



**HAL**  
open science

# Comparaison de la biodiversité ichthyologique des lagons, récifs et monts sous-marins par ADN environnemental, stéréo-vidéos et apprentissage profond

Florian Baletaud

## ► To cite this version:

Florian Baletaud. Comparaison de la biodiversité ichthyologique des lagons, récifs et monts sous-marins par ADN environnemental, stéréo-vidéos et apprentissage profond. *Ecologie, Environnement*. Université de Montpellier, 2022. Français. NNT : 2022UMONG093 . tel-04059672

**HAL Id: tel-04059672**

**<https://theses.hal.science/tel-04059672v1>**

Submitted on 5 Apr 2023

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

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

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

En Écologie et Biodiversité

École doctorale GAIA

Unités de recherche MARBEC & ENTROPIE

En partenariat CIFRE avec Ginger BURGEAP et Ginger SOPRONER

Comparaison de la biodiversité ichthyologique des lagons, récifs et  
monts sous-marins par ADN environnemental, stéréo-vidéos et  
apprentissage profond

Présentée par Florian BALETAUD

Le 3 octobre 2022

Sous la direction de David MOUILLOT, Laurent VIGLIOLA,  
Jean-Marie CÔME et Antoine GILBERT

Devant le jury composé de

Isabelle Côté, Professeur des universités, Burnaby

Philippe Lenfant, Professeur des universités, Perpignan

Frédérique Viard, Directrice de recherche CNRS, Roscoff

Valeriano Parravicini, Maître de conférences, Perpignan

Emmanuel Coutures, Chargé de mission Province Sud, Nouméa

David MOUILLOT, Professeur des universités, Montpellier

Jean-Marie CÔME, Directeur Recherche et Développement GINGER, Lyon

Laurent VIGLIOLA, Chargé de Recherche IRD, Nouméa

Antoine GILBERT, Chef de projet environnement marin SOPRONER, Nouméa

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Examineur

Directeur de thèse

Co-encadrant

Co-encadrant

Invité



UNIVERSITÉ  
DE MONTPELLIER



**Comparaison de la biodiversité ichthyologique des  
lagons, récifs et monts sous-marins par ADN  
environnemental, stéréo-vidéos et apprentissage  
profond**





## Résumé

---

La biodiversité est un concept au cœur des enjeux globaux face aux changements causés par l'Homme, avec une possible sixième extinction de masse en cours. Une emphase a toujours été faite sur les régions qualifiées de Hotspot de biodiversité comme les récifs coralliens. Cependant, beaucoup moins d'études ont focalisé sur les environnements d'apparence désertique comme la zone inter-récifale du plateau continental, ou bien difficiles d'accès comme les monts sous-marins. Cette thèse en partenariat CIFRE se consacre à l'utilisation de deux méthodes standardisées : le metabarcoding de l'ADN environnemental (ADNe) et les stéréo-caméras appâtées (S-BRUVS) pour étudier et comparer la diversité des poissons des récifs coralliens avec l'inter-récif, mais aussi avec des environnements profonds incluant des sommets de monts sous-marins et des pentes externes allant jusqu'à 550 mètres de profondeur en Nouvelle Calédonie. Une nouvelle technologie est également utilisée, le traitement automatique par intelligence artificielle (IA) d'images issues de S-BRUVS pour la détection, l'identification et le comptage d'un groupe d'espèces commerciales profondes, les vivaneaux. Les résultats ont montré que la zone inter-récifale disposait d'une diversité répartie selon un gradient côte-large, avec des niveaux de diversité et de biomasse régionaux au moins équivalents à ceux des récifs coralliens. L'inter-récif est environ dix fois plus vaste que les récifs coralliens, partage également une partie de sa faune, mais n'est quasiment pas protégé à l'échelle mondiale. A l'opposé, les niveaux de diversité sur les monts sous-marins étaient très inférieurs à ceux observés dans les récifs coralliens. Cependant les niveaux de biomasse étaient supérieurs sur les monts sous-marins et pentes entre 50m et 250m de fond. La profondeur s'est révélée être le facteur principal régissant la distribution de la biodiversité et de la biomasse. La biomasse des requins était 5 fois plus élevée sur les monts peu profonds (50m) que sur les récifs coralliens. Les monts sous-marins peu profonds peuvent prétendre à un statut d'oasis de biomasse ainsi que de refuge pour une mégafaune qui est en partie associée aux récifs coralliens. Les travaux de cette thèse ont permis de comparer la biodiversité sur des environnements moins connus, et de questionner les notions de hotspot, oasis et refuge à travers des mesures standardisées de leurs biodiversités. Les méthodes utilisées se sont révélées complémentaires pour l'étude comparative de multiples écosystèmes ; elles montrent également un fort potentiel opérationnel. L'algorithme d'apprentissage profond a par exemple démontré sa capacité à identifier et compter les espèces de vivaneaux annonçant une incorporation prochaine des nouvelles technologies en ingénierie sous-marine.

**Mots clés :** poissons, récif corallien, inter-récif, environnements profonds, déserts, écologie, conservation, ingénierie, hotspot, oasis, refuge, Nouvelle-Calédonie



## Abstract

---

### **Comparison of ichthyologic biodiversity in lagoons, coral reefs and seamounts using environmental DNA, stereo videos and deep learning**

Biodiversity is a concept at the heart of global issues in the face of human-induced changes, with a possible sixth mass extinction underway. Emphasis has always been made on regions that have been described as biodiversity hotspots, such as coral reefs. However, far fewer studies have focused on desert-like environments such as the inter-reef zone of the continental shelf, or difficult to access areas such as seamounts. This CIFRE PhD focuses on the use of two standardized methods: environmental DNA metabarcoding (eDNA) and baited stereo-cameras (S-BRUVS) to study and compare the diversity of coral reef fishes with the inter-reef, but also with deep environments including seamount summits and deep outer slopes up to 550 meters depth in New Caledonia. A new technology is also used, the automatic processing of images from S-BRUVS for the detection, identification and counting of deep water snappers through artificial intelligence (AI). The results showed that the inter-reef area had a diversity distributed along an inshore-offshore gradient, with levels of diversity and biomass at least equivalent to that of the coral reefs. The inter-reef is about ten times larger than coral reefs, shares some of its fauna with coral reefs, but is left virtually unprotected on a global scale. In contrast, levels of diversity on seamounts were much lower than those observed on coral reefs. However, biomass levels were highest on seamounts and slopes at depths between 50m and 250m. Depth was the primary factor governing the distribution of biodiversity and biomass. Shark biomass was 5 times higher on shallow seamounts (50m) than on coral reefs. Shallow seamounts turn out to be an oasis of biomass and a refuge for megafauna partly associated with coral reefs. The work of this thesis has made it possible to compare biodiversity in lesser-known environments, and to question the notions of hotspot, oasis and refuge through standardized measures of their biodiversity. The methods used have proven to be complementary for the comparative study of multiple ecosystems; they also show strong operational potential. For example, the deep learning algorithm demonstrated its ability to identify and count snapper species, heralding the upcoming incorporation of new technologies in underwater engineering.

**Keywords :** fish, coral reef, inter-reef, deep environments, deserts, ecology, conservation, engineering, hotspot, oasis, refuge, New-Caledonia

## Partenariat CIFRE

---

Cette thèse s'est déroulée en collaboration entre l'Université de Montpellier, l'Unité Mixte de Recherche (UMR) MARBEC à Montpellier, l'Institut de Recherche et Développement (IRD), l'UMR ENTROPIE à Nouméa et le groupe GINGER au sein de ses filiales GINGER Burgeap à Lyon (Département Recherche et Développement) et GINGER Soproner à Nouméa. La Convention Industrielle de Formation par la REcherche (CIFRE) s'est déroulée auprès de l'ANRT à travers un contrat CDD de trois ans et trois mois supplémentaires d'extension exceptionnelle liée à la pandémie COVID-19 chez GINGER Burgeap. L'intégralité des activités de la thèse auront été réalisées en affectation à Nouméa au sein de l'UMR ENTROPIE et de GINGER Soproner. Les travaux ont été financés par l'ANR SEAMOUNTS, la convention CIFRE sur budget GINGER, la Flotte Océanographique française, et l'IRD.



### Publications scientifiques

**Baletaud, F.**, Gilbert, A., Mouillot, D. Côme JM, Vigliola L. Baited video reveal fish diversity in the vast inter-reef habitats of a marine tropical lagoon. *Mar. Biodivers.* 52, 16 (2022).  
<https://doi.org/10.1007/s12526-021-01251-3>

### Communication en congrès scientifique

**Baletaud F**, Gilbert A, Mouillot D, Côme JM, Vigliola L. Baited videos reveal fish diversity in the vast soft bottom habitats of a tropical lagoon. Poster présenté à : ICRS 2021 VIRTUAL. 14th International Coral Reef Symposium ; 2021, Juil. 19-23 ; Brème, Allemagne

### Encadrement de stagiaires

Co-encadrement du stage de césure (M1 – M2) de **Romain Py** en 2019-2020 (6 mois) ayant donné lieu à un rapport intitulé : « Analyse des communautés de l'ichtyofaune de la côte ouest calédonienne avec des stéréos caméras appâtées ». Romain a participé aux six missions dédiées à l'étude du lagon et des récifs coralliens. Il a ensuite compté une importante partie des vidéos sur les fonds meubles de la zone inter-récifale avant d'effectuer une série d'analyses statistiques pour rédiger son rapport.

Co-encadrement du stage de **Hadrien Bidenbach** (post-M2) en 2020 (4 mois). Hadrien a participé au comptage des vidéos issues de deux campagnes océanographiques sur les monts sous-marins. Il a également mis en place les bases de données et d'échange avec l'observatoire des pêches de Nouméa sur les vivaneaux et autres espèces démersales profondes d'intérêt commercial.

Co-encadrement du stage de fin de licence de **Antoine Rouchon** en 2020 (2 mois) ayant donné lieu à un rapport intitulé : « Mesure de la biodiversité des pentes externes profondes et sommets de monts sous-marins par stéréo-caméras appâtées »

Co-encadrement du stage de volontariat en 2021 (1 mois) de **Ewan David**. Ewan a construit une première base d'images issue de l'annotation de vivaneaux sur les données vidéos profondes récoltées durant la thèse. Ces images ont ensuite servi à l'apprentissage de l'algorithme de *Deep Learning* utilisé au cours de la thèse.

## **Formations suivies**

**Fête de la Science** – Nouméa – Octobre 2019 (3h)

**Intégrité scientifique dans les métiers de la recherche** – MOOC  
– Avril 2020 (15h).

**Initiation Drones** – Nouméa – Juin 2020 (7h)

**Apprenez les bases du langage Python** – MOOC – Décembre 2021  
(6h)

**Python : des fondamentaux aux concepts avancés du langage**  
– MOOC – Octobre 2021 jusque mars 2022 (81h)

## Remerciements

---

A mes parents, qui m'ont accompagné du début à la fin de ce long et difficile cursus académique se terminant à la surprise générale, par ce doctorat. Merci à vous pour votre confiance et de m'avoir laissé choisir ma voie. Merci surtout pour votre amour sans faille.

Merci ne suffit plus à décrire ma gratitude envers Laurent Vigliola. Sa confiance et son investissement remonte dès 2016 en me prenant en stage de licence. Cet investissement n'aura été que le début d'un chemin tracé conjointement jusqu'à la thèse, et pendant la thèse. Merci pour cette incroyable expérience, et pour m'avoir permis d'explorer des lieux encore inconnus de l'Homme. Merci pour cette confiance considérable, qui a été de me laisser diriger deux missions océanographiques clés du projet ANR SEAMOUNTS. Laurent a été un véritable mentor pour la science académique, mais surtout pour la réalité difficile du travail en mer, et la débrouillardise nécessaire pour affronter ses aléas. Merci pour tous nos échanges et le support humain dans les moments difficiles et isolés du reste du monde.

Un grand merci à Antoine Gilbert, qui m'a encadré tout au long de la thèse au sein de Soproner. Merci de m'avoir permis de découvrir le monde privé de la biologie marine, et appris certaines ficelles du métier. Ce premier aperçu a été décisif dans mon choix de carrière qui suivra la thèse. Merci en tant que co-encadrant, et en tant qu'ami.

Un immense merci à David Mouillot, qui a réussi à diriger ma thèse depuis Montpellier, sans avoir eu l'occasion de se croiser une seule fois en 3 ans étant donné la conjoncture internationale de la période. Son implication dans la science dure de mes articles les aura enrichi de manière substantielle.

Un merci sans faille à Jean-Marie Côme, qui a chapeauté toute ma situation administrative liée à la CIFRE depuis Ginger Burgeap à Lyon. Merci aussi pour ces échanges très pertinents à travers le doctorat sur la science et les questionnements qui ont participé à la forme finale de ce travail.

Mille merci à tout l'équipage du navire océanographique de l'ALIS et son plus fidèle commandant, Jeff, que j'ai pu connaître en tant que chef de mission à bord.

Un énorme merci à Sébastien Villon, responsable de la quasi intégralité de mes connaissances en intelligence artificielle et deep learning. Au-delà de notre amitié, ses talents scientifiques ont accompagné ma thèse pour en faire un travail solide et complété par un chapitre IA appliqué.



Merci à Laëtitia Mathon, pour son dévouement lors des missions océanographiques auxquelles elle a pu participer, malgré le mal de mer... Merci surtout à ses compétences en ADNe qui auront grandement éclairé ma lanterne sur les notions complexes du travail en laboratoire et bio-informatique. Un grand merci également à Gaël Lecellier pour son implication décisive dans le traitement des données ADNe également.

Merci au gouvernement et aux provinces de la Nouvelle-Calédonie pour avoir autorisé les différents permis nécessaires à l'échantillonnage qui aura couvert une majeure partie de la ZEE néo-calédonienne.

Merci à tous les bons copains qui m'ont supporté, et avec qui j'ai partagé ma thèse (et quelques... remontants): Seb, Willy, Max, Noé, Lucas...Je ne peux malheureusement pas tous les citer. Merci à tous.

A mes co-bureaux. Merci à Laure André, avec qui j'aurais partagé le bureau le plus longtemps. Pour ces soirées de soutien mutuel tard le soir devant ces écrans qui piquaient les yeux.

Un immense merci à toute l'équipe d'ENTROPIE, Véro, Claude, Morgan pour leur aide dans les démarches et déboires administratifs.

Merci à Corina Iovan, pour son implication professionnelle et humaine. Nos échanges ont été toujours très intéressants et ont également développé ma vision du monde académique, professionnel, et simplement humain.

Merci à toute l'équipe de GINGER Soproner, Tom, Stéphane, co-bureaux une fois par semaine, étrangement, et par pure coïncidence, souvent des jours où un gouter était organisé. Merci à tous pour cette ambiance toujours conviviale et de m'être toujours senti à l'aise.

Un énorme merci à tout le reste de l'équipe de Burgeap qui m'a également dépatouillé de beaucoup de démarches administratives que la distance rendait automatiquement plus délicate.

Merci à toute ma famille et leurs messages de soutien à travers ces trois années difficiles. Qu'ils ont grandi les petits. Beaucoup de retard à rattraper.

Enfin, un merci au master SBM de Brest. A Jacques Clavier et Julien Thébaud qui m'ont accepté en arrivant d'un cursus de licence professionnelle, pour qui j'ai pu faire mes preuves et qui m'ont également permis d'en arriver là grâce à leurs enseignements, et leur sagesse.

Merci à tous encore. La place fait défaut. A ceux que je ne cite pas, merci.

## Table des matières

---

Résumé .....	4
Abstract.....	6
Partenariat CIFRE .....	7
Avant-propos .....	8
Remerciements .....	10
Table des matières.....	12
Liste des figures .....	16
Liste des tableaux .....	19
Introduction .....	20
1 - Biodiversité : description et enjeux .....	22
1.1 Une histoire de définition .....	22
1.2 Diversité spécifique, fonctionnelle et phylogénétique .....	22
1.3 Biodiversité et biomasse .....	26
1.4 Une crise à l'ère de « l'anthropocène » .....	27
2 - La distribution de la biodiversité .....	30
2.1 <i>Hotspots</i> de diversité .....	30
2.2 Refuges pour les espèces menacées.....	32
2.3 Oasis de biomasse .....	33
2.4 Régions désertes ou <i>coldspots</i> .....	34
3 - L'écosystème récifo-lagonaire .....	36
3.1 Les récifs coralliens.....	36
3.2 La zone inter-récifale .....	36
4 - L'environnement profond et les monts sous-marins.....	40
4.1 Energie et ténèbres : stratégies des profondeurs .....	40
4.2 Les monts sous-marins.....	40
5 - Les pêcheries d'espèces démersales profondes du Pacifique .	44
5.1 Généralités .....	44
5.2 Les vivaneaux .....	44
5.3 Les pêcheries de vivaneaux en Nouvelle-Calédonie .....	45
5.4 Problématique de la gestion des vivaneaux .....	48
6 - Les nouvelles technologies au service de la science.....	51
6.1 Metabarcoding de l'ADN environnemental .....	51

6.2	Les stéréo-caméras appâtées .....	53
6.3	L'intelligence artificielle pour la détection automatique sur images en écologie .....	56
6.4	Objectifs et structure de la thèse .....	59
Matériel et méthodes.....		62
1 -	La Nouvelle-Calédonie : un laboratoire de science.....	64
1.1	Une île particulière dans le Pacifique .....	64
1.2	L'écosystème récifo-lagonaire néo-calédonien .....	65
1.3	Les environnements profonds de Nouvelle-Calédonie .....	67
2 -	Sites d'étude et campagnes océanographiques.....	69
2.1	Echantillonnage des récifs coralliens et de la zone inter-récifale 69	
2.2	Echantillonnage des monts sous-marins et pentes externes profondes .....	72
3 -	Metabarcoding de l'ADN environnemental .....	77
3.1	Contribution individuelle au metabarcoding de l'ADNe .....	77
3.2	Prélèvements sur le terrain .....	77
3.3	Manipulations laboratoires (Spygen) .....	80
3.4	<i>Pipeline</i> bio-informatique et nettoyage (G.Lecellier) .....	82
4 -	Stéréo-caméras appâtées .....	84
4.1	Dispositif utilisé .....	84
4.2	Durée des vidéos .....	85
4.3	Traitement des vidéos .....	86
4.4	Estimation de la biomasse .....	90
4.5	Ajout de traits fonctionnels .....	91
4.1	Identification de l'habitat sur vidéo .....	92
5 -	Calcul du temps de trajet.....	94
5.1	L'algorithme cout-distance .....	94
5.2	Construction des couches de friction .....	94
6 -	Analyse d'image de vivaneaux par apprentissage profond....	97
6.1	Génération de la base de donnée d'entraînement.....	97
6.2	Choix de l'architecture : le Faster Region-based CNN .....	97
Chapitre 1 : Les caméras appâtées pour étudier la biodiversité de la vaste zone inter-récifale d'un lagon tropical .....		99
1 -	Résumé.....	101

2 -	Article 1 : Baited video reveal fish diversity in the vast inter-reef habitats of a marine tropical lagoon.....	102
3 -	Transition .....	123
Chapitre 2 : La zone inter-récifale, un hotspot de biodiversité dans l'ombre des récifs coralliens.....		
124		
1 -	Résumé.....	126
2 -	Article 2 : Inter-reefs: a forgotten biodiversity hotspot in the shadow of coral reefs.....	127
3 -	Transition .....	171
Chapitre 3 : Les monts sous-marins, hotspot de biodiversité, oasis de biomasse ou refuge pour la diversité des poissons?.....		
172		
1 -	Résumé.....	174
2 -	Article 3 : Environmental DNA and video surveys of seamounts and coral reefs reveal biomass oases on shallow seamounts .....	175
3 -	Transition .....	211
Chapitre 4 : Détection et identification automatique sur images par <i>deep learning</i> :Cas d'étude des vivaneaux en Nouvelle-Calédonie .....		
212		
1 -	Résumé.....	214
2 -	Article 4 : <i>Automatic detection, identification and counting of deep-water snappers on underwater baited video using deep learning</i>	215
3 -	Transition .....	229
Discussion .....		
230		
1 -	Bilan des apports scientifiques.....	232
2 -	Un regard nouveau sur les « déserts » .....	233
2.1	Une perception objective et intégrée .....	233
2.2	L'effet de l'Homme.....	234
2.3	Un fonctionnement différent ? .....	235
3 -	Une remise en question des hotspots ?.....	237
3.1	Les récifs coralliens et les autres .....	237
3.2	Hotspot, oasis, refuge, coldspot.....	237
3.3	La finalité du concept de hotspot .....	240
4 -	ADNe, caméras et intelligence artificielle : Les nouveaux outils modernes pour le domaine opérationnel.....	242
4.1	ADN environnemental .....	242
4.2	Stéréo-caméras appâtées .....	243

4.3	L'intelligence artificielle pour faciliter le traitement sur images	245
5 -	Conclusion .....	247
	Références.....	248
	Annexes .....	284

## Liste des figures

---

Figure 1: Estimations historiques et récente des proportions d'espèces au sein des différents règnes de la vie sur terre (modifié à partir de Larsen et al., 2017). .....	23
Figure 2: Représentation dans un espace a deux dimensions de la répartition d'espèces de poissons associés au récif corallien selon leur traits fonctionnels. Chaque croix représente une espèce positionnée dans l'espace en fonction de ses différents traits. Figure issue de D'agata et al. (2016). .....	24
Figure 3: Reconstruction d'un arbre phylogénétique des poissons papillons (famille des Chaetodontidae) associés au récif corallien. Les codes couleurs correspondent au trait fonctionnel définissant l'association alimentaire au corail. L'échelle de temps est en million d'années. Abréviations des clades : Bn, <i>Bannerfish</i> (Poissons cochers), Pr ; <i>Prognathodes</i> , C1,2,3 et 4 : <i>Chaetodon</i> . Figure extraite de Floeter et al. (2018). .....	25
Figure 4 : Diagramme de Voronoï représentant l'estimation de la distribution globale de la biomasse absolue sur la planète (A) et de sa répartition au sein du règne animal (B). La biomasse est représentée par la quantité de carbone séquestrée par les organismes. Figure issue de Bar-On et al. (2018). .....	27
Figure 5 : Représentation de l'urgence associée à l'extinction de la biodiversité (illustration de l'ONG Bund, Scholtz and friends). .....	27
Figure 6 : Cartographie des impacts anthropiques cumulés sur les océans à l'échelle mondiale. Illustration issue de Halpern et al. (2019). .....	28
Figure 7: La répartition des hotspots de biodiversité acceptés sur terre et en mer. Figure issue de Marchese et al. (2015) et de <i>Conservation International</i> . .....	32
Figure 8: Représentation du concept d'oasis dans un désert (gauche) avec une forte biomasse végétale et d'une analogie en milieu marin avec une cheminée hydrothermale (droite) accueillant une forte diversité et biomasse comparée aux abysses adjacents. © Aquaportail.com (gauche), Oregon State University (droite). .....	34
Figure 9 : Images de la zone inter-récifale du lagon de Nouvelle-Calédonie et de la diversité des habitats avec a) communautés végétales, b) fonds de vase avec faune diverse enfouie c) fonds blancs avec abondance de gastéropodes et d) colonies isolées de corail. © IRD/Florian Baletaud.....	38
Figure 10 : Vue 3D issue de relevés multifaisceaux d'une montagne sous-marine de 1100 mètre de haut identifiée dans l'océan pacifique. © University of New Hampshire. ....	42
Figure 11: Projection des modèles de distribution des espèces du genre <i>Etelis</i> et sa probabilité de présence à l'échelle du Pacifique Sud-Ouest (ZEE de Nouvelle-Calédonie surlignée en rouge). Figure modifiée issue de Gomez et al. (2015). .....	45
Figure 12: Débarquements des pêcheries démersales profondes rapportés par l'observatoire des pêcheries côtières pour les années 2017 à 2019. Les vivaneaux rouges regroupent le genre <i>Etelis</i> . Les vivaneaux blancs les genres <i>Pristipomoides</i> , <i>Aphareus</i> , <i>Randallichthys</i> . Les espèces associées aux captures diverses sont répertoriées en annexe. Données issues de l'Observatoire des pêches de Nouvelle-Calédonie. ....	48
Figure 13 : Nombre d'autorisations permettant la pêche des vivaneaux délivrées par les provinces Sud et Nord (Données absentes pour la province des Îles Loyautés). Données issues de l'Observatoire des pêches de Nouvelle-Calédonie. ....	49

Figure 14 : Concept du metabarcoding de l'ADN environnemental. Photographie © Spygen.....	52
Figure 15 : Dispositif BRUVS et image obtenue sur caméras lors d'un déploiement sur le récif corallien. © IRD/Florian Baletaud. ....	54
Figure 16 : Les grandes catégories d'intelligence artificielle. L'exemple de Siri, la célèbre assistante smartphone est employée pour illustrer les capacités à venir dans ce domaine. Figure issue de Kaplan & Haenlein (2019). ....	57
Figure 17 : Illustration d'un neurone (a) et d'un réseau de neurone utilisé pour une classification binaire. Les $x$ ( $x_1, x_2, x_3$ ) représentent des variables d'entrée, les $w$ les poids associés aux connexions. $\theta$ représente le biais associé à chaque neurone. $y_1$ et $y_2$ correspondent aux deux valeurs possibles prédites en sortie d'algorithme. Figure issue de Zhou (2012).....	58
Figure 18 : Concept schématique d'un réseau de neurone a convolutions. Une image brute est donnée en entrée dans cette architecture divisée en deux grandes étapes : 1) les couches de convolution qui vont prétraiter et réduire significativement le nombre de paramètre d'entrée de l'image brute pour 2) la classification par le réseau de neurones de la ou les caractéristique(s) intéressante(s) détectée sur l'image. Illustration issue de towardsdatascience.com.....	59
Figure 19: Carte de la zone économique exclusive (ZEE) de Nouvelle-Calédonie incluant les différentes élévations géologiques, îles et récifs principaux ainsi que la capitale, Nouméa. Délimitation des terres et récifs issue de Andréfouët et al. (2009). Bathymétrie à 100m (Shom-IRD 2021). ....	65
Figure 20: Prise aérienne du lagon de la côte Ouest de la Grande Terre en Nouvelle-Calédonie. © Florian Baletaud.....	66
Figure 21: Cartographie des sites échantillonnés au cours de la thèse en Nouvelle-Calédonie. Bathymétrie coupée à 600m pour identifier les différents monts. Délimitation des terres et récifs issue de Andréfouët et al. (2009). Bathymétrie à 100m (Shom-IRD 2021).....	69
Figure 22: Carte de l'ensemble de l'échantillonnage réalisé dans l'espace récifolagunaire le long de la côte Ouest de la Grande Terre en Nouvelle-Calédonie. Géomorphologie du lagon issu de Andréfouët et al. (2009). ....	70
Figure 23: Moyens navigants mis à disposition en collaboration avec l'IRD et Ginger Soproner pour effectuer le terrain le long de la côte Ouest. Navire « Raira » de Soproner. © Florian Baletaud. ....	71
Figure 24: Navire océanographique ALIS de la flotte océanographique française. Long de 29 mètres, ce navire permet de naviguer jour et nuit en continu pendant une vingtaine de jour en autonomie. L'espace sur le pont permet d'embarquer un volume important d'équipement à son bord, permettant entre autres de déployer des caméras en eau profonde, prélever de l'eau à l'aide de la rosette de bouteilles Niskin/sonde CTD ou encore de poser des palangres de pêche. © Florian Baletaud. ....	72
Figure 25: Modélisation en 2D (gauche) et 3D (droite) du mont sous-marin Kaimon Maru dont le sommet avoisine les 250 mètres, pour une longueur d'environ 15km et 6km de large. Données issue des campagnes océanographiques SEAMOUNTS, © David Varillon.....	73
Figure 26: Schéma du protocole de prélèvement de l'ADNe dans l'espace récifolagunaire. ....	78
Figure 27: Filtration en cours avec le tuyau sortant du bateau. L'eau sortie du filtre est jaugée dans un bidon de 32L pour déterminer la fin de la filtration. Le deuxième	

