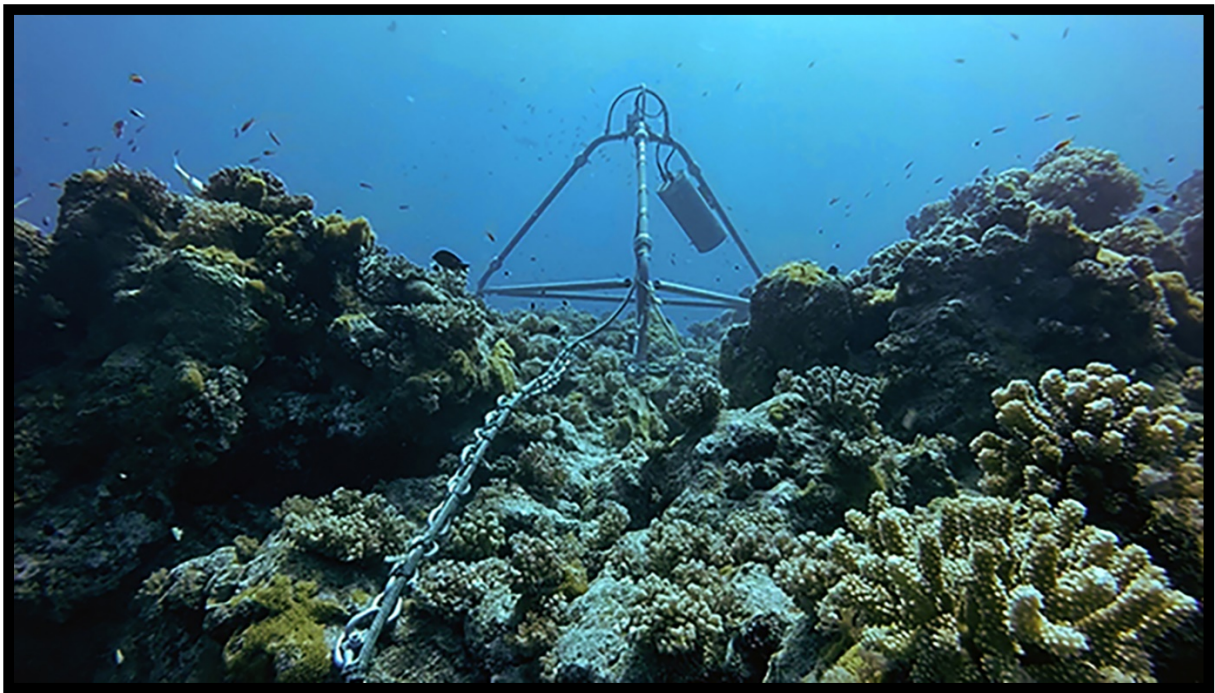
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Type of descriptor	3	0.9928	0.3309	35.8680	1.2279e-15
Nb of traits	1	0.1758	0.1758	19.0571	3.2007e-05
Type of descriptor : Nb of traits	3	0.0347	0.0116	1.2521	0.2953
Residuals	96	0.8858	0.0092		

Annex 5.4

Boxplots representing the dispersion of values of the adjusted R^2 of the acoustic models for each type of functional descriptor considered in this study. Letters indicate results of TukeyHSD post-hoc test.



Chapitre 6. Suivi acoustique à long-terme en appui à la conservation



©Armand Daydé

Dans le chapitre 4, j'ai exploré la variabilité des paysages sonores autour de l'île Europa afin de mieux comprendre leurs liens avec les fonctions clé de l'écosystème récifal au travers d'indices écoacoustiques. Un état acoustique de référence a ainsi été établi.

Dans le chapitre 6, j'utilise les indices écoacoustiques mis en évidence dans le chapitre 4 pour réaliser une première exploration de la variabilité du paysage sonore du récif de l'île Europa à plusieurs échelles temporelles. Je synthétise également les résultats susceptibles d'améliorer le plan de conservation des récifs coralliens d'Europa et propose plusieurs pistes de développement pour optimiser l'utilisation de l'outil installé. Ce chapitre constitue le deuxième volet du rapport scientifique remis aux gestionnaires de l'île Europa dans le cadre du projet CORCOPA.

Premiers résultats du suivi acoustique continu du récif corallien de l'île Europa : avril 2018 à février 2019

Simon Elise^{1,2,3}, J. Henrich Bruggemann^{1,3}

¹UMR 9220 ENTROPIE, Université de La Réunion
97744 Saint-Denis, La Réunion, France

²NORTEKMED S.A.S.
83078 Toulon, France

³Laboratoire d'Excellence CORAIL
66000 Perpignan, France

Extrait et adapté du rapport scientifique

Elise S., Bruggemann J.H. (2019) Etat acoustique de référence des récifs coralliens de l'île Europa et premiers résultats du suivi acoustique continu d'avril 2018 à février 2019. Université de La Réunion – NortekMed. 55 pp

Genèse et objectifs du projet CORCOPA

Lancé en mars 2017, l'appel à projet BEST 2.0 visait à promouvoir, dans le contexte du changement climatique, la conservation de la biodiversité et l'utilisation des ressources naturelles et des services écosystémiques dans les Pays et Territoires de l'Outre-mer européens. L'expertise de l'UMR ENTROPIE en écologie des récifs coralliens et celle de la société NortekMed dans les suivis acoustiques en continu ont permis d'élaborer le projet CORCOPA pour y répondre (voir Annexes 6.1 et 6.2). Financé en décembre 2017, le projet a démarré en janvier 2018.

L'objectif principal de CORCOPA était d'installer une station autonome de suivi acoustique continu sur le récif corallien de l'île Europa, et de former les agents des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) à son utilisation pour détecter d'éventuelles perturbations écologiques à l'avenir, dans le but de renforcer les capacités des TAAF à gérer ces écosystèmes marins.

Deux objectifs secondaires ont étayé le projet :

1. Etablir des liens entre l'état des peuplements récifaux d'Europa et des indicateurs acoustiques, et définir un état acoustique de référence ;
2. Suivre en continu (24h/24h) le paysage sonore autour d'une station pilote et autonome durant plusieurs années et interpréter en termes écologiques les variations détectées.

L'ensemble de ces résultats est destiné à contribuer au plan de gestion de l'île d'Europa.

La réponse au premier objectif est présentée dans le chapitre 4 sous forme d'une publication scientifique et constitue le premier volet du rapport remis aux TAAF. Le chapitre 6 constitue le deuxième volet de ce rapport. Il expose les premières tendances qui se dégagent dans la variabilité temporelle du paysage sonore durant presque une année de suivi en continu. Il interroge également la pertinence des indices écoacoustiques pour le suivi temporel de l'écosystème récifal et des services associés et établit plusieurs pistes de développement.



6.1 Introduction

6.1.1 Importance des récifs coralliens de l'île Europa et suivi temporel

Les récifs coralliens isolés tels que ceux d'Europa présentent des caractéristiques écologiques uniques, sans équivalent dans les zones plus anthropisées (D'agata *et al.*, 2016). Les quelques pourcents de récifs coralliens mondiaux aussi peu impactés constituent ainsi des refuges de biodiversité (D'agata *et al.*, 2016; Maire *et al.*, 2016). Europa cumule quatre des cinq facteurs clé pour le succès des aires marines protégées (Edgar *et al.*, 2014) : réserve intégrale, protection efficace, ancienneté, et isolement par des eaux profondes.

Plus de 50 % des récifs coralliens mondiaux pourraient disparaître d'ici à 2050 (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2018). Outre l'enjeu de conserver le patrimoine unique que représentent les récifs d'Europa, ils pourraient permettre le réensemencement des récifs impactés dans la région (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2018). De plus, la vitalité des récifs coralliens conditionne leur complexité structurale, et donc la protection des littoraux contre l'action des vagues (Harris *et al.*, 2018). Au vu de l'augmentation prévisible du niveau des océans, la conservation des récifs coralliens d'Europa pourrait aussi déterminer celle des écosystèmes terrestres de l'île.

Suite à l'évaluation écologique d'un premier site récifal en 2002, les programmes BioRecie (2011), Sireme (2016), et l'OP Eparses (2019) ont permis d'étendre le nombre de sites et la fréquence des suivis. Néanmoins, les fréquences et intensités croissantes des perturbations liées au réchauffement global (blanchissements coralliens, cyclones, etc.) laissent penser que de tels pas de suivis sont insuffisants pour assurer une détection rapide des perturbations (e.g. blanchissements en 2016, 2017, puis 2019), qui constitue pourtant un élément clé pour enrayer les mécanismes de déclin (e.g. Groner *et al.*, 2016).

6.1.2 L'acoustique passive

Le suivi de l'état écologique des récifs par acoustique passive (Passive Acoustic Monitoring – PAM) consiste à enregistrer en continu, ou à des pas de temps défini, le son ambiant de l'écosystème, aussi appelé « paysage sonore ». Ce dernier comporte trois composantes majeures : la biophonie, la géophonie, et l'anthrophonie (Pijanowski *et al.*, 2011a). En milieu marin, la géophonie est constituée par exemple par le bruit des vagues, ou par celui du vent et de la pluie à la surface de l'eau, et l'anthrophonie regroupe les sons liés au passage de bateaux, à la présence de plongeurs, etc. Quant à la biophonie, elle est constituée dans les récifs coralliens par une multitude de sons émis, de façon volontaire ou non, par les individus des nombreuses espèces présentes sur un récif. Ces sons peuvent correspondre à des activités d'alimentation, parade nuptiale, reproduction, défense, fuite, etc.

L'acoustique passive permet de capter ces activités, sans interférer avec le comportement des individus, en déployant des protocoles standardisés pouvant être mis en œuvre par du personnel peu qualifié. Elle permet ainsi de réduire considérablement les coûts humains et évite les biais d'échantillonnage dus à la présence d'experts sur le terrain. De plus, les données brutes (fichiers de sons) peuvent être archivées, échangées, comparées et ré-analysées ultérieurement. En comparaison, les données issues d'un comptage visuel (e.g. GCRMN) sont subjectives, posant souvent des problèmes de comparaison des données lorsqu'elles ont été collectées par différents observateurs (e.g. voir Obura *et al.*, 2019). Ainsi, l'acoustique passive est en train de s'affirmer comme une alternative

sérieuse aux méthodes traditionnelles, lesquelles ne permettent pas de répondre aux besoins urgents de suivis à larges échelles spatiales et temporelles (e.g. Gibb *et al.*, 2019).

Nous pouvons distinguer deux grandes approches en acoustique passive. La première consiste à cataloguer les sons correspondant à une espèce puis à chercher à les détecter de façon automatique (e.g. Tricas & Boyle, 2014; Ibrahim *et al.*, 2018) ; elle est adaptée à des suivis mono-spécifiques (e.g. espèce d'intérêt patrimonial). La deuxième approche vise plutôt une évaluation écologique globale de l'écosystème, à travers le calcul d'indices écoacoustiques, et est particulièrement adaptée aux écosystèmes hautement diversifiés tels que les récifs coralliens (Gibb *et al.*, 2019).

Un panel d'indices écoacoustiques a été développé afin d'évaluer les caractéristiques écologiques globales d'un écosystème au travers de son paysage sonore (e.g. Sueur *et al.*, 2014). Des relations avec la richesse spécifique, phylogénétique ou encore l'état écologique global de l'écosystème ont ainsi été mises en évidence (voir Gasc *et al.*, 2017 pour des exemples terrestres ; Lindseth & Lobel, 2018 pour des exemples marins).

Le potentiel de l'acoustique passive pour le suivi à long terme des écosystèmes a été souligné par nombre d'études (voir par exemple Gibb *et al.*, 2019; McWilliam, 2018 pour les récifs coralliens). En domaine marin, des suivis acoustiques ont été mis en place sur des périodes de temps variables (voir liste des études dans Lindseth & Lobel, 2018). L'étude de Lammers & Munger (2016) est la plus semblable au suivi proposé dans le projet CORCOPA. Ces auteurs ont suivi un récif corallien isolé dans l'archipel Hawaïen (French Frigate Shoals) grâce à un enregistreur fixe. Cet enregistreur a collecté 30 secondes de son toutes les 15 minutes durant trois déploiements de plus de 6 mois, entre 2006 et 2009. L'étude de Lammers & Munger (2016) est vraisemblablement la première à s'intéresser à la phénologie de l'écosystème récifal sous un angle acoustique durant d'aussi longues périodes, mais les travaux de Staattermann *et al.* (2014), Bohnenstiehl *et al.* (2016) et Lillis & Mooney (2018), entre autres, ont également apporté des éléments de compréhension des rythmes lunaires et saisonniers.

Ces différentes études se basent sur des protocoles d'enregistrement produisant des échantillons courts et/ou fractionnés (12 s toutes les 5 min ; 60 s toutes les 15 ou 20 min ; 30 s toutes les 30 min). Or, nous avons montré dans une précédente étude que des échantillons de longue durée (5 min) enregistrés de façon continue étaient plus à même de caractériser les basses fréquences d'un paysage sonore que des échantillons courts (Elise *et al.*, 2019a) ; et c'est précisément sur des bandes de basses fréquences qu'est calculée la majorité des indices mis en évidence dans le chapitre 4. En plus d'assurer un suivi continu du récif d'Europa, le projet CORCOPA pourrait donc apporter un regard nouveau sur la variabilité temporelle des paysages sonores récifaux.

Le premier objectif de ce chapitre est d'explorer la variabilité à plusieurs échelles temporelles (circadienne, lunaire, saisonnière) des indices mis en évidence dans le chapitre 4, et de chercher à l'interpréter en termes écologiques. Le deuxième objectif est de compléter l'état de référence spatial établi dans le chapitre 4 en le déclinant dans le temps. En effet, la rythmicité et l'amplitude des variations constituent en eux-mêmes des références auxquelles nous pourrions comparer de futures observations. Le troisième objectif est d'aller vers un outil opérationnel en définissant une « résolution temporelle » de suivi adaptée aux objectifs de gestion des TAAF, et en indiquant les pistes de développement de l'outil, notamment par la détection automatique de signaux d'intérêt.

6.2 Matériels et méthode

6.2.1 Site d'implantation de la station de suivi continu

La station fixe a été installée entre le 17 et le 23 avril 2018. Le tripode supportant l'hydrophone a été implanté sur le site EUR10 (Figure 4.1), et l'interface terrestre sur la dalle attenante à l'ancienne station météorologique. Ces deux sites sont reliés par un câble sous-marin étanche d'environ 600 m. Cette implantation avait été choisie au préalable à partir d'images satellites en tenant compte de plusieurs critères :

- la facilité d'installation de la partie marine ;
- l'évitement de zones vivantes du récif sur le tracé du câble ;
- la faible exposition aux vagues et courants ;
- la représentativité du site par rapport à l'ensemble du récif ;
- l'accessibilité de la partie terrestre du système pour les agents de terrain TAAF (vérification et collecte de la donnée) ;
- le non-dérangement de zones terrestres sensibles (nichoirs d'oiseaux).

Le processus d'installation est décrit en détail dans le rapport de campagne (Elise & Bruggemann, 2018).

6.2.2 Dispositif d'enregistrement et collecte des données

A l'exception de la carte d'acquisition, le dispositif est identique à celui utilisé pour les échantillonnages ponctuels (Chapitre 3 à 5). Les données sont enregistrées par un PC situé dans le conteneur étanche fixé au tripode. Le câble permet à la fois d'alimenter cette partie « mer » et de transférer les données vers un second PC situé à terre. Ce dernier stocke les fichiers de 5 min enregistrés en continu sur un disque dur externe de 2 To.

La station a été mise en marche le 23 avril 2018. Les agents de terrain TAAF qui se relayent sur Europa depuis cette date contrôlent de façon hebdomadaire son bon fonctionnement. Ils changent le disque dur externe tous les 3 mois et le renvoient à La Réunion pour que les données soient traitées et analysées.

Vingt-quatre heures d'enregistrement représentant environ 16 Go de données, une année de donnée acoustique « pèse » près de 6 To. Ces volumes illustrent la nécessité de synthétiser l'information à l'aide d'indices écoacoustiques et d'automatiser la détection de signaux d'intérêts.

6.2.3 Variabilité temporelle des indices écoacoustiques « fonctionnels »

Afin d'explorer la variabilité temporelle des indices mis en évidence dans le chapitre 4, nous nous sommes intéressés à trois échelles de variations :

- 1- *la variabilité circadienne* ; nous avons sélectionné 864 échantillons (72 h) enregistrés en continu entre 9h00 le 14 mai et 9h00 le 17 mai, durant une phase de nouvelle-lune. Faute de temps, nous n'avons pas visualisé tous ces échantillons. Néanmoins, l'influence des vagues semble extrêmement faible durant ces 3 jours.

2- *la variabilité journalière au cours de deux cycles lunaires* ; nous avons sélectionné 24 échantillons par jour (de 11h00 à 13h00) durant 60 jours consécutifs entre le 30 avril et le 28 juin 2018.

3- *la variabilité lunaire et saisonnière* ; pour chacune des 39 phases lunaires successives du 24 avril 2018 au 4 février 2019, nous avons sélectionné les données du jour même, de la veille, et du lendemain. Ce sont ainsi les données de 117 jours qui ont été compilées. Pour chaque jour, nous avons sélectionné les 24 échantillons enregistrés entre 11h00 et 13h00.

Pour ces deux dernières échelles de variation, chaque échantillon acoustique a été inspecté individuellement à l'aide de spectrogrammes, et écouté lorsque nécessaire, afin d'éliminer les échantillons contenant des bruits de vagues, de bateaux, ou d'impacts d'animaux sur l'hydrophone. Les activités de broutage par les poissons perroquets ont également été annotées lors de cette étape. En l'absence de perturbations, ce sont donc 72 échantillons de 5 min qui ont été considérés pour caractériser le paysage sonore de chaque phase lunaire au cours des 9 mois. Les six indices écoacoustiques (Chapitre 4) ont été calculés pour chaque échantillon puis moyennés pour chaque phase lunaire.

Afin de compléter cette évaluation, nous avons calculé un septième indice, l'ACI 2-7 kHz, mis en évidence lors d'une précédente étude (Elise *et al.*, 2019a). A la différence des six autres indices, ce dernier est calculé sur des échantillons de 5 secondes. Nous l'avons calculé quotidiennement du 24 avril 2018 au 4 février 2019 sur l'ensemble des échantillons entre 11h00 et 13h00. Pour ce-faire, chaque échantillon de 5 min a été divisé en 60 échantillons de 5 secondes.

6.2.4 Détection automatique de signaux d'intérêt

Le développement de la détection automatique est vraisemblablement la clé qui permettra de rendre l'outil réellement opérationnel. Nous avons fixé trois priorités de développement :

- la détection d'activités de broutage par les poissons perroquets, fonction clé du fonctionnement de l'écosystème récifal ;
- la détection de vagues (l'activité des bateaux étant marginale autour d'Europa), afin de nettoyer les données de façon efficace ;
- la détection de clics de dauphins, afin d'évaluer d'éventuelles variations saisonnières dans leur interaction avec le récif.

Pour les 2 premiers types de détection, nous utilisons le package *monitoR* de R (voir chapitre 17 dans Sueur, 2018). Pour le 3ème point, nous testons un algorithme de détection mis au point par NortekMed, encore jamais testé dans un environnement corallien. La première étape de cette démarche est de constituer une « vérité terrain ». En l'absence d'enregistrements vidéo simultanés, elle repose sur la visualisation des spectrogrammes et l'écoute des échantillons.

6.3 Résultats

La station acoustique a fonctionné en continu de sa mise en route le 23 avril 2018 jusqu'à l'endommagement du câble le 13 mars 2019. La forte houle de secteur nord formée par le cyclone Idai (déferlement de vagues de près de 5 m sur le platier de l'île) a déplacé un bloc massif qui est venu pincer le câble, rompant ainsi la connexion terre-mer. Sur l'ensemble de la période de 10 mois et demi de fonctionnement continu, seul 20 minutes de son manquent au moment d'un changement de disque dur le 25 octobre.

6.3.1 Variabilité circadienne

Les six indices montrent une rythmicité circadienne forte (Figure 6.1), marquée par :

- un niveau plus élevé la nuit que le jour pour le bioacoustic index 1-2 kHz, la variabilité spectrale 0-50 kHz et la variabilité temporelle 0-50 kHz ;
- un niveau plus élevé le jour que la nuit pour le SPL 0,1-0,5 kHz, l'ACI 1-2 kHz et le bioacoustic index 0,5-1 kHz ;
- des changements rapides à l'aube et au crépuscule ;
- une amplitude de variations plus faible la nuit.

La relation entre ces six indices et les fonctions clé de l'écosystème étant basée sur des échantillons enregistrés de jour, les analyses qui suivent se basent sur des échantillons enregistrés entre 11h00 et 13h00.

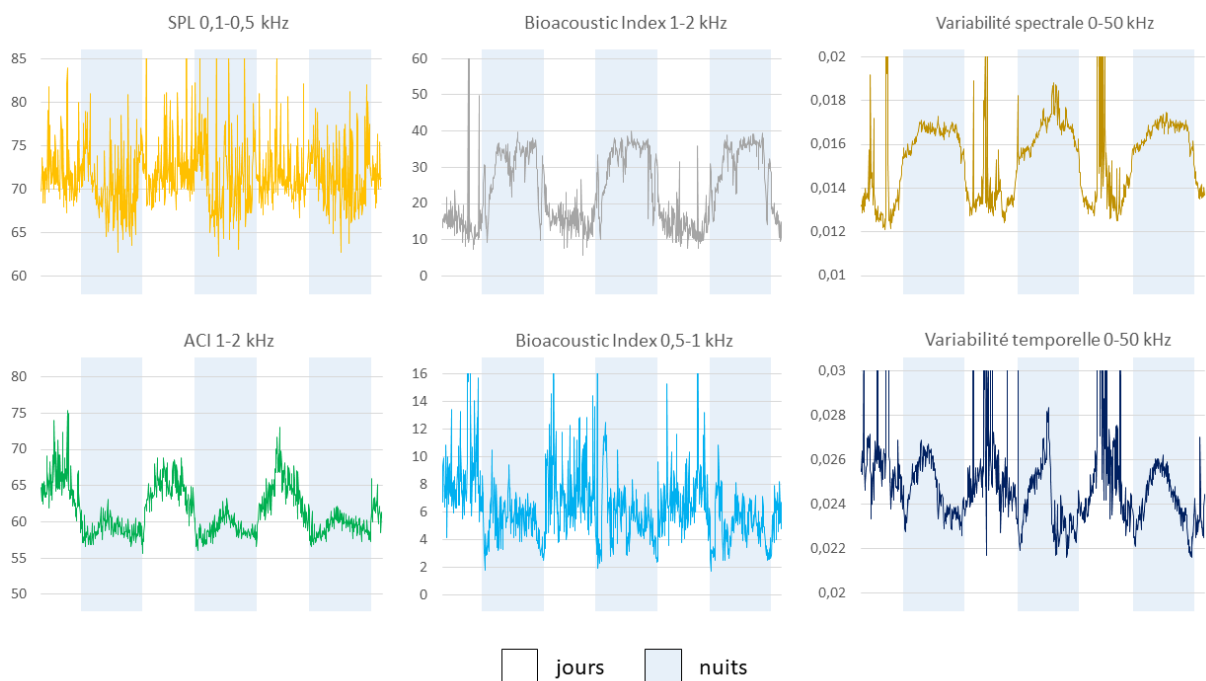


Figure 6.1. Variabilité circadienne des 6 indices écoacoustiques entre 9h00 le 14 mai et 9h00 le 17 mai (phase de nouvelle lune). Les valeurs de SPL sont en dB_{rms} re $1\mu\text{Pa}$, les autres indices sont sans unité.