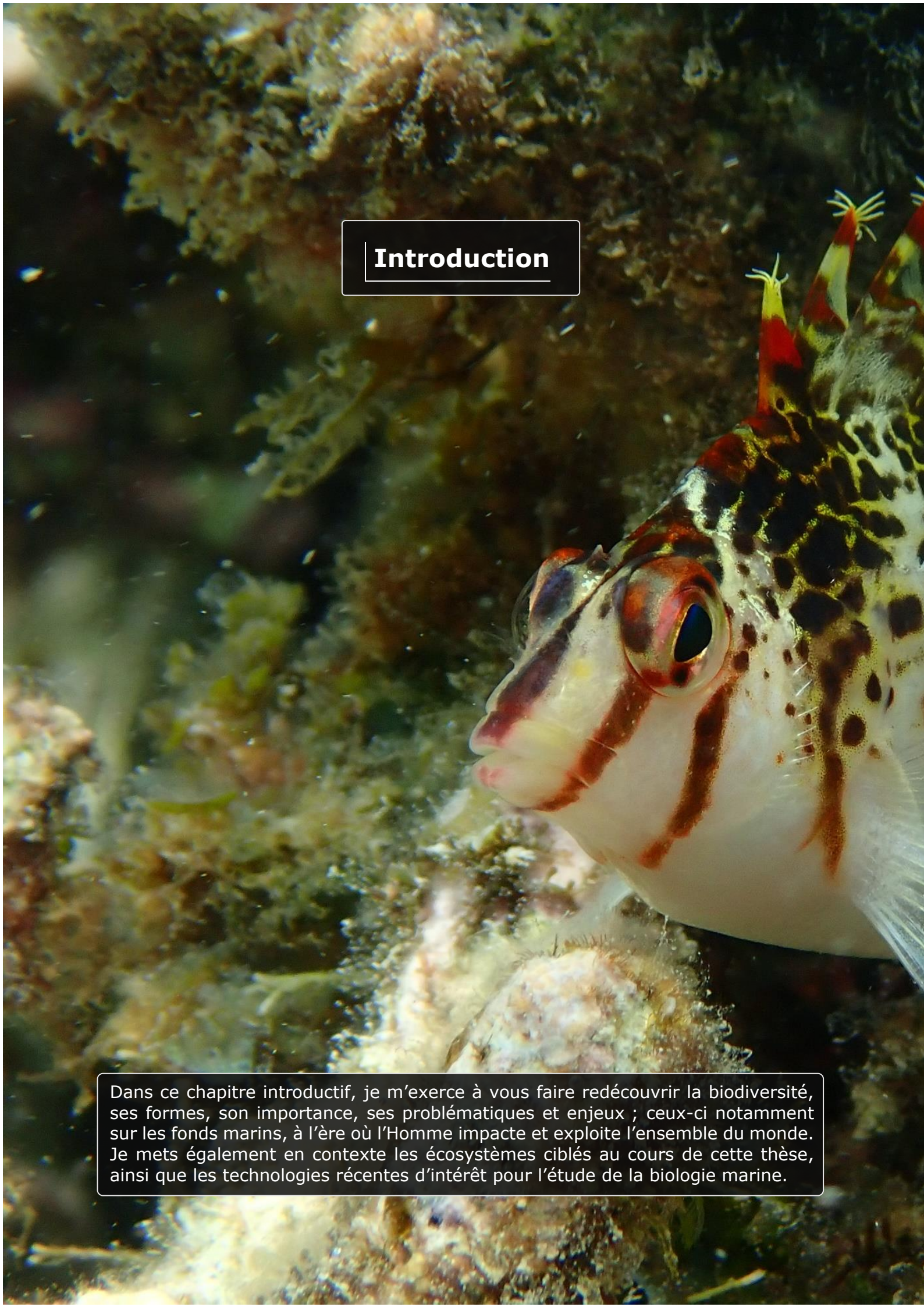
tuyau raccordé à la 2 <sup>ème</sup> pompe péristaltique a bord tourne en circuit fermé dans le contenant blanc remplie de javel.....	79
Figure 28: image d'une caméra embarquée sur le saumon lesté montrant le bout du tuyau et sa crépine lors d'un prélèvement d'ADN environnemental en transect sur la barrière externe de corail à 15 mètres de fond. ....	79
Figure 29: Déploiement des bouteilles Niskin pour prélever le volume d'eau nécessaire à profondeur souhaitée (gauche). Filtration sur le pont de l'ALIS (droite) de l'eau prélevée dans les bouteilles Niskin à l'aide d'un tuyau stérile connecté aux bouteilles, à une pompe péristaltique et à la Capsule de filtration VigiDNA® avec son filtre en ailette en polytérosulfone à 0.2µm. © Laurent Vigliola .....	80
Figure 30: Système S-BRUVS (Stereo Baited Remote Underwater Video Station). Configuration lagonaire "légère" en haut à gauche et profonde "lourde" à droite (barre d'appât manquante). Exemple de déploiement d'un S-BRUVS depuis l'ALIS pour échantillonner un mont-sous-marin. Les dispositifs sont lestés pour assurer leur stabilité au fond face à la dérive de la corde et des bouées en surface. Deux à trois fois la longueur de corde était prévue pour éviter à la caméra de se faire draguer par les courants de surface. Une caméra à 500m nécessitait donc 1.5km de corde pour la relier à la surface.....	85
Figure 31: Présentation du logiciel EventMeasure (SeaGis). Lorsqu'un point est apposé, une fenêtre apparaît permettant de préciser l'espèce et son code ainsi que d'autres attributs éventuels (e.g. commentaire sur identification, sexe, stade de vie).....	87
Figure 32 : Mesure de taille sur le logiciel EventMeasure. Une mesure dispose de multiples paramètres détaillant la mesure ; dans l'ordre, l'estimation de taille (en mm), la précision de l'estimation, les RMS des deux points apposés par image, la distance au centre orthogonal des deux caméras ( <i>Range</i> ), la direction de la ligne formée par les points dans l'espace 3D, sa subdivision sur l'axe horizontal et vertical et les coordonnées X,Y,Z du point médian de la mesure. ....	89
Figure 33: Procédé de calibration d'un dispositif de S-BRUVS. Les repères (pastilles blanches) sont annotés sur le logiciel CAL pour retrouver les paramètres exacts de configuration des caméras en stéréoscopie (angles, espacement, orientation).....	90
Figure 34 : Subdivision de la topographie et de la complexité de l'habitat estimé sur vidéo. Extrait d'une planche d'annotation de comptage en plongée. © IRD Nouméa .....	93
Figure 35 : Couche de friction construite dans les 12 miles marins autour de la Grande Terre pour calculer le temps de trajet à partir d'embarcations légères à la journée. Un temps de trajet est illustré dans l'encadré qui prend bien en compte la barrière de corail comme obstacle et amène ainsi le temps de trajet ( <i>Travel time</i> ) à 1.14h au départ du centre de Nouméa. ....	95
Figure 36 : Principe de la détection d'objet par deep learning avec un réseau de neurones à convolution basée sur la proposition de régions (Region-based Convolutional Neural Network, R-CNN). Figure issue de Girshick (2014).....	98
Figure 37: Crabe observé à partir d'un S-BRUVS déployé sur les fonds sédimentaires d'un sommet de mont sous-marin à 500m de fond au large de l'Île des Pins. Une forte densité de galathées a également été observée. © IRD/Florian Baletaud.....	236



## Liste des tableaux

---

Tableau 1 : Matrice des traits fonctionnels d'espèces et leur catégories associées.....	92
Tableau 2: Valeurs de vitesse (km/h et nœuds pour les navires) utilisées pour calculer le temps de trajet .....	96



## Introduction

Dans ce chapitre introductif, je m'exerce à vous faire redécouvrir la biodiversité, ses formes, son importance, ses problématiques et enjeux ; ceux-ci notamment sur les fonds marins, à l'ère où l'Homme impacte et exploite l'ensemble du monde. Je mets également en contexte les écosystèmes ciblés au cours de cette thèse, ainsi que les technologies récentes d'intérêt pour l'étude de la biologie marine.

Photo au recto : Poisson faucon (*Cirrhitichthys falco*) © Florian Baletaud



# 1 - BIODIVERSITE : DESCRIPTION ET ENJEUX

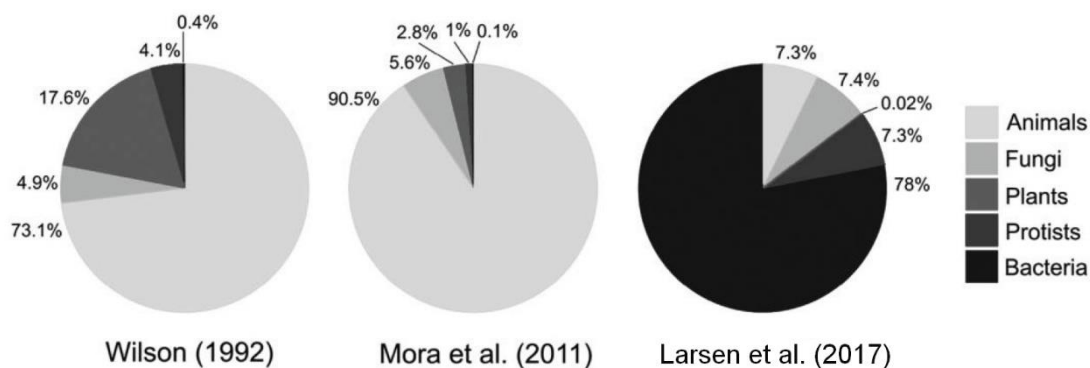
## 1.1 Une histoire de définition

Le terme « biodiversité » ou « diversité biologique » est un concept qui a longtemps maintenu la communauté scientifique internationale en haleine sur sa définition propre (Don C & DeLong Jr 1973, Kaennel 1998). Ce n'est qu'à partir de 1992 à Rio de Janeiro, lors de la Convention sur la Diversité Biologique (*Convention on Biological Diversity*) que la définition a été communément arrêtée avec beaucoup d'autres termes scientifiques par les 196 pays membres des Nations Unies. Elle se définit ainsi comme « *la variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes* » ([www.cbd.int](http://www.cbd.int)). Dans l'esprit collectif, la biodiversité est souvent réduite à la diversité des espèces qui nous entourent (appelée aussi diversité spécifique). Cela étant juste, il paraît important, comme le précise la définition, de visualiser la biodiversité à de multiples échelles, allant de la diversité génétique (à l'échelle individuelle) à une variabilité large à l'échelle écosystémique (il existe une diversité d'écosystèmes et de biomes). De plus, au-delà de la diversité spécifique, il existe également une diversité fonctionnelle et phylogénétique des espèces, que nous aborderons plus loin et qui commencent à devenir essentiels dans le choix des mesures de conservation (Guareschi et al. 2015, D'agata et al. 2016, Marques et al. 2021).

## 1.2 Diversité spécifique, fonctionnelle et phylogénétique

La biodiversité spécifique à l'échelle mondiale est exceptionnelle avec plus de deux millions d'espèces recensées en mars 2022 (Bánki et al. 2022). Les estimations sur le nombre d'espèces encore à découvrir sont nombreuses et varient entre plusieurs millions à un trillion ( $10^{12}$ ) (Costello et al. 2012, Locey & Lennon 2016, Larsen et al. 2017). L'énorme variabilité dans les nombreuses études qui s'intéressent à ces chiffres repose notamment sur le monde microbien qui suggère qu'une infime partie seulement a été découverte (Fig.1). En effet, cette biodiversité au niveau spécifique est disproportionnée parmi les différents règnes avec les

bactéries ayant pris une place centrale au fil des décennies (Larsen et al. 2017).



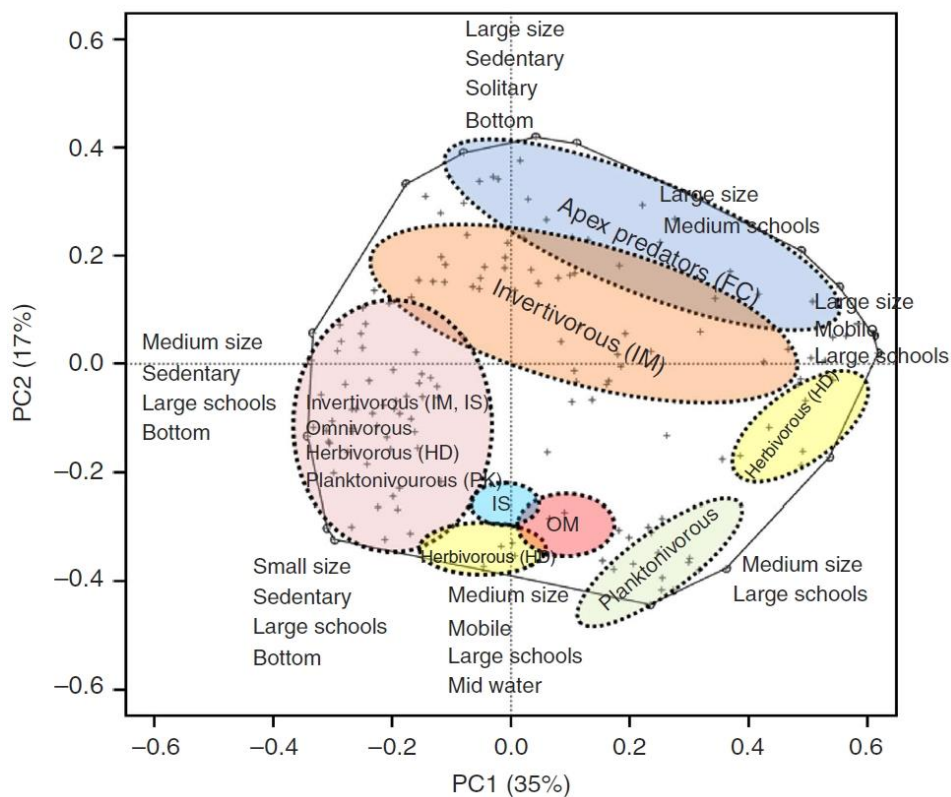
**Figure 1: Estimations historiques et récente des proportions d'espèces au sein des différents règnes de la vie sur terre (modifié à partir de Larsen et al., 2017).**

Lorsque l'on s'intéresse au monde marin, les estimations ont également varié lors de la dernière décennie. Il y a 10 ans, parmi l'ensemble des espèces décrites et nommées en 2012 (environ 580 000), 16% étaient associées à la vie marine (Costello et al. 2012). En 2022, en prenant les chiffres les plus récents, l'estimation diminue à seulement 12,4% (Costello et al. 2012, 2013, Vandepitte et al. 2018, Bánki et al. 2022).

Une des raisons pouvant expliquer cette plus « faible » diversité en mer par rapport à la terre peut soit être le manque important de données face aux travaux réalisés en milieu terrestre (Mittermeier et al. 2011), ou bien la connectivité plus forte associée au milieu marin (Reaka et al. 2008). En effet les courants et autres phénomènes hydrodynamiques ne requièrent pas d'énergie aux animaux pour disperser les œufs et larves. Par exemple, des poissons de récifs coralliens pourront avoir des passages obligatoires (phases) en pleine eau (pélagiques), ou en mangrove (nurserie) avant de s'installer sur le récif, réduisant les possibilités d'endémisme à petite échelle comme il existe en terrestre (Costello et al. 2012, Green et al. 2015).

Malgré cette biogéographie très étendue, notamment dans le milieu marin (Kulbicki et al. 2013), il existe 34 800 espèces de poissons qui sont référencées dans le monde ([www.fishbase.se](http://www.fishbase.se)). Cette diversité ichtyologique est importante mais sa distribution varie grandement selon les différentes régions du monde et également selon les différents écosystèmes avec par exemple plus de 6 000 espèces de poissons référencées sur les récifs coralliens (Kulbicki et al. 2013).

Au-delà du nombre, la diversité au sein des espèces peut se représenter aussi par les différents rôles qu'elles assument au sein d'un écosystème pour le faire fonctionner et produire des services (Villéger et al. 2017). Ces rôles, appelés aussi fonctions, sont estimés à partir des traits de vie qui peuvent être morphologiques, physiologiques ou phénologiques. Ces derniers comprennent par exemple le régime alimentaire, la zone de vie, la taille, la position trophique, la morphologie ou encore le comportement (sédentaire, mobile, grégaire, solitaire...). Cette diversité fonctionnelle permet de donner une nouvelle forme à la diversité des espèces et de donner des indices intéressants sur le fonctionnement d'un écosystème comme les formes de prédation, la redistribution et le recyclage des nutriments, du substrat et de nombreux autres indices (Holmlund & Hammer 1999). Représenter et étudier ces fonctions peut paraître plus complexe car chaque espèce dispose d'une gamme de traits qui vont la définir. Ainsi il est possible de représenter ces espèces dans un espace multidimensionnel pour distinguer les différents groupes qui disposent de fonctions similaires, ou dans quelles proportions les différentes fonctions sont représentées au sein d'une communauté d'espèces (Fig.2).



**Figure 2: Représentation dans un espace a deux dimensions de la répartition d'espèces de poissons associés au récif corallien selon leur traits fonctionnels. Chaque croix représente une espèce positionnée dans l'espace en fonction de ses différents traits. Figure issue de D'agata et al. (2016).**

Enfin, la diversité phylogénétique va mesurer la variabilité évolutive entre les espèces. En effet, il semble intuitif de dire qu'un mammifère et un oiseau disposent d'une histoire évolutive plus variée que deux oiseaux (Purvis & Hector 2000). La phylogénie va pouvoir distinguer l'âge des espèces via la proximité des ancêtres communs et ainsi à quel point des espèces sont évolutivement différentes les unes des autres. Ces différences rajoutent une variabilité qui permet de mieux cibler la conservation du maximum d'espèces diverses et variées, au-delà de leur simple nombre (Vellend et al. 2011). De plus, la diversité fonctionnelle forme un lien entre la diversité phylogénétique et les processus écologiques d'un écosystème ; en effet, la diversité de traits fonctionnels émerge à travers l'évolution des lignées d'espèces, avec les espèces proches partageant généralement plus de traits communs (Fig.3). A l'échelle écologique, les espèces interagissent ensuite selon leurs traits propres, structurant les espèces entre elles, influençant directement les processus écologiques (Floeter et al. 2018).

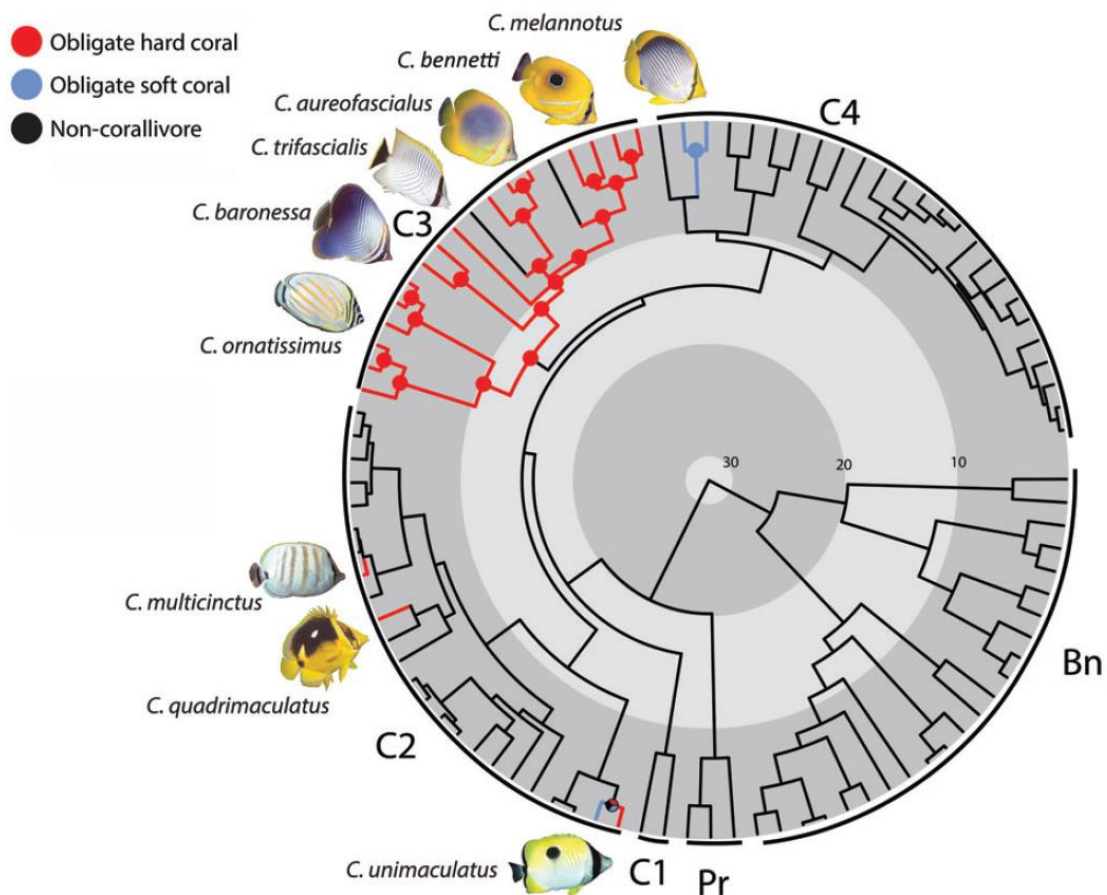


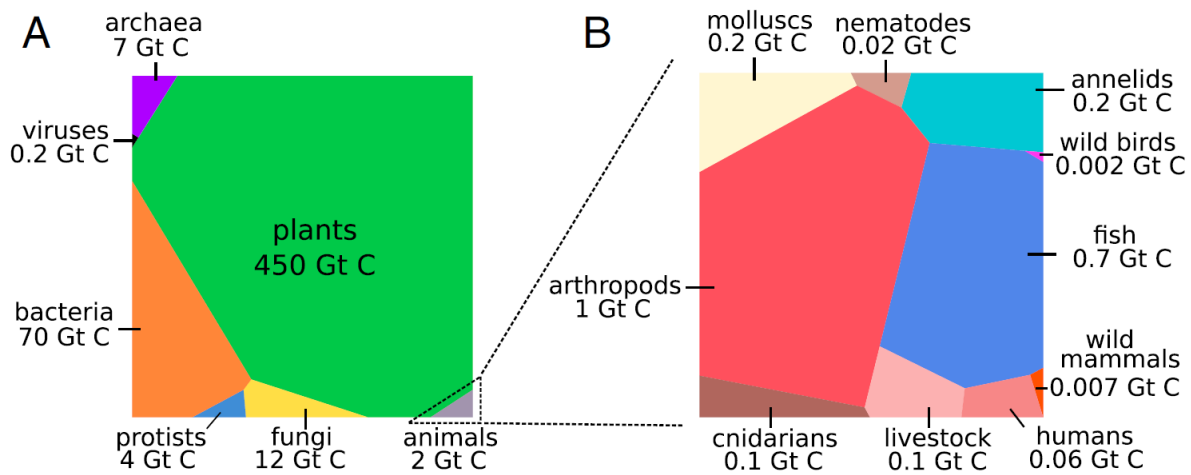
Figure 3: Reconstruction d'un arbre phylogénétique des poissons papillons (famille des Chaetodontidae) associés au récif corallien. Les codes couleurs correspondent au trait fonctionnel définissant l'association alimentaire au corail. L'échelle de temps est en million d'années. Abréviations des clades : Bn, *Bannerfish* (Poissons cochers), Pr ; *Prognathodes*, C1,2,3 et 4 : *Chaetodon*. Figure extraite de Floeter et al. (2018).

### 1.3 Biodiversité et biomasse

Lorsque l'on aborde la relation biodiversité et biomasse, il a été montré que plus la richesse spécifique est élevée, plus le partitionnement des niches écologiques est élevé (van der Plas 2019). Cela implique que les espèces occupent des fonctions plus diverses et qu'une plus grande variété des ressources de l'habitat est ainsi exploitée. Cela favorise alors la présence de plus d'individus et donc de biomasse. Lorsque l'on aborde l'échelle régionale (un pays, une partie d'océan, e.g. Pacifique Sud), ou globale, un premier filtre lié à l'habitat (l'environnement abiotique) va contrôler les quantités de biomasse potentielles via le partitionnement des ressources (Comte et al. 2016, van der Plas 2019). Par exemple, sur le récif corallien, la biodiversité va effectivement être responsable d'une meilleure stabilité et résilience de la biomasse, couplée à une influence majoritaire de la température, qui peut augmenter le métabolisme et la productivité des organismes, donc la biomasse (Duffy et al. 2016).

Lorsque l'on regarde l'estimation de la biomasse à l'échelle de la biosphère globale, on se rend compte que même s'il est possible de retrouver une synergie entre biodiversité et biomasse (e.g. bactéries), l'écrasante majorité de la biomasse des plantes (82% du carbone terrestre), ne reflète pas la diversité de ce royaume comparé aux autres (15% des espèces décrites actuellement et 0.02% du nombre absolu estimé d'espèces) (Larsen et al. 2017, Bar-On et al. 2018) (Fig.4). Les animaux (eucaryotes multicellulaires) ne représentent que 0.004% de la biomasse absolue globale. Parmi eux, les hommes occupent 0.03% de cette biomasse (0.00001% de la biomasse totale), et les poissons dix fois plus avec 0.7 giga tonnes de carbone associé (35% de la biomasse des animaux). Malgré une richesse potentiellement moins élevée que sur terre, la majorité de cette biomasse animale est distribuée dans le monde marin (Bar-On et al. 2018).





**Figure 4 : Diagramme de Voronoï représentant l'estimation de la distribution globale de la biomasse absolue sur la planète (A) et de sa répartition au sein du règne animal (B). La biomasse est représentée par la quantité de carbone séquestrée par les organismes. Figure issue de Bar-On et al. (2018).**

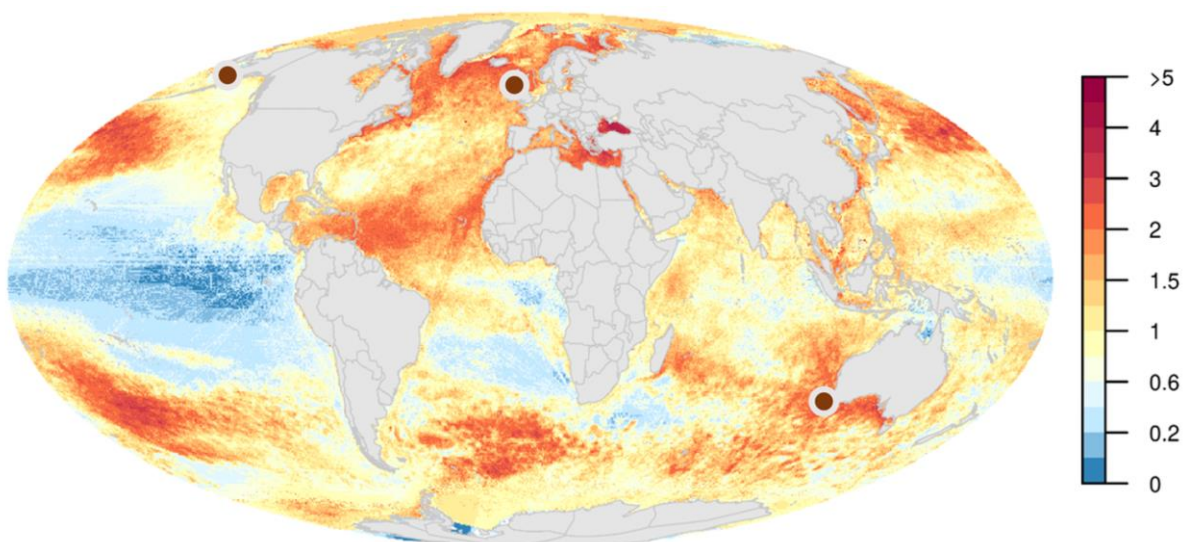
#### 1.4 Une crise à l'ère de « l'anthropocène »

L'histoire évolutive a connu cinq extinctions majeures sur les 540 derniers millions d'années, annihilant la biodiversité de centaines de familles et jusqu'à 96% des espèces (Courtilot & Gaudemer 1996, Barnosky et al. 2011). Depuis environ 150 ans avec la révolution industrielle, les émissions de gaz à effet de serre, l'exploitation intensive des ressources naturelles, l'agriculture et l'élevage, l'Homme a contribué substantiellement à l'accélération du changement climatique, avec une hausse estimée de 1.5°C d'ici la fin du 21<sup>ème</sup> siècle (Langsdorf et al. 2022). Ces changements ont également un effet direct sur le déclin majeur de la biodiversité observée (Pimm & Raven 2000, Díaz et al. 2006, Cardinale et al. 2012). Ils semblent si importants et rapides que le terme de 6<sup>ème</sup> extinction de masse est évoqué, dans une nouvelle ère appelée « l'anthropocène ». (Barnosky et al. 2011, Dirzo et al. 2014, McCauley et al. 2015, Ceballos et al. 2015). Sur les deux millions d'espèces recensées sur ces dernières décennies, plus de 110 000 ont déjà été déclarées éteintes, exprimant une urgence abordée par les plus avertis (Fig.5) (Bánki et al. 2022).