6.3.2 Variabilité lunaire

Les six indices montrent une variabilité importante d'un jour à l'autre (Figure 6.2). Cependant l'amplitude des variations sur 60 jours est généralement moindre que les variations entre le jour et la nuit. La plupart des indices présentent des valeurs plus élevées en pleine lune et nouvelle lune qu'en premier et dernier quartier : SPL 0,1-0,5 kHz, bioacoustic index 1-2 kHz, ACI 1-2 kHz, et, dans une moindre mesure, variabilité spectrale 0-50 kHz et bioacoustic index 0,5-1 kHz.

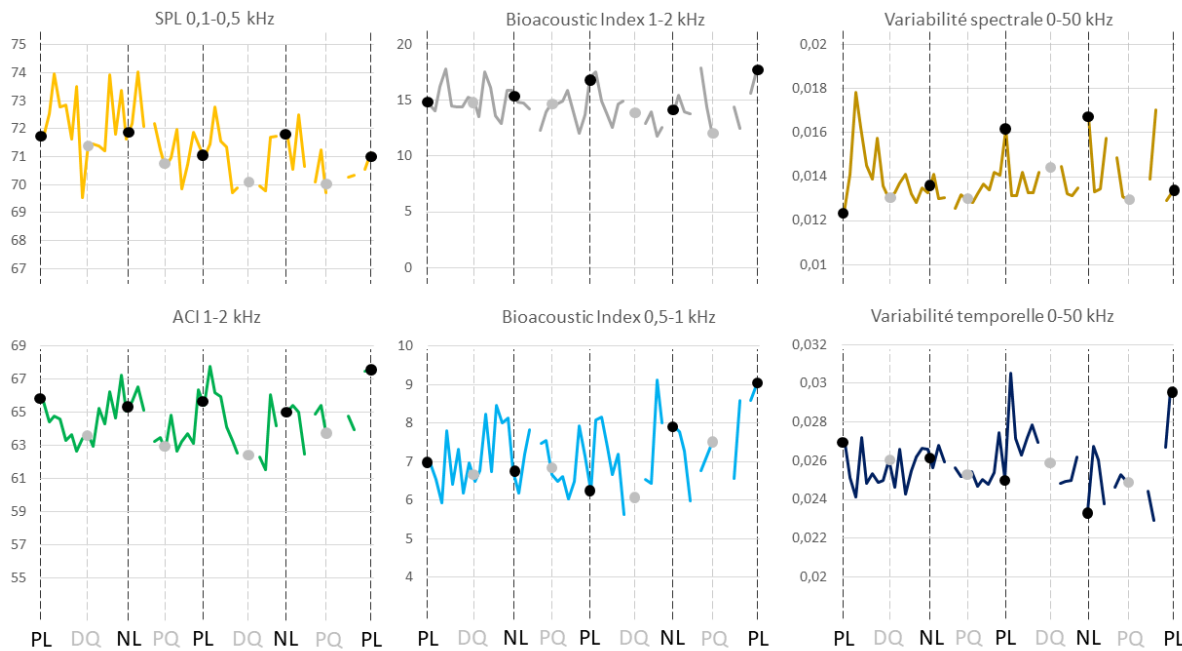


Figure 6.2. Variabilité des 6 indices écoacoustiques entre le 30 avril et le 28 juin 2018. Les phases lunaires sont indiquées : PL : pleine lune ; DQ : dernier quartier ; NL : nouvelle lune ; PQ : premier quartier. Les valeurs de SPL sont en dB_{rms} re $1\mu\text{Pa}$, les autres indices sont sans unité. Les échantillons perturbés ont été éliminés, occasionnant des « trous » dans les courbes.

Le suivi sur neuf mois confirme la variabilité lunaire du SPL 0,1-0,5 kHz et de l'ACI 1-2 kHz, qui affichent globalement un profil en dents de scie régulier : les valeurs maximales sont atteintes en pleine lune et nouvelle lune, les minimales en premier et dernier quartiers (Figure 6.3). L'ACI 2-7 kHz présente cette même cyclicité lunaire marquée (Figure 6.4). Les bioacoustic index 0,5-1 kHz et 1-2 kHz et la variabilité temporelle 0-50 kHz montrent des tendances similaires, bien que moins claires et moins régulières (Figure 6.3).

6.3.3 Variabilité saisonnière

Ce suivi sur neuf mois permet également de mettre en évidence la variabilité saisonnière de la majorité des indices. Le SPL 0,1-0,5 kHz présente les variations les plus marquées (Figure 6.3). Il atteint son minimum durant l'hiver austral (juillet, août, septembre) et son maximum durant l'été austral (janvier, février, mars). Les bioacoustic index 0,5-1 kHz et 1-2 kHz et la variabilité temporelle 0-50 kHz atteignent également leur minimum durant l'hiver austral (Figure 6.3). Les ACI 1-2 kHz et 2-7 kHz présentent un comportement inverse avec un minimum atteint durant l'été austral (Figure 6.3 et 6.4). Les valeurs prises par l'ACI 2-7 kHz durant les phases de premier et dernier quartier en hiver austral sont bien supérieures

à celles atteintes durant ces mêmes phases le reste de l'année (Figure 6.4). Les bioacoustic index 0,5-1 kHz et 1-2 kHz, ainsi que les variabilités spectrale et temporelle 0-50 kHz présentent un pic au moment de la pleine lune de novembre (Figure 6.3).

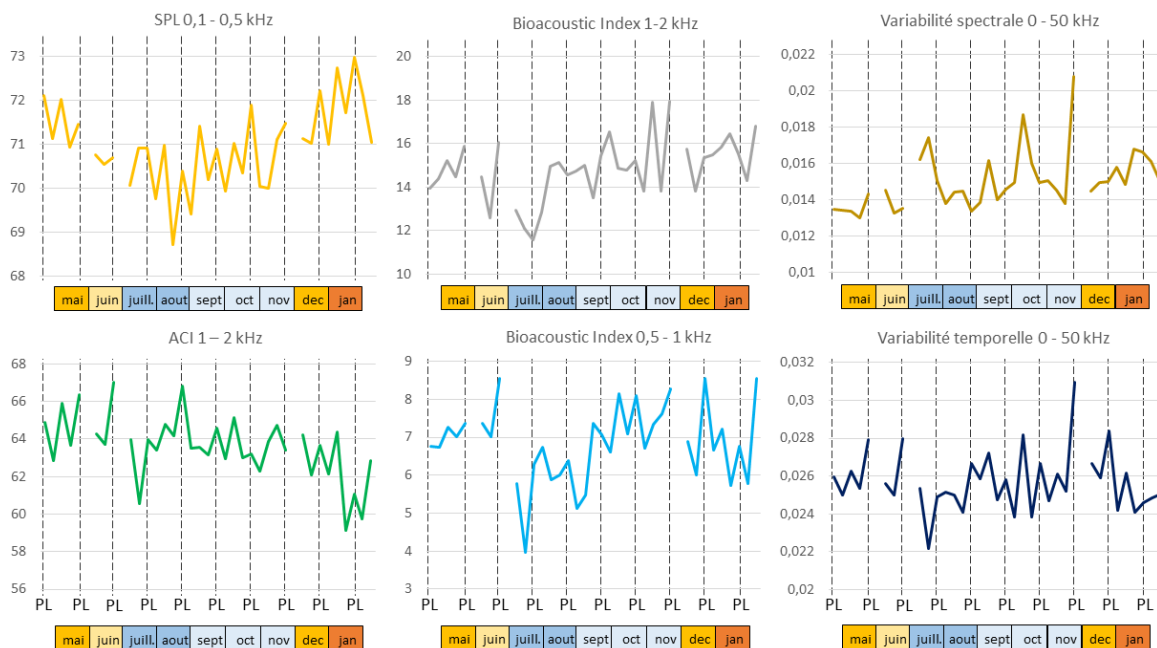


Figure 6.3. Variabilité des 6 indices écoacoustiques entre le 29 avril 2018 et le 4 février 2019. Les phases de pleine lune (PL) sont indiquées. Les valeurs de SPL sont en dB_{rms} re 1μPa, les autres indices sont sans unité. La couleur du cartouche indique la température de l'eau telle qu'estimée par la NOAA pour chaque mois (https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/GIS/map_viewer/cpcgis.swf). Les échantillons perturbés ont été éliminés, occasionnant des « trous » dans les courbes (3 phases lunaires manquantes).

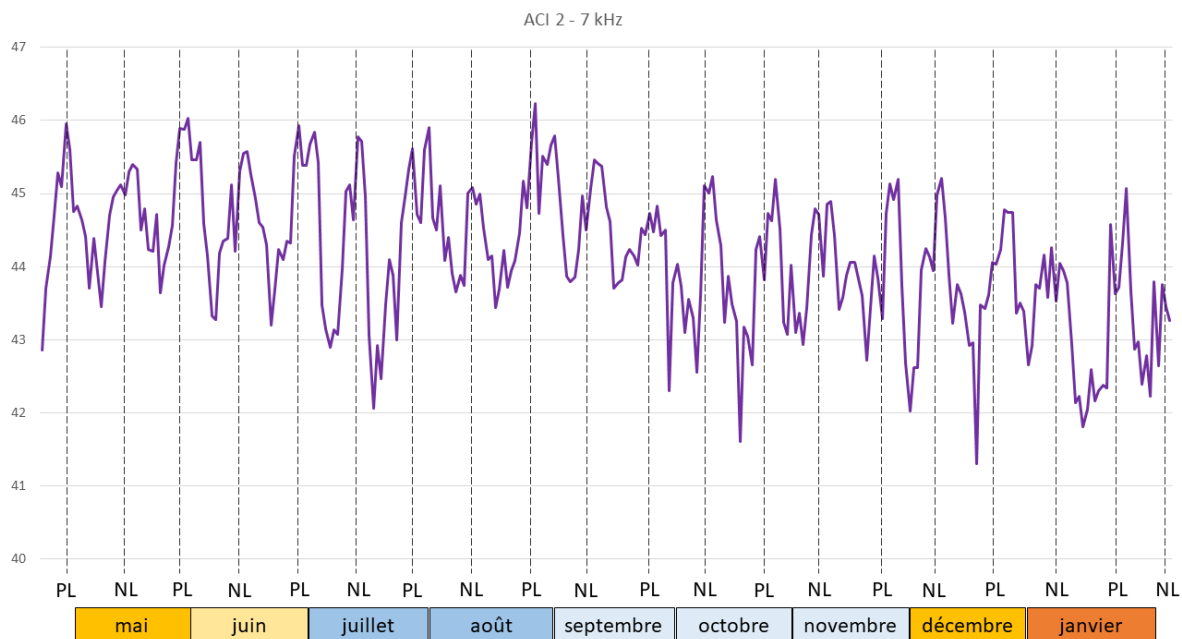


Figure 6.4. Variabilité de l'ACI 2-7 kHz (calculé quotidiennement sur une sélection d'échantillons de 5sec) entre le 24 avril 2018 et le 4 février 2019. Les phases de pleine lune (PL) et nouvelle lune (NL) sont indiquées. La couleur du cartouche indique la température de l'eau telle qu'estimée par la NOAA pour chaque mois (https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/GIS/map_viewer/cpcgis.swf).

6.3.4 Détection automatique

Plus de 3500 échantillons de 5 min ont été analysés pour l'étude des variations lunaire et saisonnière. Leur visualisation à l'aide de spectrogrammes, et leur écoute lorsque nécessaire, a permis de détecter des événements de natures différentes (vagues, pluie, broutage par les poissons perroquets, ...), constituant une vérité terrain conséquente. Les échantillons contenant des événements perturbateurs (vagues fortes, bateaux, impacts d'animaux sur l'hydrophone, ...) n'ont pas été pris en compte dans les calculs des indices. La nécessité de les éliminer est bien illustrée par la comparaison de la Figure 6.3 (échantillons triés) avec l'Annexe 6.3 (échantillons non triés). Dans ce deuxième cas, les résultats pour la plupart des indices sont inintelligibles, ou peuvent conduire à de mauvaises interprétations.

Cette étape fondamentale est extrêmement chronophage. A titre indicatif, la visualisation des 72 échantillons représentatifs d'une phase lunaire, et le remplissage du fichier Excel « vérité terrain » correspondant nécessitent au minimum entre 40 min et 1 h de travail. La détection automatique de ces différents types de signaux permettrait de gagner un temps précieux de traitement de la donnée. La vérité terrain étant constituée, nous réalisons actuellement les premiers tests de détection automatisée. Les premiers résultats seront disponibles dans quelques mois, ils seront transmis aux TAAF pour être annexés au présent rapport.

Concernant les détections de dauphins, la démarche est inverse. Le « détecteur » a déjà été mis au point sur des données collectées à La Réunion. De nombreuses détections ont été répertoriées sur les données collectées à Europa au cours des neuf mois. Il s'agit maintenant de vérifier leur exactitude pour évaluer la possibilité d'utiliser ce détecteur sur les futures données collectées. Les résultats de cette vérification seront également transmis aux TAAF pour être annexés au rapport.

6.4 Discussion

6.4.1 Interprétation écologique des variations des indices écoacoustiques et état de référence temporel

Calculés sur des échantillons non perturbés (absence de vagues, pluie, impacts d'animaux sur l'hydrophone, ...), les six indices décrivent une cyclicité circadienne et lunaire, et des tendances saisonnières marquées. Ces résultats confirment les liens existant entre ces indices acoustiques et des activités biologiques. Dans le chapitre 4, nous avons mis en évidence des liens entre : i) le SPL 0,1-0,5 kHz, le bioacoustic index 1-2 kHz, la variabilité spectrale 0-50 kHz ; et ii) la complexité de l'habitat, le recouvrement en coraux LFH, et celui en coraux encroûtant. En l'absence de perturbations écologiques majeures, ces caractéristiques de l'habitat ne sont amenées à varier que très lentement dans le temps. La variabilité temporelle observée pour ces indices acoustiques confirme qu'ils sont liés à l'activité d'organismes mobiles (poissons, invertébrés) qui trouvent refuge dans l'habitat récifal (Idjadi & Edmunds, 2006; Graham & Nash, 2013). Ces trois indices écoacoustiques permettent ainsi une évaluation indirecte de l'habitat au travers de l'activité des organismes qui y vivent.

Variations circadiennes

Les indices acoustiques calculés sur les basses fréquences (SPL 0,1-0,5 kHz et bioacoustic index 0,5-1 kHz) présentent des niveaux moyens plus importants le jour que la nuit à Europa, tout comme à French

Frigate Shoals - océan Pacifique - (Lammers & Munger, 2016) ou dans les îles Vierges US - Caraïbes - (Kaplan *et al.*, 2015). Les signaux basse fréquence sont généralement associés à l'activité des poissons (Lobel *et al.*, 2010; Tricas & Boyle, 2014), ce qui suggère que cette dernière est plus importante le jour que la nuit sur ces récifs. Cependant, des pics d'activité dans les basses fréquences ont lieu après le coucher du soleil à Europa (e.g. SPL 0.1-0.5 kHz). Ces pics pourraient correspondre aux « chorus » produits par certaines espèces de poissons durant les activités d'alimentation et de reproduction, tels qu'identifiés sur la grande barrière de corail par McWilliam (2018). Ce sont peut-être ces mêmes types de chorus auxquels Staatermann *et al.* (2014) se réfèrent dans leur étude quand ils indiquent que certains types de signaux attribués aux poissons sont plus communs la nuit que le jour dans les keys de Floride.

La variabilité circadienne des indices calculés sur les hautes fréquences (> 2 kHz) est plus détaillée dans la littérature, et directement liée à l'activité des crevettes pistolet (voir Bohnenstiehl *et al.*, 2016; Lillis & Mooney, 2018), avec des niveaux plus élevés la nuit que le jour (e.g. Bohnenstiehl *et al.*, 2016; Lammers & Munger, 2016; Lillis & Mooney, 2018). Le son produit par les crevettes pistolet est particulièrement fort dans la bande de fréquences 2-30 kHz, mais il influence également des bandes de fréquences inférieures et supérieures (Versluis *et al.*, 2000; Lillis & Mooney, 2018). Par exemple, la bande de fréquence 1-2 kHz contient généralement relativement peu d'énergie dans les récifs coralliens (e.g. Lammers & Munger, 2016; voir figures 3.3 et 3.5 par exemple) mais est probablement influencée par le son des crevettes pistolet. De même, la variabilité du spectre total est généralement proche de la variabilité des bandes de hautes fréquences (e.g. Staatermann *et al.*, 2014; Lammers & Munger, 2016). Ainsi la variabilité circadienne de l'ACI 1-2 kHz, du bioacoustic index 1-2 kHz et des variabilités spectrale et temporelle 0-50 kHz est probablement influencée par l'activité des crevettes pistolet.

A Europa, les variations acoustiques à l'aube et au crépuscule sont importantes et associées à des pics d'activité, comme dans les récifs des Caraïbes ou de l'océan Pacifique (e.g. Staatermann *et al.*, 2014; Kaplan *et al.*, 2015; Bohnenstiehl *et al.*, 2016; Lammers & Munger, 2016).

Variations lunaires

La majorité des indices que nous avons étudiés suggère des pics d'activité en pleine lune et nouvelle lune sur le récif d'Europa, alors que les phases de premier et dernier quartier semblent plus calmes. Nous avons trouvé trois études ayant suivi le paysage sonore « basse fréquence » de récifs sur plus d'un cycle lunaire (Staatermann *et al.*, 2014; Kaplan *et al.*, 2015; Lammers & Munger, 2016). Staatermann *et al.* (2014) observent des valeurs plus élevées de SPL durant les phases de nouvelle lune en saison humide. Ils observent également un minimum de complexité dans les basses fréquences (ACI) durant la pleine lune, mais ne présentent les résultats obtenus qu'au cours d'un seul mois, ce qui limite fortement la portée de ce résultat. Les deux autres études ne décrivent pas de cyclicité lunaire. Cette absence de résultats pourrait être expliquée par une phénologie différente des récifs étudiés, mais elle résulte plus probablement de protocoles non adaptés à la caractérisation des paysages sonores basses fréquences dans les études citées (voir 6.1).

La cyclicité lunaire des paysages sonores hautes fréquences est en revanche mieux décrite. En se basant sur les variations de SPL 2-20 kHz et le « comptage de snaps », Lillis & Mooney (2018) observent un pic d'activité des crevettes pistolet durant les phases de nouvelle lune, et une activité minimale durant les phases de pleine lune, avec une cyclicité d'environ 29 jours. A Europa nous avons étudié les hautes fréquences à l'aide de l'ACI 2-7 kHz et mis en évidence une cyclicité d'environ 14

jours, avec des pics en nouvelle lune et pleine lune. Bien que l'indice employé soit différent, les cyclicités devraient être comparables, ce qui n'est pas le cas. Ces résultats soulèvent au moins deux questions :

- l'ACI permet-il d'évaluer d'autres composants de l'écosystème que le SPL et le « comptage de snaps » (voir Lillis & Mooney, 2018) ne détectent pas ?

- les organismes influant dans les hautes fréquences sont-ils si différents entre les Caraïbes et l'océan Indien qu'ils ont des cycles d'activités différents ?

Une première étape pour y répondre sera de calculer le SPL 2-7 kHz à Europa pour vérifier son éventuelle cyclicité sur 14 jours.

Variations saisonnières

Les deux études avec lesquelles nous pouvons comparer les résultats obtenus à Europa ont été menées dans l'hémisphère nord (Floride : Staattermann *et al.*, 2014; Hawaï : Lammers & Munger, 2016). Il convient donc de raisonner en termes d'hiver/été austral, et non en termes de mois pour effectuer ces comparaisons. Comme dans ces deux études, la majorité des indices écoacoustiques atteignent leur minimum en hiver austral à Europa (saison « sèche » en Floride, saison « froide » à Hawaï), et leur maximum en été austral (saison « humide » en Floride, saison « chaude » à Hawaï). Ces variations sont très probablement liées aux fluctuations annuelles de température de l'eau qui jouent sur l'activité des organismes.

L'ACI, calculé sur les moyennes (1-2 kHz) comme sur les hautes fréquences, à Europa comme en Floride, suit exactement la tendance inverse avec un maximum en hiver austral et un minimum en été austral. Comme précédemment expliqué, ces bandes de fréquences sont influencées par l'activité des crevettes pistolet, laquelle est minimale en saison sèche/hiver austral (Bohnenstiehl *et al.*, 2016). L'ACI a été développé pour détecter des sons éphémères, rapidement modulés et hautement énergétiques, par contraste avec le bruit de fond (Pieretti *et al.*, 2011). Un « snap » de crevette pistolet ayant une durée d'environ 1 ms (Versluis *et al.*, 2000), l'ACI pourrait être adaptée à ce type de détection. Cependant, la valeur prise par l'ACI dépend fortement des paramètres choisis pour son calcul (voir par exemple Bohnenstiehl *et al.*, 2018). Dans notre cas, l'ACI compare l'intensité du signal sur des fenêtres successives de 82 ms. D'après les résultats de Bohnenstiehl *et al.* (2016), l'activité des crevettes peut varier de moins de 2 snaps par seconde en saison sèche/hiver austral (valeur probablement supérieure dans les récifs coralliens, voir Nedelec *et al.*, 2015) à plus de 30 par seconde en saison humide/été austral. Dans ce deuxième cas, il est probable que chaque fenêtre de 82 ms servant au calcul de l'ACI contienne au moins un snap, conduisant à plus de constance du signal entre fenêtres successives, et donc à une valeur d'ACI moindre. Ces observations pourraient expliquer les résultats contre-intuitifs obtenus avec les ACI. Elles ne remettent pas en causes les résultats obtenus à Europa, mais démontrent l'importance de : i) bien comprendre le fonctionnement de l'indice pour ne pas conduire à de mauvaises interprétations ; ii) conserver des paramètres de calcul identiques pour les comparaisons spatiales et/ou temporelles.

Etat de référence temporel

Comme dans tout suivi temporel, une année de données est insuffisante pour tirer des conclusions robustes quant à l'existence de cycles lunaires ou saisonniers. Les tendances qui se dégagent sont cependant cohérentes avec la littérature. Une année supplémentaire de suivi sera nécessaire *a minima*

pour confirmer l'existence de ces cycles, ainsi que l'occurrence de pics d'activité ponctuels tels que celui observé à la pleine lune de novembre. Ces résultats à venir devraient permettre de préciser le lien écologique des indices acoustiques avec les fonctions clé de l'écosystème (chapitre 4).

Bien que demandant à être confirmées, les cyclicités et tendances observées durant cette première année de suivi contribuent à l'état de référence. L'amplitude de variations des indices entre le jour et la nuit, entre phases lunaires, ou encore entre saisons pourra par exemple être comparée avec les données à venir.

6.4.2 Mise en œuvre du suivi acoustique pour la gestion

En proposant l'installation d'une station de suivi acoustique permanente, le projet CORCOPA avait pour objectif de permettre aux TAAF l'accès à des informations nouvelles pour mieux orienter la gestion du patrimoine récifal dont ils ont la responsabilité. Ce projet vient ainsi appuyer le plan de gestion d'Europa, qui prévoit notamment le maintien du fonctionnement des écosystèmes, la constitution d'un observatoire scientifique de référence et le développement de la communication sur la gestion environnementale menée sur ce territoire.