**Figure 5 : Représentation de l'urgence associée à l'extinction de la biodiversité (illustration de l'ONG Bund, Scholtz and friends).**

Les océans ne sont pas épargnés par cette érosion de la biodiversité. Il est estimé que 97% de la surface des océans est affectée par des impacts anthropiques (Fig.6) (Halpern et al. 2019). Le changement climatique altère l'abondance et la distribution des espèces marines, occasionnant des conséquences non négligeables sur 1) le fonctionnement et la structure des écosystèmes océaniques, 2) l'approvisionnement en ressource et 3) la gestion et la conservation (Doney et al. 2012, Garcíá Molinos et al. 2016). La surexploitation des ressources marines est plus forte que préalablement estimée (Pauly & Zeller 2016). Il est également projeté que la biomasse totale des océans baissera de 5% en moyenne pour chaque degré supplémentaire issu du réchauffement climatique, avec un impact majoritaire sur les niveaux trophiques supérieurs comme les poissons et requins (Lotze et al. 2019). De plus, l'extirpation massive de ces grands prédateurs par la pêche cause un désordre dans la chaîne trophique qui se répercute en cascade sur l'intégralité de l'écosystème marin (Baum & Worm 2009, Ferretti et al. 2010, Heithaus et al. 2012, Ruppert et al. 2013). Les requins font partie des plus grands prédateurs de l'océan. L'absence de la fonction de grande prédation peut conduire à une prolifération des prédateurs secondaires (méso-prédateurs) qui perturbent le reste de la chaîne trophique, occasionnant des déséquilibres au sein des écosystèmes comme la disparition de niveaux trophiques ou des eutrophisations massives (Frank et al. 2005, Myers et al. 2007, Baum & Worm 2009).



**Figure 6 : Cartographie des impacts anthropiques cumulés sur les océans à l'échelle mondiale. Illustration issue de Halpern et al. (2019).**

L'ampleur et la rapidité auxquelles survient cette crise repose sur un effet majeur qui est le manque de sensibilisation auprès de la population. Là où la connaissance sur la biodiversité et les espèces en général s'effectue de manière fragmentée auprès du grand public, la connaissance approfondie sur les espèces et leurs enjeux plus larges dépendent majoritairement de la volonté des personnes à apprendre et se renseigner plutôt que l'expérience ou la catégorie socio-professionnelle (Hooykaas et al. 2022). Cette réalité pose la question de l'intérêt général des populations et de l'inaction globale face à cette crise. Il est devenu alors essentiel pour la conservation de mettre en avant des zones riches de la planète où la situation est critique, afin de les utiliser comme leviers pour la conservation comme les hotspots de biodiversité (Myers et al. 2000).

## 2 - LA DISTRIBUTION DE LA BIODIVERSITE

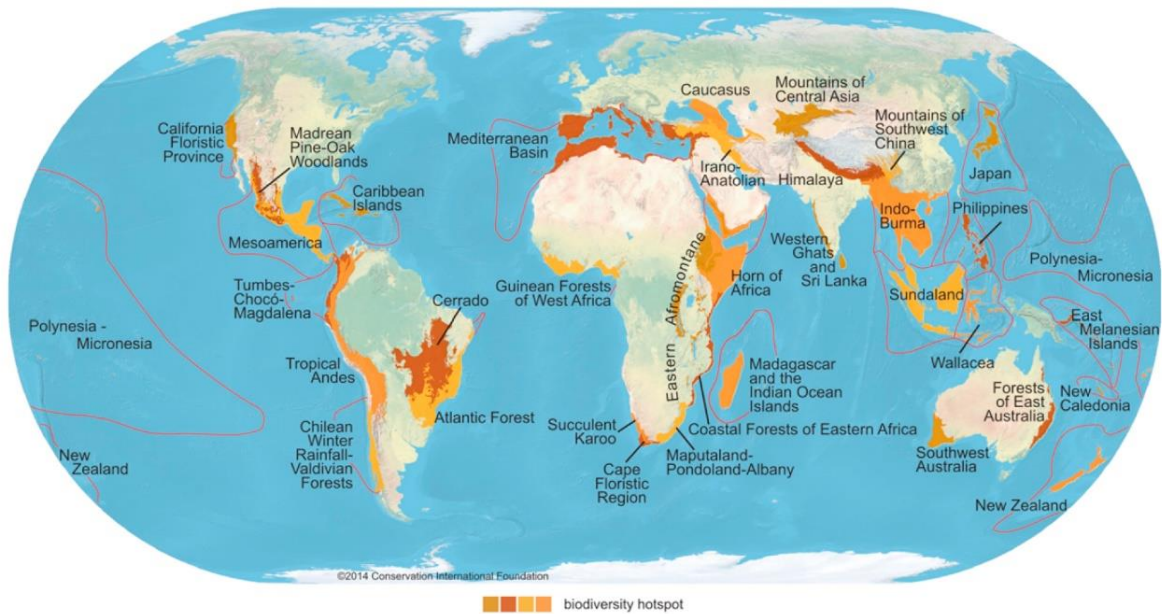
### 2.1 Hotspots de diversité

La biodiversité n'est effectivement pas répartie uniformément sur la planète. Il existe des régions qui apparaissent plus riches, sur terre et en mer, majoritairement centrées autour de l'équateur. Les grands filtres environnementaux (e.g. température via les latitudes) semblent influencer substantiellement cette répartition de la richesse (Gaston 2000, Tittensor et al. 2010, van der Plas 2019). La plus forte diversité observée en milieu marin se situe dans le Pacifique Ouest, au niveau du triangle de corail (Veron et al. 2009, Tittensor et al. 2010). Si cette répartition est le résultat d'une biogéographie répartie sur des millions d'années, les zones de forte diversité aujourd'hui sont corrélées avec des impacts anthropiques pouvant être importants (Gaston 2000, Halpern et al. 2019). On parle alors de « Hotspot » de biodiversité pour leur caractère à la fois très riche et menacé par l'Homme.

La définition originale d'un hotspot repose sur le travail de Myers et al., (2000) qui a introduit le terme de « hotspot de biodiversité » comme concept terrestre suivant : *Une région subjective menacée par l'homme dont la richesse spécifique de plantes vasculaires est supérieure à 1500 espèces ou bien représente 0.5% de la richesse mondiale.* Cette définition implique ainsi une forte notion d'endémisme et de menace via la réduction de l'espace disponible à ces espèces pour survivre. Les 35 différents hotspots catégorisés aujourd'hui (Mittermeier et al. 2011) (Fig.7) n'ont cependant pas tous reposés sur les mêmes critères de sélection (Hoekstra et al. 2004, Marchese 2015). La définition d'un hotspot englobe aujourd'hui un usage général d'indices qui pourront montrer l'équivalent de la menace forte sur une région réduite et riche. Ces indices sont souvent dérivés de la diversité spécifique (nombre d'espèce, endémisme, nombre d'espèces rares ou menacées) ou également de la diversité phylogénétique et fonctionnelle afin de protéger les rôles uniques et irremplaçables au sein d'un écosystème (Mittermeier et al. 2011).

En milieu marin, les différents hotspots ont été largement définis à travers l'écosystème corallien (Mittermeier et al. 2011). Les principaux indices se sont focalisés sur les différents indices de diversité (richesse, endémisme) et de menaces incluant les impacts directs (urbanisation,

surpêche...) mais aussi le blanchiment et les maladies coralliennes ainsi que l'acidification des océans (Mittermeier et al. 2011). La première étude focalisant sur les hotspots en milieu marin a pris en compte la distribution de 3 235 espèces de poissons, coraux, gastropodes et crustacés pour y voir la répartition de leur diversité, endémisme et menaces à travers les récifs coralliens (Roberts et al. 2002). Les auteurs de cette étude ont révélé une concordance entre les différents groupes taxonomiques et leur restrictions écologiques (équivalent discuté de l'endémisme, Baird et al. 2002) avec les centres majeurs d'endémismes, et les régions où les récifs coralliens sont fortement impactés par l'homme. Cependant, les débats sur la pertinence du concept de hotspot en milieu marin reprennent des arguments similaires au milieu terrestre. Il a été montré que les centres d'endémisme forts ne sont en réalité pas aussi corrélés avec les centres de diversité spécifique et qu'il existe malgré tout un manque de congruence entre les différents taxons étudiés, qui ne sont par ailleurs qu'un échantillon de l'ensemble des taxons de ces régions (Myers et al. 2000, Baird et al. 2002, Hughes et al. 2002). Les zones de Hotspot ne correspondent *in fine* aujourd'hui qu'à une vision majoritairement centrée autour d'un grand nombre d'espèces dans un espace réduit et menacé. Ces zones peuvent alors omettre des espèces rares dans les zones moins riches ou encore ne pas protéger les espèces disposant d'une vaste aire de répartition (e.g. grands prédateurs) (Marchese 2015). Or, dans le contexte de crise, cette perception de richesse forte mais préservée peut aussi bien être biaisée par le manque de données sur des zones de la planète moins étudiées (Kindsvater et al. 2018), ou la simple attractivité de certains écosystèmes comme les récifs coralliens, et/ou le manque d'intérêt pour les écosystèmes vastes comme les déserts, perçus comme dénués de vie mais dont la biodiversité est bien présente (Durant et al. 2012, 2014). Il devient important de s'intéresser à d'autres écosystèmes ou encore aux zones de transition écologique (Smith et al. 2001) ainsi que d'autres catégories comme les oasis concentrant une biomasse importante ou les refuges pour cette diversité en danger.



**Figure 7: La répartition des hotspots de biodiversité acceptés sur terre et en mer. Figure issue de Marchese et al. (2015) et de Conservation International.**

## 2.2 Refuges pour les espèces menacées

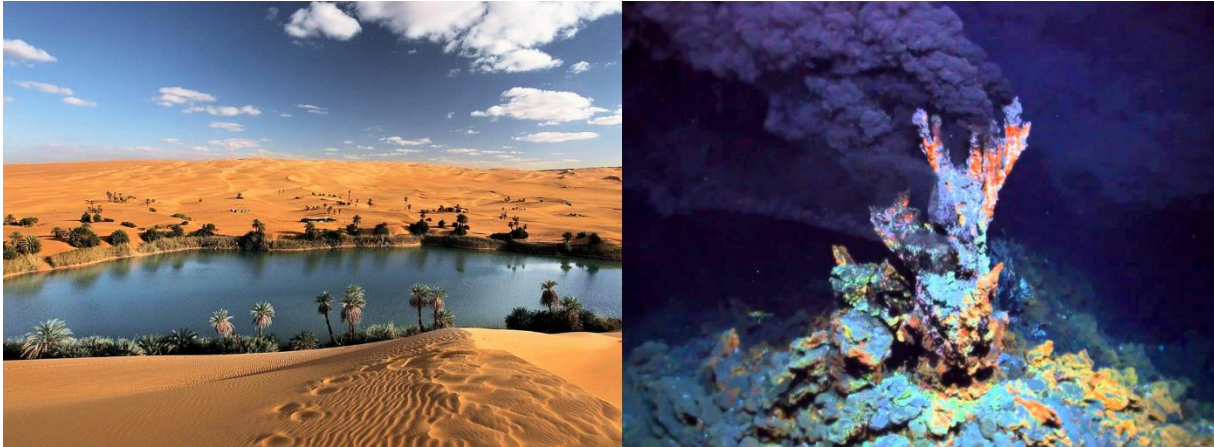
La notion originale d'un refuge en écologie considère qu'il existe des lieux où des espèces peuvent se protéger des impacts causés par des perturbations majeures comme le changement climatique (Sedell et al. 1990, Bongaerts et al. 2010, Keppel et al. 2012, Bongaerts & Smith 2019). Ces lieux représentent généralement les extrêmes de leur niche écologique, comme des coraux de surface qui vont être moins impactés par des stress thermiques induisant du blanchiment pour les colonies poussant à plus grande profondeur (Feingold 2001, Bongaerts & Smith 2019). Le concept de refuge a donc été émis en premier lieu pour des échelles de temps écologiques permettant le renouvellement d'une espèce à travers sa survie. Récemment, la définition du refuge a également pris une dimension plus courte considérant une protection directe des menaces pour les espèces plus mobiles comme les poissons (Lindfield et al. 2014, 2016). Particulièrement, l'hypothèse du « refuge de profondeur » implique que des espèces pourraient utiliser des environnements moins favorables à leur développement comme stratégie de protection face à des perturbations intenses et brèves. Cela inclut la surpêche (Lindfield et al. 2014), ou encore des tempêtes (Bongaerts et al. 2010, Bongaerts & Smith 2019). Les refuges peuvent également être des écosystèmes éloignés et inaccessibles comme les récifs coralliens sauvages (*pristine* ou *wilderness* en anglais, D'agata et al. 2016, Juhel et al. 2018), dont l'accessibilité restreinte par les moyens



de pêche crée une barrière économique à leur exploitation (Januchowski-Hartley et al. 2020). On retrouve ainsi au sein de ces refuges un état initial de la biodiversité non impactée, comme de fortes abondances de grands prédateurs autrement très réduites (Juhel et al. 2018, Boussarie et al. 2018).

### 2.3 Oasis de biomasse

Le milieu marin abritant la majorité de la biomasse planétaire (Bar-On et al. 2018), il paraît essentiel de trouver les régions du monde caractérisées par leur biomasse importante, corrélée en partie, mais pas uniquement, avec la biodiversité (Duffy et al. 2016). La biomasse est également un indice qui peut s'associer aux services écosystémiques comme la ressource alimentaire (McClanahan et al. 2011). Le concept d'un environnement ou écosystème qui dispose d'une biomasse d'apparence beaucoup plus élevée que ses alentours peut donc se référer au terme bien connu « d'oasis ». Il définit à l'origine une région fertile d'un désert grâce à une disponibilité soudaine et abondante en eau (Ramdani et al. 2009). C'est notamment cette notion de facteur limitant qui a permis de transposer ce concept dans le milieu marin. En effet par définition, une oasis s'apparente à un écosystème isolé au sein d'un écosystème plus grand, d'apparence désertique, mais où une ressource faisant précédemment défaut engendre une production forte, causant une augmentation drastique de la biomasse. Cette première analogie a été utilisée pour caractériser les cheminées hydrothermales très riches comparées aux abysses environnantes dans les environnements très profonds (Fig.8) (Carney 1994). L'habitat environnant les cheminées hydrothermales dispose d'une température bien plus élevée et d'un apport important en fluides riches en métaux et éléments chimiques essentiels à la vie chimiosynthétique (van Dover 2000, Georgieva et al. 2021). On y retrouve par exemple de très fortes abondance de crevettes (e.g. *Rimicaris exoculata*), de vers tubicoles de la famille des Siboglinidae ou des bivalves de grande taille (e.g. *Bathymodiolus thermophilus* pouvant atteindre 20 cm, Kenk & Wilson 1985).



**Figure 8: Représentation du concept d'oasis dans un désert (gauche) avec une forte biomasse végétale et d'une analogie en milieu marin avec une cheminée hydrothermale (droite) accueillant une forte diversité et biomasse comparée aux abysses adjacents. © Aquaportail.com (gauche), Oregon State University (droite).**

## 2.4 Régions désertes ou *coldspots*

A l'opposée des zones perçues comme étant riches, on retrouve les espaces d'apparence « désertique ». Lorsque l'on s' imagine un désert sur terre, il est facile de se raccrocher à leur définition correspondant à « Un écosystème à faible voire très faible biomasse » (Keith et al. 2020). Leur complexité relativement faible et leur vaste étendue donne l'impression de vide à l'opposé des zones de hotspots ayant focalisé presque l'intégralité des efforts de conservation (Marchese 2015). Cependant, la biodiversité abritée par ces écosystèmes comme les déserts de type Sahara est non négligeable (Durant et al. 2012) et se retrouve également menacée par les pressions anthropiques avec notamment la mégafaune qui disparaît à une vitesse alarmante (Durant et al. 2014). Ainsi, ces régions, aussi appelées « coldspot » (Kareiva & Marvier 2003), dont la diversité spécifique est moins attractive, disposent néanmoins de leurs propres services écosystémiques pouvant être également essentiels pour l'Homme comme le stockage du carbone (Whitford 1997, Durant et al. 2012, Murgia et al. 2019). Si l'étendue de ces écosystèmes pourrait limiter le taux d'extinction de leurs espèces par rapport à un hotspot, l'absence de redondance fonctionnelle liée à leur plus faible richesse engendre un impact bien plus grave pour le fonctionnement de l'écosystème à chaque disparition (Wall 2007, le Roux et al. 2019).

L'intérêt pour ces régions commence à gagner en importance face aux hotspots (Pettorelli et al. 2016). Ainsi, les biais liés aux indices qui peuvent



définir l'un ou l'autre, notamment en milieu marin peuvent finir par se chevaucher et causer des paradoxes comme des coldspots pouvant répondre à une définition de hotspot non pas sur les densités d'espèces, mais sur la variation entre les espèces recensées dans une région, correspondant à la diversité bêta (Price 2002, Kareiva & Marvier 2003, Marchese 2015). Hotspots, oasis, refuges et coldspots sont donc des notions à mettre en perspective, notamment en milieu marin où les frontières de leurs définitions semblent *in fine* lier les différents environnements entre eux sur l'importance de leur enjeux individuels.

Cette thèse va notamment s'intéresser à ces environnements moins bien connus ou difficilement accessibles comme la vaste zone sédimentaire entre les récifs coralliens au sein des lagons tropicaux ou les environnements profonds et leurs monts sous-marins, pour les comparer avec les iconiques récifs coralliens en suivant une perspective de hotspot, d'oasis, de refuge et de coldspot.

## 3 - L'ÉCOSYSTEME RECIFO-LAGONAIRE

### 3.1 Les récifs coralliens

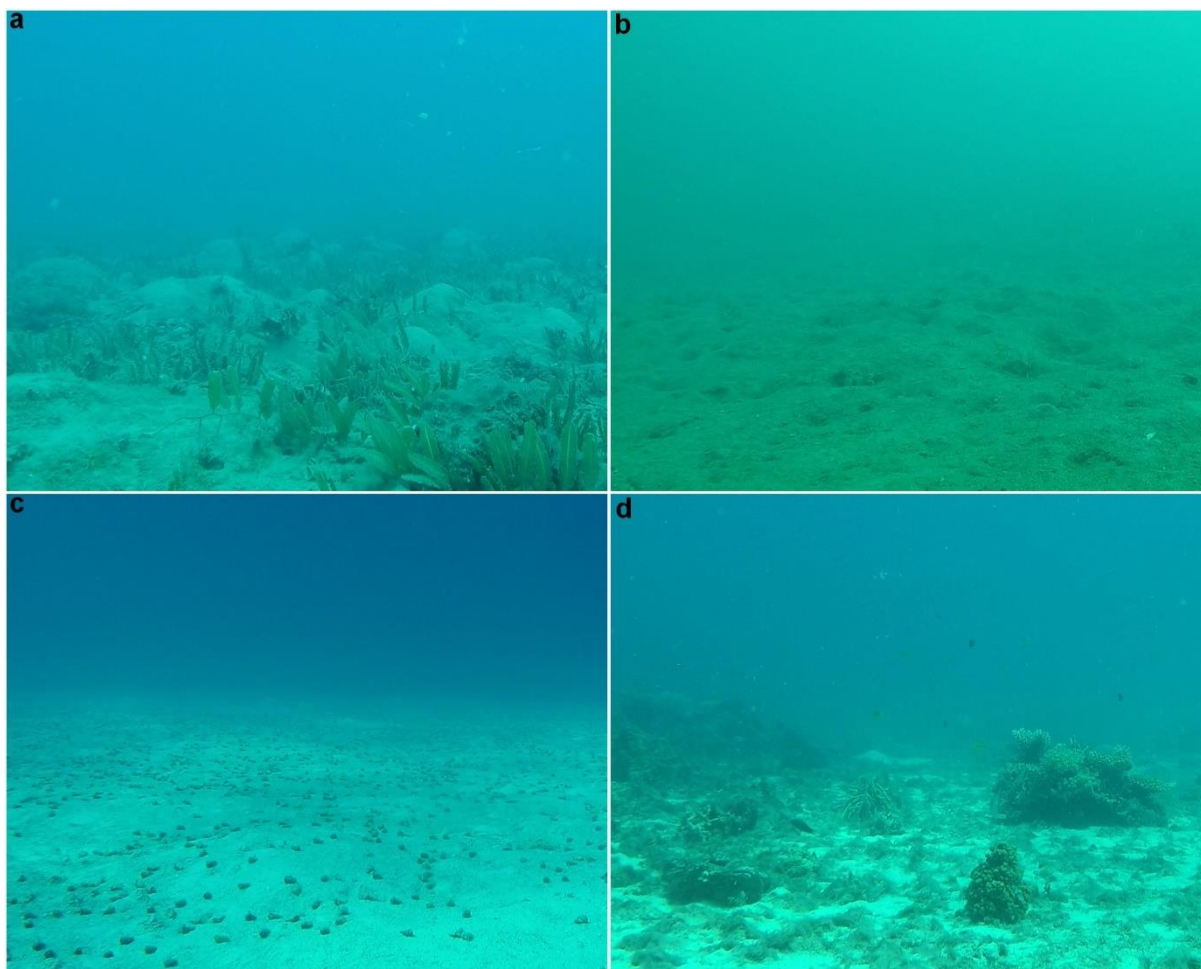
Les récifs coralliens représentent un écosystème parmi les plus diversifiés de la planète. Considérés comme les « forêts tropicales » de l'océan, ils n'occupent pourtant que 0.1% de la surface planétaire et abriteraient entre 550 000 et 1 330 000 espèces, soit jusqu'à un tiers des espèces marines (Knowlton et al. 2010, Plaisance et al. 2011, Fisher et al. 2015). Les coraux forment des bioconstructions calcaires parmi les plus complexes sur la planète, procurant une quantité d'habitats et cavités pour le développement de toute la faune associée (poissons, crustacés, mollusques...) (Richardson et al. 2017a,b). Avec ses 6 000 espèces de poissons référencées (Kulbicki et al. 2013), la ressource ichthyologique associée est indispensable pour les populations côtières (Cinner et al. 2009). Les récifs coralliens sont également une cible importante pour le tourisme avec une valeur totale estimée à 36 milliards de dollars pour les 30% des récifs coralliens globaux qui sont exploités par cette activité (Spalding et al. 2017). Ces pressions anthropiques, couplées à la pollution et au changement climatique causent des impacts irréversible sur leur état, leur écologie et leur surface (Hughes et al. 2017).

Les récifs coralliens sont également un des écosystèmes les plus productifs du monde grâce à une localisation proche de l'équateur (température) et une forte irradiance (luminosité pour la photosynthèse) qui apporte une grande quantité d'énergie au système (Hatcher 1990, Brandl et al. 2019). Les récifs coralliens disposent également d'une grande capacité à recycler les éléments nutritifs dans leur milieu généralement pauvre en nutriments (oligotrophe). Ils disposent également de stratégies permettant un transfert trophique issus des environnements adjacents, notamment grâce aux poissons, espèces mobiles, qui vont apporter des éléments nutritifs provenant d'autres habitats comme la zone inter-récifale ou les mangroves (Williams et al. 2018, Sambrook et al. 2019).

### 3.2 La zone inter-récifale

Lorsque l'on considère un lagon tropical, l'attention a majoritairement été adressée aux récifs coralliens ou encore aux mangroves au détriment des zones de fonds meubles entre les récifs (McNeil et al. 2021). Le vaste

continuum qui existe entre la côte et les récifs coralliens agrège en réalité une mosaïque d'habitats différents qui intègre cet espace inter-récifal. Plus précisément, la matrice inter-récifale va comprendre la majorité de l'écosystème benthique du plateau continental (ou insulaire) sans les récifs coralliens (Hall 2002, Harris et al. 2014). La surface occupée par cet environnement représente environ 90% du plateau continental tropical (Hall 2002, Andréfouët et al. 2009). Cet environnement peut apparaître désertique car il est composé entre 50 et 90% par des fonds meubles, c'est-à-dire d'une granulométrie faible variant entre la vase à un sable blanc grossier (Chardy et al. 1988, Hall 2002, Andréfouët et al. 2009). Cependant, l'espace inter-récifal va également abriter une gamme diversifiée d'habitats comprenant différents fonds de sables nus, mais également de nombreuses communautés épiphytes et benthiques comprenant des suspensivores actifs et passifs, des lits de macroalgues, d'herbiers ou encore de pâtés coralliens isolés (Fig.9) (Cappo et al. 2007, Fitzpatrick et al. 2012, Eduardo et al. 2018).



**Figure 9 : Images de la zone inter-récifale du lagon de Nouvelle-Calédonie et de la diversité des habitats avec a) communautés végétales, b) fonds de vase avec faune diverse enfouie c) fonds blancs avec abondance de gastéropodes et d) colonies isolées de corail. © IRD/Florian Baletaud.**

Cet espace lagonaire est également exploité pour sa ressource halieutique à travers le monde, d'autant que son étendue le rend plus accessible par les pêcheries que les récifs coralliens, notamment par chalutage, bien plus destructeurs pour la biodiversité (Thrush & Dayton 2002, Tillin et al. 2006, Eduardo et al. 2018, Halpern et al. 2019).

Il existe pourtant un lien non négligeable entre les récifs coralliens et la zone inter-récifale. En effet, des espèces mobiles associées aux récifs coralliens vont utiliser la zone inter-récifale pour se nourrir sur les fonds de sable, comme zone d'abris au stade juvénile dans les herbiers, de couloir de migration ou encore de refuge (Langlois et al. 2005, McMahon et al. 2012, Cinner et al. 2016, Sambrook et al. 2019). Par exemple, la vieille des palétuviers (*Lutjanus argentimaculatus*) est un poisson associé au récif corallien qui effectue sa phase juvénile en mangrove, puis transite à travers le lagon lors de sa croissance, pour ensuite vivre sur le récif corallien, avant

de migrer vers les environnements plus profonds de la pente externe des récifs méso-photiques (Russell & McDougall 2005).

La biodiversité de cette zone inter-récifale doit donc encore être positionnée par rapport aux récifs coralliens, avec notamment la fraction qui est partagée entre les deux écosystèmes. Si la zone inter-récifale ne partage qu'une faible portion de sa diversité totale avec celle des récifs coralliens, alors l'écosystème inter-récifal aura une unicité importante et nécessite une attention particulière avec des mesures ciblées de conservation face aux menaces déjà avérées sur cet espace. Dans l'hypothèse alternative où l'écosystème inter-récifal ne représenterait qu'une extension géographique de la biodiversité des récifs coralliens, alors son étendue pourrait agir comme réservoir de biomasse pour les espèces associées aux récifs. Cette hypothèse dénoterait également le manque de protection de la biodiversité d'un écosystème récifo-lagonaire dont les aires marines protégées se concentrent majoritairement sur les récifs coralliens (Mumby & Hastings 2008, Klein et al. 2015).

Parallèlement, la seule biodiversité marine qui peut rivaliser avec les récifs coralliens serait celle des environnements profonds (Knowlton et al. 2010, Danovaro et al. 2017). Cette diversité peut se retrouver à proximité immédiate des récifs coralliens à partir du tombant. Elle reste cependant plus inaccessible par sa profondeur. La question de la comparaison devient alors intéressante, notamment sur la distribution de cette biodiversité profonde et ses écosystèmes associés comme les monts sous-marins, environnement isolés considérés comme riches, mais également exploités (Rogers 2018).

## 4 - L'ENVIRONNEMENT PROFOND ET LES MONTS SOUS-MARINS

### 4.1 Energie et ténèbres : stratégies des profondeurs

*« Nous connaissons mieux la surface de la lune que les profondeurs de l'océan. »*

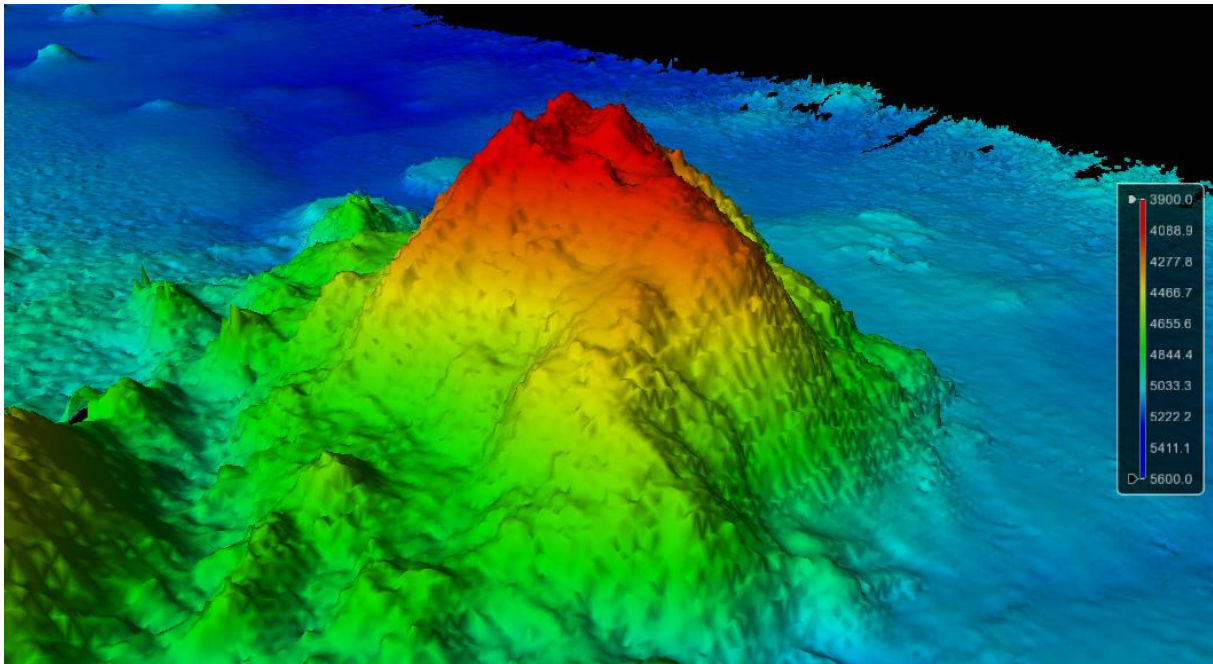
(Traduction de Danovaro et al., 2017)

La surface occupée par les environnements profonds recouvre 95% des océans, et pourtant seulement 0.0001% a été explorée, faisant de cet environnement le moins étudié du monde (Danovaro et al. 2017). Les paradigmes des environnements profonds ont pourtant récemment évolué grâce à l'avènement des nouvelles technologies. Il a été montré que la biodiversité était plus forte qu'estimée, avec plus de 1,5 millions d'espèces qui seraient en attente d'être découvertes (Danovaro et al. 2017). La perception de cet environnement comme « ayant toujours faim » a également été réprouvée en montrant une disponibilité en ressource supérieure à celle précédemment évaluée (Druffel & Robison 1999, Danovaro et al. 2014). Les stratégies écologiques se retrouvent cependant grandement influencées par l'absence graduelle de lumière, occasionnant une transition vers un régime hétérotrophe voire également chimiotrophe à partir de la zone des 200 à 300 mètres (Littler et al. 1991, Danovaro et al. 2014, Woolley et al. 2016, Rogers 2018). Les connaissances sur la proportion des taxons à travers la chaîne alimentaire restent restreintes, mais la prédation par les compartiments supérieurs, notamment les poissons, semble représenter un flux majeur de nutriments, notamment verticaux, à travers les environnements profonds et allant jusqu'à un couplage avec le milieu pélagique de surface (Drazen & Sutton 2017). Dans ce contexte, les monts sous-marins pourraient potentiellement concentrer les différentes espèces benthiques et pélagiques responsables de ces flux. La présence de sommets à différentes profondeurs pourrait alors illustrer la transition des stratégies écologiques, et des modifications de la biodiversité le long du gradient de profondeurs (e.g. Porteiro et al. 2013).

### 4.2 Les monts sous-marins

Les monts sous-marins sont des entités particulières dans le domaine profond. Ces élévations topographiques sont catégorisées en fonction de leur différence d'altitude entre leur base et leur sommet. On retrouve ainsi

les collines (sommet inférieur à 500 mètres de haut), les buttes (sommet supérieur à 500 mètres) et les montagnes sous-marines dont le sommet est à plus de 1000m au-dessus de sa base (Yesson et al. 2011). Les monts sous-marins peuvent se retrouver à des profondeurs abyssales ou bien affleurer la surface de quelques mètres (Fig.10). La surface totale des monts sous-marins à l'échelle mondiale représente une surface équivalente à celle de l'Europe (Kvile et al. 2014). Plus de 170 000 monts ont été identifiés, mais moins de 0.002% ont été échantillonnés jusqu'à présent (Rogers 2018). Une des différences majeures entre les monts sous-marins et les îles ou atolls, serait l'absence de terre et donc d'apports à travers le ruissellement d'eau douce et autres influx terrigènes (Werner et al. 2017, Thibault et al. 2022). Cependant leur définition reste malléable en fonction des disciplines, avec les géologues qui considèrent que les atolls correspondent à des monts émergés, ou des biologistes marins qui peuvent également considérer des atolls coralliens comme des monts (Staudigel et al. 2010, Barnett et al. 2012). Les monts sous-marins représentent au final des anomalies topographiques qui modifient les propriétés de l'océan environnant. A large échelle, les monts vont être générateurs de tourbillons et favoriser le mélange des différentes masses d'eau (Lavelle & Mohn 2010). A l'échelle individuelle des monts, les courants incidents vont pouvoir générer un phénomène appelé « colonnes de Taylor », qui produit une remontée des isolignes physico-chimiques sur le mont, occasionnant l'équivalent d'un upwelling jusqu'au sommet (Lavelle & Mohn 2010, Rogers 2018). Cette remontée de nutriments pourrait alors être une des raisons pour lesquelles la production primaire est généralement plus élevée sur leur sommet (Leitner et al. 2020). D'autres phénomènes comme les vagues internes ou les amplifications liées à la marée sont également soupçonnés d'avoir un effet, voire une synergie sur la complexité de la circulation autour des monts, et donc de leur particularité au niveau des différents compartiments écologiques comme la production primaire et secondaire, la rétention larvaire, la forte biomasse ichthyologique et l'abondance de grands prédateurs (Rogers 2018).



**Figure 10 : Vue 3D issue de relevés multifaisceaux d'une montagne sous-marine de 1100 mètre de haut identifiée dans l'océan pacifique. © University of New Hampshire.**

Un des paradigmes gouvernant les monts sous-marins repose sur leur plus forte diversité et biomasse que sur les environnements adjacents (Zeppilli et al. 2014, Cambra et al. 2021). Même si cette idée est majoritairement basée sur des données qualitatives (Rowden et al. 2010a), certaines études récentes commencent à le démontrer. Il est même question de considérer les monts comme des hotspots de biodiversité (Morato et al. 2010), des oasis de biomasse (Samadi et al. 2006, Rowden et al. 2010b) ou encore des refuges pour la mégafaune (Letessier et al. 2019). Ces statuts sont accompagnés par une accumulation de preuves des impacts anthropiques sur ces monts avec notamment une surexploitation des pêcheries, la destruction de l'habitat par le chalutage et dragage ainsi que l'exploitation minière (Salmerón et al. 2015, Rogers 2018, Bell et al. 2021).

Il devient ainsi critique de combler certaines lacunes fondamentales sur la connaissance de la biodiversité des monts sous-marins, notamment sur les facteurs pouvant influencer sur la distribution de leur biodiversité. Cette thèse va explorer les communautés de poissons de différents monts dans des conditions environnementales et de pressions humaines différentes. Ces résultats devraient ainsi avoir une répercussion sur la connaissance fondamentale autour des monts, mais également sur les espèces d'intérêt qui composent les pêcheries démersales profondes, majoritairement



constituées de poissons. Dans l'océan Pacifique, les connaissances sur ces pêcheries sont très parcellaires et méritent que l'on s'y intéresse dans un cadre où la ressource est exploitée toujours plus profondément (Morato et al. 2006).

## 5 - LES PECHERIES D'ESPECES DEMERSALES PROFONDES DU PACIFIQUE

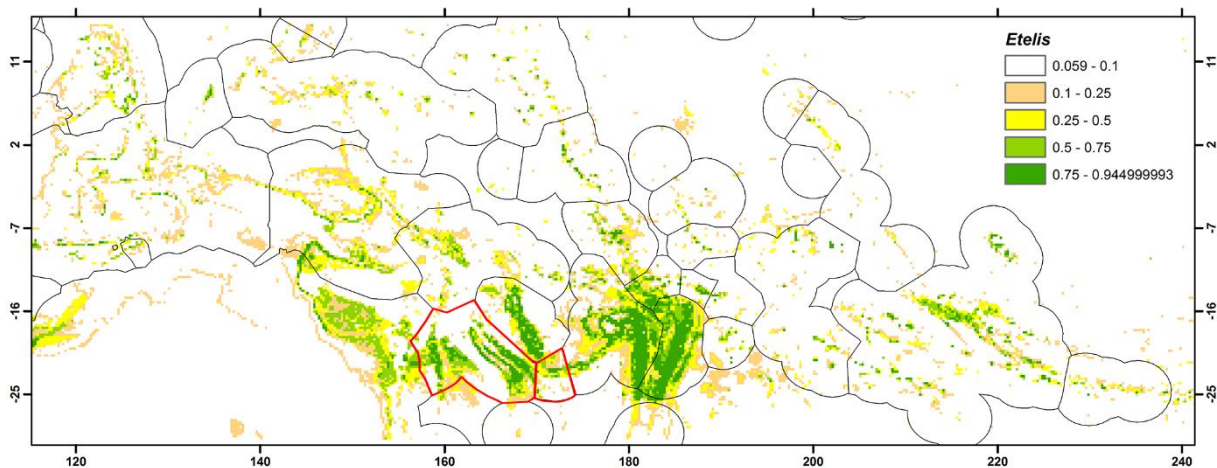
### 5.1 Généralités

Dans le Pacifique, les pêcheries profondes occupent une place importante dans la consommation locale mais aussi pour leur valeur culturelle et récréative (Dalzell et al. 1997). Leur essor commercial a débuté dans les années 1970 afin d'alléger la pression de pêche sur les récifs coralliens mais s'est globalement effondrée à partir des années 1990 (Williams et al. 2012). Aujourd'hui, ces pêcheries sont majoritairement de subsistance mais peuvent encore être d'importance commerciale dans les pays développés comme la Nouvelle-Calédonie ou Hawaii (Newman et al. 2016). Les captures de cette pêche ont généralement lieu entre 100 et 400m de fond sur les pentes externes, les monts sous-marins ou d'autres reliefs submergés (Newman et al. 2016). Cette pêche se pratique majoritairement à la ligne ou la palangre de fond, traditionnellement à l'aide de moulinets à main en bois ou des moulinets électriques voire hydrauliques dans les sociétés plus développées (Newman et al. 2016). Si les pêcheries démersales profondes regroupent environ 200 espèces seulement dans l'océan Pacifique Ouest (Dalzell & Preston 1992), les espèces débarquées regroupent communément les vivaneaux, groupe de la famille des Lutjanidae associés aux genres *Etelis*, *Pristipomoides*, *Aphareus* et *Aprion*. D'autres espèces sont capturées et varient en fonction des pays et rassemblent entre autres des loches (Serranidae), des Lethrinidae, des brêmes (Bramidae), le saumon des dieux (Lampridae) ou encore le poisson huile (Gempylidae).

### 5.2 Les vivaneaux

Les premières espèces de vivaneaux peuvent se retrouver dès 100m de fond, mais la dynamique de ces poissons se rapproche plus des espèces profondes (Newman et al. 2016). Sédentaires, leur habitat de prédilection est hautement structuré par la bathymétrie ainsi qu'une rugosité et une pente forte (Gomez et al. 2015) (Fig.11). Leur longévité s'élève à 30 ans en moyenne, et jusqu'à 56 ans pour le chien rouge (*Etelis carbunculus*) (voir annexe 1 pour la liste illustrée des vivaneaux présents en Nouvelle-Calédonie). Leur maturité sexuelle reste relativement précoce mais variable en fonction des espèces avec une maturité atteinte pour 50% d'une cohorte

(classe d'âge) entre 1 et 5 ans d'âge, sauf pour le vivaneau poulet (*Pristipomoides multidens*) (8 ans) (Newman et al. 2016, Wakefield et al. 2020). Leur cycle de vie incluant une longue phase larvaire (40 à 180 jours) semble répartir les populations de vivaneaux assez uniformément à travers l'Indopacifique, avec toutefois une structuration forte dans certaines localités comme Hawaii (Newman et al. 2016). De plus, des études récentes montrent que le chien rouge (*E. carbunculus*), réparti dans toute la région Indopacifique, semble être subdivisé en deux sous-espèces (*Etelis carbunculus* et *Etelis boweni*) avec *E. boweni* représentant en réalité 80% des chiens rouges attrapés en Nouvelle-Calédonie. *E. boweni* semble être plus réparti dans la région Indopacifique Sud (Loeun et al. 2014, Andrews et al. 2016, 2021). Généralement, aucune espèce de vivaneaux n'est endémique à la Nouvelle-Calédonie. Les prix au kilogramme étaient déjà de 20\$ US sur le marché en 2014 (Loeun et al. 2014), ce qui est similaire au prix observé en 2019 au marché de Nouvelle-Calédonie (2131-2397 XPF/kg) (Affaires Maritimes 2019). Les pêcheries de vivaneaux manquent encore aujourd'hui de mesures de gestion dans la région Indopacifique et plusieurs appels ont déjà été émis pour mieux évaluer les stocks et proposer une meilleure gestion (Newman et al. 2016).



**Figure 11: Projection des modèles de distribution des espèces du genre *Etelis* et sa probabilité de présence à l'échelle du Pacifique Sud-Ouest (ZEE de Nouvelle-Calédonie surlignée en rouge). Figure modifiée issue de Gomez et al. (2015).**

### 5.3 Les pêcheries de vivaneaux en Nouvelle-Calédonie

Quatorze espèces de vivaneaux sont recensées en Nouvelle-Calédonie (Annexe 1). Il a été montré que 40% de la ZEE de Nouvelle-Calédonie recouvre un habitat favorable pour ces espèces (Fig.11) (Gomez et al. 2015). Dix espèces semblent majoritairement ciblées par les pêcheries,

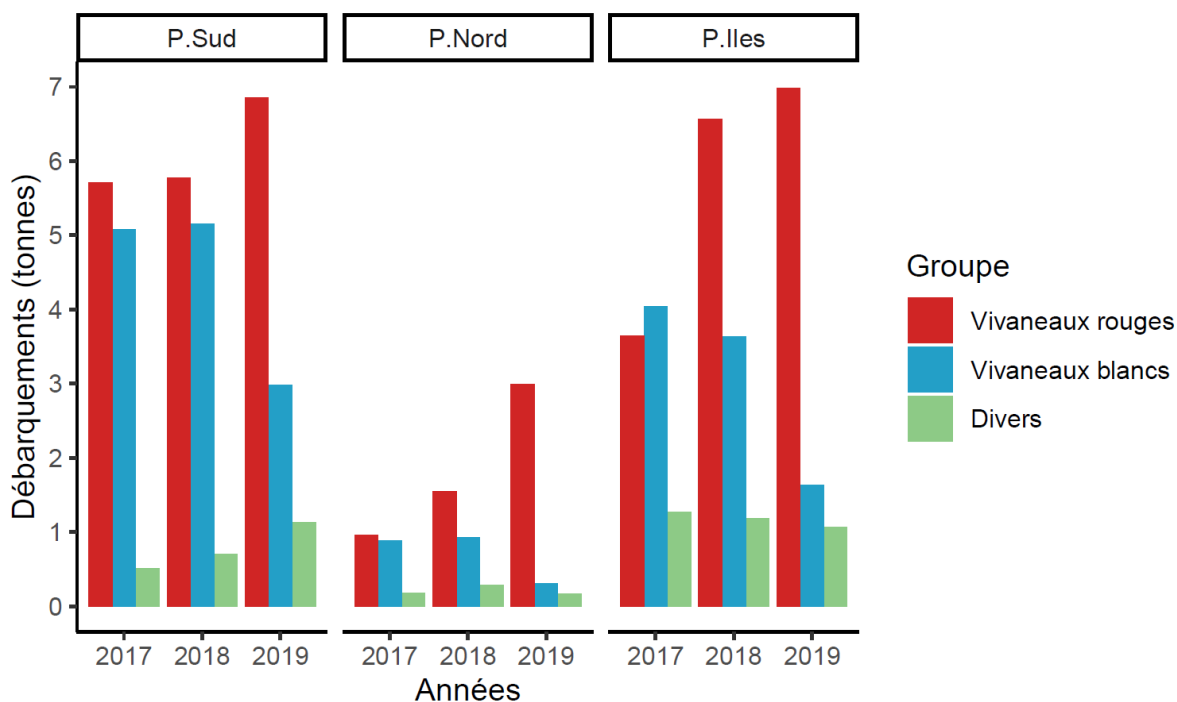
dont quatre principales : le chien rouge (*Etelis carbunculus/ E. boweni*), le vivaneau flamme (*E. coruscans*), le vivaneau rose (*Pristipomoides filamentosus*) et le vivaneau jaune (*P. flavipinnis*). Les noms communs associés à ces espèces sont variables, donnant pour la plupart un regroupement simplifié entre elles lors des débarquements. Ces regroupements diffèrent également en fonction des provinces de Nouvelle-Calédonie (Sud, Nord, Îles) (e.g. « vivaneaux rouges divers », « vivaneaux roses divers », ou même « Vivaneaux »). L'état de cette prise d'information ne permet pas aujourd'hui de travailler à l'échelle des espèces mais il est possible de classer plus généralement les prises de vivaneaux en Nouvelle-Calédonie en groupant les espèces appartenant aux vivaneaux dits « blancs » (présents majoritairement sur les pentes entre 100 et 250m de fond) et « rouges » (vivant plutôt entre 200 et 500m, voir Annexe 1 pour la classification).

Les premières données de pêche néo-calédonienne ciblant les poissons démersaux profonds remontent à la fin des années 1970. Ces données regroupent des campagnes scientifiques, expérimentales, exploratoires et commerciales exercées jusqu'en 1995 qui ont eu pour objectif de caractériser les principales espèces de cette pêcherie et leurs rendements dans l'espace de la ZEE néo-calédonienne. En 1990, cette pêcherie ne représentait que 0.6% du tonnage total, soit en moyenne 50 tonnes par an (Virly 1997).

Le début du suivi des débarquements de vivaneaux semble remonter à 1993 avec un premier enregistrement des espèces et de leur poids en province Nord. L'effort de suivi historique diffère par province avec une donnée mensuelle partielle de 1997 à 2007 pour la province Nord (espèces et poids). La province Sud dispose de données à partir de 2000 avec les dates, durées, lieux, effectifs, groupes d'espèces et leur poids (Loeun et al. 2012). Aujourd'hui ces deux provinces mettent à disposition une fiche de pêche qui renseigne également le chiffre d'affaires (Prioul et al. 2021). Ces fiches sont déclarées en début d'année suivante par les pêcheurs, lors de leur renouvellement d'autorisation de pêche (Prioul et al. 2021). Enfin la province des Iles Loyautés récolte depuis 2006 des informations sur les sorties de pêches accompagnées du lieu, du matériel, des espèces, du nombre et du poids des captures, ainsi que les conditions météorologiques (Loeun et al. 2012). Ces données sont récoltées au sein des trois structures présentes sur les îles loyautés : l'UCPM de Lifou et Ouvéa et l'association

des pêcheurs de Maré (Prioul et al. 2021). Récemment, un suivi des prises assisté par intelligence artificielle au marché de Nouméa par l'Observatoire des pêches est en cours de déploiement. La prise d'une photo des individus pesés sur une balance et une règle est traitée par un algorithme de détection qui identifie la mesure sur la règle et le poids affiché sur la balance. Ces données sur les vivaneaux renseignent une nouvelle base de données utile à leur gestion.

Ces différentes données donnent un état général de prises majoritairement constituées de vivaneaux rouges, puis en moindre mesure de vivaneaux blancs (Loeun et al. 2012). Ces proportions historiques sont en concordance avec les derniers débarquements répertoriés des années 2017 à 2019 (Fig.12). Ces débarquements récents montrent un volume similaire et relativement régulier entre la province Sud (11.5 tonnes/an) et la province des Îles (10 tonnes/an), tandis que la province Nord semble augmenter progressivement ses débarquements en passant de 2 à 3.5 tonnes sur ces trois ans. Ces volumes correspondaient à 3% des débarquements en 2019 sur l'ensemble de la pêcherie côtière (Prioul et al. 2021).



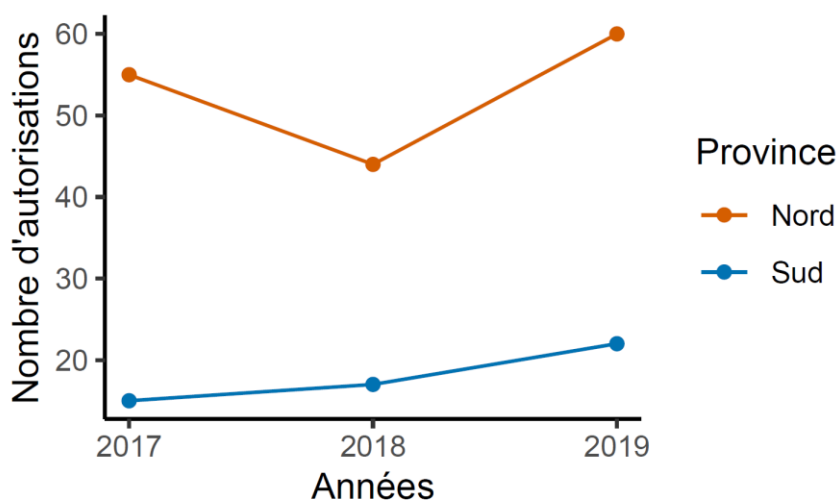
**Figure 12: Débarquements des pêcheries démersales profondes rapportés par l'observatoire des pêcheries côtières pour les années 2017 à 2019. Les vivaneaux rouges regroupent le genre *Etelis*. Les vivaneaux blancs les genres *Pristipomoides*, *Aphareus*, *Randallichthys*. Les espèces associées aux captures diverses sont répertoriées en annexe. Données issues de l'Observatoire des pêches de Nouvelle-Calédonie.**

#### 5.4 Problématique de la gestion des vivaneaux

Des travaux préliminaires publiés en 2012, intitulés « Éléments pour la gestion durable des stocks de vivaneaux profonds de Nouvelle-Calédonie » et réalisés dans le cadre du programme ZONECO (Loeun et al. 2012), ont rassemblé toutes les informations disponibles à l'époque sur les vivaneaux et se sont intéressés à une première tentative d'évaluation de l'état des stocks. Leur étude a permis de confirmer la littérature actuelle à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie indiquant que les populations de *Etelis carbunculus* et de *E. coruscans* n'étaient respectivement pas séparées génétiquement dans l'espace. Ceci indique que le stock de ces deux espèces de vivaneaux semble être constitué chacun d'une seule population en Nouvelle-Calédonie. Cependant d'autres études sont nécessaires pour confirmer si cette population est bien unique car l'échantillonnage de l'époque ne représente pas l'ensemble du territoire néo-calédonien. Il a reposé sur deux points de pêche en province des Iles Loyauté (Lifou et Maré), d'un seul point en province Nord (Touho) et deux points en province Sud (La Foa et Nouméa).

Les perspectives de ce dernier rapport comptaient sur l'amélioration de la collecte de la donnée dans le temps et dans la qualité par les pêcheurs (effort, lieux, typologie...) et aux débarquements (mesures de tailles, identifications...). Ce déficit d'information est aujourd'hui, 10 ans plus tard, encore une contrainte majeure malgré la mise à disposition des carnets de pêches qui sont remis sporadiquement avec un taux de couverture qui varie entre les provinces (80% de remise en province Sud, 49% en province Nord et 0% en province des Îles en 2019) (Prioul et al. 2021).

L'exploitation des pêcheries démersales profondes en Nouvelle-Calédonie est régie par une autorisation officielle délivrée auprès des pêcheurs qui leur permette de changer de type de pêche au besoin pour assurer leurs prises. Cette autorisation inclusive leur permet de passer de la pêche pélagique à la pêche profonde jusqu'à la côtière. Ces autorisations ont peu augmenté au cours des années 2017 à 2019 avec une cinquantaine de licences en province Nord et un peu moins de vingt en province Sud (Fig.13).



**Figure 13 : Nombre d'autorisations permettant la pêche des vivaneaux délivrées par les provinces Sud et Nord (Données absentes pour la province des Îles Loyautés). Données issues de l'Observatoire des pêches de Nouvelle-Calédonie.**

La gestion durable des stocks de poissons exploités est cruciale aujourd'hui, que ce soit à l'échelle locale comme à l'échelle mondiale (Palomares et al. 2020). Il semble exister aujourd'hui un terrain favorable au développement d'une gestion des pêcheries démersales profondes en Nouvelle-Calédonie. Le manque évident de données issues des débarquements pourrait être complété par des méthodes nouvelles et modernes.

Un besoin fort de méthodologie et de technologie est donc ressenti pour mieux étudier les différents habitats marins, leur diversité et leur ressource. Ce projet de thèse a également pour ambition de participer au développement d'une ingénierie sous-marine de nouvelle génération en s'appuyant sur les dernières technologies de génétiques (ADN environnemental – ADNe) et d'intelligence artificielle (*deep learning*) afin de mesurer la biodiversité mais aussi détecter, identifier puis compter automatiquement des espèces d'intérêt sur des images issues de stéréocaméras appâtées. Ces méthodes présentées dans la prochaine partie semblent avoir les capacités d'explorer les environnements évoqués comme les récifs coralliens, les vastes fonds inter-récifaux du lagon et les environnements profonds. Elles devraient également avoir le potentiel de compléter des méthodes traditionnelles dans le domaine opérationnel, élément thématique pour cette thèse CIFRE.



## 6 - LES NOUVELLES TECHNOLOGIES AU SERVICE DE LA SCIENCE

Les nouvelles technologies transforment nos modes de vie et nos pratiques professionnelles. Dans le domaine de l'ingénierie environnementale sous-marine, les méthodes utilisées en routine restent cependant très largement traditionnelles, parfois coûteuses, difficiles à mettre en œuvre, voir peu efficaces sur certains habitats comme les fonds meubles de lagons et les habitats profonds. Ceci est paradoxal alors même que la protection de la biodiversité commence à parvenir au cœur de l'agenda politique planétaire et que les contraintes fortes d'accessibilité inhérentes à l'environnement sous-marin appellent à un saut technologique plus encore que partout ailleurs sur la planète. Deux technologies récentes commencent à se démocratiser aujourd'hui dans l'environnement marin : le metabarcoding de l'ADN environnemental et l'intelligence artificielle pour la détection, l'identification et le comptage d'espèces sur des images vidéo sous-marines.