Les résultats obtenus suggèrent que le traitement de 2 h de son par jour, durant les 3 jours centrés autour de chaque phase lunaire, permet de suivre à la fois la variabilité lunaire et saisonnière du paysage sonore, deux cycles majeurs qui structurent la dynamique des écosystèmes. Cette « résolution temporelle » d'analyse pourrait constituer un bon compromis entre la finesse et la fiabilité de l'information, et l'effort nécessaire à sa production.

Une année de suivi supplémentaire devrait permettre de confirmer ou d'infirmer les premiers résultats : cyclicités, pics d'activités ponctuels (e.g. pleine lune de novembre ?) ou annuels (été austral). En fonction de ces résultats, la fréquentation par les bateaux (tourisme, activités scientifiques, ...) pourrait être adaptée. L'impact éventuel de la présence de bateaux pourrait en outre être mesuré, en comparant par exemple le niveau de certains indices avant et après leur passage.

Une récente étude a mis en évidence des modifications significatives des paysages sonores en cas de changement d'état de l'écosystème (Rossi *et al.*, 2017). Les premiers résultats de notre étude donnent une première idée de l'amplitude et de la cyclicité avec laquelle les sept indices écoacoustiques étudiés peuvent varier au cours de l'année. Ces sept indices décrivant différentes facettes du fonctionnement de l'écosystème, leur suivi régulier devrait permettre dès maintenant de détecter des changements majeurs dans ce fonctionnement.

L'obtention de ces résultats nécessite pour l'instant la visualisation, et parfois l'écoute des échantillons à analyser. Chronophage, cette étape reste néanmoins réalisable. Par exemple, l'agent des TAAF présent à Europa pourrait effectuer ce tri des échantillons en changeant le disque dur une fois par mois et en consacrant une demi-journée à la visualisation (et écoute lorsque nécessaire) des quelques 300 échantillons correspondants.

En l'état, cette étape est un frein majeur à l'opérationnalité de l'outil et à sa mise en œuvre par les TAAF. Afin de l'optimiser, nous nous sommes fixés la mise au point d'un détecteur automatique de la présence de vagues au cours de l'année 2020 à partir de la vérité terrain constituée durant la première année de suivi. Un tel détecteur permettrait de filtrer efficacement les données avant de procéder au calcul des indices écoacoustiques.

Si ce détecteur venait à fonctionner, il serait intéressant d'étendre le calcul des indices écoacoustiques :

- à l'évaluation quotidienne de 2h d'enregistrement ;
- à l'évaluation de l'activité en début de nuit ; c'est en effet le moment privilégié par de nombreux organismes, dont les poissons, pour produire des vocalisations. Ces vocalisations deviennent de véritables « chorus » pour certaines espèces, en période de reproduction ou pour des activités d'alimentation (e.g. McWilliam, 2018). Des périodes d'agrégations reproductives/d'alimentation pourraient ainsi être mises en évidence.

La vérité terrain constituée a également permis d'identifier de nombreux évènements de broutage par les poissons perroquets (voir Annexe 6.4). La détection automatique de cette fonction clé pour la résilience des récifs coralliens (Green & Bellwood, 2009; Vergés *et al.*, 2014) pourrait fournir aux TAAF un indicateur pertinent et explicite pour suivre la dynamique du récif. Nous avons commencé les premiers tests pour élaborer un tel détecteur.

La vérification des détections de dauphins enregistrées va demander un travail minutieux afin de corroborer ou non l'efficacité de ce détecteur en milieu récifal. En cas d'efficacité avérée du détecteur, le traitement de cette donnée pourrait être automatisé pour permettre un suivi de la fréquentation par les dauphins tout au long de l'année. La détection de chants de baleines est plus complexe et demanderait une collaboration avec des personnes spécialisées, et donc probablement des financements adaptés.

Par ailleurs, certaines des îles Eparses sont soumises à une pression de pêche illégale, qui pourrait également toucher l'île Europa. La mise au point d'un détecteur de la présence de bateaux permettrait de suivre ce type d'activités.

Dans l'état actuel du projet, les agents de terrain des TAAF présents sur Europa assurent déjà la maintenance de la station (y compris le dépannage de pannes légères) et la collecte des données. Avec un investissement matériel (ordinateur performant) et humain (1 jour/mois) raisonnables, les TAAF pourraient poursuivre de façon autonome le suivi acoustique tel que nous l'avons défini ici (nettoyage de la donnée - éventuellement automatisé -, calculs des sept indices écoacoustiques, tracé des courbes, interprétation). Les chapitres 4 et 6 fournissent en effet différentes clés d'interprétation écologique des variations des indices écoacoustiques. De plus, un guide méthodologique pour la réalisation du traitement et de l'analyse de ces données est en cours de rédaction.

L'exploitation de cet outil par les TAAF pourrait les aider à quantifier les impacts à venir sur l'écosystème récifal et à mieux appréhender ses dynamiques de réponse. La détection de dysfonctionnements de l'écosystème peu de temps après les perturbations qui les ont engendrés pourrait faciliter l'identification des causes des impacts (à la différence des constats « post-mortem » parfois réalisés des années après), et contribuer à stopper l'érosion de la biodiversité associée à ces phénomènes. Ces informations pourraient aider les TAAF à décider d'éventuelles opérations visant à stopper les causes de dégradation, complétées si nécessaire par des opérations de restauration.

Les données acoustiques collectées sont pour le moment très largement sous-utilisées. Une prochaine étape serait de commencer à constituer une sonothèque de signaux émis par les poissons/invertébrés et d'entraîner des programmes à les reconnaître de façon automatique (template matching, deep learning, ...) afin d'évaluer la variabilité temporelle de multiples activités biologiques sur le récif.

L'exploitation des données acoustiques produites par la station devrait permettre à terme de :

- mieux comprendre la dynamique temporelle du récif d'Europa ;
- suivre de façon précise des fonctions clés (e.g. broutage par les poissons perroquets) ;
- identifier les périodes d'activités particulières sur le récif (agrégations reproductives, alimentation, ...) ;
- analyser la réponse de l'écosystème à des perturbations majeures (blanchissement, cyclones, ...) ;
- identifier les périodes de fréquentation des eaux d'Europa par les dauphins et baleines ;
- détecter la présence éventuelle de bateaux de pêche (i.e. braconnage) ;
- analyser d'éventuelles impacts dus à la présence de bateaux et adapter cette fréquentation aux rythmes biologiques identifiés ;
- resituer les résultats des suivis visuels ponctuels dans le contexte de la dynamique globale de l'écosystème ;
- proposer une alternative aux suivis visuels quand ceux-ci ne peuvent être mis en œuvre.

L'écoacoustique est une discipline jeune en évolution. Les progrès rapides à venir viendront certainement bouleverser le contenu de ce rapport et proposeront des techniques d'analyses autrement plus efficace. Pour l'instant, nous proposons une démarche de traitement et d'analyse basée sur le calcul d'indices écoacoustiques et la détection de certains signaux d'intérêt. La constitution progressive d'une sonothèque de signaux d'intérêt permettra vraisemblablement de baser les analyses futures en grande partie sur de la détection automatique.

6.4.3 Conclusions

Le stage de Master 2 réalisé par Marion Coüedel dans le cadre du projet CORCOPA, ainsi que les premiers résultats du suivi acoustique mis en place, mettent en évidence la plus-value importante que peut apporter le suivi écoacoustique à la gestion d'un site isolé comme l'île Europa. Son couplage avec un suivi *in situ* de paramètres physiques (e.g. température, salinité, ...) et de la télédétection par satellite par exemple, peut fournir des informations déterminantes aux TAAF afin de mieux orienter les décisions de gestion. Ce bouquet de méthodes de suivi ne remet pas en cause la pertinence des méthodes visuelles (e.g. GCRMN) mais peut apporter des informations quasiment en temps-réel là où plusieurs années séparent actuellement deux suivis visuels consécutifs. A terme, cette capacité de diagnostic rapide pourrait permettre aux TAAF de mettre en œuvre des mesures de conservation actives pour maintenir la biodiversité et les services écosystémiques des récifs d'Europa.

En effet, bien que l'« ingénierie écologique » soit encore peu répandue dans les écosystèmes récifaux, des pays comme l'Australie testent de nombreuses pistes d'action directe pour assurer le maintien des grandes fonctions au sein des récifs coralliens (Hughes *et al.*, 2017). Au-delà du bouturage de coraux ou de la réintroduction d'espèces pour renforcer des stocks mis à mal, les interventions peuvent prendre des formes variées telles que la stimulation de la croissance corallienne par courant électrique faible, le pompage d'eau profonde pour refroidir les zones superficielles durant des événements de stress thermique ou encore la détection automatique et l'élimination d'espèces envahissantes (voir par exemple Rau *et al.*, 2012; Anthony *et al.*, 2017; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2018). Ces exemples illustrent que des solutions existent en réponse à divers types de perturbations. La détection rapide des perturbations est de fait une étape fondamentale à la gestion efficace des écosystèmes. Des outils de suivi complémentaires pourraient être également envisagés à Europa, comme par exemple un suivi vidéo continu sur le site d'implantation de la station acoustique.

Bien sûr, des limites existent à ce type de suivi. La forte houle (déferlement de vagues de près de 5m) générée par le cyclone Idai en mars 2019 a endommagé le câble qui relie le tripode à l'interface terrestre, nécessitant une intervention prochaine pour le réparer et remettre la station en fonctionnement.

Des évènements climatiques de cette intensité demeurent néanmoins exceptionnels et ne doivent remettre en cause ni la nécessité ni la faisabilité de la mise en place des suivis continus des écosystèmes marins. Concernant l'acoustique, les TAAF peuvent compter sur le support technique de l'Université de La Réunion et de la société NortekMed dans les prochaines années. Selon les financements et la volonté des TAAF, l'installation d'autres stations de suivi acoustique serait réalisable à Europa ou dans les autres îles Eparses.

Remerciements

Nous remercions la Commission européenne (DG DEVCO), financeur du projet CORCOPA au travers du programme BEST 2.0 (financement #2266), ainsi que l'IUCN, et en particulier Carole Martinez, administrateur de ce financement. Nous remercions également l'Association Nationale Recherche Technologie (ANRT) pour les deux bourses CIFRE attribuées à Simon Elise (#2015/1538) et Isabel Urbina-Barreto (#2017/0322), et l'Ocean Innovation Tour pour son soutien logistique.

Nous remercions chaleureusement les Forces Armées de la Zone Sud de l'Océan Indien (FAZSOI) sans qui ce projet n'aurait pas été possible : l'équipage du B2M Champlain pour le transport et le déchargement à Europa de tout le matériel nécessaire à la mise en place de la station acoustique ; le détachement 89 composé de réservistes de la compagnie Bourbon (2^{ème} RPIMA) pour le creusage de la tranchée permettant le passage du câble dans sa partie terrestre.

Nous tenons également à remercier vivement l'ensemble de l'équipe de terrain (Sophie Bureau, Armand Dayde, Eric Esnault, Vincent Mahamadaly, Erwan Meyer, Franco Nirvola, Isabel Urbina-Barreto) ainsi que l'équipage de l'Antsiva (Anne et Nicolas Tisné, Jonathan Monteil, Odilon Tsiafara) pour la qualité du travail qu'ils ont fourni. Merci aussi à Laurent Vigliola et Jessica Meeuwig pour le prêt des stereo-caméras et du logiciel d'analyse des vidéos, ainsi qu'à Romain Pinel (Geolab) pour sa contribution à l'élaboration des modèles 3D.

Enfin, merci à l'ensemble des personnels TAAF avec qui nous avons interagi à différentes étapes du projet. Nous remercions particulièrement Joanna Kolasinski, Sophie Marinesque, Alexis Cuvillier, et David Ringler du service de la préservation et de la valorisation des Îles Eparses, pour la gestion du projet depuis ses débuts, la délivrance des permis, la coordination logistique ... Merci également à Jonathan Grand pour le suivi de l'expédition du fret. Merci et bravo aux différents agents TAAF présents sur le terrain à Europa, qui ont contribué au creusage puis rebouchage de la tranchée, et ont su s'approprier la maintenance de la station, la réalisation de petites réparations et la collecte des données : Maxime Amy, Martin Cagnato, Nicolas Guillerault et Thibaut Vergoz.

6.5 Annexes chapitre 6

Annexe 6.1



CORCOPA: Conservation Optimisée des Récifs Coralliens d'eurOPa par l'éco-Acoustique

Durée : janvier 2018 – décembre 2018 (12 mois)

Organisation pilote : Université de La Réunion

Contact : Henrich BRUGGEMANN
Université de La Réunion
henrich.bruggemann@univ-reunion.fr



Financement : programme BEST 2.0 (Commission Européenne)

Contexte :

Les récifs coralliens d'Europa font partie des 2% de récifs au monde encore préservés des impacts anthropiques directs. Sanctuaires de biodiversité marine, ils constituent une priorité de conservation absolue.

Les Terres Australes et Antarctiques Françaises - TAAF - assurent la gestion de l'île d'Europa, dont l'isolement rend les opérations de suivis écologiques complexes et coûteuses. La fréquence de ces opérations – tous les cinq ans – est insuffisante pour permettre une gestion des écosystèmes coralliens d'Europa tenant compte de la dynamique temporelle des peuplements récifaux et adaptée à l'accélération des effets du changement climatique.

Description du projet :

Le projet CORCOPA a pour objectif spécifique de renforcer et de pérenniser les capacités techniques des TAAF pour la gestion des écosystèmes coralliens des îles Eparses.

Le projet propose la mise en place d'un outil de suivi innovant, opérationnel et peu coûteux, adapté à la fois à l'isolement d'Europa et au rythme des changements qu'expérimentent ses écosystèmes. En plein essor au niveau mondial, l'approche éco-acoustique est basée sur l'enregistrement passif du « paysage sonore » et son interprétation écologique.

En couplant enregistrements ponctuels des paysages sonores et évaluations visuelles des peuplements récifaux, l'équipe du projet envisage de définir les liens entre les caractéristiques du son ambiant et l'état écologique des peuplements associés sur les récifs d'Europa, afin d'établir un état acoustique de référence. Elle prévoit ensuite d'installer une station sous-marine autonome, dans le but de réaliser et d'interpréter un suivi en continu de l'environnement sonore – diurne et nocturne – des récifs d'Europa.

Finalement l'équipe propose de transmettre aux TAAF un outil prêt-à-utiliser par des agents de terrain non-spécialistes de l'éco-acoustique, capable d'assurer le suivi à long terme de la biodiversité et des services écosystémiques et ainsi de contribuer à sa meilleure gestion.

Résultats escomptés :

Piloté par l'UMR Entropie de l'Université de la Réunion, en collaboration avec les TAAF et la société Nortek Méditerranée, spécialiste en acoustique sous-marine, le projet prévoit d'atteindre les résultats suivants :

1. Etablir des modèles de prédiction de l'état des peuplements récifaux d'Europa à partir d'indicateurs acoustiques et définir un état acoustique de référence ;
2. Réaliser un suivi en continu (24h/24h) du paysage sonore autour d'une station pilote et autonome tout au long du projet, et interpréter en termes écologiques les variations détectées ;
3. Contribuer au plan de gestion de l'île d'Europa grâce aux connaissances acquises par le suivi acoustique.

Compte tenu du caractère innovant de la méthodologie de suivi écologique proposée, un soin particulier sera apporté à la diffusion, auprès de différents publics, des informations relatives aux projets ainsi que des résultats préliminaires. Un documentaire retraçant le projet sera réalisé.



© Simon Elise



Long-term ecoacoustic monitoring of a pristine coral reef: when data-intensive ecology responds to management objectives

Simon ELISE^{1,2}*, Marion COUËDEL¹, Joanna KOLASINSKI³, Sophie MARINESQUE³, Henrich BRUGGEMANN¹

¹ UMR 9220 ENTROPIE, Labex Corail, Université de La Réunion, France; ² NORTEK MEDITERRANEE, Toulon, France

³ Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), La Réunion, France

* Corresponding author: simon_elise@hotmail.com

Context

The coral reefs of Europa Island (SW Indian Ocean) are among the few coral reefs that remain in near pristine conditions. Their conservation is both a priority and a logistic challenge due to their isolation.

Ecosystem management requires regular information from the field to :

- 1) apprehend the natural dynamics of their biological communities;
- 2) detect disturbances, and understand their origins and mechanisms;
- 3) regulate human activities (eco-tourism, research) to avoid disturbances;
- 4) implement ecosystem conservation and restoration actions to counteract biodiversity and ecosystem functions losses.

Ecoacoustics is a new and promising tool for monitoring marine habitats and associated biodiversity. The CORCOPA project, funded by the EU BEST 2.0 programme, proposes long-term continuous ecoacoustic monitoring to provide Europa Island's managers (i.e. *Terres Australes et Antarctiques Françaises*, TAAF) with information to implement their conservation strategy.

Material and Methods

In April 2018, an acoustic monitoring station was installed at 12 m depth. Consecutive 5 min sound samples are recorded at 100 kHz and 16 bits and stored on an external drive. Ecoacoustic indices for marine biodiversity and habitat assessments (Sound Pressure Level and Acoustic Complexity Index) are calculated for several frequency bands. Specific events (e.g., scraping by parrotfish, vessel noise, ...) are also analysed. Learning and classification tools can be developed to respond to management objectives.

Soundscapes and ecological communities were characterised at nine reef sites around Europa. Correlations between acoustic and ecological indices are analysed to specify the ecological meaning of acoustic indices for Europa island, in order to better understand future temporal variations detected by the continuous monitoring.



Fig 1. a) Tripod supporting the hydrophone and the waterproof container (data acquisition chain); b) terrestrial interface (power supply, data storage)

Results

Management objective 1: knowledge of the initial state and functioning

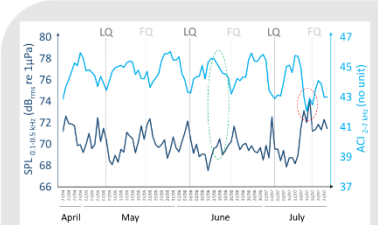


Fig 2. Temporal variations of the daily mean values of 2 acoustic indices at site EU10 from April 23rd to July 23rd; FQ and LQ: First and Last Quarter

- sound amplitude (SPL) on various bandwidths
- sound complexity (ACI)

Permanent monitoring at site EU10



Fig 3. Location of the nine sites sampled in April 2018

- SPL_{0.1-0.5kHz}, ACI_{0.5-1kHz}, SPL_{1-2kHz}, SPL_{2-7kHz} and ACI_{2-7kHz}
- Diversity, abundance and biomass of fishes;
- cover and diversity of corals, habitat complexity

Correlations?

Acoustic and ecological surveys at nine sites

- 1.1) General acoustic temporal patterns and their ecological interpretation

ANALYSIS : temporal clustering (see Philipps *et al.* 2018)

e.g.: a cluster characterised by high values of SPL_{0.1-0.5kHz} could indicate a period with high fish activity (see e.g. Kennedy *et al.* 2010)

Crude acoustic data:
consecutive 5min sound samples (.wav)

Acoustic database with scraping events identified by video analysis

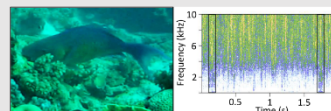


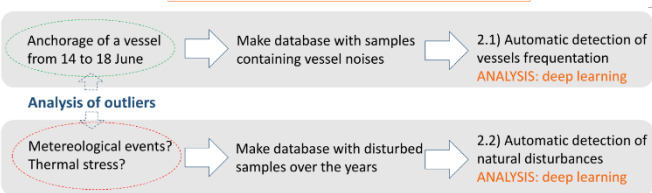
Fig 4. Parrotfish scraping at EU10 and associated spectrogram

- 1.2) Monitoring of key biological activities

ANALYSIS : deep learning

e.g.: automatic detection of scraping events over the year. (scraping is considered as a critical function ensuring coral reef resilience; Green & Bellwood 2009)

Management objective 2: detection of disturbances



Management objective 3: regulation of human activities to avoid ecological impacts

e.g. definition of SPL thresholds to be respected by vessels, and control with the permanent monitoring

Impact?
Resilience ?

Management objective 4: implementation of ecosystem conservation and restoration actions to counteract biodiversity and ecosystem functions losses

Conclusions

Europa Island reefs have been surveyed opportunistically using traditional *in situ* visual methods. Such field surveys are accurate but logistically complex and costly, making regular monitoring unfeasible. To understand the natural temporal dynamics of these ecosystems and to evaluate ecosystem responses to intense disturbances (e.g. coral bleaching, hurricanes), field data are required on a regular basis.

Associating continuous ecoacoustic monitoring with powerful new tools such as deep learning, provides a unique opportunity to enhance the conservation strategy for isolated ecosystems like Europa Island's reefs. CORCOPA is a pilot project that aims to demonstrate the viability and relevance of this approach, by analysing the ecological meaning of spatial and temporal variations of ecoacoustic indices on a long-term basis.

References

1. Phillips YE, Towsey M, Roe P (2018) Revealing the ecological content of long-duration audio-recordings of the environment through clustering and visualisation. *PLoS ONE* 13(3): e0193345.
2. Kennedy EV, Holderied MW, Mair JM, Guzman HM, Simpson SD (2010) Spatial patterns in reef-generated noise relate to habitats and communities: Evidence from a Panamanian case study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 395: 85–92.
3. Green AL and Bellwood DR (2009) Monitoring functional groups of herbivorous reef fishes as indicators of coral reef resilience – A practical guide for coral reef managers in the Asia Pacific region. IUCN working group on Climate Change and Coral Reefs. IUCN, Gland, Switzerland. 70p

Acknowledgements

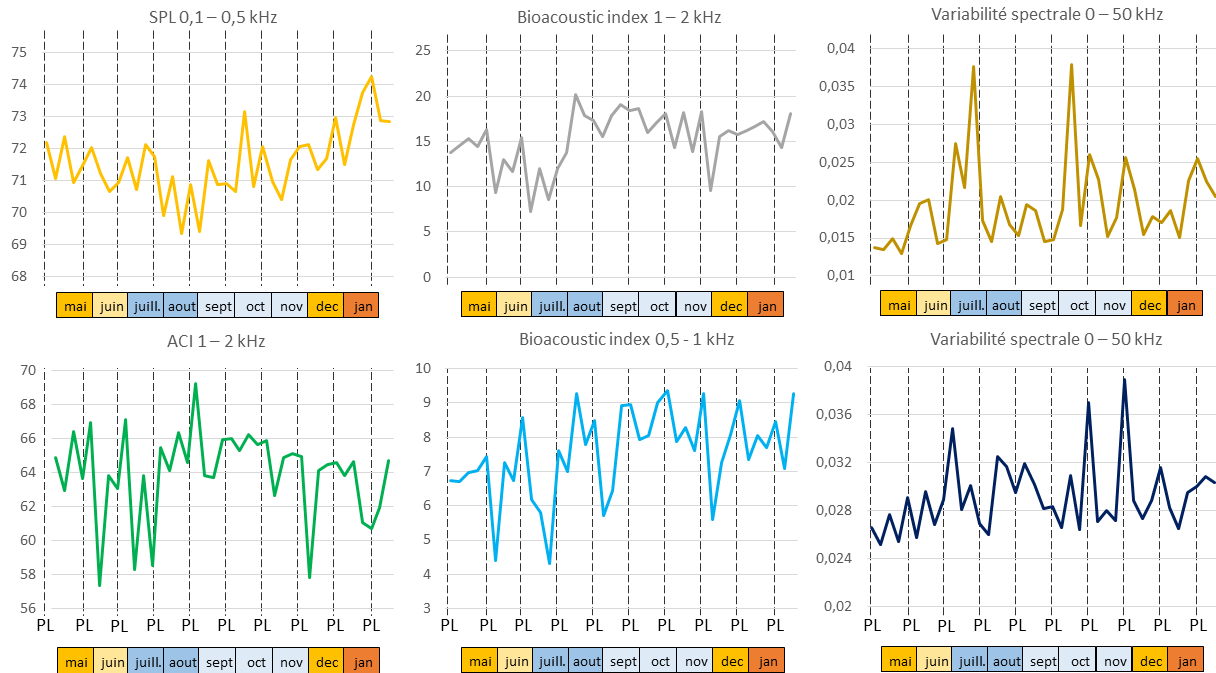
The CORCOPA project is funded by the European Commission, DG DEVCO through the BEST 2.0 Programme.