### 6.1 Metabarcoding de l'ADN environnemental

L'analyse de l'ADN environnemental (ADNe) se définit par la collecte et l'analyse de matériel génétique naturellement émis par les différents organismes à travers leur peau, leur mucus ou encore leurs déjections dans la nature (e.g. sédiments, eau ou glace) (Taberlet et al. 2012, 2018, Bohmann et al. 2014, Garlapati et al. 2019). L'eau récoltée dans l'environnement est filtrée pour retenir les fragments d'ADN des organismes. Ces fragments sont extraits du reste du matériel biologique, et une partie de cet ADN, correspondant à une chaîne de nucléotides discriminante des espèces (appelée marqueur), est ciblée et amplifiée par réaction en chaîne par polymérase (PCR) pour ensuite être séquencée et identifiée (Fig.14). Les premières utilisations de l'ADNe remontent aux années 1980 pour la détection de bactéries dans les sédiments marins (Ogram et al. 1987). Il existe différents types d'analyses possibles avec l'ADN environnemental comme le barcoding pour détecter une seule espèce, le metabarcoding pour tout un groupe d'espèces, la métagénomique pour les fonctions associées à des espèces ou encore la metatranscriptomique qui s'intéresse à la production des organismes (Taberlet et al. 2012, Garlapati et al. 2019). La démocratisation de cette technique s'est effectuée récemment grâce aux nouvelles méthodes de séquençage ultrarapides NGS (*Next Generation Sequencing*) permettant de séquencer l'ADN de

potentiellement tout un écosystème en un temps record et ainsi grandement réduire les coûts associés à cette technique (Garlapati et al. 2019).

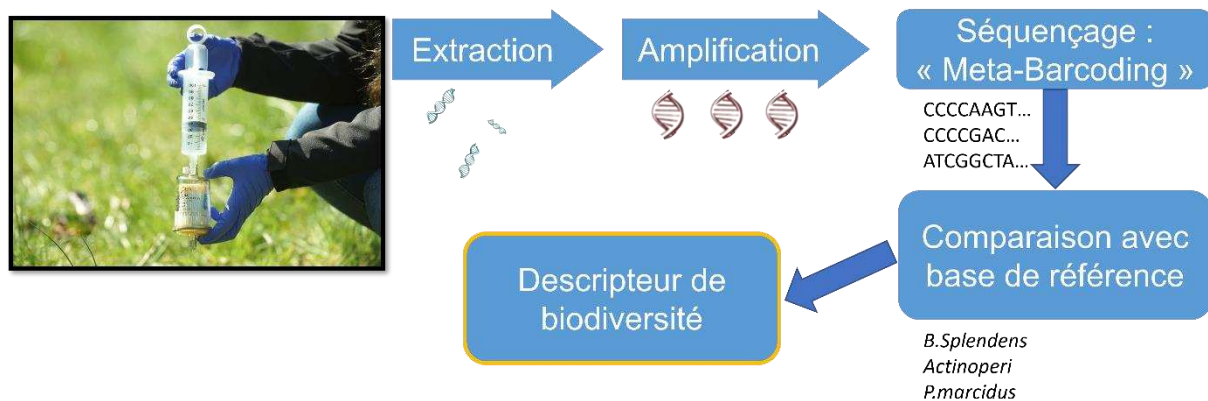


Figure 14 : Concept du metabarcoding de l'ADN environnemental. Photographie © Spygen.

Le metabarcoding de l'ADN environnemental est donc une approche qui permet de détecter de multiples espèces en identifiant leur différentes séquences ADN sans pour autant savoir qu'elles sont présentes dans le milieu étudié (Valentini et al. 2016, Yamamoto et al. 2017). Le groupe d'espèce doit être déterminé en amont et peut théoriquement intégrer l'ensemble des espèces possibles (des bactéries aux vertébrés, e.g. Stat et al. 2017), ou bien un groupe général comme les poissons (e.g. Mathon et al. 2022) ou particulier comme les requins (e.g. Bakker et al. 2017). Un compromis est cependant nécessaire entre la complexité des marqueurs (e.g. COI, ADN mitochondrial 12s, ARN 16s), et la taille des fragments récoltés qui se dégradent avec le temps dans l'environnement (Taberlet et al. 2012). De plus, l'utilisation de *primers* ou amorces, qui permettent d'amplifier par PCR ces marqueurs de l'ADN des espèces doit également être capable de détecter toutes ces espèces cibles (Miya et al. 2015, Valentini et al. 2016). Les marqueurs et *primer* utilisés doivent donc être adaptés à la question posée.

L'ADNe émerge ainsi en tant que nouvelle méthode robuste et non-invasive permettant la détection et l'identification de potentiellement n'importe quelle espèce à travers n'importe quel écosystème (Bohmann et al. 2014, Thomsen & Willerslev 2015, Deiner et al. 2021). Sa capacité à intégrer la diversité à une échelle spatiale supérieure à celle des techniques traditionnelles lui donne le potentiel de largement surpasser ces dernières. Cependant, plusieurs challenges majeurs lui sont encore imposés. Ils

concernent notamment 1) les capacités de détection des espèces dépendantes du choix du marqueur, ou du primer, et de manière plus générale de tout le procédé laboratoire et bio-informatique pour obtenir les séquences ; 2) la limitation à la richesse spécifique (même si l'abondance donne de premiers résultats, Deiner et al. 2021, Wang et al. 2021) ; 3) l'assignement taxonomique des séquences dépendant d'une base ADN de référence généralement incomplète et 4) la dynamique de l'ADN environnemental face à sa dégradation dans le milieu naturel parfois très variable (Beng & Corlett 2020).

Plusieurs études se sont déjà penchées sur la thématique des communautés de poissons sur les récifs coralliens. Il a notamment été montré que la méthode ADNe surpassait effectivement les techniques traditionnelles comme les comptages en plongée, que ce soit pour la diversité de tous les poissons de récif ou seulement des requins (Boussarie et al. 2018, Polanco Fernández et al. 2021). Si des études se sont déjà intéressées séparément aux poissons sur les récifs coralliens, ou aux environnements profonds (e.g. McClenaghan et al. 2020), aucune étude ne s'est focalisée sur la zone inter-récifale et les monts sous-marins en particulier (mais voir Gargan et al. 2017). Cette thèse s'intéresse ainsi à l'utilisation de techniques existantes de metabarcoding de l'ADN environnemental afin d'étudier et comparer la diversité des espèces de poissons dans différents environnements marins connus (les récifs coralliens) et moins connus (la zone inter-récifale et les monts sous-marins).

Afin de compléter les connaissances écologiques et indices de biodiversité des populations ichtyologiques issues de cette méthode, le déploiement de stéréo-caméras appâtées a été réalisé dans le cadre de ce travail de thèse.

## 6.2 Les stéréo-caméras appâtées

Les stéréo-caméras appâtées ou « S-BRUVS » pour *Stereo Baited Remote Underwater Video Station* en anglais représentent la technique assistée par vidéo la plus utilisée dans le monde scientifique (Whitmarsh et al. 2017, Langlois et al. 2020). Cet outil permet de mettre en évidence les variations spatio-temporelles au sein des communautés d'espèces

appartenant à la faune mobile qui sont identifiables visuellement, notamment les communautés de poissons (Fig.15).



**Figure 15 : Dispositif BRUVS et image obtenue sur caméras lors d'un déploiement sur le récif corallien. © IRD/Florian Baletaud.**

La première utilisation en science de ce type de dispositif vidéo remonte à 1995 à Hawaii pour une étude portée sur l'évaluation de l'abondance de juvéniles de vivaneaux (Ellis & Demartini 1995). Ce sont cependant les australiens qui sont à l'origine du concept du « BRUVS » et qui ont réalisé la majorité de la science réalisée avec cette méthode (61% des publications associées à l'utilisation des BRUVS en 2017, Whitmarsh et al. 2017). La configuration en stéréo (avec deux caméras légèrement tournées vers l'intérieur) permet la mesure de taille sur les images, et ainsi l'estimation de la biomasse des poissons via une simple relation taille-poids (Taylor & Willis 1998). Cette technique non extractive a montré ses preuves pour évaluer les variations spatio-temporelles des espèces, de leur abondance, de leur taille et de leur biomasse au sein des assemblages de poissons (Watson et al. 2010, Harvey et al. 2013, Malcolm et al. 2015, Bornt et al. 2015).

Comparée à d'autres techniques, les BRUVS montrent notamment une corrélation robuste avec de multiples techniques traditionnelles de pêche (Cappo et al. 2003, 2004, Langlois et al. 2012, 2015). La comparaison avec les comptages en plongée montre que les assemblages observés sont très similaires entre les deux techniques, même si la plongée permet d'observer un plus grand nombre d'espèces cryptiques (petites et cachées) tandis que les BRUVS peuvent mieux observer des espèces plus rares et carnivores (Lowry et al. 2012, Cheal et al. 2021). Les techniques mixtes de vidéo assistées par plongeur (« DOV » pour *Diver Operated Video*), de vidéo tractées (STV pour *Slow Towed stereo-Video*) ou encore de robots

autonomes (ROV pour *Remotely Operated Vehicle*) se sont révélées être généralement moins robustes (Langlois et al. 2010, Schramm et al. 2020b a). Il a également été montré une meilleure détection des assemblages sur herbiers pour des caméras non-appâtées par rapport à des comptages en plongée (Zarco-Perello & Enríquez 2019).

Concernant l'appât, il apporte effectivement une robustesse supplémentaire au dispositif en rendant les répliques statistiquement plus similaires les uns avec les autres (Coghlan et al. 2017). Cet avantage rend cependant les densités estimées par surface biaisées, notamment à cause de la dispersion variable de l'appât causée par le courant, ou encore la vitesse de nage et d'attraction spécifique aux différentes espèces, voire aux individus (Harvey et al. 2007). Si les estimations de surface échantillonnées ont déjà été utilisées (Moore et al. 2013), le biais associé à l'appât encore aujourd'hui considéré comme méconnu (Langlois et al. 2020).

Un des intérêts majeurs de cette technique vidéo est sa standardisation méthodologique à travers un protocole défini (Langlois et al. 2020) et sa capacité à générer des jeux importants de données (e.g. Cappo et al. 2007, Osgood et al. 2019, MacNeil et al. 2020). Malgré quelques adaptations stratégiques pour les différents milieux, le dispositif physique peut être théoriquement déployé sur n'importe quel terrain. Des BRUVS ont déjà été déployés à toutes les profondeurs, de la surface jusqu'aux environnements profonds à plus de 8000 m (Bailey et al. 2007, Zintzen et al. 2012, Whitmarsh et al. 2017, Bond et al. 2018). De nombreux autres environnements ont également déjà été explorés comme les estuaires (Gladstone et al. 2012), les herbiers (Henderson et al. 2017), les rivières (Ellender et al. 2012, Schmid et al. 2017) ou encore l'environnement pélagique (Letessier et al. 2019). L'utilisation des BRUVS en ingénierie sous-marine débute également avec des études focalisées sur des installations industrielles comme des pipelines sous-marins (Bond et al. 2018, Schramm et al. 2020b, 2021), des éoliennes en mer (Griffin et al. 2016) ou encore pour l'évaluation d'indicateurs de stocks de poissons (Boldt et al. 2018, Ault et al. 2018).

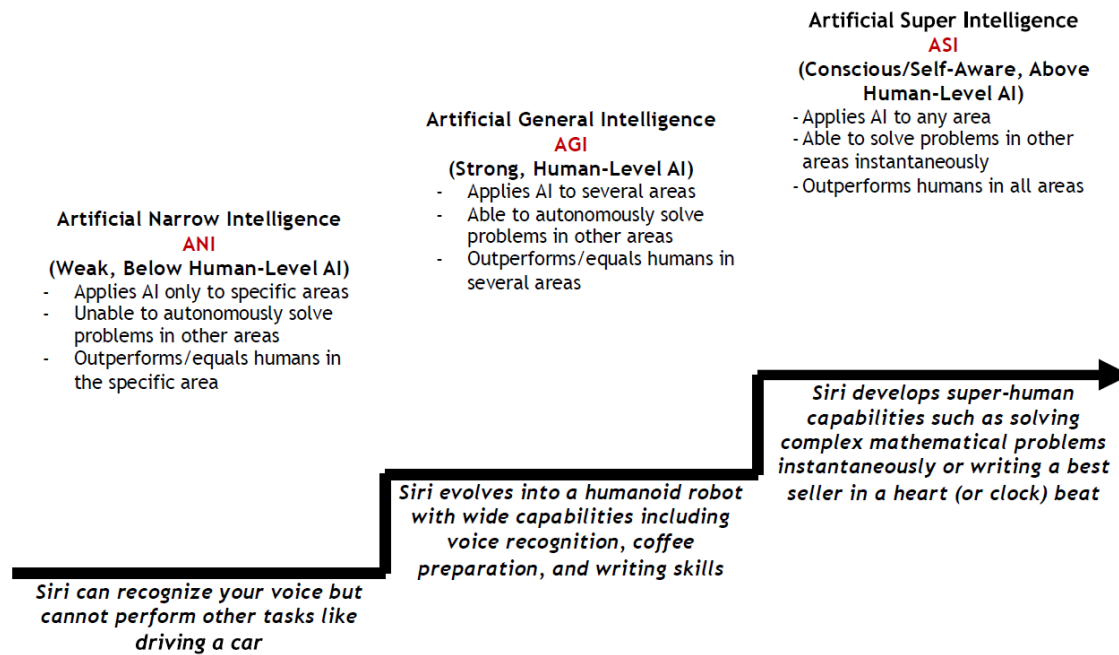
La versatilité et la donnée disponible avec cette technique vidéo en fait une méthode de choix pour étudier la biodiversité marine. Si des études ont déjà été menées sur des environnements comparables à la zone inter-récifale (e.g. Cappo et al. 2007), aucune étude ne semble exister sur les

sommets de monts sous-marins en dehors de dispositifs pélagiques (caméras suspendues en pleine eau, Letessier et al. 2019, Cambra et al. 2021). La contrainte majeure repose cependant sur les temps de traitement des vidéos générées sur le terrain. Ce traitement nécessite le visionnage total des séquences par un expert taxonomiste pour identifier, dénombrer et mesurer les tailles des individus apparaissant sur les images. Ce travail fastidieux, chronophage et couteux appelle à des solutions d'automatisation comme la détection et l'identification sur image par intelligence artificielle des différentes espèces, détaillée dans la section suivante.

### 6.3 L'intelligence artificielle pour la détection automatique sur images en écologie

L'intelligence artificielle (IA ou *Artificial Intelligence* - AI en anglais) est une science informatique dont l'objectif est de créer des machines « intelligentes ». Elle se définit directement par une intelligence qui se veut « humaine », ou bien qui va imiter en partie un comportement humain à travers la machine. Il existe trois catégories d'intelligence artificielle qui sont : la *Narrow AI* ou « IA restreinte », qui correspond à un entraînement ciblé pour réaliser une tâche particulière. La majorité des algorithmes informatiques existants et disponibles aujourd'hui correspondent à cette catégorie. Ensuite il y a la *Artificial General Intelligence (AGI)* ou « intelligence artificielle générale » qui est sensée disposer de capacités intellectuelles équivalentes au cerveau humain. Enfin, l'intelligence artificielle « super intelligente » (*Superintelligent AI*), qui surpasse le cerveau humain dans tous les domaines, y compris la créativité, la sagesse ou même les compétences (Fig.16, Kaplan & Haenlein 2019). Un avertissement est déjà mis en avant, la *Superintelligent AI* peut représenter une réalité et ainsi un domaine dangereux d'ici deux siècles environ (Alfonseca et al. 2021).



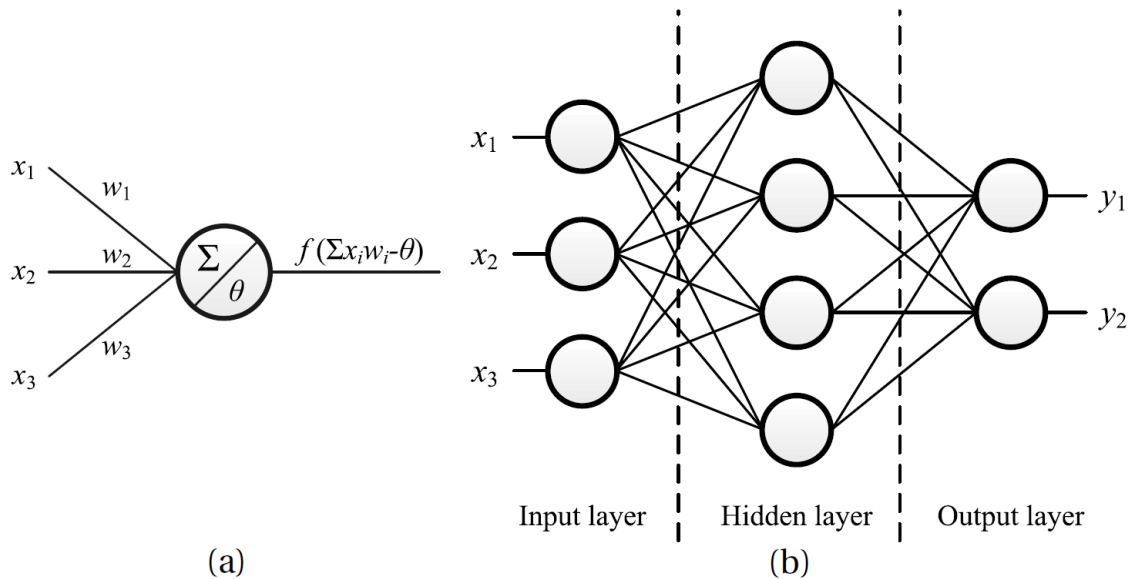


**Figure 16 : Les grandes catégories d'intelligence artificielle. L'exemple de Siri, la célèbre assistante smartphone est employée pour illustrer les capacités à venir dans ce domaine. Figure issue de Kaplan & Haenlein (2019).**

Le *Machine Learning* (ML) est un domaine de l'intelligence artificielle et une *Narrow AI*. Son concept repose sur les capacités d'un ordinateur à gérer des situations via un entraînement préalable, une analyse, une observation et/ou de l'expérience. C'est aujourd'hui l'un des meilleurs outils appliqué qui regroupe à la fois les méthodes de régression linéaires simples aux architectures complexes de *deep learning* (DL). On se réfère au *deep learning* généralement à travers les « réseaux de neurones profonds » (*Deep Neural Networks, DNN ou NN*). Ces algorithmes sont très efficaces dans la résolution d'analyses complexes comme la reconnaissance sur image ou de sons (LeCun et al. 2015). Le *deep learning* se définit aussi par sa capacité à apprendre sans avoir été programmé pour le faire.

Schématiquement, un réseau de neurone se base sur de petites unités de code qui imitent le fonctionnement d'un neurone de cerveau (Hastie et al. 2009, Zhou 2012, LeCun et al. 2015). Ces neurones sont des unités statistiques arrangées en couches interconnectées. La première couche (couche d'entrée ou *input layer*, Fig.17) dispose d'autant de neurones qu'il y a de variables d'entrée. Ces variables sont associées à un poids de connexion ( $w$ ). Les neurones agrègent alors toutes les valeurs issues de la couche précédente et les comparent à un seuil ( $\theta$ ). Si la valeur agrégée (le signal) est plus forte que le seuil, le neurone est « activé » à travers une

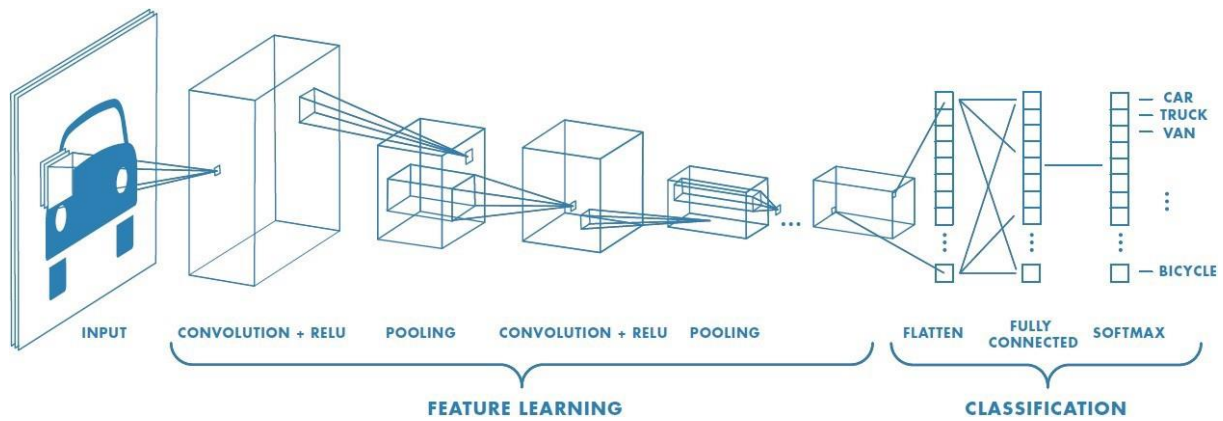
fonction d'activation et va générer un signal de sortie qui sera transmis à la couche suivante. Les couches suivantes sont appelées les couches cachées ou profondes. L'échange entre les neurones continue à travers les couches jusqu'à la dernière qui correspond à la prédiction de sortie. La phase d'apprentissage intervient lorsque les poids associés aux connexions ainsi que les seuils sont modifiés automatiquement pour générer au final une sortie qui correspond au mieux aux observations.



**Figure 17 : Illustration d'un neurone (a) et d'un réseau de neurone utilisé pour une classification binaire. Les  $x$  ( $x_1, x_2, x_3$ ) représentent des variables d'entrée, les  $w$  les poids associés aux connexions.  $\theta$  représente le biais associé à chaque neurone.  $y_1$  et  $y_2$  correspondent aux deux valeurs possibles prédites en sortie d'algorithme. Figure issue de Zhou (2012).**

L'analyse d'images par *deep learning* est un domaine qui suscite un fort intérêt grâce à l'amélioration drastique des puissances de calcul depuis une dizaine d'année (Krizhevsky et al. 2012). Le type d'algorithme le plus utilisé pour l'analyse d'image est le réseau de neurone à convolution (*Convolutional Neural Network* – CNN) (LeCun et al. 2015, Alzubaidi et al. 2021). L'apport majeur des réseaux à convolution est leur capacité à générer leurs propres variables d'entrée à partir d'une image brute, qu'ils transmettent ensuite à leurs couches de neurones. Ils sont ainsi capables de détecter automatiquement les caractéristiques intéressantes de l'image qu'ils vont subdiviser en entrée (Fig.18). Les convolutions vont réduire drastiquement le nombre de variables d'entrées générées à partir de la matrice de pixels de l'image. Le réseau de neurone qui reçoit ensuite ces variables va apprendre à interpréter l'image pour produire sa classification.





**Figure 18 : Concept schématique d'un réseau de neurone à convolutions. Une image brute est donnée en entrée dans cette architecture divisée en deux grandes étapes : 1) les couches de convolution qui vont prétraiter et réduire significativement le nombre de paramètres d'entrée de l'image brute pour 2) la classification par le réseau de neurones de la ou les caractéristique(s) intéressante(s) détectée sur l'image. Illustration issue de [towardsdatascience.com](https://towardsdatascience.com).**

Aujourd'hui cette méthode IA a des usages dans le domaine de la santé, de la sécurité et de l'écologie, notamment pour la détection d'animaux (Christin et al. 2019, Alzubaidi et al. 2021). Cela implique la détection de la mégafaune marine (Mannocci et al. 2022) ou également les poissons (Villon et al. 2016, 2018, 2021, Salman et al. 2016, Xu & Matzner 2018, Jalal et al. 2020).

Au cours de cette thèse, l'ambition dans le domaine de l'intelligence artificielle est de se positionner en tant qu'utilisateur d'un algorithme de *deep learning* existant, plus particulièrement un réseau de neurone à convolution (CNN) pour détecter et identifier des espèces d'intérêt sur les images issues de stéréo-caméras appâtées, pour lesquelles une « base de données images » a pu être construite dans les temps impartis.

#### 6.4 Objectifs et structure de la thèse

Les objectifs de cette thèse sont donc à la fois fondamentaux dans le domaine de la recherche sur la biodiversité, et appliqués dans le cadre du partenariat CIFRE et des méthodes utilisées.

Le premier objectif vise à étudier les communautés de poissons de différents environnements (récifs coralliens, inter-récif, monts sous-marins) à l'aide de méthodes modernes et standardisées. L'ambition est de comparer leur biodiversité de manière rigoureuse, dans un contexte où la diversité des espèces représente le levier majeur des actions de conservation, mais dont la perception subjective face aux méthodes

traditionnelles dédiées à chaque écosystème induit des efforts de protection potentiellement disproportionnés.

Le second objectif cherchera à discuter les limites, potentiels et apports de ces deux nouvelles technologies, l'ADN environnemental et le traitement automatique des vidéos, pour la recherche en écologie marine et dans le domaine opérationnel de l'ingénierie environnementale. Dans le cadre du partenariat CIFRE, les compétences et connaissances développées sur ces méthodes sont susceptibles d'être transférées dans le domaine appliquée.

Le troisième objectif va s'intéresser au développement d'un outil de traitement automatisé des vidéos par *deep learning* pour détecter, identifier et compter automatiquement des espèces d'intérêt sur images, notamment les espèces de vivaneaux présentes dans les environnements profonds.

En s'organisant autour de ces trois objectifs, cette thèse va chercher à répondre aux questions suivantes, subdivisées au sein de quatre chapitres rédigés sous format d'articles scientifiques :

- 1) *Comment se répartie la biodiversité ichthyologique au sein de la zone inter-récifale ?* Considérant la diversité des habitats composant la matrice inter-récifale et la surface importante qu'elle occupe, il est possible d'émettre l'hypothèse selon laquelle la distribution de la biodiversité au sein de cet environnement n'est pas homogène. A l'aide de caméras appâtées, le chapitre 1 va s'intéresser à déterminer comment la richesse, l'abondance et les assemblages des espèces de poissons dans la zone inter-récifale réagissent aux caractéristiques des différents habitats, mais également au gradient côte large qui caractérise ce vaste environnement.
- 2) *Comment se positionne la biodiversité de la zone inter-récifale par rapport à celle des récifs coralliens ?* Grâce à l'utilisation combinée de stéréo-caméras appâtées et de l'ADN environnemental, ce deuxième chapitre va comparer la diversité ichthyologique, mais aussi l'abondance et la biomasse au sein de ces deux écosystèmes de manière rigoureuse et standardisée. Il sera possible de tester les hypothèses selon lesquelles la zone inter-récifale peut soit représenter l'équivalent d'un désert, ou à l'inverse faire office de

réservoir pour les récifs coralliens voire de constituer un écosystème riche et unique.

- 3) *Quels facteurs environnementaux et humains vont influencer la diversité, la biomasse ou l'abondance des espèces sur des environnements présumés d'exception comme les monts sous-marins ?* Si la réponse à la question concernant la classification des monts sous-marins en tant que hotspot de diversité, oasis de biomasse ou refuge pour les espèces menacées est encore incomplète et débattue, l'étendue de la définition attribuée aux monts sous-marins pose la question plus large des influences majeures qui vont redistribuer leur biodiversité. A l'aide de stéréocaméras appâtées et d'ADN environnemental, le troisième chapitre va comparer des monts sous-marins avec des pentes externes profondes et un hotspot reconnu, les récifs coralliens, le long d'un double gradient d'influence environnementale et humaine. Il sera alors possible de repositionner, à l'échelle de la diversité ichthyologique, l'éventuel rôle des monts sous-marins et leurs caractéristiques particulières en tant que hotspot, oasis ou refuge.
- 4) *La technologie d'intelligence artificielle permet-elle aujourd'hui de créer un outil automatisé de détection, d'identification et de comptage d'espèces d'intérêt sur image sous-marine profondes ?* Le traitement automatique d'images de poissons dans le milieu naturel par intelligence artificielle a déjà été exploré. Cependant, peu d'études ont utilisé des images profondes soumises à leurs contraintes propres (e.g. fortes variations lumineuses) et aucune ne semble s'être intéressée au groupe des vivaneaux. Ce quatrième chapitre va déterminer la capacité d'une architecture commune de réseau de neurone à convolution (CNN) à détecter, identifier et compter des espèces de vivaneaux sur images issues de caméras appâtées pour faciliter le traitement manuel des données vidéos.





## Matériel et méthodes

Cette partie va décrire les missions réalisées et détailler les méthodes utilisées au cours de cette thèse ayant permis de générer la donnée exploitée au sein des différents articles rédigés. Cette partie présente et mesure la quantité des tâches réalisées en amont de la valorisation scientifique qui ne figurent pas dans les manuscrits d'articles.

Photo recto : Passerelle du Navire océanographique ALIS. © Florian Baletaud

## 1 - LA NOUVELLE-CALÉDONIE : UN LABORATOIRE DE SCIENCE

### 1.1 Une île particulière dans le Pacifique

La Nouvelle-Calédonie est un territoire français d'outre-mer situé au cœur du Pacifique à 1500 km des côtes Est australienne et Nord de la Nouvelle-Zélande (Fig.19). Elle se compose d'un archipel d'îles et d'îlots entourés par un vaste écosystème récifo-lagonaire. La plus grande île, la Grande Terre s'étend sur environ 400 km de long dans un axe Nord-Ouest/Sud-Est pour une largeur moyenne de 60 km. Elle est entourée par 1100 km de barrière de corail, une des plus grande du monde. On retrouve le long du flanc Est de la Grande Terre les îles Loyautés: Lifou, Maré, et Ouvéa, ainsi que des récifs isolés : Pétrie et l'Astrolabe. Dans la continuité Sud-Est de la Grande terre se situent l'île des Pins et la corne Sud du lagon. A l'opposé, au Nord, se trouve le Grand Lagon Nord, vaste portion du lagon abritant les Îles Belep, suivi au-delà de la barrière par les atolls d'Entrecasteaux, dont les îlots délimitent les dernières terres émergées dans cette direction. Plus éloigné, à environ 500 km au large de la côte Ouest de la Grande terre, se trouve le plateau des récifs de Bellona et Chesterfield, qui longent l'extrémité Ouest de la Zone Economique Exclusive (ZEE) néo-calédonienne. Enfin, une dernière portion à l'Est, occupée par trois îlots, Walpole, Matthew et Hunter, dont les deux derniers sont volcaniques, étendent la ZEE sur l'extrémité Est.

Ce sont ainsi 1 300 000 km<sup>2</sup> qui sont couverts sous la juridiction de la Nouvelle-Calédonie, régie par cinq différentes autorités : les trois provinces (Sud, Nord, des Iles Loyautés) dans leurs délimitations respectives au sein des eaux intérieures (<12 miles marins des côtes), le gouvernement de la Nouvelle-Calédonie au-delà, et l'état français pour certaines compétences de la recherche scientifique notamment. La Nouvelle-Calédonie abrite une population de 271 407 personnes (recensement 2019, [isee.nc](http://isee.nc)) avec sa capitale, Nouméa, abritant environ les deux tiers de la population.



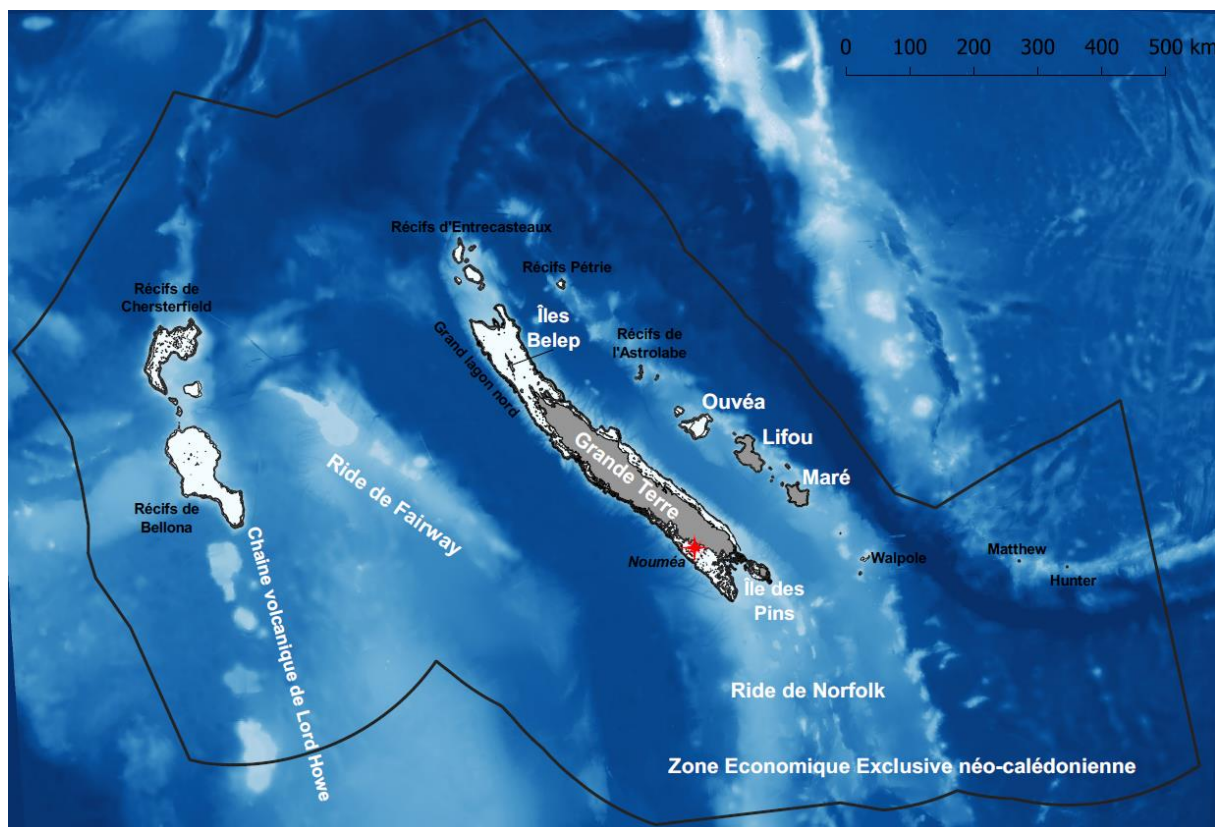


Figure 19: Carte de la zone économique exclusive (ZEE) de Nouvelle-Calédonie incluant les différentes élévations géologiques, îles et récifs principaux ainsi que la capitale, Nouméa. Délimitation des terres et récifs issue de Andréfouët et al. (2009). Bathymétrie à 100m (Shom-IRD 2021).

## 1.2 L'écosystème récifo-lagonaire néo-calédonien

Le lagon formé entre la grande terre et la barrière recouvre une superficie de 24 000 km<sup>2</sup>, pour un total de 36 000 km<sup>2</sup> en comptant l'ensemble des écosystèmes récifo-lagonaires inclus dans la ZEE calédonienne (notamment Bellona-Chesterfield) (Andréfouët et al. 2009). Le lagon est vaste avec généralement plusieurs kilomètres entre la côte et la barrière de corail (e.g. 19 km entre Nouméa et la passe la plus proche, Fig.20). L'intérieur du lagon a une profondeur variable allant de zones d'herbiers affleurants la surface à plus de 50m de fond. Seulement 12.5% de l'espace récifo-lagonaire de Nouvelle Calédonie est recouvert de récifs coralliens (Andréfouët et al. 2009). Le reste correspond à l'espace inter-récifal qui occupe ainsi 87.5% de lagon et dont les habitats sont largement moins connus, notamment à cause d'une profondeur plus élevée et d'une composition majoritaire de fonds sédimentaires plats (Chardy et al. 1988).



**Figure 20: Prise aérienne du lagon de la côte Ouest de la Grande Terre en Nouvelle-Calédonie.**  
© Florian Baletaud

La diversité sous-marine est considérée comme extraordinaire avec notamment plus de 1453 espèces de poissons habitant le lagon, sur les 2363 référencées en Nouvelle-Calédonie (Fricke et al. 2011). Considérée comme hotspot, notamment pour sa diversité marine (Mittermeier et al. 2011, Payri et al. 2019), la Nouvelle-Calédonie est également un sanctuaire composé de nombreuses aires marines protégées (42 en 2015, Payri et al. 2019), allant du classement au patrimoine mondiale de l'UNESCO à la réserve intégrale (dont l'entrée est interdite). Ces réserves sont réparties autour de la Grande Terre avec une forte proportion concentrée autour de Nouméa pour palier à une pression anthropique grandissante, ainsi que dans le parc naturel de la mer de corail sous compétence du Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie, afin de protéger notamment les récifs sauvages (Chesterfield, Bellona, Entrecasteaux...) situés à plus de 10 heures de navigation de Nouméa.

Les impacts sur le lagon sont multiples. Ils s'opèrent à différentes échelles et souvent de façons indépendantes et cumulées. En effet, les récifs de Nouvelle Calédonie sont affectés par le changement climatique comme le reste de la région parfois en synergie avec les pressions liées aux activités



humaines sur la zone littorale et les bassins versants. La Nouvelle Calédonie présente un contraste saisissant entre « le bleu du lagon, le vert des mangroves et le rouge des sédiments » estuariens issus des massifs de péridotites riches en métaux. Ces massifs qui occupent près du tiers de la superficie de la Grande-Terre sont depuis plus d'un siècle le socle de l'économie du territoire via l'exploitation de mines de nickel à ciel ouvert (David et al. 2010, Payri et al. 2019). D'autres pressions anthropiques s'exercent sur les récifs et écosystèmes associés. Ils incluent des usages allant de la pêche professionnelle aux sports nautiques de loisir, ou le passage de larges cargos miniers et de transport. La fréquentation du lagon a considérablement augmenté depuis 2005, imposant une pression anthropique importante (David et al. 2010, Gonson et al. 2016). La pollution urbaine et l'importante industrie terrestre représentent également un influx riverain probablement considérable mais relativement peu suivi (David et al. 2010).

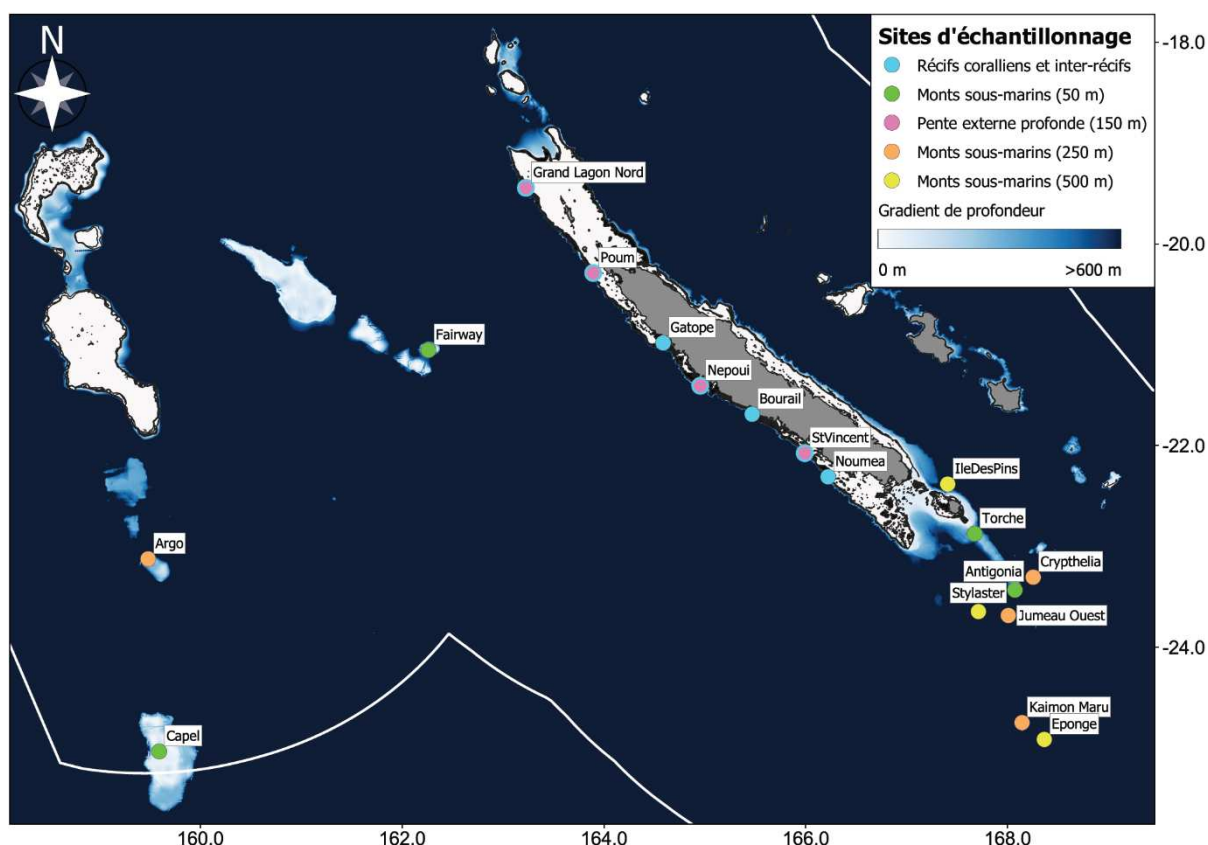
### 1.3 Les environnements profonds de Nouvelle-Calédonie

Au-delà la barrière de corail, les environnements profonds recouvrent la grande majorité de la ZEE néo-calédonienne. Cependant, le relief de ces fonds est très irrégulier, notamment à cause du passé géologique intense de la région. Après s'être séparée de l'Australie d'aujourd'hui, et un plongeon sous le plancher sous-marin avant de remonter, la couche lithosphérique composant la Nouvelle-Calédonie actuelle continue son avancée vers l'Est, dans la zone de subduction du Vanuatu (Pelletier 2007). Cette activité couplée à la présence de points chauds a occasionné la formation de bassins profonds entre 3500 et 4000m et de bancs et rides océaniques, moins profonds, faisant remonter le plancher océanique parfois à moins de 1000m. On retrouve parmi ces élévations la ride de Norfolk ou encore la ride de Fairway (Fig.19). C'est notamment grâce à l'activité volcanique proche des rides et des zones de subductions que des anomalies topographiques comme des monts sous-marins vont pouvoir se former (Staudigel et al. 2010). Au sein de la région profonde de la ZEE calédonienne se trouvent au moins 80 monts sous-marins identifiés dont 19 qualifiés de montagnes sous-marine (sommet >1000m de hauteur) (Allain et al. 2008). Ces monts varient en profondeurs avec des sommets allant de 4 à 2400 mètres.

Le début de la recherche sur les environnements profonds et notamment les monts sous-marins en Nouvelle-Calédonie remontent à plus de 40 ans (Payri et al. 2019). Une très grande diversité ainsi qu'un endémisme fort ont été mis en évidence en Nouvelle-Calédonie, notamment pour les organismes sessiles de type coraux d'eau froide (Samadi et al. 2006, Pante et al. 2015). Malgré les dizaines de campagnes ayant eu lieu dans ces environnements, dont les monts-sous-marins (e.g. Virly 1997, Cairns 2015), leur vaste étendue rend leur connaissance encore sporadique au sein de l'archipel (Payri et al. 2019).

## 2 - SITES D'ETUDE ET CAMPAGNES OCEANOGRAPHIQUES

Dans le cadre des travaux présentés dans cette thèse, j'ai eu l'occasion de récolter des échantillons à travers 22 sites au sein de trois environnements majeurs, les fonds sédimentaires du lagon (zone inter-récifale, 7 sites), les récifs coralliens de la barrière externe de la Grande Terre (7 sites), et les environnements profonds (15 sites). Au sein de ces derniers, le sommet de monts sous-marins a différentes profondeurs ont été ciblés, ainsi que des pentes externes profondes le long de la Grande Terre. Ces sites sont répartis sur l'ensemble de la ZEE néo-calédonienne (Fig.21). Les sections suivantes vont détailler le choix et les moyens mis en œuvre pour parvenir à cet échantillonnage.



### 2.1 Echantillonnage des récifs coralliens et de la zone inter-récifale

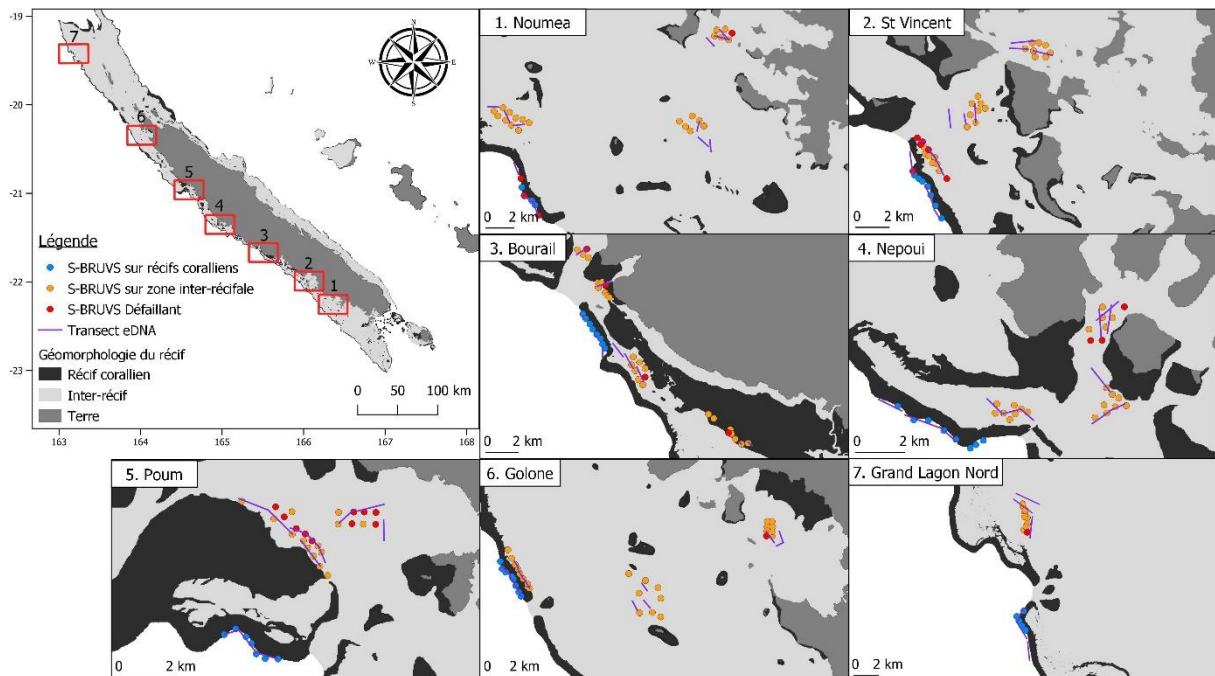
#### 2.1.1 Plan d'échantillonnage

Le choix des sites d'études pour la zone inter-récifale et les récifs coralliens s'est porté sur la côte Ouest de la Grande Terre. J'ai choisi deux

contraintes majeures dans la répartition géographique de l'échantillonnage qui étaient 1) une géomorphologie similaire afin de rendre l'échantillonnage plus robuste à la variabilité individuelle des sites et 2) un gradient humain d'impact à partir de Nouméa qui s'atténue vers le Nord (Maire et al. 2016). Les sept sites ainsi choisis ont également été sélectionnés en fonction de la présence (Nouméa, Népoui, Gatope) ou non (St-Vincent, Bourail, Poum, Grand lagon nord) de larges sites miniers dans leur proximité.

La répartition des points d'échantillonnage au sein de chacun des sites a tenté de couvrir un maximum de surface de l'espace inter-récifal et des récifs coralliens. Les prélèvements ont été positionnés selon un gradient côte-large depuis les fonds de baie jusqu'à la barrière externe de corail en passant par le milieu du lagon et les fonds blancs de l'arrière récif barrière (Fig.22).

Un total de **210** S-BRUVS et **78** échantillons d'ADNe ont été collectés dans cet espace récifo-lagonaire. 24 S-BRUVS n'ont pas pu être exploités pour les analyses (défaillance caméra, turbidité trop élevée ou caméra face au sol ou pointant vers la surface, Fig.22), donnant 186 S-BRUVS dont la donnée a été exploitée pour cette thèse dans ces habitats.



**Figure 22: Carte de l'ensemble de l'échantillonnage réalisé dans l'espace récifo-lagonaire le long de la côte Ouest de la Grande Terre en Nouvelle-Calédonie. Géomorphologie du lagon issu de Andréfouët et al. (2009).**

Afin d'être en règle avec les administrations concernées par les différents sites d'échantillonnage, trois permis différents auront été nécessaires pour échantillonner le lagon. Les demandes ont été effectuées auprès de la province Sud pour Nouméa, St-Vincent et Bourail, la province Nord pour Népoui, Gatope et Poum et le gouvernement de Nouvelle-Calédonie pour le Grand Lagon Nord.

### 2.1.2 Déroulé des missions

Les six premiers sites (Nouméa, St-Vincent, Bourail, Népoui, Gatope, Poum) ont bénéficié chacun d'une semaine de mission sur site avec les moyens navigants mis à disposition par Ginger Soproner et l'IRD (Fig.23). J'ai mené l'intégralité de ces campagnes en tant que chef de mission. Hébergés sur site, les missions se déroulaient à la journée avec une équipe composée également d'un pilote, d'un technicien et d'un stagiaire. Ces campagnes ont représenté une trentaine de jours de mission au total cumulé, précédés de nombreux jours de préparation incluant parmi d'autres, la préparation du matériel (calibration caméras, vérifications bouées, pompes etc), la mise en place du protocole d'échantillonnage ADNe (détaillé en 3.2 du matériel et méthodes), les demandes de permis et l'organisation logistique (ordres de mission, réservations gites etc).



**Figure 23: Moyens navigants mis à disposition en collaboration avec l'IRD et Ginger Soproner pour effectuer le terrain le long de la côte Ouest. Navire « Raira » de Soproner. © Florian Baletaud.**

L'espace récifo-lagonaire du septième site, le Grand Lagon Nord, a été échantillonné lors des campagnes océanographiques dédiées aux monts sous-marins et détaillées dans la partie suivante.



## 2.2 Echantillonnage des monts sous-marins et pentes externes profondes

### 2.2.1 Contexte et challenges

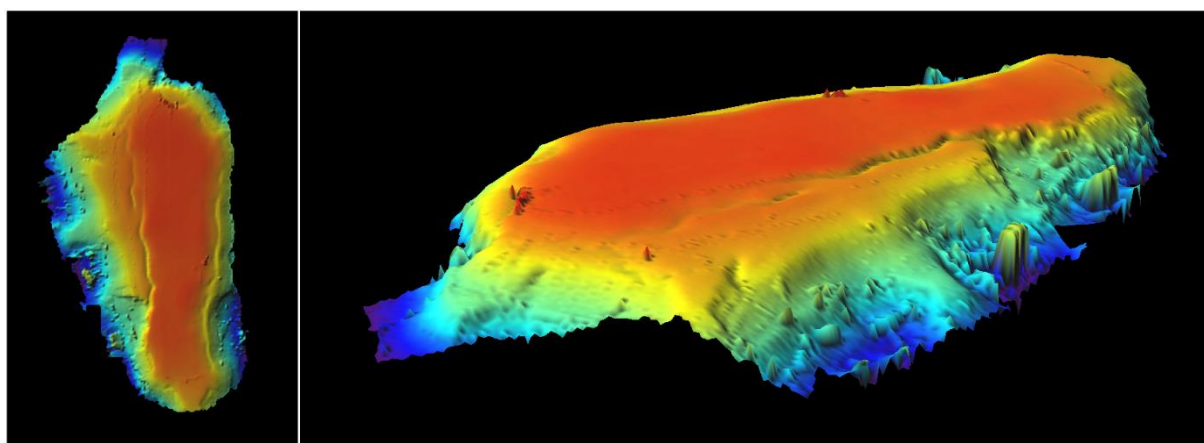
Les campagnes océanographiques pour explorer les environnements profonds s'inscrivaient dans le projet ANR SEAMOUNTS. Cette ANR a été élaborées dans le but d'aborder la distribution de la diversité et l'abondance de vertébrés marins en trois dimensions le long de la colonne d'eau sur différents monts sous-marins et pentes externes profondes en Nouvelle-Calédonie. Le projet se déclinait en trois sous-objectifs qui étaient de 1) mieux comprendre les influences environnementales, humaines et géomorphologiques sur les communautés de poissons, 2) tester l'hypothèse du rôle des monts en tant que hotspot de biodiversité, oasis de biomasse, refuge de la faune en danger ou encore point relais pour la dispersion des espèces, 3) informer les décideurs de cette réévaluation. Mon projet de thèse s'inscrit dans les deux premiers objectifs, pour lesquels j'ai participé aux quatre missions océanographiques dédiées. Chaque campagne a duré environ trois semaines à bord du navire océanographique ALIS de la Flotte Océanographique Française (Figure 24). J'ai eu l'occasion de mener les deux dernières campagnes en tant que chef de mission.



**Figure 24: Navire océanographique ALIS de la flotte océanographique française. Long de 29 mètres, ce navire permet de naviguer jour et nuit en continu pendant une vingtaine de jour en autonomie. L'espace sur le pont permet d'embarquer un volume important d'équipement à son bord, permettant entre autres de déployer des caméras en eau profonde, prélever de l'eau à l'aide de la rosette de bouteilles Niskin/sonde CTD ou encore de poser des palangres de pêche. © Florian Baletaud.**

Ces campagnes se sont déroulées en avril et juin 2019 et août et septembre 2020. Une équipe de six scientifiques embarquait à bord de ce navire composé de 12 membres d'équipage nécessaires à la navigation en continue et au travail sur le pont. La majorité des sites se trouvant au large,

ils ont nécessité d'opérer en milieu hauturier, soumis aux aléas météorologiques, de vent et houles qui ont régulièrement imposé de réajuster les plans d'échantillonnages initialement prévus. Les monts sous-marins ciblés ayant été peu, et pour certains jamais échantillonnés jusqu'à présent, il était utile de cartographier les zones prévues à l'échantillonnage à l'arrivée sur site. Le sondeur multifaisceaux (SMF, fréquence 95 kHz, Konsberg Maritime, Norvège) à bord de l'ALIS a permis d'identifier les zones plus propices à l'échantillonnage, limitant la perte de caméras appâtées (Fig.25).



**Figure 25: Modélisation en 2D (gauche) et 3D (droite) du mont sous-marin Kaimon Maru dont le sommet avoisine les 250 mètres, pour une longueur d'environ 15km et 6km de large. Données issue des campagnes océanographiques SEAMOUNTS, © David Varillon.**

Au total, 15 sites ont été échantillonnés sur 16 initialement prévus. Ils regroupent 11 monts sous-marins différents et 4 pentes externes profondes (Fig.21). La répartition des différents sites a été choisie dans la mesure du possible selon un double gradient à la fois de distance à l'Homme, et de profondeur du sommet des monts. Les différents monts sont donc réparti à travers la ZEE néo-calédonienne, avec des hauteurs de sommet atteignant entre 47m et 552m de profondeur. Le mont le plus proche était à 7h de navigation au départ de Nouméa, tandis que le plus éloigné était à plus de 48h de navigation (Capel au Sud-Ouest de la ZEE).