Annexe 6.3

Variabilité des 6 indices écoacoustiques entre le 29 avril 2018 et le 4 février 2019. Les indices ont été calculés sur la donnée brute non nettoyée. Les phases de pleine lune (PL) sont indiquées. Les valeurs de SPL sont en dB_{rms} re $1\mu\text{Pa}$, les autres indices sont sans unité. La couleur du cartouche indique la température de l'eau telle qu'estimée par la NOAA pour chaque mois.

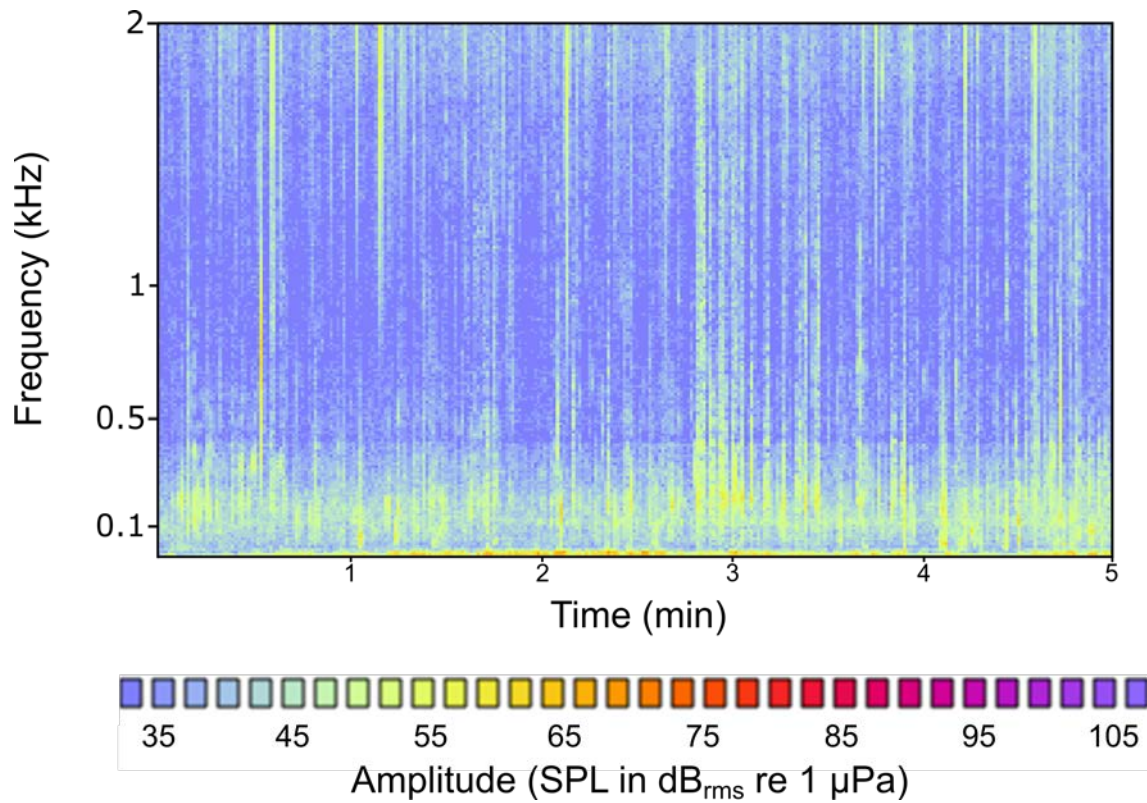
(https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/GIS/map_viewer/cpcgis.swf)



Annexe 6.4

Spectrogramme d'un échantillon de 5 min enregistré par la station fixe d'Europa. L'échantillon de son correspondant est disponible dans le supplément électronique de la thèse :

E24_EUR10fixe_annexe6.4_020918_121228.wav. Plusieurs évènements de broutage par les poissons perroquets sont clairement audibles entre 2min45 et 3min30.



Chapitre 7. Discussion générale et perspectives



©Armand Daydé

La crise écologique que traverse la planète conduira à de profondes modifications de la distribution et du fonctionnement des écosystèmes récifaux, ainsi que des biens et services qu'ils fournissent aux populations (Williams & Graham, 2019). La proximité de grandes urbanisations (exploitation des ressources, pollution), ou une localisation géographique favorisant l'exposition aux excès de température compromettent déjà l'avenir de certains récifs. D'autres seront certainement plus à même de voir le siècle prochain, même si cela dépendra d'une diminution des pressions anthropiques sur ces écosystèmes, à commencer par une réduction des émissions de gaz à effets de serre.

Des stratégies pragmatiques émergent pour établir des zones prioritaires sur lesquelles concentrer les efforts de conservation (Beyer *et al.*, 2018; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2018). Si le maintien des écosystèmes au plus proche de leurs configurations et dynamiques actuelles doit être notre ligne de conduite, nous devons également nous préparer à une évolution rapide de leur fonctionnement et adapter nos outils de suivis à cette situation. Un des enjeux principaux de cette thèse a été de mieux identifier le rôle que pouvait jouer l'acoustique passive dans le suivi des écosystèmes coralliens. La discussion qui suit propose une synthèse des principaux résultats de mes travaux de thèse organisée selon trois grands défis du suivi de ces écosystèmes :

- 1- Evaluer régulièrement de nombreux sites à de larges échelles spatiales pour réajuster constamment priorités et politiques de conservation ;
- 2- Assurer le suivi de la biodiversité mais aussi des fonctions écosystémiques qui sont des priorités de conservation émergentes ;
- 3- Renforcer le suivi de zones clés pour la pérennité des récifs coralliens.

Pour chacun de ces défis, cette discussion fait ressortir les atouts de l'acoustique passive et de l'utilisation d'indices écoacoustiques, mais également certaines contraintes, des verrous à lever et des perspectives de développement.

7.1 Défi 1 : évaluer régulièrement de nombreux sites à de larges échelles spatiales

Les changements de la structure et du fonctionnement des écosystèmes coralliens seront vraisemblablement forts dans les prochaines décennies (Frieler *et al.*, 2013; Van Hooijdonk *et al.*, 2016; Hughes *et al.*, 2017). Ces changements seront surtout rapides et les stratégies de conservation qui seront mises en place vont nécessiter une forte capacité d'adaptation pour réajuster constamment priorités et politiques de conservation. Ces stratégies doivent pouvoir s'appuyer sur des réseaux de suivi fiables à haute résolution spatio-temporelle.

7.1.1 Les protocoles d'échantillonnage acoustique permettent une évaluation rapide

L'un des résultats majeurs de cette thèse a été de proposer des lignes directrices pour des protocoles d'échantillonnage acoustique adaptés aux écosystèmes coralliens (chapitre 3). Lors de mes premières recherches bibliographiques sur le sujet, l'hétérogénéité des protocoles employés m'a interpellé. Bien que les études menées de 2010 à 2016 aient obtenu des résultats prometteurs en établissant des liens entre indices acoustiques et descripteurs écologiques, aucune n'avait suivi un protocole semblable (voir tableau 1.1). Il m'a semblé important de tester l'éventuelle influence de ces différences de protocoles et d'identifier des paramètres d'échantillonnage à même de caractériser de façon fiable les paysages sonores récifaux. Cette partie de l'étude, décrite au chapitre 3, a été menée à La Réunion sur des sites choisis pour offrir un maximum de contrastes écologiques. Les récifs coralliens réunionnais sont cependant assez homogènes et dégradés, avec des contrastes écologiques entre sites relativement faibles.

Dans ces conditions, les paramètres d'échantillonnage (durée des échantillons sonores, effort d'échantillonnage) mis en évidence dans le chapitre 3 peuvent être considérés comme « conservateurs » dans le sens où si ces paramètres permettent de montrer de façon récurrente des différences entre des sites relativement semblables, ils doivent à plus forte raison pouvoir caractériser des différences entre sites plus contrastés. De plus, les échantillons perturbés par les vagues ont été pris en compte dans le calcul des temps d'enregistrement minimaux (i.e. efforts d'échantillonnage). Cependant, ces échantillons perturbés n'ont pas été considérés dans le calcul des indices écoacoustiques puisque ceux-ci visent à évaluer strictement la biophonie. Les temps « utiles » d'échantillonnage pris en compte dans le calcul des indices sont donc inférieurs aux temps minimaux mis en évidence. Par conséquent, l'effort d'échantillonnage peut être réduit lorsque les conditions de mer sont plus clémentes qu'à La Réunion, ce qui a été le cas à Europa et en Nouvelle-Calédonie, me faisant opter pour une réduction du temps d'enregistrement dans ces localités. Les résultats obtenus dans les chapitres 4 à 6 montrent que 2 heures d'enregistrement en continu pourraient suffire à caractériser un paysage sonore récifal en l'absence de perturbations géophoniques et/ou anthropophoniques, faisant de l'acoustique passive un outil adapté à l'évaluation de nombreux sites sur un intervalle de temps réduit. Il pourrait être intéressant de vérifier la similarité des résultats avec des efforts d'échantillonnage plus importants. Par ailleurs la démarche suivie à La Réunion pourrait être reproduite sur un panel de sites moins dégradés et plus contrastés afin d'évaluer si les temps d'échantillonnage peuvent être encore diminués dans certaines conditions.

Les résultats du chapitre 3 suggèrent que les paysages sonores des sites évalués sur un intervalle de plusieurs semaines peuvent être comparés sans que leur variabilité temporelle amène un biais trop

important. En effet, il est montré dans ce chapitre que le classement des sites selon les valeurs de différents indices acoustiques reste stable d'un jour à l'autre et d'une phase lunaire à l'autre. Ces résultats ouvrent des perspectives intéressantes aux gestionnaires pour l'évaluation régulière à coûts réduits de nombreux sites dans les Aires Marines Protégées (AMPs) dont ils ont la responsabilité, ou encore pour contribuer à définir la zonation de ces AMPs. De même, des études d'impacts pourraient être réalisées rapidement grâce à ces protocoles. L'acoustique passive répond ainsi au besoin urgent de disposer d'outils de diagnostic et de suivi efficaces.

Dans le chapitre 3, j'ai considéré les deux types d'indices les plus utilisés jusqu'alors pour l'étude des paysages sonores récifaux, à savoir l'amplitude (SPL dans notre cas) et l'ACI. Voulant tester simultanément l'influence de la durée d'échantillon, de la bande de fréquence et du moment de la journée, je me suis limité à ces deux types d'indices. Il serait intéressant d'explorer la variabilité à court terme (i.e. circadienne, lunaire) d'autres indices acoustiques, par exemple ceux calculés dans les chapitres 4 à 6, pour renforcer les résultats du chapitre 3. Cette exploration a été amorcée dans le chapitre 6 sur le site de suivi continu à Europa, révélant la stabilité de six indices durant trois jours (ou nuits) successifs. Les résultats de l'extension de ce suivi à une période de 60 jours consécutifs apportent cependant une certaine nuance aux résultats du chapitre 3. En effet, ces indices varient de façon non négligeable durant cette période. Ces résultats obtenus sur un site non-anthropisé soulignent la nécessité de reproduire dans ce type de contexte l'étude réalisée à La Réunion, afin d'évaluer si des diversités et abondances plus importantes d'organismes mobiles (poissons notamment) entraînent une plus grande variabilité des paysages sonores associés.

Après l'étude préliminaire de Pieretti *et al.* (2015), Bradfer-Lawrence *et al.* (2019) ont mené une étude d'envergure sur 117 sites au Panama afin de fournir des lignes directrices pour la mise en œuvre de suivis écoacoustiques dans les milieux terrestres. Ils montrent que des enregistrements en continu des paysages sonores (plutôt que des enregistrements courts à intervalles de temps réguliers) sont à privilégier pour réduire l'effort d'échantillonnage, confortant le choix fait dans cette thèse. Ces auteurs montrent également que la magnitude des variations d'un indice acoustique est souvent plus importante que sa valeur moyenne pour caractériser des différences d'habitat. Cet aspect n'a pas pu être testé durant la thèse, faute de temps, mais pourra être développé à l'avenir.

La recherche du moment d'échantillonnage optimal (i.e. jour ou nuit) a montré que l'échantillonnage nocturne était plus efficace à La Réunion (chapitre 3). Alors que la perturbation des enregistrements par les vagues est équivalente le jour et la nuit, les perturbations sonores générées par la navigation côtière sont bien plus importantes à La Réunion durant la journée. Ceci a certainement contribué aux meilleurs résultats obtenus avec les enregistrements nocturnes. Dans les chapitres suivants, j'ai néanmoins opté pour des échantillonnages diurnes. En effet, afin de chercher des relations les plus fines possibles entre la structure des assemblages de poissons et les paysages sonores, j'ai travaillé sur des enregistrements vidéos et audios simultanés. Cette approche n'avait à ma connaissance pas encore été testée dans les études écoacoustiques sur les récifs coralliens, qui associaient jusqu'alors les données issues de comptages visuels réalisés par des plongeurs (UVC) avec les données acoustiques collectées.

Durant mon étude, j'ai identifié trois verrous qu'il me semble fondamental de lever pour une utilisation de l'acoustique passive à grande échelle spatiale.

Le verrou principal est d'évaluer dans quelle mesure des données acoustiques collectées avec des dispositifs d'enregistrements différents peuvent être comparées (Browning, Gibb, Glover-Kapfer, & Jones, 2017). En effet, l'un des avantages majeurs de l'acoustique passive par rapport aux méthodes

de suivis *in situ* mises en œuvre par des plongeurs est l' « objectivité » des mesures fournies par un dispositif dont la calibration est régulièrement vérifiée. Cependant, cette « objectivité » est aujourd'hui limitée par l'utilisation de matériels similaires et calibrés de la même façon.

Les études ayant travaillé sur les paysages sonores récifaux ont majoritairement utilisé des dispositifs ayant une sensibilité comprise entre -165 et -170 dB re 1V.μPa⁻¹ (Tableau 2.2). Au cours de cette thèse, l'utilisation d'un matériel avec une sensibilité similaire (i.e. -166 dB re 1V.μPa⁻¹) a permis d'enregistrer des paysages sonores de récifs dans des états fortement contrastés, de jour comme de nuit, avec un compromis a priori satisfaisant entre saturations dues à la proximité de « clics » de crevettes pistolet et captation de signaux biologiques plus fins tels que les vocalisations de poissons. Cependant, l'homogénéité des sensibilités n'est pas le seul paramètre à considérer dans une optique de comparaison. En effet, chaque modèle d'hydrophone a une courbe de réponse qui lui est propre. Autrement dit, même à sensibilité égale, deux modèles différents vont « capter » différemment une même réalité (i.e. le son émis par une source). Ces différences peuvent être négligeables dans certains cas mais avoir une influence significative sur les mesures dans d'autres cas. Plutôt que de promouvoir l'utilisation d'un seul et même modèle, non-souhaitable pour des raisons de dépendance au monopole d'un constructeur, il conviendrait de comparer les résultats obtenus par différents modèles. Pour ce faire, une approche pourrait être d'échantillonner un panel assez large de sites représentatifs des récifs coralliens autour du globe à l'aide d'un dispositif multi-instrumenté (i.e. supportant plusieurs modèles d'hydrophones et enregistreurs). L'analyse des résultats permettrait d'identifier les modèles apportant des mesures comparables, ou du moins des biais limités, et de restreindre les comparaisons de paysages sonores à macro-échelle aux études ayant utilisé ces modèles. De plus, il est probable que certains indices acoustiques, comme l'amplitude du son (i.e. SPL ou PSD) soient plus sensibles que d'autres à l'utilisation de matériels différents. Cette hypothèse pourrait également être testée.

Le deuxième verrou concerne la capacité des indices écoacoustiques à être utilisés dans des contextes biogéographiques différents. Dans le chapitre 3, l'utilisation simultanée d'un panel de cinq indices écoacoustiques a permis de classer des sites selon leur état écologique dans l'océan Indien comme dans l'océan Pacifique, apportant des premiers éléments d'intérêt sur l' « universalité » des indices. Les résultats du chapitre 5 ont ensuite révélé que pour deux tiers des modèles de prédiction testés, il n'était pas nécessaire de prendre en compte les variations biogéographiques (i.e. « effet océan ») pour prédire la structure des assemblages de poissons à partir de variables acoustiques et environnementales. Les modèles prédictifs de la distribution des abondances des entités fonctionnelles de poissons sont néanmoins systématiquement affectés par l'effet océan dans ce chapitre. Par ailleurs, afin de réduire le nombre de variables et éviter un sur-ajustement des modèles, les 26 indices acoustiques considérés dans ce chapitre ont été réduits à trois variables prédictives (i.e. valeurs des trois premiers axes de la PCA réalisée sur les 26 indices acoustiques). Néanmoins, il est probable que des modèles considérant individuellement certains de ces indices soient influencés par l'effet océan. L'élaboration d'indices écoacoustiques spécifiques (i.e. un indice acoustique lié à une composante unique de l'écosystème, voir plus loin) va de fait nécessiter la collecte de données sur de nombreux sites contrastés dans divers contextes géographiques (i.e. océans différents mais aussi régions différentes au sein de ces océans) afin d'établir des modèles prédictifs intégrant ces effets géographiques de façon quantitative. Le jeu de données collecté durant cette thèse constitue une base de départ qu'il va maintenant falloir compléter.

Le troisième verrou important concerne les modes de déploiements. L'enregistrement des paysages sonores a fait appel à des modes de déploiement variés en milieu marin : hydrophone suspendu au-dessus du fond depuis un bateau (e.g. Kennedy *et al.*, 2010) ou un kayak gonflable (e.g. Nedelec *et al.*, 2015), hydrophone fixé sur un câble à quelques mètres sous une bouée dérivante (e.g. Lossent *et al.*, 2018) ou sur un câble reliant un lest à une bouée de sub-surface (e.g. Staaterman *et al.*, 2014), ou encore fixé sur un lest posé sur le fond (e.g. Kaplan *et al.*, 2015). Les résultats du chapitre 3 suggèrent que des temps d'échantillonnages de quelques minutes sont insuffisants pour une bonne caractérisation d'un paysage sonore récifal, amenant certaines contraintes pour la collecte des données acoustiques. La suspension d'un hydrophone depuis un bateau pose plusieurs problèmes. Les lignes de mouillages de bateaux (ancre et chaîne) provoquent des dégâts importants sur les récifs coralliens, excluant de fait cette possibilité. Bien que nécessitant un mouillage plus léger, l'utilisation d'un kayak gonflable pose des contraintes similaires avec un risque de blocage du mouillage au fond. La collecte de données en dérive (bateau ou bouée) induit un déplacement spatial pouvant atteindre des kilomètres sur une durée de plusieurs heures, sans évoquer le risque d'échouage sur le récif et le biais induit par une distance variable de l'hydrophone au substrat durant la dérive, excluant également cette éventualité.

Les études menées sur les récifs coralliens ont majoritairement opté pour des dispositifs fixés au fond (Tableau 2.2), option prise également dans cette thèse. Néanmoins, dans une optique de déploiements à grande échelle, la plus-value réelle de l'outil serait de ne pas nécessiter l'intervention de plongeurs. Un mode opératoire intéressant serait de pouvoir déployer de nombreux dispositifs depuis un bateau sur un panel de sites et de les laisser enregistrer plusieurs heures avant de les récupérer.

Les déploiements réalisés et les résultats obtenus durant cette thèse me confortent quant à l'intérêt d'éloigner l'hydrophone du fond (i.e. distance d'1m50 sur les dispositifs utilisés dans mes travaux). L'immobilité et la stabilité des tripodes utilisés ont garanti l'excellente qualité des enregistrements, avec cependant l'inconvénient de l'encombrement. Des unités de plus petites tailles seraient plus faciles à mettre en œuvre. L'enjeu majeur est à mon sens de trouver un compromis entre stabilité au fond (donc poids), limitation des points de contact (trois pieds), garantie d'un impact nul ou extrêmement faible sur les communautés coralliennes et déploiement sans intervention de plongeurs (i.e. bout de récupération avec petite bouée en surface). La mise au point d'un tel mode de déploiement permettrait d'ancrer solidement l'acoustique passive dans le panel des outils de suivi disponibles aujourd'hui.

7.1.2 Le couplage de l'acoustique passive avec d'autres méthodes de suivis « sans plongeurs » est prometteur

Dans l'introduction de ce manuscrit, j'ai abordé plusieurs des techniques qui permettent d'évaluer les caractéristiques des habitats récifaux sans l'intervention de plongeurs, ou qui le permettront dans peu de temps (e.g. télédétection ; suivis photos, vidéos voire suivis par photogrammétrie réalisés grâce à des ASV, AUV, ROV, ...). Les résultats du chapitre 4 montrent que certains indices écoacoustiques pourraient également refléter des caractéristiques de l'habitat (i.e. complexité de l'habitat, recouvrement par certains morphes coralliens). Considérées comme des fonctions clé des écosystèmes coralliens (Harborne *et al.*, 2016), ces caractéristiques ont été identifiées par le GCRMN comme des variables essentielles dans le suivi des récifs (Obura *et al.*, 2019). Bien que ces résultats demandent à être confirmés sur un panel de sites plus important, ils suggèrent que l'acoustique

passive pourrait compléter, et peut-être nuancer, les évaluations de l'habitat réalisées par d'autres méthodes. Surtout, l'évaluation de l'habitat par acoustique passive pourrait être déterminante dans des conditions où les méthodes basées sur l'image sont peu performantes (i.e. turbidité de l'eau importante).

Les grandes caractéristiques des habitats récifaux, telles que la complexité de l'habitat ou le recouvrement corallien, et la prise en compte des principaux forçages environnementaux et anthropiques permettent de réaliser des prédictions de la structure des assemblages de poissons à diverses échelles spatiales (e.g. Friedlander *et al.*, 2003; Darling *et al.*, 2017; Cinner *et al.*, 2018; Barneche *et al.*, 2019; Wedding *et al.*, 2019). Cependant, la fiabilité de ces prédictions est probablement réduite dans un contexte de changements rapides (e.g. Rogers *et al.*, 2018), et des mesures *in situ* permettant par exemple d'évaluer la présence de groupes fonctionnels essentiels à la résilience des écosystèmes récifaux (e.g. Bellwood *et al.*, 2006; Hughes *et al.*, 2007) sont indispensables à la prise de mesures de gestion efficaces.

Les résultats du chapitre 5 montrent que les seuls indices écoacoustiques peuvent expliquer jusqu'à 47% de la variabilité des principaux aspects fonctionnels de la structure des assemblages de poissons. Ces résultats montrent également qu'une partie de l'information prédictive apportée par les indices écoacoustiques est unique (i.e. cette information ne peut pas être apportée par les variables environnementales). Ceci révèle l'importance de l'acoustique passive dans le panel d'outils de suivis aujourd'hui disponibles (Mumby, 2017; Obura *et al.*, 2019) et plaide pour la systématisation de son usage.