Entre 5 et 10 stéréo-caméras appâtées ont été déployées sur chaque monts/pentes externes, accompagnées de 10 prélèvements d'ADN environnemental. Afin de mener à bien l'ensemble des objectifs prévus par le projet ANR, ces missions océanographiques ont inclus des activités supplémentaires aux déploiements de caméras et de prélèvement d'ADNe inscrit dans ma thèse. J'ai dû également conduire des opérations de

déploiement de lignes de caméras pélagiques dérivantes stratifiées à six profondeurs différentes (20, 80, 150, 250, 500 et 1000m), effectuer des prélèvements d'ADN environnemental pélagique dans la même configuration que les lignes de caméras pélagiques, et enfin réaliser de la pêche expérimentale à la palangre. La pêche avait pour objectif de compléter la base de référence ADN et cibler des espèces d'intérêt pour une étude de connectivité génétique. Le bilan des différentes activités réalisées au cours de ces campagnes sont données dans la partie suivante. Sur le plan administratif, en supplément des permis issus par les collectivités locales (provinces et Gouvernement NC) ayant compétence en matière d'environnement, les campagnes océanographiques ont nécessité une autorisation de l'état français (Haut-Commissariat) ayant compétence pour la Recherche Scientifique. L'ensemble de l'échantillonnage, dans les récifs, lagons et montagnes sous-marines a été réalisé sous la supervision et la responsabilité de Laurent Vigliola, coordonnateur de l'ANR SEAMOUNTS, de ce projet CIFRE Reef 3.0, et chef du projet Flotte Océanographique Française SEAMOUNTS.

## **2.2.2 Résumé des campagnes océanographiques SEAMOUNTS**

### **SEAMOUNTS LEG 01 : Côte Ouest, ride de Norfolk**

Dates : 02/04/- 18/04/2019 – 18 jours

Bilan : **3** sites échantillonnés : les pentes externes profondes de Nouméa et Népoui ainsi qu'un premier mont sous-marin, Antigonina. **25** S-BRUVS déployés. **25** échantillons d'ADN environnemental benthique. Deux lignes de S-BRUVS pélagiques (soit **12** caméras déployées), 2 prélèvements d'ADN pélagique (soit **12** échantillons) et **8** échantillons ADN par la pêche. Suite aux fortes conditions météorologique et aux aléas mécaniques (panne navire), cette mission a subi une interruption de 4 jours et un retour prématuré de 1 jour. Néanmoins, cette campagne a permis de mettre au point l'équipement conçu et fabriqué localement, le protocole d'échantillonnage profond, ainsi que la coordination des tâches de l'équipe scientifique et de l'équipage du navire.

### **SEAMOUNTS LEG 02 : Ride de Norfolk**

Dates : 04/06/- 21/06/2019 – 18 jours



Bilan : **5** sites échantillonnés, les monts Jumeau, Stylaster, Kaimon Maru, Ile Des Pins et à nouveau Antigonina pour compléter l'échantillonnage de ce dernier. Au total, **26** S-BRUVS déployés et **45** échantillons d'ADNe. 10 prélèvements d'ADNe pélagique (soit **60** échantillons) et **76** échantillons ADN de pêche. Une mauvaise météo a également occasionné une interruption de la mission de 6 jours. Cette campagne a permis d'affiner les méthodes de travail et d'aboutir à un protocole fluide d'échantillonnage limitant la casse de matériel, optimisant la coordination des tâches de l'équipe scientifique et de l'équipage, et favorisant la prise de données.

### **SEAMOUNTS LEG 03 : Ride de Norfolk, Grand Lagon Nord**

Dates : 04/08/- 25/08/2020 – 21 jours

Bilan : **8** sites échantillonnés, Crypthelia, Eponge, Torche, Poum, Grand Lagon Nord et à nouveau Jumeau, Stylaster et Kaimon Maru. **63** S-BRUVS déployés, **50** échantillons d'ADNe, 10 prélèvements ADNe pélagiques (**60** échantillons), une ligne de S-BRUVS pélagique (soit **6** caméras) et **108** échantillons ADN de pêche. La météo clémente ainsi que la technique maîtrisée par les équipes à la suite des deux précédentes campagnes de 2019 ont permis de gagner du temps sur le planning prévu en amont de la mission. Ce temps a été dédié à l'augmentation de la réplification des déploiements de caméras profondes, à la pêche et au passage sur des sites travaillés l'année précédente pour compléter l'échantillonnage caméras profondes et la cartographie multifaisceaux. Le dernier site du Grand Lagon Nord a également été échantillonné dans la partie inter-récifale et sur la barrière externe de corail. Un problème sur les cuves de carburant saturées en particules a nécessité une interruption de la mission de 48h le temps de rentrer à Nouméa et effectuer les réparations. 48h supplémentaires ont été attribuées par la flotte afin de garantir la bonne continuité de la mission.

### **SEAMOUNTS LEG 04 : Chaîne de Lord Howe, ride de Fairway**

Dates : 05/09/- 26/09/2020 – 20 jours

Bilan : **4** sites échantillonnés, Capel, Argo, Nova (au nord d'Argo, non inclus dans la thèse) et Fairway. **32** S-BRUVS, **30** échantillons ADNe, 6 prélèvements ADNe pélagiques (**36** échantillons) et **98** échantillons ADN de pêche. Les conditions météorologiques ne nous ont pas été favorables les

deux premières semaines de la mission. Il a été possible de travailler deux monts (Capel et Argo) en entier et en partie le troisième (Nova) jusqu'à ce qu'il soit nécessaire de s'abriter. En parallèle, une fuite d'huile sur le système hydraulique de l'ALIS nous aura fait rentrer en escale à Nouméa plus tôt malgré les 48h de transit nécessaire pour arriver sur ces monts. Nous sommes repartis pour les cinq derniers jours de mission sur le dernier mont (Fairway) que nous avons pu travailler en entier. Le bilan est donc positif au vu des aléas rencontrés.

### **Bilan général**

Dans le cadre de la thèse, ces campagnes océanographiques ont permis de déployer 127 S-BRUVS profonds dont 6 auront subi une défaillance. Cela a donné un total de **121** S-BRUVS profonds exploités, accompagnés de **150** échantillons d'ADN environnemental.

Dans le cadre de ces campagnes, ce sont également huit permis au total qui ont été demandés, quatre par année pour obtenir les autorisations d'échantillonnage et de prélèvement au sein des quatre autorités concernées : la province Sud et Nord (pour les pentes externes profondes), le gouvernement pour les monts sous-marins en dehors des eaux provinciales, et l'état français pour les aspects recherche et navigation de navire océanographique.

Ce sont au total cumulé environ une centaine de jours en mer qui ont été dédiés à ces campagnes océanographiques. La pandémie COVID-19 a également imposé un décalage des deux dernières missions de trois mois, initialement prévues en avril et juin 2020, occasionnant notamment la prolongation de trois mois du contrat de thèse.

## 3 - METABARCODING DE L'ADN ENVIRONNEMENTAL

### 3.1 Contribution individuelle au metabarcoding de l'ADNe

L'ANR SEAMOUNTS, projet dans lequel s'inscrit ma thèse a été construit au travers de différents partenariats publics et privés, avec notamment une collaboration avec la société spécialisée en ADN environnemental Spygen (Le Bourget du Lac, France). Ma contribution aux résultats présentés dans cette thèse englobent l'ensemble des différentes étapes, des missions de terrain au traitement statistique et à la valorisation scientifique, à l'exception du traitement laboratoire qui a été effectué au sein de l'entreprise Spygen et du traitement bio-informatique qui a été réalisé par Gaël Lecellier, chercheur de l'UMR ENTROPIE. Ces deux parties dont le protocole est détaillé ci-après seront annotées par « (Spygen) » ou « (G. Lecellier) » pour les différencier de mes contributions propres.

### 3.2 Prélèvements sur le terrain

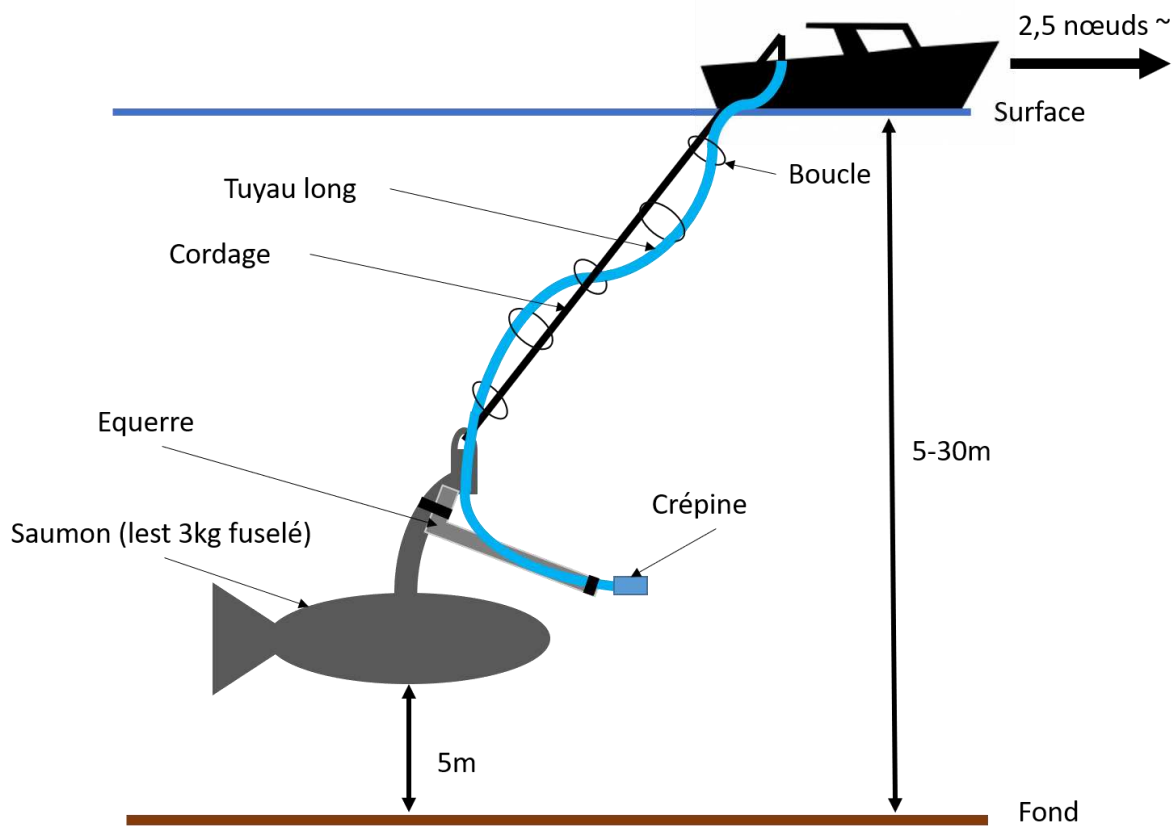
#### 3.2.1 Protocole standard

Le metabarcoding de l'ADNe réalisé au cours de cette thèse a suivi un protocole déjà établi dans la littérature scientifique (Valentini et al. 2016). Pour obtenir un échantillon d'ADNe, 32 litres d'eau de mer étaient pompés à travers un tuyau stérile à l'aide d'une pompe péristaltique (Alexis®, Proactive Environmental Products LLC, Bradenton, Florida, USA) à une vitesse d'environ 1,3 litre/min. Un modèle unique de filtre a été utilisé pour tous les échantillons, une capsule filtrante VigiDNA® disposant d'une membrane en ailette en polytérosulfone à 0.2µm, permettant de retenir tous les fragments d'ADNe dans l'eau. Une fois les 32L passés au travers de la membrane, le filtre était rempli avec 80mL d'un liquide physiologique tampon CL1 (Spygen, Le bourget du Lac, France) pour conserver l'ADN à température ambiante avant d'être scellé pour envoi en laboratoire. Chaque filtre était annoté et associé à sa métadonnée pour les analyses.

#### 3.2.2 Prélèvements dans le lagon et le récif barrière

Le prélèvement des 32 litres d'eau sur la zone inter-récifale et la barrière externe a été effectué le long d'un transect parcouru avec le bateau tandis que l'eau était prélevée au plus proche du fond. Le système utilisé en plus du protocole standard (cf.3.2.1) a notamment inclut le raccord d'un

tuyau long lesté par un poids fusiforme (appelé « saumon ») au bout afin de prélever de l'eau en mouvement (Fig.26). Avec une vitesse entre 1.5 et 2.5 nœuds, un transect durait entre 20 et 25 minutes le temps de filtrer les 32 litres pour une distance parcourue variable en fonction des conditions météo entre 1 et 2km.



**Figure 26: Schéma du protocole de prélèvement de l'ADNe dans l'espace récifo-lagonaire.**

Les extensions du tuyau devant être réutilisable entre les différents réplicas, un protocole de désinfection a été mise en place. Une solution de javel commerciale non diluée était mise à tourner en circuit fermé pendant 20 minutes dans le tuyau qui n'était pas en cours de prélèvement (Fig.27). Les raccords, crépines et attaches étaient également plongées dans la javel afin de limiter au maximum la contamination du filtre par de l'ADN étranger à l'eau prélevée à chaque transect. Le tuyau était ensuite rincé pendant 20 minutes sans filtration sur le point de départ de l'échantillon.



**Figure 27: Filtration en cours avec le tuyau sortant du bateau. L'eau sortie du filtre est jaugée dans un bidon de 32L pour déterminer la fin de la filtration. Le deuxième tuyau raccordé à la 2<sup>ème</sup> pompe péristaltique a bord tourne en circuit fermé dans le contenant blanc remplie de javel.**

La capacité de l'échosondeur embarqué à bord du navire à détecter le saumon au fond permettait d'ajuster l'allure du bateau pour assurer dans la mesure du possible le maintien du tuyau au plus proche du fond avec une distance de sécurité, généralement 5 mètres (Fig.28).



**Figure 28: image d'une caméra embarquée sur le saumon lesté montrant le bout du tuyau et sa crépine lors d'un prélèvement d'ADN environnemental en transect sur la barrière externe de corail à 15 mètres de fond.**



### 3.2.3 Prélèvements à bord de l'ALIS

Durant les campagnes océanographiques SEAMOUNTS, les prélèvements d'eau pour filtrer l'ADN environnemental ont été confrontés aux limitations techniques liées à la profondeur. Ainsi, une rosette de 12 bouteilles Niskin (Ocean Test Equipment, Ft. Lauderdale, Floride, USA) de 8 litres chacune ont servi aux prélèvements d'eau en profondeur à des points uniques sur les monts et pentes externes profondes. L'eau de 4 bouteilles était capturée à chaque point d'échantillonnage pour obtenir les 32L nécessaires à la filtration (Fig.29). Les tuyaux en plastiques ainsi que l'embout Masterflex™ étaient stérile et à usage unique pour limiter la contamination.

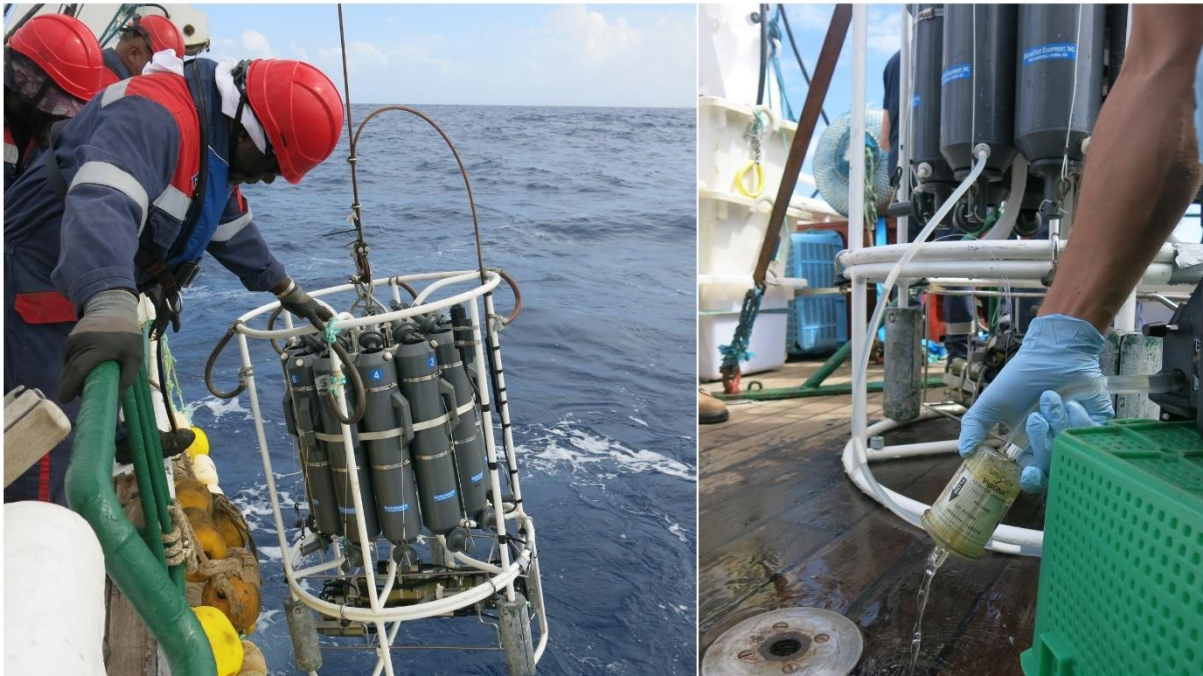


Figure 29: Déploiement des bouteilles Niskin pour prélever le volume d'eau nécessaire à profondeur souhaitée (gauche). Filtration sur le pont de l'ALIS (droite) de l'eau prélevée dans les bouteilles Niskin à l'aide d'un tuyau stérile connecté aux bouteilles, à une pompe péristaltique et à la Capsule de filtration VigiDNA® avec son filtre en ailette en polytérosulfone à 0.2µm. © Laurent Vigliola

### 3.3 Manipulations laboratoires (Spygen)

L'extraction ADN a été réalisée dans le laboratoire de Spygen, selon un protocole déjà existant (Valentini et al. 2016). Le laboratoire disposait d'une pression positive, d'un traitement UV et d'un renouvellement fréquent de l'air. Des procédures de décontamination strictes ont été suivies avant et après chaque manipulation. Chaque capsule de filtration était agitée

pendant 15 minutes dans un agitateur « S50 shaker » (Cat Ingenieurbüro™) à 800 tours par minutes. Le liquide tampon présent dans les capsules de filtration était ensuite vidé dans deux tubes de 50ml avant d'être centrifugés à 15 000 tours par minutes. Le surnageant était extrait avec une pipette stérile, laissant 15mL de liquide au fond de chaque tube. Ensuite, 33mL d'éthanol et 1.5mL d'acétate de sodium 3M étaient rajoutés aux tubes de 50mL avant de les conserver au moins une nuit à -20°C. L'extraction ADN a utilisé un kit d'extraction NucleoSpin® Soil (MACHEREY-NAGEL GmbH & Co., Düren Allemagne) en suivant le protocole fourni par l'entreprise à partir de l'étape 6. Une élution a été réalisée en ajoutant deux fois 100µL de solution tampon SE. Les deux tubes par capsule étaient extraits séparément avant d'être mélangés pour l'étape d'amplification.

Une paire d'amorce dédiée aux téléostéens « *Téléo* » (poissons) du marqueur 12S de l'ARN mitochondrial a été utilisée pour l'amplification des séquences (amorce avant – ACACCGCCCGTCACTCT, et amorce arrière – CTTCCGGTACTTACCATG) (Valentini et al. 2016).

La base de référence pour l'assignation à l'espèce étant limitée, cette thèse s'est focalisée sur le proxy des espèces en ADNe qui sont les MOTUs (Molecular Operational Taxonomic Unit). Les MOTUs correspondent à l'équivalent d'une séquence d'une espèce propre mais non assignée à une taxonomie de référence. Obtenir les MOTUs ne nécessitait ainsi qu'un seul marqueur, tandis qu'un usage de marqueurs multiples permettrait d'accéder à une plus grande base de référence d'assignation.

Douze répliques PCR ont été réalisés par échantillon dans un volume final de 25µL en utilisant 3µL d'extrait ADN comme matrice. La solution d'amplification contenait un mélange de 1 U d'ADN polymérase ampliTaQ Gold (Applied biosystems, Foster City, Canada), 10 mM de Tris-HCl, 50 mM de KCl, 2,5 mM de MgCl<sub>2</sub>, 0,2 mM de chaque dNTP, 0,2 µM de chaque amorce, 4 µM d'amorce de blocage de l'Homme pour les amorces téléo et 0,2 µg/µL d'albumine de sérum bovin (BSA, Roche Diagnostic, Basel, Suisse). Le mélange PCR a été dénaturé à 95°C pendant 10 min, suivi de 50 cycles de 30s à 95°C, 30s à 55°C, 1 min à 72°C et d'une étape finale d'élongation à 72°C pendant 7 min. Les amorces téléo ont été marquées en 5' avec une étiquette de huit nucléotides uniques pour chaque réplique PCR, avec au moins trois différences entre chaque paire d'étiquettes, ce qui permet d'attribuer chaque séquence à l'échantillon correspondant pendant

l'analyse de la séquence. Les étiquettes pour les amorces avant et arrière étaient identiques pour chaque réplica PCR. Des contrôles d'extraction négatifs et des contrôles PCR négatifs (eau ultrapure) ont été amplifiés (avec 12 réplicas également) et séquencés en parallèle aux échantillons afin de contrôler les contaminations éventuelles. Après amplification, les échantillons ont été titrés par électrophorèse capillaire (QIAxcel ; Qiagen GmbH, Hilden, Allemagne) et purifiés à l'aide d'un kit de purification PCR MinElute (Qiagen GmbH, Hilden, Allemagne). Les produits PCR purifiés ont été regroupés en volumes égaux, afin d'obtenir une profondeur de séquençage théorique de 1 000 000 de *reads* (lecture de séquences) par échantillon. La préparation des bibliothèques et le séquençage ont été effectués chez Fasteris (Genève, Suisse). Au total, 18 bibliothèques ont été préparées à l'aide du protocole MetaFast. Un séquençage en paires (2x125 pb) a été effectué à l'aide d'une machine Illumina MiSeq (2x125 pb, Illumina, San Diego, CA, USA) en utilisant le kit MiSeq Flow Cell v3 (Illumina, San Diego, CA, USA) ou d'un séquenceur NextSeq (2x125 pb, Illumina, San Diego, CA, USA) avec le kit NextSeq Mid selon les instructions du fabricant.

### 3.4 Pipeline bio-informatique et nettoyage (G.Lecellier)

Après le séquençage, les données brutes ADNe ont été traitées en utilisant un pipeline bio-informatique existant (Marques et al. 2020). Ce nettoyage incluait un clustering et post-clustering pour éliminer les erreurs et estimer le vrai nombre de MOTUs. Tout d'abord, les données ont été assemblées à l'aide de *vsearch* (Rognes et al. 2016), puis démultiplexées et coupées à l'aide de *cutadapt* (Martin 2011). Le clustering a été effectué à l'aide de *Swarm v.2* (Mahé et al. 2015) avec une distance minimale de 2 incohérences entre les clusters. Une assignation taxonomique des MOTU a tout de même été réalisée à l'aide de l'algorithme considérant le plus petit ancêtre commun *ecotag* implémenté dans la boîte à outils *Obitools* (Boyer et al. 2016) et de l'European Nucleotide Archive (ENA Leinonen et al. 2011) comme base de données de référence (version 143, mars 2020). Cet algorithme attribue une taxonomie aux séquences même lorsque la correspondance de la séquence n'est pas parfaite, en se basant sur l'arbre taxonomique des espèces de NCBI pour prendre en compte les connaissances actuelles sur la diversité moléculaire par branche et attribuer une taxonomie au rang le plus bas possible. Si la séquence correspond à plusieurs identifications avec des pourcentages égaux de similarité, *ecotag*



attribue au niveau taxonomique supérieur commun entre toutes les correspondances possibles.

Des filtres de qualité ont ensuite été appliqués pour être conservateurs dans les estimations de MOTUs. Toutes les observations comportant moins de 10 lectures, et ne présentant qu'une seule PCR positive par site ont été éliminées pour éviter des MOTUs parasites provenant d'une erreur de PCR. Seules les séquences ayant une longueur comprise entre 20 et 75 paires de bases étaient également gardées. Grâce à l'assignation, les taxons ne correspondant pas à un téléostéen étaient également éliminés. Ensuite, les erreurs générées par *tag-jump* ont été corrigées en utilisant un seuil de 0,001 d'occurrence pour un MOTU donné au sein d'une bibliothèque. Les assignations taxonomiques au niveau de l'espèce étaient acceptées si le pourcentage de similarité avec la séquence de référence était de 100%, au niveau du genre si la similarité était comprise entre 90 et 99%, et au niveau de la famille si la similarité était  $\geq 85\%$ . Si ces critères n'étaient pas remplis, le MOTU n'était pas assigné. Le seuil de correction de 85% de similarité pour l'assignation des familles a été choisi pour inclure un maximum d'assignations correctes de familles tout en minimisant le risque d'ajouter des assignations erronées dans les détections de familles.

La contamination potentielle par l'appât des stéréo-caméras appâtées (constitué de sardines broyées) a également été éliminée en enlevant toutes les assignations au genre *Sardinops spp.*

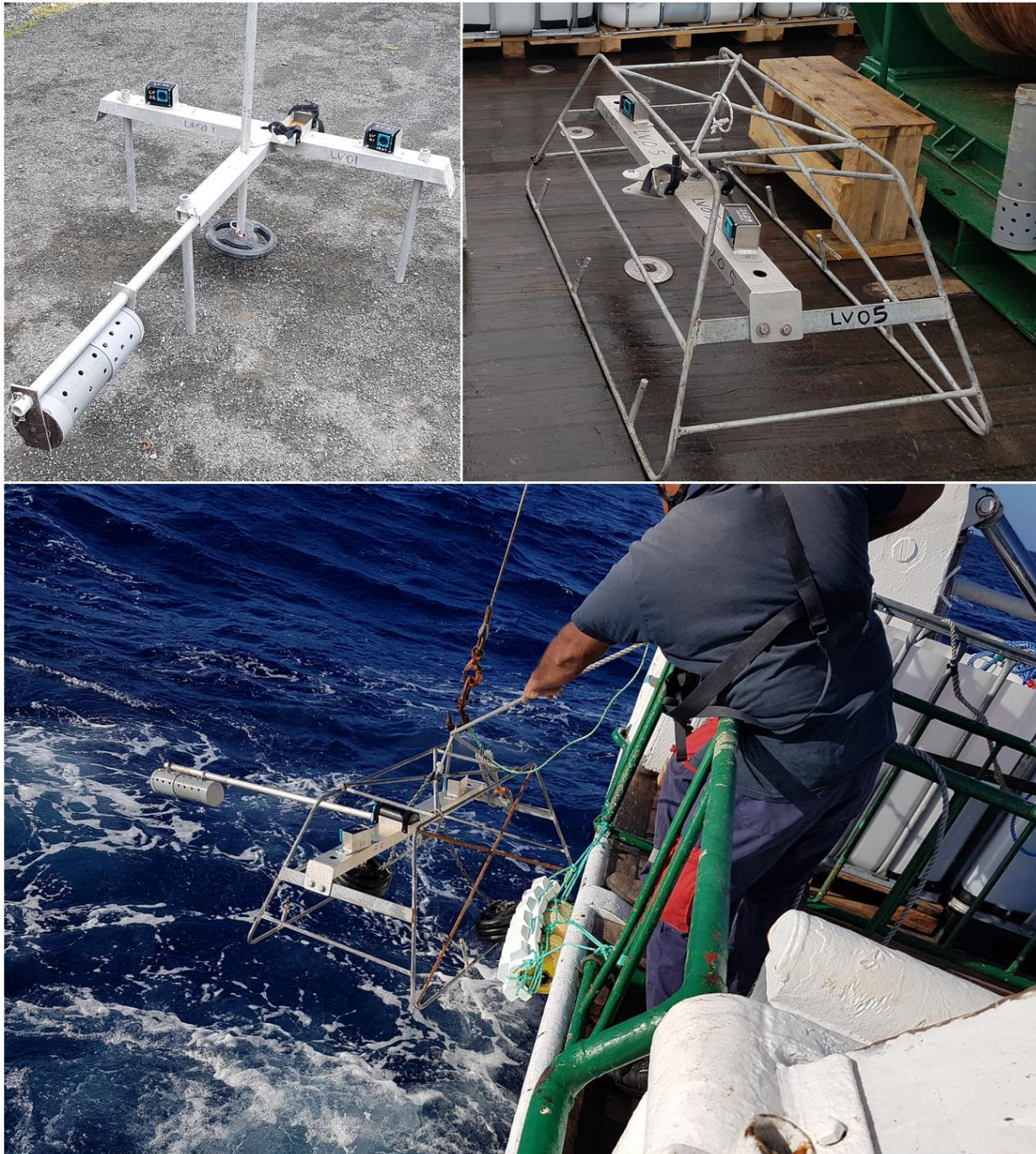
En sortie de ce traitement laboratoire et bio-informatique, un échantillon d'ADNe correspondait à la liste individuelle des MOTUs et de leur assignation pour un filtre prélevé lors des campagnes.