Dans le chapitre 5, j'ai ébauché la possibilité de combiner différentes méthodes de suivi (i.e. télédétection et acoustique passive) pour évaluer la structure des assemblages de poissons. En fournissant plusieurs modèles prédisant à près de 60 % la variabilité des assemblages de poissons, ce premier test est très prometteur. En effet, j'ai considéré un large panel de descripteurs acoustiques, parmi lesquels certains sont probablement peu informatifs et « nuisent » d'une certaine façon à la qualité de la prédiction. De plus, les descripteurs des assemblages de poissons que je cherche à prédire dans ce chapitre sont relativement grossiers : par exemple, l'indice de Shannon calculé sur la distribution des biomasses de toutes les entités fonctionnelles est vraisemblablement un descripteur bien moins précis que la biomasse de certaines d'entre-elles considérée individuellement. Il est très probable que de meilleures qualités de prédictions seront obtenues en cherchant à associer des descripteurs acoustiques et « poissons » précis, dans la continuité de la recherche de corrélations amorcée dans le chapitre 4.

Comme évoqué dans le chapitre 5, la prochaine étape sera de combiner des méthodes additionnelles à ces deux premiers outils (e.g. eDNA ; Boussarie *et al.*, 2018) afin d'améliorer peu à peu la prédiction de la structure des assemblages de poissons par des méthodes qui permettent de suivre de grandes étendues de façon régulière. Cette démarche ne vise pas à « sortir les plongeurs de l'eau » mais simplement à optimiser nos méthodes de suivis pour tenter de répondre au défi de conservation auquel nous faisons face. L'œil et le ressenti des écologues sur le terrain seront toujours nécessaires mais pourront se focaliser sur des questions auxquelles les systèmes automatiques n'apportent pour l'instant pas de réponses.

Un des verrous à lever dans l'optique d'optimiser le couplage des méthodes de suivi est d'obtenir une meilleure estimation de la surface échantillonnée acoustiquement. Cette question de la portée de détection des dispositifs d'enregistrement est d'ailleurs souvent revenue dans les échanges avec des chercheurs ou le grand public tout au long de cette thèse. Bien que cette question dépasse le cadre du

couplage entre méthodes de suivi, elle est particulièrement importante dans cette optique pour définir le maillage spatial sur lequel mettre en œuvre les suivis acoustiques, et vérifier la pertinence de ces éventuels couplages.

Tel qu'expliqué au paragraphe 1.2.3, la réponse à cette question est extrêmement complexe puisque qu'elle dépend de multiples caractéristiques de la source et du milieu. Des premiers éléments de réponse peuvent être apportés par l'analyse des vidéos des assemblages de poissons. En effet ces vidéos ont été prises avec des stéréo-caméras, leur traitement permet donc d'évaluer la distance qui sépare les individus des caméras, et donc de l'hydrophone. La quantification de l'atténuation de certains signaux (e.g. activité de broutage par les poissons perroquets) à partir des vidéos collectées durant la thèse pourrait faire l'objet d'une étude, avec cependant comme principale faiblesse la méconnaissance du volume émis à la source, élément fondamental dans la quantification de l'atténuation.

Afin de traiter cette question de façon rigoureuse, il faudrait constituer un réseau d'hydrophones répartis de façon homogène dans un paysage récifal de plusieurs centaines de mètres carré comportant d'importants contrastes en termes de complexité de l'habitat. Une enceinte émettant successivement différents signaux biologiques à un volume connu (e.g. vocalisations de poisson, broutages de poisson perroquet, clics de crevettes pistolet, ...), déplacée dans de nombreux points de ce paysage, permettrait l'enregistrement simultané de ces signaux sur les différents hydrophones. En réalisant une modélisation de ce paysage par photogrammétrie (voir chapitre 4), l'atténuation de chaque type de signal en fonction de la distance et de la complexité de l'habitat pourrait être modélisée.

7.2 Défi 2 : assurer le suivi de la biodiversité mais aussi des fonctions écosystémiques qui sont des priorités de conservation émergentes

Préserver la biodiversité a longtemps été la cible principale des stratégies de conservation. Sans remettre en question cette nécessité, un nombre croissant d'études insistent sur l'urgence d'identifier et de conserver en priorité les fonctions essentielles au maintien des écosystèmes coralliens (Hughes *et al.*, 2017; Bellwood *et al.*, 2019a). En effet, bien que des relations soient avérées, les liens précis entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes restent difficiles à déterminer (Cardinale *et al.*, 2012). Les fonctions clés qui maintiennent les écosystèmes coralliens dans leur configuration actuelle sont fortement menacées par les pressions anthropiques (Harborne *et al.*, 2016), compromettant la pérennité des nombreux services écosystémiques qui en dépendent directement (Woodhead *et al.*, 2019). Par conséquent, la capacité de l'acoustique passive à évaluer certains aspects du fonctionnement des écosystèmes récifaux est un résultat important de cette thèse.

7.2.1 Les paysages sonores contiennent de l'information fonctionnelle

Les études bioacoustiques menées depuis des décennies en milieu récifal, notamment sur les poissons, ont conduit à identifier les sons émis de façon volontaire par certaines espèces et à les associer à des comportements particuliers (e.g. défense de territoire, parade nuptiale). Plus récemment, des enregistrements réalisés in situ grâce à des hydrophones directionnels (e.g. Tricas and Boyle, 2014) ont permis d'identifier et d'enregistrer les sons émis de façon involontaire par des espèces

interagissant avec d'autres (e.g. déplacements rapides liés à la prédation) ou avec leur environnement (e.g. broutage du substrat par les poissons perroquet). Ce deuxième type de son est plus lié au fonctionnement de l'écosystème qu'à l'identité ou à la diversité des espèces qui le composent. Pourtant, les études menées dans les récifs coralliens ont jusqu'alors essentiellement visé le développement d'indices écoacoustiques « taxonomiques » (i.e. recherche de liens avec la richesse spécifique, la richesse en espèces vocales, la diversité de Shannon ; e.g. Kennedy *et al.*, 2010; Bertucci *et al.*, 2016; Staaterman *et al.*, 2017).

Les résultats des chapitres 4 à 6 mettent en évidence le fort potentiel de l'utilisation d'indices écoacoustiques pour évaluer les caractéristiques fonctionnelles des écosystèmes coralliens. De plus, les résultats du chapitre 5 suggèrent une meilleure capacité des indices écoacoustiques à refléter les caractéristiques fonctionnelles plutôt que taxonomiques des assemblages de poissons récifaux. Ces résultats ont été obtenus sur une large échelle spatiale, représentée par l'ensemble des sites étudiés durant cette thèse. Ils semblent confirmer que la fiabilité de l'utilisation de l'acoustique passive pour étudier des descripteurs taxonomiques à de telles échelles est limitée, comme indiqué par Gibb *et al.* (2019), du fait de la grande diversité qu'il existe dans la composition des assemblages de poissons récifaux à travers le monde (voir 1.1), y compris entre des habitats différents.

A contrario, l'approche acoustique « fonctionnelle » sur les récifs coralliens pourrait permettre de s'affranchir, au moins en partie, des contraintes de restriction spatiale liées à la diversité taxonomique. En effet, la structure fonctionnelle des récifs coralliens mondiaux est beaucoup plus homogène dans le sens où les mêmes entités fonctionnelles, bien que représentées par des groupes d'espèces différentes, se retrouvent dans la majorité des régions (Mouillot *et al.*, 2014; Parravicini *et al.*, 2014). Cette « universalité » permet de comparer le fonctionnement des écosystèmes de nombreuses localités même éloignées, indispensable à la mise en œuvre de stratégies de conservation efficaces à grande échelle. L'acoustique passive pourrait jouer un rôle important dans ces stratégies en fournissant des mesures directement comparables de l'abondance ou de la biomasse des entités fonctionnelles, en particulier pour les fonctions clé. Il s'agit donc de poursuivre la démarche amorcée dans le chapitre 4 (i.e. collecte simultanée de données acoustiques et écologiques, a minima poissons et habitat) sur un plus grand panel de sites et en considérant des fonctions plus précises afin d'élaborer des modèles de prédiction des fonctions écosystémiques à partir d'indices acoustiques. Comme indiqué précédemment, ces modèles pourront peu à peu intégrer des effets géographiques (e.g. océan, région, ...).

J'ai choisi dans cette thèse de me focaliser sur des indices acoustiques de type α afin d'établir des liens entre la valeur de ces indices et les caractéristiques écologiques des sites. Pour réaliser des classements comme ceux proposés dans le chapitre 3, des indices acoustiques β ont été développés afin de mesurer des dissimilarités entre sites (voir Sueur *et al.*, 2014). A ma connaissance ce type d'indice a été peu testé en milieu marin (Lillis *et al.*, 2014 ; voir revue par Lindseth & Lobel, 2018). Une autre perspective de développement sera de comparer l'utilité de ces deux grands types d'indices pour le classement d'un ensemble de sites donnés. Ce genre de classement pourrait par exemple être utilisé pour contribuer à définir des zones prioritaires de conservation.

7.2.2 Recherche d'indices écoacoustiques liés aux autres grandes communautés du récif

Les indices écoacoustiques mis en évidence jusqu'alors dans les écosystèmes coralliens ont établi des liens entre des caractéristiques des paysages sonores et différents descripteurs des assemblages de

poissons, de l'habitat et des communautés d'organismes macro-benthiques. Tel que discuté dans le chapitre 4, il est probable que les indices écoacoustiques en lien avec les organismes mobiles reflètent directement une partie de l'activité de ces derniers. Concernant les indices liés à des descripteurs de l'habitat, j'ai émis l'hypothèse dans le chapitre 4 d'un effet direct de la complexité de l'habitat sur l'amplitude du son dans les basses fréquences (SPL 0,1-0,5 kHz), un habitat complexe pouvant en effet jouer un rôle d'amplificateur (Lugli, 2012). En revanche, les relations d'indices écoacoustiques avec d'autres caractéristiques de l'habitat (i.e. recouvrement de certains morphes coralliens) sont vraisemblablement indirectes, la production de sons par les coraux n'étant pas avérée à ce jour. Ces proxies sont probablement liés à l'activité des organismes qu'abritent certains morphes coralliens (Idjadi & Edmunds, 2006; Graham & Nash, 2013). La majeure partie de ces organismes est constituée par des espèces de petite taille (i.e. espèces de poissons cryptiques, petits invertébrés) qui n'ont pas été évaluées directement dans les études écoacoustiques récifales jusqu'à présent. Or, ces communautés (e.g. poissons cryptobenthiques) ont un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes coralliens (Brandl *et al.*, 2019).

Il apparaît fondamental d'orienter de prochaines études sur l'évaluation simultanée de ces communautés et des paysages sonores associés afin d'identifier clairement leur signature sonore éventuelle et produire des études fonctionnelles aussi précises que possible. En effet la spécificité des indices écoacoustiques est un enjeu important du développement de l'acoustique passive : un même indice acoustique qui reflète de multiples aspects écologiques est bien plus difficile à interpréter qu'un indice lié à une composante unique de l'écosystème. Les résultats de Freeman & Freeman (2016) illustrent bien ce problème. Par exemple ces auteurs mettent en évidence des corrélations fortes entre l'amplitude du son sur la bande de fréquences 0,5-1 kHz, l'abondance des oursins, l'abondance des mérours et le nombre de cavités dans le récif. La seule mesure de cette amplitude de son, sans complément visuel, apporte donc une information écologique très imprécise.

Dans les études de Freeman & Freeman (2016) et Freeman *et al.* (2014b), les communautés de macro-organismes benthiques mobiles (échinodermes, crustacés, mollusques, ...) ont été évaluées grâce à des photographies nocturnes fixes prises à intervalle régulier (5 min). Après des déconvenues techniques à La Réunion (inondation des appareils photo, trop de particules en suspension dans l'eau, ...) cette méthode a été mise en œuvre avec succès lors de la campagne à Europa. La quantité de données collectées (une à deux séries de photographies par site – durée maximale des séries : 7 h) est cependant insuffisante pour obtenir des résultats robustes. En disposant de plus de matériel, ce protocole pourra être réemployé à l'avenir. La difficulté majeure de l'évaluation des macro-organismes benthiques mobiles est leur nécessaire échantillonnage nocturne, cette communauté étant essentiellement cachée dans les anfractuosités du récif durant la journée.

L'échantillonnage du cryptobiome récifal peut être réalisé grâce à des ARMS (Autonomous Reef Monitoring Structures ; Knowlton *et al.*, 2010). Constituées d'un empilement de plaques de PVC, ces petites structures (25*25*10 cm) sont fixées au fond de l'eau. Elles sont alors colonisées par de nombreux organismes de petite taille (e.g. alpheididae, gobiidae) avant d'être retirées après une période de 1 à 3 ans. La faune qu'elles abritent est ensuite cataloguée visuellement et/ou grâce à des techniques de metabarcoding. Le déploiement simultané d'ARMS et d'hydrophones a été testé avec succès en mer méditerranée par Pieretti *et al.* (2017). Des ARMS étant actuellement déployés sur les récifs réunionnais, l'enregistrement des paysages sonores de ces sites constitue une perspective intéressante afin de mieux comprendre l'influence de la micro-faune dans les paysages sonores.

L'augmentation de l'abondance des invertébrés est un indicateur fiable des modifications de fonctionnement qui accompagnent la dégradation des récifs coralliens (Rogers *et al.*, 2018).

L'identification des signatures sonores associées à leur activité pourrait contribuer à diagnostiquer des perturbations de façon efficace. Les bandes de fréquences supérieures à 2 kHz sont généralement considérées comme celles associées à l'activité des invertébrés, et notamment des crevettes pistolets (Au & Banks, 1998; Lillis & Mooney, 2018). Néanmoins, plusieurs études montrent des liens entre des sons de fréquences plus basses et l'activité de macro-invertébrés (Freeman & Freeman, 2016; Jézéquel *et al.*, 2019). Par ailleurs, il existe près de 600 espèces de crevettes pistolets (Anker *et al.*, 2006). Il est donc probable qu'elles aient des exigences écologiques très variables et que le suivi de leur activité ne soit pas un bon indicateur de fonctionnement de l'écosystème. Ces observations témoignent de la nécessité d'approfondir les recherches sur les liens existant entre les invertébrés récifaux et les paysages sonores.

7.3 Défi 3 : renforcer le suivi de zones clés pour la pérennité des récifs coralliens

Face aux pertes importantes de surfaces récifales prédites dans les prochaines décennies, deux types de zones sont à conserver en priorité : i) les localités isolées « quasi-pristines » qui constituent des sanctuaires de biodiversité et de diversité fonctionnelle (D'agata *et al.*, 2016; Maire *et al.*, 2016) ; ii) les zones les plus à même d'assurer le réensemencement futur de récifs disparus ou profondément altérés, dans l'hypothèse d'une stabilisation climatique (Beyer *et al.*, 2018; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2018). La conservation de ces deux types de zones récifales pourrait contribuer à pérenniser l'existence des récifs coralliens. Elles requièrent donc une attention particulière supportée par un suivi extrêmement fréquent permettant de diagnostiquer d'éventuels dysfonctionnements au plus près des perturbations qui les ont engendrés. En effet un diagnostic rapide constitue un élément clé pour enrayer les mécanismes de déclin (e.g. Groner *et al.*, 2016). L'enregistrement en continu des paysages sonores peut renforcer le suivi de ces zones mais produit des volumes de données conséquents. Leur traitement, visualisation et interprétation écologique constituent de véritables défis (Sueur & Farina, 2015; Gibb *et al.*, 2019).

Dans le chapitre 6, j'ai testé l'utilisation de six indices écoacoustiques pour effectuer le suivi en continu du paysage sonore du récif corallien d'Europa. Ces six indices ont été reliés à des fonctions clé de l'écosystème (chapitre 4), et les grandes tendances qui ressortent de leur suivi temporel semblent confirmer leur lien avec des activités biologiques. Leur cyclicité circadienne est extrêmement marquée. De plus, des pics d'activité sont observés en pleine lune et nouvelle lune pour la plupart des indices étudiés. Plusieurs indices montrent également une tendance saisonnière avec un minimum en saison fraîche (juillet-août) et un maximum en saison chaude (janvier). Pour l'ACI 1-2 kHz, la tendance est inversée, l'abondance et la superposition de signaux pouvant conduire à une diminution de sa valeur (Staaterman *et al.*, 2017). Le suivi d'un septième indice (i.e. ACI 2-7 kHz) a montré une cyclicité bi-mensuelle régulière avec des pics en pleine lune et nouvelle lune. Même si l'interprétation des variations demande à être affinée, des perturbations du fonctionnement « normal » de l'écosystème pourraient déjà être détectée grâce à cet outil (e.g. diminution/augmentation de l'amplitude des variations, valeurs extrêmes, modifications des cycles, ...). Dans des localités isolées comme l'île Europa où ni moyens nautiques ni moyens de plongées sont disponibles, ce type de suivi, combiné à des suivis par télédétection, sont pour l'instant les seuls moyens de combler le vide de données entre deux suivis réalisés *in situ* par des plongeurs. Ces outils pourraient faciliter le diagnostic rapide de perturbations, et donc la prise de mesures de gestion en conséquences, et pourraient permettre en outre de resituer

les résultats des suivis réalisés *in situ* dans un contexte temporel. En effet dans le cas d'Europa, chaque site de suivi est en général échantillonné durant une plongée de 1 h tous les 3 à 5 ans, il est ainsi difficile de savoir si l'observation de changements de la structure des communautés d'organismes mobiles (e.g. poissons) est due au moment où est réalisé l'échantillonnage ou à une réelle transformation de l'écosystème. Les résultats du chapitre 6 ont montré la pertinence des indices écoacoustiques pour suivre les grandes tendances de l'activité biologique du récif. Ces indices pourraient être combinés pour produire des « long-term false color spectrogram », afin de fournir aux gestionnaires une visualisation rapide et synthétique des variations temporelles à long-terme des paysages sonores (Towsey *et al.*, 2014; Phillips *et al.*, 2018).

Cependant, la réponse à certains objectifs de gestion, ou certains questionnements scientifiques, peut nécessiter une information différente de celle fournie par les indices écoacoustiques. Des méthodes de détection automatique pourraient alors être employées. J'envisage prochainement de tester quelques-unes de ces approches pour évaluer leur apport au suivi temporel d'un site comme Europa. Clink & Klinck (2018) indiquent en effet que la diversité des types de signaux et des environnements acoustiques nécessitent de tester plusieurs méthodes de classification pour déterminer la plus adaptée à chaque cas.

Une première étape pourrait être d'utiliser une méthode de classification non-supervisée (e.g. Multiresolution Analysis of Acoustic Diversity - MAAD ; Ulloa *et al.*, 2018) afin d'identifier les principaux types de signaux présents dans le jeu de données (i.e. les 11 mois de suivis temporel à Europa), parmi lesquels pourraient figurer le déferlement des vagues ou le passage de bateaux (voir plus bas). Une deuxième étape pourrait se focaliser sur certains signaux d'origine biologique mis en évidence dans la première étape. Il s'agirait alors de les détecter de façon automatique dans le jeu de données en utilisant des méthodes de machine learning basée sur de la classification supervisée. Les packages « GibbonR » (Clink & Klinck, 2018) ou « monitoR » (Katz *et al.*, 2016) de R pourraient par exemple être utilisés. Des périodes d'activité biologique particulière pourraient ainsi être mis en évidence, comme par exemple des périodes de vocalisation intense d'une espèce donnée en lien avec son activité de reproduction (McWilliam *et al.*, 2017a, 2017b). Le potentiel de la détection automatique des vocalisations de mérour a par exemple été mis en évidence dans les Caraïbes (Ibrahim *et al.*, 2018).

J'ai par ailleurs amorcé une collaboration avec Manon Ducrettet durant les derniers mois visant à mettre au point un détecteur automatique permettant de quantifier l'activité de broutage par les poissons perroquets. Nous travaillons avec le package « monitoR » (Katz *et al.*, 2016) sur la technique du « template matching ». Des spectrogrammes caractéristiques de l'activité de broutage ont été isolés (« templates »). Un jeu de données (« training dataset ») a été constitué à partir d'annotations manuelles pour entraîner le système de détection à reconnaître automatiquement les événements annotés par recherche d'analogies avec les templates (« cross correlation »). Le système est ensuite validé sur un deuxième jeu de données de taille équivalente (« validation dataset ») également constitué à partir d'annotations manuelles. Ce deuxième jeu de données a pour but de vérifier la capacité de détection du système. Une fois identifiés les paramètres du système qui optimisent la capacité de détection, nous l'utiliserons sur le jeu de données complet (i.e. les 11 mois de suivis temporel à Europa) afin d'explorer la phénologie de l'activité de broutage sur ce récif et vérifier la cohérence des résultats par rapport à la littérature. Le suivi en « quasi temps réel » de ce processus particulièrement clé dans un contexte de changements climatiques (Vergés *et al.*, 2014) pourrait constituer une aide précieuse aux gestionnaires pour contrôler les capacités de résilience des récifs coralliens.

Au-delà de la détection des signaux biologiques, le développement des méthodes de classification automatique est indispensable pour le nettoyage des données acoustiques, par exemple avant de calculer des indices écoacoustiques. Durant cette thèse, j'ai consacré des semaines entières uniquement à visualiser et annoter les échantillons de son utilisés. Cette activité extrêmement chronophage m'a permis d'apprendre à reconnaître le passage d'un bateau, parfois éloigné, ou le déferlement d'une vague sur la crête récifale proche, ou encore de repérer des signaux biologiques particuliers. Elle m'a surtout fait prendre conscience de l'immense besoin d'automatiser la détection de certains types de signaux.

En effet mon but premier était ici de repérer les échantillons pollués par des sons de bateaux ou trop influencés par les vagues, pour ensuite les éliminer du calcul des indices écoacoustiques, ces indices étant destinés à refléter des activités biologiques. Cette phase de tri m'a permis de constituer des « vérités terrain » assez conséquentes puisque près de 18 000 échantillons de 5 min ont été visualisés et le passage de bateaux, la présence de vagues ou la présence de nombreux « pocs » ont été annotés. Ces derniers correspondent le plus souvent au claquement d'une pince de crevette pistolet à proximité immédiate de l'hydrophone, provoquant une saturation extrêmement ponctuelle du signal. Parfois ces « pocs » correspondent à un choc mécanique (poisson) sur l'hydrophone. Dans un premier temps, j'ai testé le calcul d'indices acoustiques (e.g. SPL ou ACI calculés dans les basses fréquences) pour tenter de repérer les échantillons perturbés. Sauf pour les cas extrêmes, les résultats ne se sont pas montrés très probants. Je pense néanmoins reprendre cette démarche en affinant la recherche sur les ACI, cet indice ayant montré une tendance à baisser lors du passage de bateaux, et en testant d'autres types d'indices. Au-delà du succès éventuel de tels indices, le « nettoyage » efficace des données passera irrémédiablement par la mise en point de détecteurs automatiques du déferlement des vagues et de la présence de bateau. Sans cela, l'utilisation des données de suivi continu reste pour l'instant très limitée par rapport à leur potentiel. A titre d'exemple, je n'ai exploité jusqu'à présent qu'une proportion minimale (i.e. < 5%) des enregistrements collectés à Europa. En plus de servir au nettoyage des données, l'élaboration d'un détecteur de passage des bateaux pourrait assister la surveillance maritime de sites sensibles, enrichissant encore le spectre d'utilisation de l'acoustique passive en milieu marin.

7.4 Conclusions

Les résultats obtenus durant cette thèse apportent des éléments importants qui devraient contribuer à améliorer l'utilisation de l'acoustique passive, et en particulier des indices écoacoustiques, pour évaluer et suivre les écosystèmes coralliens.

Obura *et al.* (2019) rappellent cependant que la technologie n'est pas une fin en soi mais un outil pour offrir la possibilité aux scientifiques de collecter des informations de façon plus sûre, plus rapide et avec une plus grande précision et/ou en plus grande quantité. Ils ajoutent que l'introduction de nouvelles technologies ne doit pas interférer avec la collecte habituelle de données, du moins tant que ces nouvelles technologies n'ont pas été dûment éprouvées. A l'instar des travaux réalisés durant cette thèse, de nombreuses équipes s'attèlent aujourd'hui à réaliser cette phase d'épreuve. Je pense que les résultats obtenus ici démontrent que l'utilisation de l'acoustique passive n'est pas un simple « gadget technologique » et que cette méthode a réellement un rôle à jouer dans le panel d'outils disponibles aujourd'hui. Bien que des travaux soient encore nécessaires pour préciser ce rôle et

articuler l'utilisation de cette méthode avec les autres outils de suivis, l'adaptation du suivi des écosystèmes coralliens à un monde qui change rapidement est en bonne voie.

D'autres défis nous attendent, à commencer par la prise en compte des spécificités socio-écologiques locales, incontournable dans le succès des stratégies de conservation que nous devons mettre en œuvre (Kittinger *et al.*, 2012; Cinner *et al.*, 2013; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2018). Cette prise en compte implique la recherche des leviers de conservation adaptés à chaque situation (e.g. interdictions saisonnières de la pêche de certaines espèces, ou de certains engins de pêche, ou de certaines zones, tailles minimales de captures), en s'appuyant sur la perception des bénéfices par les populations locales (McClanahan *et al.*, 2014), seule garantie de la durabilité des mesures mises en œuvre.

En complément, la conservation des récifs coralliens passera certainement par des interventions actives sur les écosystèmes coralliens à l'échelle locale (i.e. « ingénierie écologique »), idée qui semble de plus en plus admise dans la communauté scientifique (e.g. Rau *et al.*, 2012; van Oppen *et al.*, 2015; Anthony *et al.*, 2017; Hughes *et al.*, 2017). Par exemple, des procédés comme le bouturage de fragments coralliens, ou encore l'élimination d'espèces envahissantes (e.g. *Acanthaster planci* dans l'Indo-Pacifique, *Pterois volitans* dans les Caraïbes) ont montré leur potentiel (e.g. Green *et al.*, 2014), mais ont été cantonnées pour l'instant à des échelles restreintes. Ainsi, moins d'1 km² de surface cumulée de récifs a été sujette à des essais de restauration par bouturage depuis les années 60 (Bellwood *et al.*, 2019b). Cependant, les récents progrès technologiques (e.g. véhicules autonomes sous-marins, stimulation de la croissance de boutures de corail par courant faible, sélection génétiques de boutures thermo-résistantes,... ; van Oppen *et al.*, 2015; Bayraktarov *et al.*, 2016) pourraient permettre une rapide expansion de l'utilisation de ces procédés. Pour d'autres types d'interventions, le problème de l'échelle spatiale reste entier (Bellwood *et al.*, 2019b). Par exemple, si la stimulation de remontées d'eaux froides pour mitiger les stress thermiques responsables du blanchissement corallien semble envisageable (Rau *et al.*, 2012), ce type de dispositif n'est pour l'instant réalisable qu'à une échelle spatiale très localisée. Des actions de restauration à large échelle spatiale commencent à émerger (e.g. Doropoulos *et al.*, 2019) et seront certainement multipliées dans les prochaines années. Comme pour les méthodes de suivis, les technologies dont nous disposons aujourd'hui doivent nous permettre à court-terme de relever ces défis de conservation afin de voir les récifs coralliens perdurer dans les siècles à venir.

Références

- Abraham, D.A. (2019). *Underwater Acoustic Signal Processing*. Springer, Cham, Switzerland.
- Acevedo, M.A., & Villanueva-Rivera, L.J. (2006). Using Automated Digital Recording Systems as Effective Tools for the Monitoring of Birds and Amphibians. *Wildlife Society Bulletin*, 34(1), 211–214. <https://doi.org/10.2193/0091-7648>
- Acevedo, M.A., Corrada-Bravo, C.J., Corrada-Bravo, H., Villanueva-Rivera, L.J., & Aide, T.M. (2009). Automated classification of bird and amphibian calls using machine learning: A comparison of methods. *Ecological Informatics*, 4(4), 206–214. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2009.06.005>
- Afeworki, Y., Videler, J.J., Bruggemann, J.H. (2013). Seasonally changing habitat use patterns among roving herbivorous fishes in the southern Red Sea: The role of temperature and algal community structure. *Coral Reefs*, 32(2), 475–485. doi:10.1007/s00338-012-1000-2
- Aide, T.M., Corrada-Bravo, C., Campos-Cerqueira, M., Milan, C., Vega, G., & Alvarez, R. (2013). Real-time bioacoustics monitoring and automated species identification. *PeerJ*, 1, e103. <https://doi.org/10.7717/peerj.103>
- Amorim, M.C.P., & Hawkins, A.D. (2005). Ontogeny of acoustic and feeding behaviour in the grey gurnard, *Eutrigla gurnardus*. *Ethology*, 111(3), 255-269.
- Amorim, M.C.P. (2006). Communication in Fishes: Diversity of Sound Production in Fish. *Communication in Fishes*, 71–105. Retrieved from
- Andréfouët, S., Cabioch, G., Flamand, B., & Pelletier, B. (2009). A reappraisal of the diversity of geomorphological and genetic processes of New Caledonian coral reefs: a synthesis from optical remote sensing, coring and acoustic multibeam observations. *Coral Reefs*, 28(3), 691-707.
- Anker, A., Ah Yong, S.T., Noël, P.Y., & Palmer, A.R. (2006). Morphological Phylogeny of Alpheid Shrimps: Parallel Preadaptation and the Origin of a Key Morphological Innovation, the Snapping Claw. *Evolution*, 60(12), 2507. <https://doi.org/10.1554/05-486.1>
- Anthony, K., Bay, L.K., Costanza, R., Firn, J., Gunn, J., Harrison, P., ... & Walshe, T. (2017). New interventions are needed to save coral reefs. *Nature Ecology and Evolution*, 1(10), 1420–1422. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0313-5>
- Au, W.W.L., & Banks, K. (1998). The acoustics of snapping shrimps. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 101(5), 3032–3032. <https://doi.org/10.1121/1.418635>
- Au, W.W.L., & Hastings, M.C. (2008). *Principles of marine bioacoustics*. New York: Springer.
- Bajjouk, T., Mouquet, P., Ropert, M., Quod, J.P., Hoarau, L., Bigot, L., ... & Populus, J. (2019). Detection of changes in shallow coral reefs status: Towards a spatial approach using hyperspectral and multispectral data. *Ecological Indicators*, 96, 174–191. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.08.052>

- Barneche, D.R., Rezende, E.L., Parravicini, V., Maire, E., Edgar, G. J., Stuart-Smith, R.D., ... & Floeter, S. R. (2019). Body size, reef area and temperature predict global reef-fish species richness across spatial scales. *Global Ecology and Biogeography*, *28*(3), 315–327. <https://doi.org/10.1111/geb.12851>
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., ... & Ferrer, E.A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, *471*(7336), 51–57. <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- Bascompte, J., Melián, C.J., & Sala, E. (2005). Interaction strength combinations and the overfishing. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *102*(15), 5443–5447. doi:10.1073/pnas.0501562102
- Bayraktarov, E., Saunders, M. I., Abdullah, S., Mills, M., Beher, J., Possingham, H.P., ... & Lovelock, C.E. (2016). The cost and feasibility of marine coastal restoration. *Ecological Applications*, *26*(4), 1055–1074. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/27509748>
- Bedoya, C., Isaza, C., Daza, J.M., & López, J.D. (2017). Automatic identification of rainfall in acoustic recordings. *Ecological Indicators*, *75*, 95–100. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.12.018>
- Bellwood, D.R., Hughes, T.P., & Hoey, A.S. (2006). Sleeping Functional Group Drives Coral-Reef Recovery. *Current Biology*, *16*(24), 2434–2439. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.10.030>
- Bellwood, D.R., Hoey, A.S., & Hughes, T.P. (2012). Human activity selectively impacts the ecosystem roles of parrotfishes on coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1733), 1621–1629. doi:10.1098/rspb.2011.1906
- Bellwood, D.R., Streit, R.P., Brandl, S.J., & Tebbett, S.B. (2019a). The meaning of the term 'function' in ecology: A coral reef perspective. *Functional Ecology*, *33*, 948–961. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13265>
- Bellwood, D.R., Pratchett, M.S., Morrison, T.H., Gurney, G.G., Hughes, T.P., Álvarez-Romero, J.G., ... & Cumming, G.S. (2019b). Coral reef conservation in the Anthropocene: Confronting spatial mismatches and prioritizing functions. *Biological Conservation*. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.056>
- Bertucci, F., Parmentier, E., Berten, L., Brooker, R.M., & Lecchini, D. (2015). Temporal and spatial comparisons of underwater sound signatures of different reef habitats in Moorea Island, French Polynesia. *PLoS ONE*, *10*(9), 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135733>
- Bertucci, F., Parmentier, E., Lecellier, G., Hawkins, A.D., Lecchini, D., Costanza, R., ... & Simonis, C. (2016). Acoustic indices provide information on the status of coral reefs: an example from Moorea Island in the South Pacific. *Scientific Reports*, *6*, 33326. <https://doi.org/10.1038/srep33326>
- Bertucci, F., Parmentier, E., Berthe, C., & Besson, M. (2017). Snapshot recordings provide a first description of the acoustic signatures of deeper habitats adjacent to coral reefs of Moorea. *PeerJ*, *5*, e4019. <https://doi.org/10.7717/peerj.4019>
- Beyer, H.L., Kennedy, E.V., Beger, M., Chen, C.A., Cinner, J.E., Darling, E.S., ... & Hoegh-Guldberg, O. (2018). Risk-sensitive planning for conserving coral reefs under rapid climate change. *Conservation Letters*, e12587. <https://doi.org/10.1111/conl.12587>

- Bigot, L., Bruggemann, H., Cadet, C., Cauvin, B., Chabanet, P., Durville, P., ... & Urbina-Barreto, I. (2016). *Point 1 du suivi de « l'effet réserve » sur les communautés ichthyologiques et benthiques récifales - Secteurs de St Gilles/La Saline et de Saint-Leu - Etat des lieux à 7 ans après la création de la Réserve Naturelle Nationale Marine de La Réunion. Rapport final UR/IRD/MNHN/AR/RNMR*, 39 pp, annexes 11 pp.
- Bittencourt, L., Barbosa, M., Secchi, E., Lailson-brito, J., & Azevedo, A. (2016). Acoustic Habitat of an Oceanic Archipelago in the Southwestern Atlantic. *Deep-Sea Research Part I*, 115, 103–111. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.06.001>
- Blue Marble Geographics (2018). Global Mapper: Release 19. Hallowell, ME
- Blumstein, D.T., Mennill, D.J., Clemins, P., Girod, L., Yao, K., Patricelli, G., ... & Kirschel, A.N.G. (2011). Acoustic monitoring in terrestrial environments using microphone arrays: Applications, technological considerations and prospectus. *Journal of Applied Ecology*, 48(3), 758–767. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.01993.x>
- Boelman, N.T., Asner, G.P., Hart, P.J., & Martin, R.E. (2007). Multi-trophic invasion resistance in Hawaii: Bioacoustics, field surveys, and airborne remote sensing. *Ecological Applications*, 17(8), 2137–2144. <https://doi.org/10.1890/07-0004.1>
- Bohnenstiehl, D.R., Lillis, A., & Eggleston, D.B. (2016). The Curious Acoustic Behavior of Estuarine Snapping Shrimp: Temporal Patterns of Snapping Shrimp Sound in Sub-Tidal Oyster Reef Habitat. *PloS One*, 11(1), e0143691. doi:10.1371/journal.pone.0143691
- Bohnenstiehl, D.R., Lyon, R.P., Caretti, O.N., Ricci, S.W., & Eggleston, D.B. (2018). Investigating the utility of ecoacoustic metrics in marine soundscapes. *Journal of Ecoacoustics*, 2, R1156L
- Bohnsack, J.A., & Bannerot, S.P. (1986). *A Stationary Visual Census Technique for Quantitatively Assessing Community Structure of Coral Reef Fishes*. NOAA Technical Report NMFS, 41(July), 1–15.
- Bolgan, M., Amorim, M.C.P., Fonseca, P.J., Di Iorio, L., & Parmentier, E. (2018). Acoustic complexity of vocal fish communities: A field and controlled validation. *Scientific Reports*, 8(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28771-6>
- Boussarie, G., Bakker, J., Wangensteen, O.S., Mariani, S., Bonnin, L., Juhel, J.-B., ... & Mouillot, D. (2018). Environmental DNA illuminates the dark diversity of sharks. *Science Advances*, 4(5), eaap9661. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aap9661>
- Bradfer-Lawrence, T., Gardner, N., Bunnefeld, L., Bunnefeld, N., Willis, S.G., & Dent, D.H. (2019). Guidelines for the use of acoustic indices in environmental research. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 1796-1807. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.13254>
- Brandl, S.J., Tornabene, L., Goatley, C.H.R., Casey, J.M., Morais, R. A., Côté, I.M., ... & Bellwood, D.R. (2019). Demographic dynamics of the smallest marine vertebrates fuel coral reef ecosystem functioning. *Science*, 364(6446), 1189–1192. <https://doi.org/10.1126/science.aav3384>
- Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R.M., Schuetzenmeister, A., & Scheibe, S. (2017). R Package 'multcomp'.
- Brock, V.E. (1954). A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *Journal of Wildlife Management*, 18, 297– 308.

- Brock, R.E. (1982). A critique of the visual census method for assessing coral reef fish populations. *Bulletin of Marine Science*, 32, 269–276.
- Browning, E., Gibb, R., Glover-Kapfer, P., & Jones, K.E. (2017). Passive acoustic monitoring in ecology and conservation. *WWF Conservation Technology Series*, 1(2), 1–75.
- Buscaino, G., Ceraulo, M., Pieretti, N., Corrias, V., Farina, A., Filiciotto, F., ... & Mazzola, S. (2016). Temporal patterns in the soundscape of the shallow waters of a Mediterranean marine protected area. *Scientific Reports*, 6, 34230.
- Burns, J.H.R., Delparte, D., Gates, R.D., & Takabayashi, M. (2015). Integrating structure-from-motion photogrammetry with geospatial software as a novel technique for quantifying 3D ecological characteristics of coral reefs. *PeerJ*, 3, e1077. <https://doi.org/10.7717/peerj.1077>
- Buxton, R.T., McKenna, M.F., Clapp, M., Meyer, E., Stabenau, E., Angeloni, L.M., ... & Wittemyer, G. (2018). Efficacy of extracting indices from large-scale acoustic recordings to monitor biodiversity. *Conservation Biology*, 32(5), 1174–1184. <https://doi.org/10.1111/cobi.13119>
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., ... & Naeem, S. (2012). Corrigendum: Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 489(7415), 326–326. <https://doi.org/10.1038/nature11373>
- Cato, D.H., & Bell, M.J. (1992). *Ultrasonic ambient noise in Australian shallow waters at frequencies up to 200 kHz* (No. MRL-TR-91-23). Materials Research Labs Ascot Vale, Australia.
- Cato, D.H., & McCauley, R.D. (2002). Australian research in ambient sea noise. *Acoustics Australia*, 30(1), 13–20.
- Ceraulo, M., Papale, E., Caruso, F., Filiciotto, F., Grammauta, R., Parisi, I., ... & Buscaino, G. (2018). Acoustic comparison of a patchy Mediterranean shallow water seascape: Posidonia oceanica meadow and sandy bottom habitats. *Ecological Indicators*, 85, 1030–1043. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.066>
- Chabanet, P., Bigot, L., Nicet, J.B., Durville, P., Massé, L., Mulochau, T., ... & Obura, D. (2016). Coral reef monitoring in the Iles Eparses, Mozambique Channel (2011-2013). *Acta Oecologica*, 72, 62–71. [doi:10.1016/j.actao.2015.10.010](https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.10.010)
- Cheal, A. J., MacNeil, M.A., Emslie, M.J., & Sweatman, H. (2017). The threat to coral reefs from more intense cyclones under climate change. *Global Change Biology*, 23(4), 1511–1524. <https://doi.org/10.1111/gcb.13593>
- Cinner, J.E., Huchery, C., Darling, E.S., Humphries, A.T., Graham, N.A.J., Hicks, C.C., ... & McClanahan, T.R. (2013). Evaluating social and ecological vulnerability of coral reef fisheries to climate change. *PLoS One*, 8(9), e74321. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074321>
- Cinner, J.E., Maire, E., Huchery, C., MacNeil, M.A., Graham, N.A.J., Mora, C., ... & Mouillot, D. (2018). Gravity of human impacts mediates coral reef conservation gains. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(27), E6116–E6125. <https://doi.org/10.1073/pnas.1708001115>
- Clink, D.J., & Klinck, H. (2018). GIBBONR: An R package for the detection and classification of acoustic signals using machine learning. *arXiv preprint arXiv:1906.02572*.

- Clua, E., Legendre, P., Vigliola, L., Magron, F., Kulbicki, M., Sarramegna, S., ... & Galzin, R. (2006). Medium scale approach (MSA) for improved assessment of coral reef fish habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 333, 219–230. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.12.010>
- Curtis, K.R., Howe, B.M., & Mercer, J.A. (1999). Low-frequency ambient sound in the North Pacific: Long time series observations. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 106(6), 3189–3200. <https://doi.org/10.1121/1.428173>
- D'agata, S., Mouillot, D., Kulbicki, M., Andréfouët, S., Bellwood, D.R., Cinner, J.E., ... & Vigliola, L. (2014). Human-mediated loss of phylogenetic and functional diversity in coral reef fishes. *Current Biology*, 24, 555–560. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.01.049>
- D'agata, S., Mouillot, D., Wantiez, L., Friedlander, A.M., Kulbicki, M., & Vigliola, L. (2016). Marine reserves lag behind wilderness in the conservation of key functional roles. *Nature Communication*, 7. <https://doi.org/10.1038/ncomms12000>
- Darling, E.S., Alvarez-Filip, L., Oliver, T.A., McClanahan, T.R., & Côté, I.M. (2012). Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecology Letters*, 15(12), 1378–1386. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01861.x
- Darling, E.S., Graham, N.A.J., Januchowski-Hartley, F.A., Nash, K.L., Pratchett, M.S., & Wilson, S.K. (2017). Relationships between structural complexity, coral traits, and reef fish assemblages. *Coral Reefs*, 36(2), 561–575. <https://doi.org/10.1007/s00338-017-1539-z>
- Depraetere, M., Pavoine, S., Jiguet, F., Gasc, A., Duvail, S., & Sueur, J. (2012). Monitoring animal diversity using acoustic indices: Implementation in a temperate woodland. *Ecological Indicators*, 13(1), 46–54. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.05.006>
- Desjonquères, C., Rybak, F., Depraetere, M., Gasc, A., Le Viol, I., Pavoine, S., & Sueur, J. (2015). First description of underwater acoustic diversity in three temperate ponds. *PeerJ*, 3, e1393. <https://doi.org/10.7717/peerj.1393>
- Doropoulos, C., Vons, F., Elzinga, J., ter Hofstede, R., Salee, K., van Koningsveld, M. & Babcock, R.C. (2019). Testing Industrial-Scale Coral Restoration Techniques: Harvesting and Culturing Wild Coral-Spawn Slicks. *Frontiers in Marine Science*, 6:658. doi: 10.3389/fmars.2019.00658
- Dosits (2019). University of Rhode Island. <http://www.dosits.org/> [15 september 2019].
- Edgar, G.J., Stuart-Smith, R.D., Willis, T.J., Kininmonth, S., Baker, S.C., Banks, S., ... & Thomson, R.J. (2014). Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*, 506(7487), 216–220. <https://doi.org/10.1038/nature13022>
- Elise, S., & Bruggemann, J.H. (2018). Rapport de campagne CORCOPA, du 16 au 27 avril 2018 à l'île Europa (Iles Eparses, Fr). Université de La Réunion – NortekMed. 51 pp
- Elise S., & Bruggemann, J.H. (2019). Etat acoustique de référence des récifs coralliens de l'île Europa et premiers résultats du suivi acoustique continu d'avril 2018 à février 2019. Université de La Réunion – NortekMed. 55 pp

- Elise, S., Bailly, A., Urbina-Barreto, I., Mou-Tham, G., Chiroleu, F., Vigliola, L., ... & Bruggemann, J.H. (2019a). An optimised passive acoustic sampling scheme to discriminate among coral reefs' ecological states. *Ecological Indicators*, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105627>
- Elise, S., Urbina-Barreto, I., Pinel, R., Mahamadaly, V., Bureau, S., Penin, L., ... & Bruggemann, J.H. (2019b). Assessing key ecosystem functions through soundscapes: a new perspective from coral reefs. *Ecological Indicators*, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105623>
- Elvidge, C.D., Dietz, J.B., Berkelmans, R., Andrefouet, S., Skirving, W., Strong, A.E., & Tuttle, B.T. (2004). Satellite observation of Keppel Islands (Great Barrier Reef) 2002 coral bleaching using IKONOS data. *Coral Reefs*, 23(1), 123-132.
- Emslie, M.J., Cheal, A.J., MacNeil, M.A., Miller, I.R., & Sweatman, H.P.A. (2018). Reef fish communities are spooked by scuba surveys and may take hours to recover. *PeerJ*, 6, e4886. <https://doi.org/10.7717/peerj.4886>
- Enochs, I.C., Toth, L.T., Brandtneris, V.W., Afflerbach, J.C., & Manzello, D.P. (2011). Environmental determinants of motile cryptofauna on an eastern Pacific coral reef. *Marine Ecology Progress Series*, 438, 105–118. <https://doi.org/10.3354/meps09259>
- Erbe, C. (2011). Underwater acoustics: noise and the effects on marine mammals. In *A Pocket Handbook* (Vol. 164). JASCO Applied Sciences.
- ESRI (2018). ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Everest, F.A., Yound, R.W., & Johnson, M.W. (1948) Acoustical characteristics of noise produced by snapping shrimp. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 20, 137–142.
- Facon, M., Pinault, M., Obura, D., Pioch, S., Pothin, K., Bigot, L., ... & Quod, J.P. (2016). A comparative study of the accuracy and effectiveness of Line and Point Intercept Transect methods for coral reef monitoring in the southwestern Indian Ocean islands. *Ecological Indicators*, 60, 1045–1055. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.09.005>
- Farina, A. (2018). Perspectives in ecoacoustics: A contribution to defining a discipline. *Journal of Ecoacoustics*, 2, TRZD5I. <https://doi.org/10.22261/JEA.TRZD5I>
- Ferrari, R., McKinnon, D., He, H., Smith, R.N., Corke, P., Gonzalez-Rivero, M., ... & Upcroft, B. (2016). Quantifying multiscale habitat structural complexity: A cost-effective framework for underwater 3D modelling. *Remote Sensing*, 8(2). <https://doi.org/10.3390/rs8020113>
- Ferreira, L.M., Oliveira, E.G., Lopes, L.C., Brito, M.R., Baumgarten, J., Rodrigues, F.H., & Sousa-Lima, R.S. (2018). What do insects, anurans, birds, and mammals have to say about soundscape indices in a tropical savanna. *Journal of Ecoacoustics*, 2, PVH6YZ. <https://doi.org/10.22261/jea.pvh6yz>
- FishBase (2019). <http://www.fishbase.org/> [10 September 2019]
- Fischer, F.P., Schulz, U., Schubert, H., Knapp, P., & Schmöger, M. (1997). Quantitative assessment of grassland quality: acoustic determination of population sizes of orthopteran indicator species. *Ecological Applications*, 7(3), 909-920.

- Fisher, R., O'Leary, R.A., Low-Choy, S., Mengersen, K., Knowlton, N., Brainard, R.E., & Caley, M.J. (2015). Species richness on coral reefs and the pursuit of convergent global estimates. *Current Biology*, 25(4), 500–505. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.12.022>
- Frasier, K.E., Roch, M.A., Soldevilla, M.S., Wiggins, S.M., Garrison, L.P., & Hildebrand, J.A. (2017). Automated classification of dolphin echolocation click types from the Gulf of Mexico. *PLoS Computational Biology*, 13(12), 1–23. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005823>
- Freeman, S.E., Buckingham, M.J., Freeman, L.A., Lammers, M.O., & D'Spain, G.L. (2014a). Cross-correlation, triangulation, and curved-wavefront focusing of coral reef sound using a bi-linear hydrophone array. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 137(1), 30. <https://doi.org/10.1121/1.4904523>
- Freeman, S.E., Rohwer, F.L., D'Spain, G.L., Friedlander, A.M., Gregg, A.K., Sandin, S.A., & Buckingham, M.J. (2014b). The origins of ambient biological sound from coral reef ecosystems in the Line Islands archipelago. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 135(4), 1775–1788. <https://doi.org/10.1121/1.4865922>
- Freeman, L.A., & Freeman, S.E. (2016). Rapidly obtained ecosystem indicators from coral reef soundscapes. *Marine Ecology Progress Series*, 561, 69–82. <https://doi.org/10.3354/meps11938>
- Freeman, S.E., Freeman, L.A., Giorli, G., & Haas, A.F. (2018). Photosynthesis by marine algae produces sound, contributing to the daytime soundscape on coral reefs. *Plos One*, 13(10), 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0201766>
- Friedlander, A.M., Brown, E.K., Jokieli, P.L., Smith, W.R., & Rodgers, K.S. (2003). Effects of habitat, wave exposure, and marine protected area status on coral reef fish assemblages in the Hawaiian archipelago. *Coral Reefs*, 22(3), 291–305. <https://doi.org/10.1007/s00338-003-0317-2>
- Frieler, K., Meinshausen, M., Golly, A., Mengel, M., Lebek, K., Donner, S.D., & Hoegh-Guldberg, O. (2013). Limiting global warming to 2 C is unlikely to save most coral reefs. *Nature Climate Change*, 3(2), 165.
- Fuller, S., Axel, A.C., Tucker, D., & Gage, S.H. (2015). Connecting soundscape to landscape: Which acoustic index best describes landscape configuration? *Ecological Indicators*, 58, 207–215. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.057>
- Fulton, C.J., Abesamis, R.A., Berkström, C., Depczynski, M., Graham, N.J.A., Holmes, T.H., ... & Tinkler, P. (2019). Form and function of tropical macroalgal reefs in the Anthropocene. *Functional Ecology*. doi:10.1111/1365-2435.13282
- Gasc, A., Sueur, J., Pavoine, S., Pellens, R., & Grandcolas, P. (2013). Biodiversity sampling using a global acoustic approach: contrasting sites with microendemics in New Caledonia. *PLoS ONE*, 8, e65311.
- Gasc, A., Francomano, D., Dunning, J.B., & Pijanowski, B.C. (2017). Future directions for soundscape ecology: The importance of ornithological contributions. *The Auk*, 134(1), 215–228. <https://doi.org/10.1642/AUK-16-124.1>
- Gibb, R., Browning, E., Glover-Kapfer, P., & Jones, K.E. (2019). Emerging opportunities and challenges for passive acoustics in ecological assessment and monitoring. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(2), 169–185. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13101>

- Gómez, W.E., Isaza, C.V., & Daza, J.M. (2018). Identifying disturbed habitats: A new method from acoustic indices. *Ecological Informatics*, 45, 16–25. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2018.03.001>
- González-Barrios, F.J., & Álvarez-Filip, L. (2018). A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecological Indicators*, 95, 877–886. doi:10.1016/j.ecolind.2018.08.038
- Graham, N.A.J., & Nash, K.L. (2013). The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 32(2), 315–326. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y>
- Graham, N.A.J., Jennings, S., MacNeil, M.A., Mouillot, D., & Wilson, S.K. (2015). Predicting climate-driven regime shifts versus rebound potential in coral reefs. *Nature*, 518(7537), 94–97. <https://doi.org/10.1038/nature14140>
- Graham, N.A.J., & McClanahan, T.R. (2013). The Last Call for Marine Wilderness ? *BioScience*, 63(5), 397–402. <https://doi.org/10.1525/bio.2013.63.5.13>
- Green, A.L., & Bellwood, D.R. (2009). *Monitoring functional groups of herbivorous reef fishes as indicators of coral reef resilience – A practical guide for coral reef managers in the Asia Pacific region*. IUCN working group on Climate Change and Coral Reefs. IUCN, Gland, Switzerland.
- Green, S.J., Dulvy, N.K., Brooks, A.M.L., Akins, J.L., Cooper, A.B., Miller, S., & Côté, I.M. (2014). Linking removal targets to the ecological effects of invaders: a predictive model and field test. *Ecological Applications*, 24(6), 1311–1322
- Groner, M.L., Maynard, J., Breyta, R., Carnegie, R.B., Dobson, A., Friedman, C.S., ... & Noble, R.T. (2016). Managing marine disease emergencies in an era of rapid change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1689), 20150364.
- Guillemot, N., Kulbicki, M., Chabanet, P., & Vigliola, L. (2011). Functional redundancy patterns reveal non-random assembly rules in a species-rich marine assemblage. *PLoS ONE*, 6(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026735>
- Hamner, W.M., Colin, P.L., & Hamner, P.P. (2007). Export-import dynamics of zooplankton on a coral reef in Palau. *Marine Ecology Progress Series*, 334, 83–92. doi:10.3354/meps334083
- Harborne, A.R., Rogers, A., Bozec, Y., & Mumby, P.J. (2016). Multiple Stressors and the Functioning of Coral Reefs. *Annual Review of Marine Science*, 9, 445–468.
- Harris, D. L., Rovere, A., Casella, E., Power, H., Canavesio, R., Collin, A., ... & Parravicini, V. (2018). Coral reef structural complexity provides important coastal protection from waves under rising sea levels. *Science Advances*, 4(2), 1–8. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aao4350>
- Harris, S.A., Shears, N.T., & Radford, C.A. (2016). Ecoacoustic indices as proxies for biodiversity on temperate reefs. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(6), 713–724. doi:10.1111/2041-210X.12527
- Hartmann, W.M. (1998) *Signals, sound, and sensation*. Springer, New York
- Haver, S.M., Klinck, H., Nieuwkerk, S.L., Matsumoto, H., Dziak, R.P., & Miksis-olds, J.L. (2017). The not-so-silent world: Measuring Arctic, Equatorial, and Antarctic soundscapes in the Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research Part I*, 122, 95–104. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.03.002>

- Hedley, J.D., Roelfsema, C.M., Chollett, I., Harborne, A.R., Heron, S.F., Weeks, S.J., ... & Mumby, P.J. (2016). Remote sensing of coral reefs for monitoring and management: A review. *Remote Sensing*, 8(2). <https://doi.org/10.3390/rs8020118>
- Heenehan, H.L., Parijs, M.Van, Beijder, L., Tyne, J.A., Southall, B.L., Southall, H., & Johnston, D.W. (2017). Natural and anthropogenic events influence the soundscapes of four bays on Hawaii Island. *Marine Pollution Bulletin*, 124, 9–20. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.06.065>
- Hildebrand, J.A. (2009). Anthropogenic and natural sources of ambient noise in the ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 395, 5–20. <https://doi.org/10.3354/meps08353>
- Hoegh-Guldberg, O., Kennedy, E.V., Beyer, H.L., McClennen, C., & Possingham, H.P. (2018). Securing a long-term future for coral reefs. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(12), 936–944. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.09.006>
- Holles, S.H., Simpson, S.D., Radford, A.N., Berten, L., & Lecchini, D. (2013). Boat noise disrupts orientation behaviour in a coral reef fish. *Marine Ecology Progress Series*, 485, 295–300. <https://doi.org/10.3354/meps10346>
- Hughes, S.J., Ellis, D.D., Chapman, D.M., & Staal, P.R. (1990). Low-frequency acoustic propagation loss in shallow water over hard-rock seabeds covered by a thin layer of elastic–solid sediment. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 88(1), 283–297.
- Hughes, Terry P., Bellwood, D.R., & Connolly, S.R. (2002). Biodiversity hotspots, centres of endemism, and the conservation of coral reefs. *Ecology Letters*, 5(6), 775–784. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00383.x>
- Hughes, T.P., Rodrigues, M.J., Bellwood, D.R., Ceccarelli, D., Hoegh-Guldberg, O., McCook, L., ... & Willis, B. (2007). Phase Shifts, Herbivory, and the Resilience of Coral Reefs to Climate Change. *Current Biology*, 17, 360–365. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.12.049>
- Hughes, Terry P., Barnes, M.L., Bellwood, D.R., Cinner, J.E., Cumming, G.S., Jackson, J.B.C., ... & Scheffer, M. (2017). Coral reefs in the Anthropocene. *Nature*, 546(7656), 82–90. <https://doi.org/10.1038/nature22901>
- Hultgren, K.M., & Duffy, J.E. (2010). Sponge host characteristics shape the community structure of their shrimp associates. *Marine Ecology Progress Series*, 407, 1–12. <https://doi.org/10.3354/meps08609>
- Ibrahim, A.K., Chérubin, L.M., Zhuang, H., Schärer Umpierre, M.T., Dalglish, F., Erdol, N., ... & Dalglish, A. (2018). An approach for automatic classification of grouper vocalizations with passive acoustic monitoring. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 143(2), 666–676.
- Idjadi, J.A., & Edmunds, P.J. (2006). Scleractinian corals as facilitators for other invertebrates on a Caribbean reef. *Marine Ecology Progress Series*, 319, 117–127. <https://doi.org/10.3354/meps319117>
- IPBES. 2019. *Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. Díaz, S. et al. (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany

- Jézéquel, Y., Bonnel, J., Coston-Guarini, J., & Chauvaud, L. (2019). Revisiting the bioacoustics of European spiny lobsters *Palinurus elephas*: Comparison of antennal RASPs in tanks and in situ. *Marine Ecology Progress Series*, 615, 143–157. <https://doi.org/10.3354/meps12935>
- Johnson, M.W., Everest, F.A., & Young, R.W. (1947). The role of snapping shrimp (*Crangon* and *Synalpheus*) in the production of underwater noise in the sea. *The Biological Bulletin*, 93(2), 122–138.
- Juhel, J.B. (2016) Base de référence, impacts anthropiques et mesures de protection pour les requins récifaux de Nouvelle-Calédonie. Thèse de doctorat de l'Université de la Nouvelle Calédonie, Nouméa. Retrieved from : http://portail-documentaire.univ-nc.nc/files/public/bu/theses_unc/TheseJeanBaptisteJuhel2016.pdf
- Kaplan, M.B., & Mooney, T.A. (2015). Ambient noise and temporal patterns of boat activity in the US Virgin Islands National Park. *Marine Pollution Bulletin*, 98(1–2), 221–228. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.06.047>
- Kaplan, M.B., Mooney, T.A., Partan, J., & Solow, A.R. (2015). Coral reef species assemblages are associated with ambient soundscapes. *Marine Ecology Progress Series*, 533, 93–107. <https://doi.org/10.3354/meps11382>
- Kaplan, M.B., Lammers, M.O., Zang, E., & Mooney, T.A. (2017). Acoustic and biological trends on coral reefs off Maui, Hawaii. *Coral Reefs*, 37(1), 121–133. <https://doi.org/10.1007/s00338-017-1638-x>
- Katz, J., Hafner, S.D., & Donovan, T. (2016). Tools for automated acoustic monitoring within the R package monitoR. *Bioacoustics*, 25(2), 197–210. <https://doi.org/10.1080/09524622.2016.1138415>
- Kennedy, E.V., Holderied, M.W., Mair, J.M., Guzman, H.M., & Simpson, S.D. (2010). Spatial patterns in reef-generated noise relate to habitats and communities: Evidence from a Panamanian case study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 395(1–2), 85–92. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.08.017>
- Kennedy, E.V., Perry, C.T., Halloran, P.R., Iglesias-Prieto, R., Schönberg, C.H.L., Wisshak, M., ... & Mumby, P.J. (2013). Avoiding coral reef functional collapse requires local and global action. *Current Biology*, 23(10), 912–918. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.04.020>
- Kittinger, J.N., Finkbeiner, E.M., Glazier, E.W., & Crowder, L.B. (2012). Human dimensions of coral reef social-ecological systems. *Ecology and Society*, 17(4). <https://doi.org/10.5751/ES-05115-170417>
- Knowlton, N., Brainard, R.E., Fisher, R., Moews, M., Plaisance, L., & Caley, M.J. (2010). Coral Reef Biodiversity. *Life in the World's Oceans: Diversity, Distribution, and Abundance*, 65–78. <https://doi.org/10.1002/9781444325508.ch4>
- Knudsen, V.O., Alford, R.S., & Emling, J.W. (1948). Underwater ambient noise. *Journal of Marine Research*, 7, 410–429.
- Krause, B., & Farina, A. (2016). Using ecoacoustic methods to survey the impacts of climate change on biodiversity. *Biological Conservation*, 195, 245–254. [doi:10.1016/j.biocon.2016.01.013](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.01.013)
- Kulbicki, M. (1998). Influence the Results Obtained From Visual Censuses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 222, 11–30.

- Kulbicki, M., Parravicini, V., Bellwood, D.R., Arias-González, E., Chabanet, P., Floeter, S.R., ... & Mouillot, D. (2013). Global biogeography of reef fishes: A hierarchical quantitative delineation of regions. *PLoS ONE*, 8(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081847>
- Kulbicki, M., & Sarraména, S. (1999). Comparison of density estimates derived from strip transect and distance sampling for underwater visual censuses: A case study of Chaetodontidae and Pomacanthidae. *Aquatic Living Resources*, 12(5), 315–325. [https://doi.org/10.1016/S0990-7440\(99\)00116-3](https://doi.org/10.1016/S0990-7440(99)00116-3)
- Kulbicki, M., Parravicini, V., & Mouillot, D. (2015). Patterns and processes in reef fish body size. In *Ecology of fishes on coral reefs*, Mora, C. (ed). Cambridge University Press; 104-105.
- Kuperman, W.A. (1988). Propagation effects associated with ambient noise. In: *Sea surface sound: natural mechanisms of surface generated noise in the ocean*, Kerman, B.R. (ed). Kluwer, Dordrecht; 253–272
- Labrosse, P., Kulbicki, M., & Ferraris, J. (2002). *Underwater visual fish census surveys*. Secretariat of the Pacific Community. Nouméa (Nouvelle-Calédonie): 60 p
- Lammers, M.O., Brainard, R.E., Au, W.W.L., Mooney, T.A., & Wong, K.B. (2008). An ecological acoustic recorder (EAR) for long-term monitoring of biological and anthropogenic sounds on coral reefs and other marine habitats. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 123(3), 1720–1728. <https://doi.org/10.1121/1.2836780>
- Lammers, M.O. & Munger, L.M. (2016) From shrimp to whales: biological applications of Passive Acoustic Monitoring on a remote Pacific coral reef. In *Listening in the Ocean*, Au, W.W.L., & Lammers, M.O. (eds). Springer, New York; 61-81. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-3176-7_1
- Legendre, P. (2007) Studying Beta Diversity: Ecological Variation Partitioning By Multiple Regression and Canonical Analysis. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 31, 976–981. <https://doi.org/10.17521/cjpe.2007.0124>
- Li, S., Wu, H., Xu, Y., Peng, C., Fang, L., Lin, M., ... & Zhang, P. (2015). Mid- to high-frequency noise from high-speed boats and its potential impacts on humpback dolphins. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 138(2), 942–952. <https://doi.org/10.1121/1.4927416>
- Ligges U., Krey S., Mersmann O., & Schnackenberg S. (2018) tuneR: Analysis of Music and Speech. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=tuneR>, R package
- Lillis, A., Eggleston, D.B., & Bohnenstiehl, D.R. (2014). Estuarine soundscapes: Distinct acoustic characteristics of oyster reefs compared to soft-bottom habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 505, 1–17. <https://doi.org/10.3354/meps10805>
- Lillis, A., & Mooney, T.A. (2018). Snapping shrimp sound production patterns on Caribbean coral reefs: relationships with celestial cycles and environmental variables. *Coral Reefs*, 37(2), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-1684-z>
- Lin, T.H., Fang, S.H., & Tsao, Y. (2017). Improving biodiversity assessment via unsupervised separation of biological sounds from long-duration recordings. *Scientific Reports*, 7(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-04790-7>

- Lindseth, A., & Lobel, P. (2018). Underwater Soundscape Monitoring and Fish Bioacoustics: A Review. *Fishes*, 3(3), 36. <https://doi.org/10.3390/fishes3030036>
- Lobel, P.S. (2001). Fish bioacoustics and behavior: passive acoustic detection and the application of a closed-circuit rebreather for field study. *Marine Technology Society Journal*, 35, 19–28.
- Lobel, P.S., Kaatz, I.M., & Rice, A.N. (2010). Acoustical behavior of coral reef fishes. In *Reproduction and sexuality in marine fishes*, K.S. Cole (ed.). Berkeley, CA: University of California Press; 307–348. <https://doi.org/10.1525/california/9780520264335.003.0010>
- Lokrantz, J., Nyström, M., Thyresson, M., & Johansson, C. (2008) The non-linear relationship between body size and function in parrotfishes. *Coral Reefs*, 27, 967. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0394-3>
- Lossent, J., Di Iorio, L., Valentini-Poirier, C.A., Boissery, P., & Gervaise, C. (2017). Mapping the diversity of spectral shapes discriminates between adjacent benthic biophonies. *Marine Ecology Progress Series*, 585, 31–48. <https://doi.org/10.3354/meps12370>
- Loye, D.P., & Proudfoot, D.A. (1946). Underwater noise due to marine life. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 18(2), 446-449.
- Luckhurst, E., & Luckhurst, K. (1978). Analysis of the Influence of Substrate Variables on Coral Reef Fish Communities. *Marine Biology*, 323, 317–323. <https://doi.org/10.1007/BF00455026>
- Lugli, M. (2012). Acoustics of fish shelters: Frequency response and gain properties. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 132(5), 3512–3524. <https://doi.org/10.1121/1.4754581>
- MacNeil, M.A., Graham, N.A.J., Cinner, J.E., Wilson, S.K., Williams, I.D., Maina, J., ... & McClanahan, T.R. (2015). Recovery potential of the world's coral reef fishes. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature14358>
- Maire, E., Cinner, J., Velez, L., Huchery, C., Mora, C., D'agata, S., ... & Mouillot, D. (2016). How accessible are coral reefs to people? A global assessment based on travel time. *Ecology Letters*, 19(4), 351–360. <https://doi.org/10.1111/ele.12577>
- Mallet, D., & Pelletier, D. (2014). Underwater video techniques for observing coastal marine biodiversity: A review of sixty years of publications (1952-2012). *Fisheries Research*, 154, 44–62. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.01.019>
- Mallet, D., Wantiez, L., Lemouellic, S., Vigliola, L., & Pelletier, D. (2014). Complementarity of Rotating Video and Underwater Visual Census for Assessing Species Richness, Frequency and Density of Reef Fish on Coral Reef Slopes. *PLoS One*, 9(1), e84344. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084344>
- Mann, D.A., & Lobel, P.S. (1995). Passive acoustic detection of sounds produced by the damselfish, *Dascyllus albisella* (Pomacentridae). *Bioacoustics*, 6(3), 199-213.
- Mann, D.A., & Grothues, T.M. (2009). Short-term upwelling events modulate fish sound production at a mid-Atlantic Ocean observatory. *Marine Ecology Progress Series*, 375, 65-71.
- McClanahan, T.R., Graham, N.A.J., MacNeil, M.A., & Cinner, J.E. (2014). Biomass-based targets and the management of multispecies coral reef fisheries. *Conservation Biology*, 29(2), 409-417. <https://doi.org/10.1111/cobi.12430>

- McClanahan, T.R., Graham, N.A.J., MacNeil, M.A., Muthiga, N.A., Cinner, J.E., Bruggemann, J.H., & Wilson, S.K. (2011). Critical thresholds and tangible targets for ecosystem-based management of coral reef fisheries. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(41), 17230–17233. <https://doi.org/10.1073/pnas.1106861108>
- McClanahan, T.R., Cinner, J.E., Abunge, C., Rabearisoa, A., Mahatante, P., Ramahatratra, F., & Andrianarivelo, N. (2014). Perceived benefits of fisheries management restrictions in madagascar. *Ecology and Society*, *19*(1). <https://doi.org/10.5751/ES-06080-190105>
- McClanahan, T.R., Graham, N.A.J., & Darling, E.S. (2014). Coral reefs in a crystal ball: Predicting the future from the vulnerability of corals and reef fishes to multiple stressors. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, *7*, 59–64. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.11.028>
- McWilliam, J.N., McCauley, R.D., Erbe, C., & Parsons, M.J.G. (2017a). Patterns of biophonic periodicity on coral reefs in the Great Barrier Reef. *Scientific Reports*, *7*(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15838-z>
- McWilliam, J.N., Mccauley, R.D., Erbe, C., & Parsons, M.J.G. (2017b). Soundscape diversity in the Great Barrier Reef : Lizard Island , a case study. *Bioacoustics*, *4622*, 1–17. <https://doi.org/10.1080/09524622.2017.1344930>
- McWilliam, J.N. (2018). Coral reef soundscapes: The use of passive acoustic monitoring for long-term ecological survey. Thèse de doctorat. Retrieved from <https://espace.curtin.edu.au/handle/20.500.11937/66550>
- Mellin, C., Parrott, L., Andréfouët, S., Bradshaw, C.J.A., MacNeil, M.A., & Caley, M.J. (2012) Multi-scale marine biodiversity patterns inferred efficiently from habitat image processing. *Ecological Applications*, *22*, 792–803. (doi:10.1890/11-2105.1)
- Mellin, C., Mouillot, D., Kulbicki, M., McClanahan, T.R., Vigliola, L., Bradshaw, C.J.A., ... & Friedlander, A.M. (2016). Humans and seasonal climate variability threaten large-bodied coral reef fish with small ranges. *Nature communications*, *7*, 10491. doi: 10.1038/ncomms10491
- Moberg, F., & Folke, C. (1999). Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, *29*(2), 215–233. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00009-9](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00009-9)
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-González, J.E., Bender, M., ... & Bellwood, D.R. (2014). Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* *111*(38), 13757-13762.
- Mumby, P.J., Broad, K., Brumbaugh, D.R., Dahlgren, C.P., Harborne, A.R., Hastings, A., ... & Sanchirico, J.N. (2008). Coral reef habitats as surrogates of species, ecological functions, and ecosystem services. *Conservation Biology*, *22*(4), 941-951.
- Mumby, P.J. (2017). Trends and frontiers for the science and management of the oceans. *Current Biology*, *27*(11), R431–R434. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.04.049>
- Myers, E., Harvey, E., Saunders, B., & Travers, M. (2016) Fine-scale patterns in the day, night and crepuscular composition of a temperate reef fish assemblage. *Marine Ecology*, *37* (3), 668-678.

- Nedelec, S.L., Simpson, S.D., Holderied, M., Radford, A.N., Lecellier, G., Radford, C., & Lecchini, D. (2015). Soundscapes and living communities in coral reefs: Temporal and spatial variation. *Marine Ecology Progress Series*, 524, 125–135. <https://doi.org/10.3354/meps11175>
- Noda, J., Travieso, C., & Sánchez-Rodríguez, D. (2016). Automatic taxonomic classification of fish based on their acoustic signals. *Applied Sciences*, 6(12), 443.
- Nystuen, J.A. (2005). Rainfall measurements using underwater ambient noise. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 79(4), 972–982. <https://doi.org/10.1121/1.393695>
- Obura, D., Gudka, M., Rabi, F.A., Gian, S.B., Bijoux, J., Freed, S., ... & Ahamada, S. (2017). *Coral Reef Status Report for the Western Indian Ocean (2017): Global Coral Reef Monitoring Network*.
- Obura, D., Appeltans, W., Amornthammarong, N., Aeby, G., Bax, N.J., Bishop, J., ... & Gramer, L. (2019) Coral Reef Monitoring, Reef Assessment Technologies, and Ecosystem-Based Management. *Frontiers in Marine Science*, 6, 580. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00580>
- Page, C., Coleman, G., Ninio, R., & Osborne, K. (2001). *Long-term Monitoring of the Great Barrier Reef Standard Operational Procedure Number 7*, Australian Institute of Marine Science, Townsville Australia pp. 45. <http://www.aims.gov.au/pages/research/reef-monitoring/lrm/mon-sop7/sop7-2001a.html>
- Parmentier, E., Lagardère, J. P., Vandewalle, P., & Fine, M. L. (2005). Geographical variation in sound production in the anemonefish *Amphiprion akallopisos*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1573), 1697–1703. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3146>
- Parmentier, E., Raick, X., Lecchini, D., Boyle, K., Wassenbergh, S.Van, Bertucci, F., & Kéver, L. (2017). Unusual sound production mechanism in the triggerfish *Rhinecanthus aculeatus* (Balistidae). *Journal of Experimental Biology*, 220(2), 186-193.
- Parravicini, V., Kulbicki, M., Bellwood, D.R., Friedlander, A.M., Arias-Gonzalez, J.E., Chabanet, P.... & Mouillot, D. (2013). Global patterns and predictors of tropical reef fish species richness. *Ecography* 36, 1254–1262. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00291.x.
- Parravicini, V., Villéger, S., McClanahan, T.R., Arias-González, J.E., Bellwood, D.R., Belmaker, J., ... & Mouillot, D. (2014). Global mismatch between species richness and vulnerability of reef fish assemblages. *Ecology Letters*, 17, 1101–1110. <https://doi.org/10.1111/ele.12316>
- Perry, C.T., & Alvarez-Filip, L. (2018). Changing geo-ecological functions of coral reefs in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33, 976–988. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13247>
- Phillips, Y.F., Towsey, M., & Roe, P. (2018). Revealing the ecological content of long-duration audio-recordings of the environment through clustering and visualisation. *PLoS ONE*, 13(3), 1–27. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193345>
- Piercy, J.J.B., Codling, E.A., Hill, A.J., Smith, D.J., & Simpson, S.D. (2014). Habitat quality affects sound production and likely distance of detection on coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 516, 35–47. <https://doi.org/10.3354/meps10986>

- Pieretti, N., Farina, A., & Morri, D. (2011). A new methodology to infer the singing activity of an avian community: The Acoustic Complexity Index (ACI). *Ecological Indicators*, 11(3), 868–873. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.11.005>
- Pieretti, N., Duarte, M.H.L., Sousa-Lima, R.S., Rodrigues, M., Young, R.J., & Farina, A. (2015). Determining temporal sampling schemes for passive acoustic studies in different tropical ecosystems. *Tropical Conservation Science*, 8(1), 215–234.
Retrieved from: <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-84925348339&partnerID=40&md5=1365d49f9bb0c3e387978b6931cda3f3>
- Pieretti, N., Martire, M.Lo, Farina, A., & Danovaro, R. (2017). Marine soundscape as an additional biodiversity monitoring tool: A case study from the Adriatic Sea (Mediterranean Sea). *Ecological Indicators*, 83, 13–20. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.07.011>
- Pijanowski, B.C., Villanueva-Rivera, L.J., Dumyahn, S.L., Farina, A., Krause, B.L., Napoletano, B.M., ... & Pieretti, N. (2011a). Soundscape Ecology: The Science of Sound in the Landscape. *BioScience*, 61(3), 203–216. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.3.6>
- Pijanowski, B.C., Farina, A., Gage, S.H., Dumyahn, S.L., & Krause, B.L. (2011b). What is soundscape ecology? An introduction and overview of an emerging new science. *Landscape Ecology*, 26(9), 1213–1232. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9600-8>
- Pine, M.K., Jeffs, A.G., Wang, D., & Radford, C.A. (2016). The potential for vessel noise to mask biologically important sounds within ecologically significant embayments. *Ocean & Coastal Management*, 127, 63–73. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2016.04.007>
- Pratchett, M.S., Munday, P.L., Wilson, S.K., Graham, N.A.J., Cinner, J.E., Bellwood, D.R., ... & McClanahan, T.R. (2008). Effects of climate-induced coral bleaching on coral-reef fishes - Ecological and economic consequences. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 46, 251–296. <https://doi.org/10.1201/9781420065756.ch6>
- Provost, F., & Fawcett, T. (1997). Analysis and visualization of classifier performance: comparison under imprecise class and cost distributions. *Proceedings of the Third International Conference on Knowledge Discovery and Data Mining*. AAAI Press, pp. 43–48.
- Purkis, S.J., Gleason, A.C.R., Purkis, C.R., Dempsey, A.C., Renaud, P.G., Faisal, M., ... & Kerr, J.M. (2019). High-resolution habitat and bathymetry maps for 65,000 sq. km of Earth's remotest coral reefs. *Coral Reefs*, 38(3), 467–488. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01802-y>
- QGIS Development Team (2018) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- Radford, C.A., Jeffs, A.G., Tindle, C.T., Cole, R.G., & Montgomery, J.C. (2005). Bubbled waters: The noise generated by underwater breathing apparatus. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 38(4), 259–267. <https://doi.org/10.1080/10236240500333908>
- Radford, C.A., Jeffs, A.G., Tindle, C.T., & Montgomery, J.C. (2008a). Resonating sea urchin skeletons create coastal choruses. *Marine Ecology Progress Series*, 362, 37–43. <https://doi.org/10.3354/meps07444>
- Radford, C.A., Jeffs, A.G., Tindle, C.T., & Montgomery, J.C., (2008b). Temporal patterns in ambient noise of biological origin from a shallow water temperate reef. *Oecologia*, 156(4), 921-929.

- Radford, C.A., Stanley, J.A., Tindle, C.T., Montgomery, J.C., & Jeffs, A.G. (2010). Localised coastal habitats have distinct underwater sound signatures. *Marine Ecology Progress Series*, 401, 21–29. <https://doi.org/10.3354/meps08451>
- Radford, C.A., Stanley, J.A., & Jeffs, A.G. (2014). Adjacent coral reef habitats produce different underwater sound signatures. *Marine Ecology Progress Series*, 505, 19–28. <https://doi.org/10.3354/meps10782>
- Rau, G.H., McLeod, E.L., & Hoegh-Guldberg, O. (2012). The need for new ocean conservation strategies in a high-carbon dioxide world. *Nature Climate Change*, 2(10), 720–724. <https://doi.org/10.1038/nclimate1555>
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Robinson, J.P.W., Wilson, S.K., Jennings, S., & Graham, N.A.J. (2019). Thermal stress induces persistently altered coral reef fish assemblages. *Global Change Biology*, 25, 2739–2750. <https://doi.org/10.1111/gcb.14704>
- Roch, M.A., Scott Brandes, T., Patel, B., Barkley, Y., Baumann-Pickering, S., & Soldevilla, M.S. (2011). Automated extraction of odontocete whistle contours. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 130(4), 2212–2223. <https://doi.org/10.1121/1.3624821>
- Roelfsema, C., Kovacs, E., Ortiz, J.C., Wolff, N.H., Callaghan, D., Wettle, M., ... & Phinn, S. (2018). Coral reef habitat mapping: A combination of object-based image analysis and ecological modelling. *Remote Sensing of Environment*, 208, 27–41. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.02.005>
- Rogers, A., Blanchard, J.L., & Mumby, P.J. (2018). Fisheries productivity under progressive coral reef degradation. *Journal of applied ecology*, 55(3), 1041–1049. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13051>
- Rossi, T., Connell, S.D., & Nagelkerken, I. (2017). The sounds of silence: Regime shifts impoverish marine soundscapes. *Landscape Ecology*, 32, 239–248
- Sale, P. (2011). *Our dying planet: An ecologist's view of the crisis we face*. Berkeley, CA: University of California Press.
- Schevill, W.E., & Lawrence, B. (1950). A phonograph record of the underwater calls of delphinapterus leucus. Woods Hole Oceanographic Institution.
- Schmitz, B., & Herberholz, J. (1998). Snapping behaviour in intraspecific agonistic encounters in the snapping shrimp (*Alpheus heterochaelis*). *Journal of Biosciences*, 23, 623–632
- SeaGIS (2008). EventMeasure. SeaGIS Pty. Bacchus Marsh. www.seagis.com.au.
- Shannon, C.E. (1949). Communication in the presence of noise. *Proceedings of the institute of radio engineers*, 37, 10–21.
- Shannon, C.E., & Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of communication*. Illinois University Press, Urbana.

- Simpson, S.D., Radford, A.N., Nedelec, S.L., Ferrari, M.C.O., Chivers, D.P., McCormick, M.I., & Meekan, M.G. (2016). Anthropogenic noise increases fish mortality by predation. *Nature Communications*, 7, 1–7. <https://doi.org/10.1038/ncomms10544>
- Sogin, E.M., Anderson, P., Williams, P., Chen, C.S., & Gates, R.D. (2014). Application of 1H-NMR metabolomic profiling for reef-building corals. *PLoS ONE*, 9(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111274>
- Sousa-Lima, R.S., Norris, T.F., Oswald, J.N., & Fernandes, D.P. (2013). A review and inventory of fixed autonomous recorders for passive acoustic monitoring of marine mammals. *Aquatic Mammals*, 39(1), 23–53. <https://doi.org/10.1578/AM.39.1.2013.23>
- Spalding, M., Spalding, M.D., Ravilious, C., & Green, E.P. (2001). *World atlas of coral reefs*. University of California Press.
- Srivastava, D.S. (1999). Using local–regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology*, 68(1), 1–16.
- Staaterman, E., Rice, A.N., Mann, D.A., & Paris, C.B. (2013). Soundscapes from a Tropical Eastern Pacific reef and a Caribbean Sea reef. *Coral Reefs*, 32(2), 553–557. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-1007-8>
- Staaterman, E., Paris, C.B., DeFerrari, H.A., Mann, D.A., Rice, A.N., & D’Alessandro, E.K. (2014). Celestial patterns in marine soundscapes. *Marine Ecology Progress Series*, 508, 17–32. <https://doi.org/10.3354/meps10911>
- Staaterman, E., Ogburn, M.B., Altieri, A.H., Brandl, S.J., Seemann, J., Goodison, M., & Duffy, J.E. (2017). Bioacoustic measurements complement visual biodiversity surveys: preliminary evidence from four shallow marine habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 575, 207–215. <https://doi.org/10.3354/meps12188>
- Storlazzi, C.D., Dartnell, P., Hatcher, G.A., & Gibbs, A.E. (2016). End of the chain? Rugosity and fine-scale bathymetry from existing underwater digital imagery using structure-from-motion (SfM) technology. *Coral Reefs*, 35(3), 889–894. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1462-8>
- Stowell, D., & Plumbley, M.D. (2014). Automatic large-scale classification of bird sounds is strongly improved by unsupervised feature learning. *PeerJ*, 2, e488. <https://doi.org/10.7717/peerj.488>
- Stowell, D., Wood, M.D., Pamuła, H., Stylianou, Y., & Glotin, H. (2019). Automatic acoustic detection of birds through deep learning: The first Bird Audio Detection challenge. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(3), 368–380. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13103>
- Sueur, J., Pavoine, S., Hamerlynck, O., & Duvail, S. (2008a). Rapid acoustic survey for biodiversity appraisal. *PLoS ONE*, 3(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004065>
- Sueur, J., Aubin, T., & Simonis, C. (2008b). Equipment Review Seewave, a free modular tool for sound analysis and synthesis. *Bioacoustics*, 18(2), 213–226. <https://doi.org/10.1080/09524622.2008.9753600>
- Sueur, J., Farina, A., Gasc, A., Pieretti, N., & Pavoine, S. (2014). Acoustic indices for biodiversity assessment and landscape investigation. *Acta Acustica United with Acustica*, 100(4), 772–781. <https://doi.org/10.3813/AAA.918757>

- Sueur, J., & Farina, A. (2015). Ecoacoustics: the Ecological Investigation and Interpretation of Environmental Sound. *Biosemiotics*, 8(3), 493–502. <https://doi.org/10.1007/s12304-015-9248-x>
- Sueur, J. (2018). *Sound Analysis and Synthesis with R*. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-319-77647-7>
- Towsey, M., Zhang, L., Cottman-Fields, M., Wimmer, J., Zhang, J., & Roe, P. (2014). Visualization of long-duration acoustic recordings of the environment. *Procedia Computer Science*, 29, 703–712. <https://doi.org/10.1016/j.procs.2014.05.063>
- Towsey, M., Znidersic, E., Broken-Brow, J., Indraswari, K., Watson, D.M., Phillips, Y., ... & Roe, P. (2018). Long-duration, false-colour spectrograms for detecting species in large audio data-sets. *Journal of Ecoacoustics*, 2, IUSWUI. <https://doi.org/10.22261/JEA.IUSWUI>
- Tricas, T.C., & Boyle, K.S. (2014). Acoustic behaviors in Hawaiian coral reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series*, 511, 1–16. <https://doi.org/10.3354/meps10930>
- Ulloa, J.S., Aubin, T., Llusia, D., Bouveyron, C., & Sueur, J. (2018). Estimating animal acoustic diversity in tropical environments using unsupervised multiresolution analysis. *Ecological Indicators*, 90, 346–355. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.03.026>
- Ulloa, J.S., Gasc, A., Gaucher, P., Aubin, T., Réjou-Méchain, M., & Sueur, J. (2016). Screening large audio datasets to determine the time and space distribution of Screaming Piha birds in a tropical forest. *Ecological Informatics*, 31, 91–99. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2015.11.012>
- UNEP-WCMC, WorldFish Centre, WRI, TNC (2010). *Global distribution of warm-water coral reefs, compiled from multiple sources including the Millennium Coral Reef Mapping Project*. Version 1.3. Includes contributions from IMaRS-USF and IRD (2005), IMaRS-USF (2005) and Spalding et al. (2001). Cambridge (UK): UNEP World Conservation Monitoring Centre. URL: <http://data.unep-wcmc.org/datasets/1>
- Urlick, R.J. (1983). *Principles of underwater sound 3rd edition*. Peninsula Publishing Los Atlos, California.
- Van Hooidonk, R., Maynard, J.A., Manzello, D., & Planes, S. (2014). Opposite latitudinal gradients in projected ocean acidification and bleaching impacts on coral reefs. *Global Change Biology*, 20(1), 103–112. <https://doi.org/10.1111/gcb.12394>
- Van Hooidonk, R., Maynard, J., Tamelander, J., Gove, J., Ahmadi, G., Raymundo, L., ... & Planes, S. (2016). Local-scale projections of coral reef futures and implications of the Paris Agreement. *Scientific Reports*, 6, 1–8. <https://doi.org/10.1038/srep39666>
- van Oppen, M.J.H., Oliver, J.K., Putnam, H.M., & Gates, R.D. (2015). Building coral reef resilience through assisted evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(8), 2307–2313. <https://doi.org/10.1073/pnas.1422301112>
- Vergés, A., Steinberg, P.D., Hay, M.E., Poore, A.G.B., Campbell, A.H., Ballesteros, E., ... & Wilson, S.K. (2014). The tropicalization of temperate marine ecosystems: Climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1789). <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0846>
- Veron, J.E.N. (2000) *Corals of the World Vols 1–3*. Australian Institute of Marine Science.

- Versluis, M., Schmitz, B., von der Heydt, A., & Lohse, D. (2000). How Snapping Shrimp Snap: Through Cavitating Bubbles. *Science*, 289(5487), 2114–2117. <https://doi.org/10.1126/science.289.5487.2114>
- Villanueva-Rivera L.J., & Pijanowski B.C. (2016) soundecology: soundscape ecology. <https://CRAN.R-project.org/package=soundecology>, R package
- Villon, S., Mouillot, D., Chaumont, M., Darling, E.S., Subsol, G., Claverie, T., & Villéger, S. (2018). A Deep Learning algorithm for accurate and fast identification of coral reef fishes in underwater videos. *PeerJ Preprints*, 6, e26818v1. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.26818v1>
- Wall, C.C., Simard, P., Lindemuth, M., Lembke, C., Naar, D.F., Hu, C., ... & Mann, D.A. (2014). Temporal and spatial mapping of red grouper *Epinephelus morio* sound production. *Journal of fish biology*, 85(5), 1470-1488.
- Wang, J., Liu, B., Kan, G., Li, G., & Meng, X. (2017). Laboratory measurements of sound speed and attenuation dispersion in calcareous sediments from coral reefs. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 142(4), 2623-2623.
- Watanabe, M., Sekine, M., Hamada, E., Ukita, M., & Imai, T. (2002). Monitoring of shallow sea environment by using snapping shrimps. *Water science and technology*, 46(11-12), 419-424.
- Webb, S.C. (1998). Broadband seismology and noise under the ocean. *Reviews of Geophysics*, 36, 105–142.
- Wedding, L.M., Jorgensen, S., Lepczyk, C.A., & Friedlander, A.M. (2019). Remote sensing of three-dimensional coral reef structure enhances predictive modeling of fish assemblages. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. <https://doi.org/10.1002/rse2.115>
- Wenz, G.M. (1972). Review of underwater acoustics research: noise. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 51, 1010–1024.
- Wild, C., Hoegh-Guldberg, O., Naumann, M.S., Colombo-Pallotta, M.F., Ateweberhan, M., Fitt, W.K., ... & Loya, Y. (2011). Climate change impedes scleractinian corals as primary reef ecosystem engineers. *Marine and Freshwater research*, 62(2), 205-215.
- Williams, G.J., & Graham, N.A.J. (2019). Rethinking coral reef functional futures. *Functional Ecology*, 33(6), 942–947. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13374>
- Williams, G.J., Graham, N.A.J., Jouffray, J.B., Norström, A.V., Nyström, M., Gove, J.M., ... & Wedding, L.M. (2019). Coral reef ecology in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33, 1014–1022. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13290>
- Wilson, S.K., Burgess, S.C., Cheal, A.J., Emslie, M., Fisher, R., Miller, I., ... & Sweatman, H.P. (2008). Habitat utilization by coral reef fish: implications for specialists vs. generalists in a changing environment. *Journal of Animal Ecology*, 77(2), 220-228
- Woodhead, A.J., Hicks, C.C., Norström, A.V., Williams, G.J., & Graham, N.A.J. (2019). Coral reef ecosystem services in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33, 1023–1034. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13331>

Zelick, R., Mann, D.A., & Popper, A.N. (1999). Acoustic communication in fishes and frogs. In *Comparative hearing: fish and amphibians*. Springer, New York, NY; 363-411.

LETTRÉ D'ENGAGEMENT DE NON-PLAGIAT

Je, soussigné(e) Simon ELISE, en ma qualité de doctorant(e) de l'Université de La Réunion, déclare être conscient(e) que le plagiat est un acte délictueux passible de sanctions disciplinaires. Aussi, dans le respect de la propriété intellectuelle et du droit d'auteur, je m'engage à systématiquement citer mes sources, quelle qu'en soit la forme (textes, images, audiovisuel, internet), dans le cadre de la rédaction de ma thèse et de toute autre production scientifique, sachant que l'établissement est susceptible de soumettre le texte de ma thèse à un logiciel anti-plagiat.

Fait à Saint-Denis le 19 novembre 2019

Signature :



Extrait du Règlement intérieur de l'Université de La Réunion
(validé par le Conseil d'Administration en date du 11 décembre 2014)

Article 9. Protection de la propriété intellectuelle – Faux et usage de faux, contrefaçon, plagiat

L'utilisation des ressources informatiques de l'Université implique le respect de ses droits de propriété intellectuelle ainsi que ceux de ses partenaires et plus généralement, de tous tiers titulaires de tels droits.

En conséquence, chaque utilisateur doit :

- utiliser les logiciels dans les conditions de licences souscrites ;
- ne pas reproduire, copier, diffuser, modifier ou utiliser des logiciels, bases de données, pages Web, textes, images, photographies ou autres créations protégées par le droit d'auteur ou un droit privatif, sans avoir obtenu préalablement l'autorisation des titulaires de ces droits.

La contrefaçon et le faux

Conformément aux dispositions du code de la propriété intellectuelle, toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle d'une œuvre de l'esprit faite sans le consentement de son auteur est illicite et constitue un délit pénal.

L'article 444-1 du code pénal dispose : « Constitue un faux toute altération frauduleuse de la vérité, de nature à causer un préjudice et accomplie par quelque moyen que ce soit, dans un écrit ou tout autre support d'expression de la pensée qui a pour objet ou qui peut avoir pour effet d'établir la preuve d'un droit ou d'un fait ayant des conséquences juridiques ».

L'article L335_3 du code de la propriété intellectuelle précise que : « Est également un délit de contrefaçon toute reproduction, représentation ou diffusion, par quelque moyen que ce soit, d'une œuvre de l'esprit en violation des droits de l'auteur, tels qu'ils sont définis et réglementés par la loi. Est également un délit de contrefaçon la violation de l'un des droits de l'auteur d'un logiciel (...) ».

Le plagiat est constitué par la copie, totale ou partielle d'un travail réalisé par autrui, lorsque la source empruntée n'est pas citée, quel que soit le moyen utilisé. Le plagiat constitue une violation du droit d'auteur (au sens des articles L 335-2 et L 335-3 du code de la propriété intellectuelle). Il peut être assimilé à un délit de contrefaçon. C'est aussi une faute disciplinaire, susceptible d'entraîner une sanction.

Les sources et les références utilisées dans le cadre des travaux (préparations, devoirs, mémoires, thèses, rapports de stage...) doivent être clairement citées. Des citations intégrales peuvent figurer dans les documents rendus, si elles sont assorties de leur référence (nom d'auteur, publication, date, éditeur...) et identifiées comme telles par des guillemets ou des italiques.

Les délits de contrefaçon, de plagiat et d'usage de faux peuvent donner lieu à une sanction disciplinaire indépendante de la mise en œuvre de poursuites pénales.