## 4 - STEREO-CAMERAS APPATEES

### 4.1 Dispositif utilisé

Le dispositif utilisé dans cette thèse était constitué de deux caméras GoPro™ Hero 4 placées dans des caissons étanches (Group Binc Distribution Inc. Jensen Beach, Floride, USA) en aluminium renforcé et capables de résister aux hautes pressions (1500 m de profondeur). Les caméras étaient systématiquement configurées avec un angle de vue médian en format 1920x1080 pixels à 60 images par seconde.

Les caissons étaient placés sur une lame en aluminium à 80cm d'écart et orientés vers l'appât avec un angle convergent de 8°. Ces dispositifs pouvaient être intégrés dans une structure « légère » sur trépied pour un déploiement plus rapide sur des petits fonds (inter-récif et barrière externe), ou dans une cage « lourde » en acier permettant de mieux protéger des chocs les dispositifs lors des déploiements à grande profondeur (Fig.30). Un éclairage artificiel a été ajouté pour tous les déploiements profonds composé d'un phare LED d'une intensité de 1400 Lumens de couleur blanche neutre (4000k) dans un angle de 120° en direction de l'appât. L'appât était composé d'un kilogramme de sardines (*Sardinops spp.*) décongelées, disposées dans un tube PVC fermé et troué au bout d'une barre à 1.5 m environ des caméras. La boîte d'appât permettait ainsi une diffusion sans possibilité de se faire emporter par un grand prédateur. Chaque S-BRUVS était relié à un système de corde et de bouées permettant leur récupération en surface par le bateau.



**Figure 30: Système S-BRUVS (Stereo Baited Remote Underwater Video Station). Configuration lagunaire "légère" en haut à gauche et profonde "lourde" à droite (barre d'appât manquante). Exemple de déploiement d'un S-BRUVS depuis l'ALIS pour échantillonner un mont-sous-marin. Les dispositifs sont lestés pour assurer leur stabilité au fond face à la dérive de la corde et des bouées en surface. Deux à trois fois la longueur de corde était prévue pour éviter à la caméra de se faire draguer par les courants de surface. Une caméra à 500m nécessitait donc 1.5km de corde pour la relier à la surface.**

#### 4.2 Durée des vidéos

La durée des vidéos communément acceptée dans la littérature scientifique est de 60 minutes. Une variabilité dans les durées de déploiement existe en lien avec les questions posées au travers des études.



il a été montré par exemple que la durée optimale pour observer le maximum d'élasmobranches (requins et raies) était de 77 minutes (Currey-Randall et al. 2020). Les déploiements en profondeurs sont également généralement plus long, avec un postulat récurrent que les espèces profondes au métabolisme plus lent mettent plus de temps à parvenir en face des caméras pour être observées (Whitmarsh et al. 2017). Les déploiements dans l'espace récifo-lagonaire ont donc ciblé 60 minutes de déploiement entre le moment où le dispositif touche de fond ( $t_0$ ) et le début de la relève ( $t_0 + 60\text{min}$ ). Pour les déploiements sur les monts sous-marins et les pentes externes profondes, les dispositifs ont été laissés pendant 2h30. L'autonomie des caméras a permis d'obtenir une période de comptage de 120 minutes pour les S-BRUVS profonds.

### 4.3 Traitement des vidéos

#### 4.3.1 Protocole

Le traitement des données vidéos issues des S-BRUVS s'est basé sur un protocole standard publié dans la littérature (Langlois et al. 2020). L'ensemble des déploiements vidéo effectués au cours de cette thèse représentait 428 heures d'images à traiter. J'ai bénéficié de l'aide d'un technicien expert en poisson (Mahé Dumas), ainsi que de l'apport de trois stagiaires (Romain Py, Hadrien Bidenbach et Antoine Rouchon) pour m'aider dans le traitement de ces données. Considérant la pluralité des acteurs impliqués dans le comptage et le besoin de rigueur et de standardisation, j'ai mis en place une organisation ainsi qu'un protocole adapté permettant une plus grande autonomie dans la gestion du logiciel de comptage, le traitement et la mise à jour des données associées aux comptages (voir annexe 2). Dans le contexte de la pandémie Covid-19 ayant occasionné des périodes de confinements, ce protocole ainsi qu'une communication forte entre les différents acteurs et moi étaient essentiels pour un traitement efficace des vidéos.

#### 4.3.2 Identification et comptage sur vidéo

Brièvement, les vidéos ont été traitées à l'aide du logiciel EventMeasure ([www.seagis.com.au](http://www.seagis.com.au)). Ce logiciel permet notamment d'apposer des points sur les images qui vont permettre d'identifier, compter et également mesurer des tailles en 3D à travers la vidéo. Par convention, les images de la caméra de gauche étaient chargées dans le logiciel. La



données FishBase a été concaténé à partir de son API et le package rFishBase (Boettiger et al. 2012) sur R (R Core Team 2021).

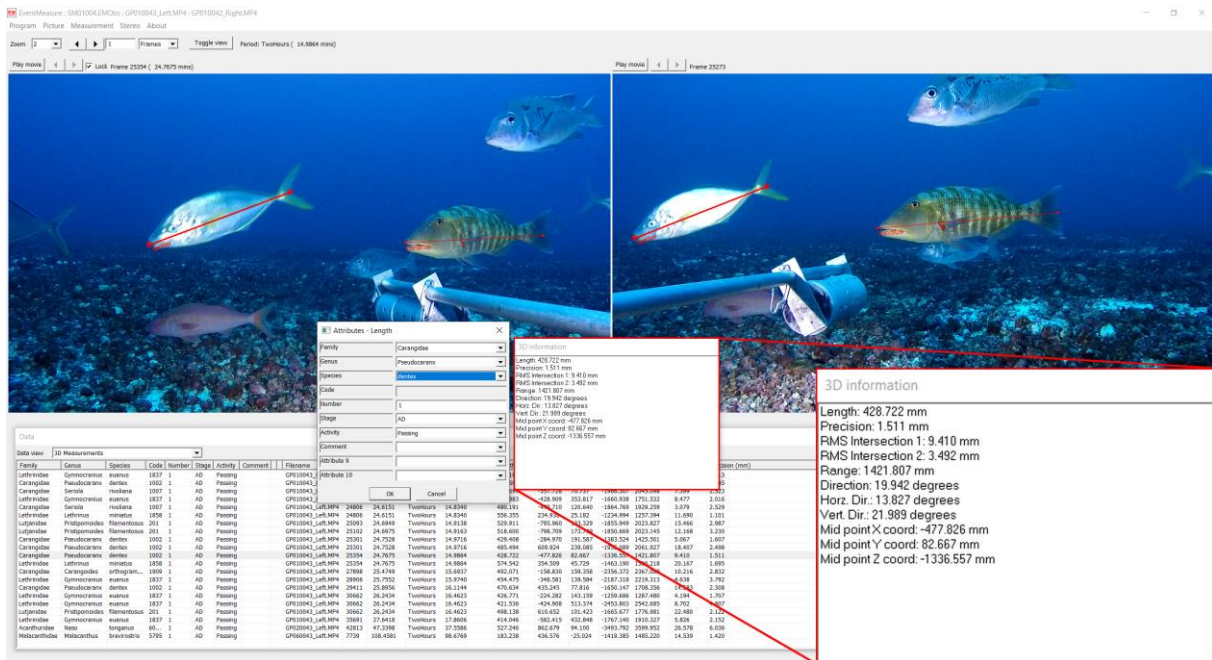
Afin d'obtenir une mesure des abondances, chaque espèce était de nouveau annotée par des points lorsque des individus supplémentaires étaient observés par rapport aux images précédentes. A la fin de la période de comptage ( $t + 60\text{min}$  ou  $t + 120\text{min}$ ), l'abondance de chaque espèce correspondait à l'image sur laquelle le maximum d'individus avait été compté. Cet indice d'abondance est appelé MaxN et est l'indice le plus utilisé en comptage par BRUVS (Cappo et al. 2003, Langlois et al. 2020).

### 4.3.3 Mesure des tailles

Lors des comptages sur la caméra de gauche, la caméra de droite était également chargée pour aider à l'identification. La configuration en stéréo des caméras positionnées selon l'angle d'incidence de  $8^\circ$  permet au logiciel, et à l'issue d'une calibration individuelle de chaque dispositif (voir 4.3.4), de mesurer des tailles dans un espace 3D reconstitué par triangulation.

La première étape nécessaire à la mesure des tailles était de définir un point de synchronisation entre les caméras de gauche et droite lors de la génération de la donnée vidéo. Une série de « clap » de main était le plus souvent utilisé et permettait au sein d'EventMeasure de synchroniser les deux vidéo à l'image près.

Pour obtenir une bonne mesure de taille lors des comptages vidéo, les individus devaient dans l'idéal se présenter de profil, au centre de l'image et proche de la caméra. La mesure s'effectuait du museau jusqu'à la fourche (*longueur à la fourche*, LF), correspondant à la longueur de l'animal jusqu'à l'extrémité médiane la plus proche de la queue, communément caractérisée par un angle séparant la partie supérieure et antérieure de la queue, appelée fourche. Pour chaque mesure, des indices de qualité accompagnant la mesure estimée sont donnés par le logiciel (Fig.32). Deux paramètres ont été pris en compte, la précision de la mesure et le décalage estimé entre les points apposés entre l'image de gauche et de droite (intersection RMS). Les mesures devaient disposer d'une marge d'erreur de 10% maximum et d'un RMS inférieur à 20-25mm comme préconisé par SeaGis.



**Figure 32 : Mesure de taille sur le logiciel EventMeasure. Une mesure dispose de multiples paramètres détaillant la mesure ; dans l'ordre, l'estimation de taille (en mm), la précision de l'estimation, les RMS des deux points apposés par image, la distance au centre orthogonal des deux caméras (*Range*), la direction de la ligne formée par les points dans l'espace 3D, sa subdivision sur l'axe horizontal et vertical et les coordonnées X,Y,Z du point médian de la mesure.**

Dans le cas de fortes abondances et dans un souci d'optimisation du traitement des vidéos, un maximum de 10 individus par espèce était mesuré par S-BRUVS.

#### 4.3.4 Calibration pour la mesure de taille

De nombreux paramètres sont pris en compte afin d'estimer la position d'un point dans l'espace 3D recomposé par la superposition des images de gauche et droite sur les S-BRUVS. Ils comprennent notamment des paramètres intrinsèques au capteur utilisé (caméra) comme la distance focale ou encore le facteur d'agrandissement de l'image. Ces paramètres sont définis lors de la conception des capteurs. Ils ne changent pas mais varient en fonction des modèles utilisés (e.g. différents modèles de GoPro). C'est pour cela que les mêmes modèles de GoPro Hero 4 ont été utilisés tout au long de la thèse. Des paramètres extrinsèques sont liés au dispositif utilisé et aux précisions de l'alignement, de l'espacement et de l'orientation des caméras. La mesure de ces paramètres extrinsèques permet de calibrer un dispositif de S-BRUVS. Pour mesurer ces paramètres, la calibration consistait à filmer un cube de mesures connues équipé de repères conçu spécialement par SeaGIS (Fig. 33). Le cube était manipulé sous différents



angles, puis annoté sur ses repères afin que le logiciel dédié à la calibration (CAL, [www.seagis.com.au](http://www.seagis.com.au)) puisse recalculer les valeurs des paramètres extrinsèques. Ainsi, chaque dispositif utilisé au cours de la thèse était individualisé, avec les mêmes caméras utilisées afin de garantir un maintien de la précision de la calibration. Les fichiers de calibration dédiés à chaque dispositif étaient renseignés dans EventMeasure pour effectuer les mesures de taille.

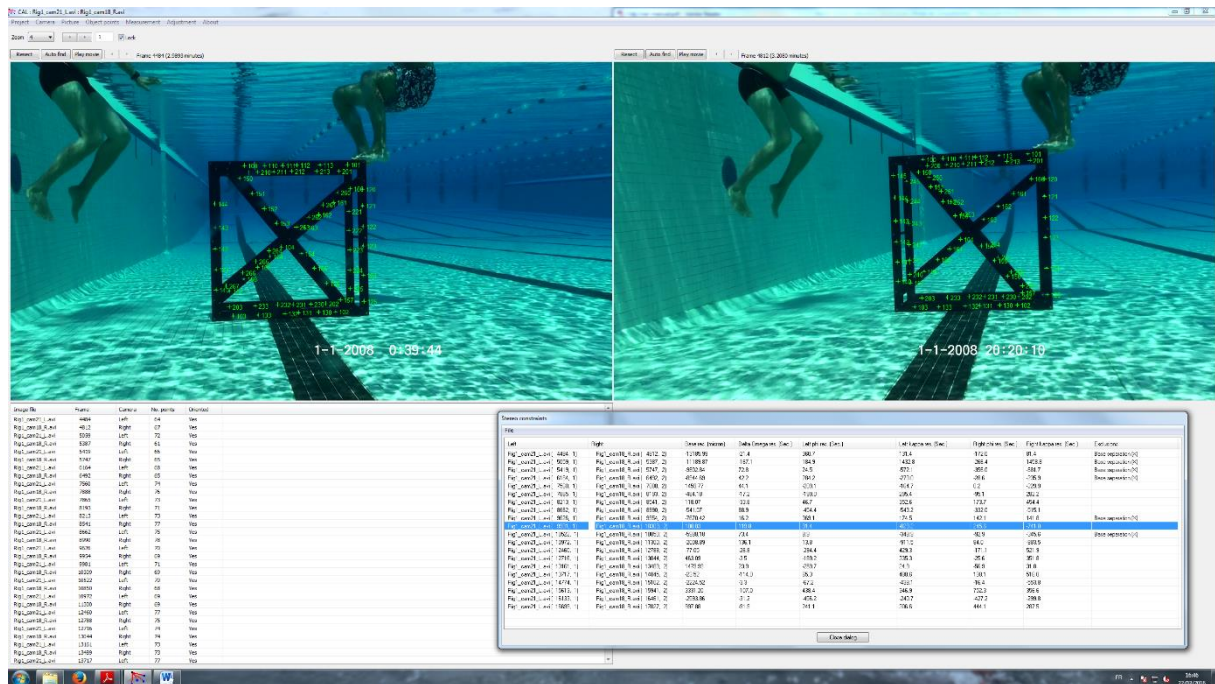


Figure 33: Procédé de calibration d'un dispositif de S-BRUVS. Les repères (pastilles blanches) sont annotés sur le logiciel CAL pour retrouver les paramètres exacts de configuration des caméras en stéréoscopie (angles, espacement, orientation).

#### 4.4 Estimation de la biomasse

##### 4.4.1 Relation taille-poids, taille-taille et coefficients

Il est possible d'estimer la masse d'un poisson à partir de sa taille en utilisant les coefficients taille-poids qui sont généralement propres à chaque espèce. De multiples références bibliographiques recensent les relations taille-poids des différentes espèces de poissons (e.g. Kulbicki et al. 1993, Taylor & Willis 1998). Etant donné que la prise de masse d'un poisson suit une relation puissance avec sa taille, la relation taille poids implique deux coefficients selon l'équation suivante :

$$W = aL^b$$

Avec  $W$  le poids en gramme,  $L$  la longueur en centimètre et  $a$  et  $b$  les coefficients de conversion. L'exposant  $b$  est proche de 3 car le volume d'un objet, et donc sa masse, est de dimension cubique. Lorsque  $b$  est inférieur à 3, il y a isométrie négative, le poisson devient plus long que gros. Lorsque  $b$  est supérieur à 3, il y a allométrie positive, le poisson devient plus gros qu'il ne grandit. Ces coefficients sont cependant dépendants du type de mesures réalisées pour estimer ces coefficients (longueur totale  $LT$ , longueur à la fourche  $LF$ , longueur standard  $LS$  ou d'autres comme la largeur du disque pour les raies  $LD$ ).

Une base de données interne à l'IRD créée par Michel Kulbicki dans le cadre du programme GASPARE (voir Parravicini et al. 2013) a permis d'obtenir des coefficients pour la majorité des poissons identifiés à travers les vidéos. Les coefficients étant attribués à un type de taille, des coefficients manquaient sur les tailles mesurées à la fourche dans le cadre de mes mesures. Les tailles mesurées sur les caméras ont donc été converties aux tailles disposant de coefficients de conversion à travers la relation taille-taille :

$$L_2 = a + b \times L_1$$

Avec  $L_2$  la taille convertie,  $L_1$  la taille connue et  $a$  et  $b$  les coefficients de conversion (différents des coefficients de la relation taille-poid).

De nombreuses références recensent également ces relations taille-taille par espèce (e.g. Moutopoulos & Stergiou 2002, Gaygusuz et al. 2006) par espèce qui sont *in fine* en grande majorité référencées au sein de la base de données en ligne FishBase.

Les espèces manquantes, notamment profondes, ont bénéficié de l'apport des connaissances disponibles à partir de Fishbase ([www.fishbase.se](http://www.fishbase.se)). Lorsque la conversion taille-taille n'était pas possible, alors les coefficients de conversion taille-poids moyens du genre de l'espèce étaient calculés, jusqu'à la famille pour les espèces rares sans données.

#### 4.5 Ajout de traits fonctionnels

La même base de données recensant les coefficients de conversion de poids inclut également une base de référence sur sept traits de vie associés à chaque espèce. Ces traits de vie ont permis de travailler sur la diversité

fonctionnelle des assemblages d'espèces observées. Cette base a notamment été valorisée dans Guillemot et al. (2011), Mouillot et al. (2014), et D'agata et al. (2016) dont la figure explicative est présentée dans l'Introduction de ce manuscrit (Fig.2). Les traits fonctionnels utilisés pour chaque espèce sont référencés dans le tableau 2.

**Tableau 1 : Matrice des traits fonctionnels d'espèces et leur catégories associées.**

Trait	Régime alimentaire:	Niveau trophique	Classe de taille	Formation	Niveau dans la colonne d'eau	Mobilité	Activité
	Piscivore	Piscivore	0–7 cm	Solitaire	Pélagique	Sédentaire	Diurne
	Détritivore	Carnivore	7.1–15 cm	En couple	Bentho-pélagique	Mobile	Nocturne
	Herbivore	Herbivore	15.1–30 cm	3 - 20 individus	Benthique	Très mobile	Les deux
Catégories	Invertivore (mobile)	Planctonivore	30.1–50 cm	20 - 50 individus			
	Invertivore (sessile)		50.1–80 cm	> 50 individus			
	Omnivores		>80 cm				
	Planctonivores						

Lorsque des nouvelles espèces observées n'étaient pas présentes dans cette base de données, les informations sur leurs traits de vie ont été recherchées dans la littérature et Fishbase. 88 espèces ont ainsi été rajoutées avec leurs différents traits de vie sur les 6400 référencées.

#### 4.1 Identification de l'habitat sur vidéo

La composition visuelle de l'habitat sur le déploiement de chaque S-BRUVS a également été évaluée. L'habitat ayant une influence majeure sur la composition des assemblages de poisson (Fitzpatrick et al. 2012, Reis-Filho et al. 2019, Sih et al. 2019), un indice de la diversité de l'habitat devait être construit. La méthode utilisée a repris une technique utilisée lors de comptages en plongée à l'aide d'une méthode semi-quantitative inspirée de la « Medium scale approach (MSA), (Clua et al. 2006). Cette technique étant détaillée pour les récifs coralliens, elle a été réduite à un total de 12 descripteurs simplifiés et adaptés aux différents environnements abordés dans cette thèse.

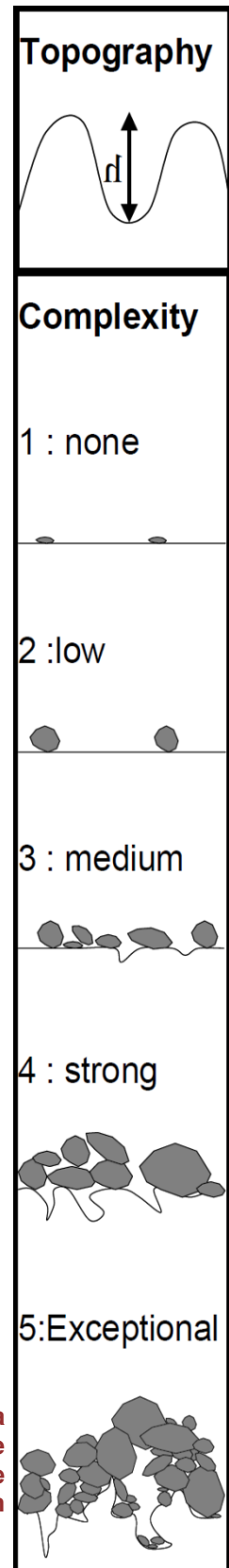
Une première catégorie contenait 2 descripteurs portés sur le relief général :

- Topographie : hauteur (h) du relief subdivisé en 5 catégories avec (1) une surface plate, (2) un relief faible (<1m), (3) moyen (1m<h<2m), (4) fort (2<h<3m) et (5) exceptionnel (>3m).
- Complexité : quantité et diversité des trous et cavités (Fig. 34)

Une deuxième catégorie regroupait 7 descripteurs du substrat qui évaluaient le pourcentage de couverture de tout l'espace visible sur l'image arrondi à 5%. Ils comprenaient la dalle corallienne, les rochers, les débris, le gravier, le sable, la vase et l'indéterminé. La somme de ces descripteurs devait atteindre 100%

Une troisième catégorie contenait les 3 derniers descripteurs sur la couverture épiphytique recouvrant le substrat : les coraux, les suspensivores et la végétation également en pourcentage.

Grâce à l'ensemble de ces descripteurs, un indice de Shannon calculé sur leurs proportions permettait d'obtenir un indice de diversité de l'habitat à inclure avec l'ensemble des covariables environnementales (voir Chapitre 3) et humaines (voir section suivante) afin de déterminer quels facteurs influençaient la diversité sur les monts sous-marins.



**Figure 34 : Subdivision de la topographie et de la complexité de l'habitat estimé sur vidéo. Extrait d'une planche d'annotation de comptage en plongée. © IRD Nouméa**

## 5 - CALCUL DU TEMPS DE TRAJET

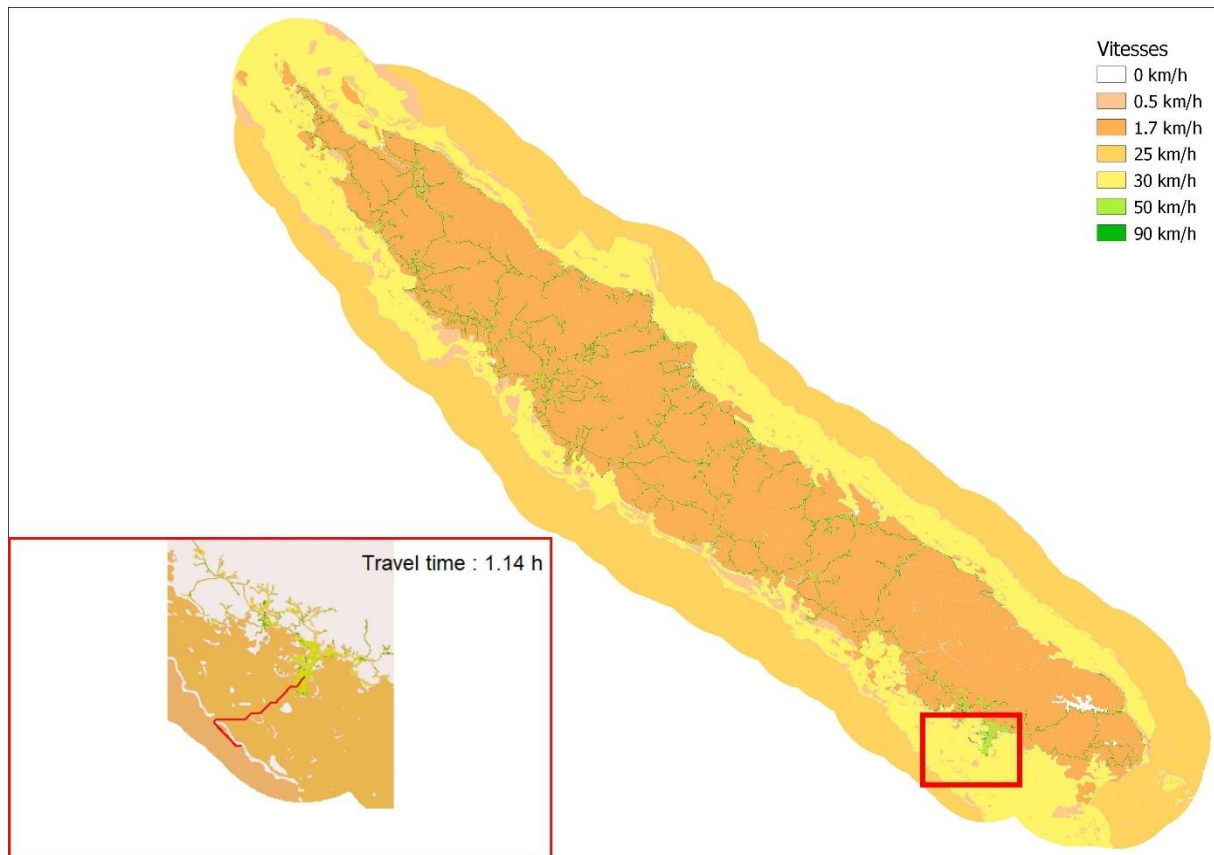
### 5.1 L'algorithme cout-distance

A l'issue du travail de Maire et al. (2016), la méthodologie a été reprise pour calculer les temps de trajet à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie à une échelle plus fine et en tenant compte des obstacles à la navigation (récifs, îlots etc.). Le concept du temps de trajet reprend une notion de coût accumulé par le passage au travers de cellules associées à des poids variables à l'intérieur d'une grille (van Etten 2017). L'algorithme calcule ensuite la distance la moins coûteuse qui correspondra à l'itinéraire optimisé pour traverser la grille par le nombre de cellules le plus réduit et les moins coûteuses (Dijkstra 1959). Le package gDistance sur R (van Etten 2017) permet de calculer le temps de trajet d'un point A à un point B en prenant en entrée une couche de transition. La couche de transition correspond aux connexions entre les cellules, ou plus particulièrement à la facilité de transition vers une cellule par rapport aux cellules qui l'entourent (van Etten 2017). Les poids associés aux cellules permettant de calculer les valeurs de transition correspondent dans le contexte du temps de trajet à des valeurs de vitesse en mètre par seconde. La grille regroupant les différentes valeurs brutes de vitesse au sein des cellules est appelée la couche de friction.

### 5.2 Construction des couches de friction

Pour obtenir des valeurs à haute résolution de temps de trajet à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie, j'ai choisi de créer deux nouvelles couches de friction. La première couche a utilisé une grille dont la résolution des cellules était de 100m, restreinte aux eaux intérieures de la Nouvelle-Calédonie, dans un périmètre de 12 miles marins autour de la Grande Terre (Fig.35). Les temps de trajet calculés vers des points situés sur cette couche correspondraient ainsi à une embarcation légère, éventuellement transportée sur remorque le long des routes. Une seconde couche à 200m a été construite à l'échelle de toute la ZEE calédonienne, dédiée aux embarcations capables de naviguer en milieu hauturier. Les points calculés en dehors de la première couche à 100m étaient donc automatiquement associés à des trajets effectués avec des plus gros navires, mais dont les vitesses et la manœuvrabilité sont réduites dans les eaux intérieures par rapport aux embarcations légères. L'emprunt des routes terrestres était également proscrit sur cette seconde couche (voir la figure en annexe 3).

La couche à 100m a permis d'obtenir une image simplifiée mais fidèle de la barrière de corail, des grandes routes et plans d'eau de la Grande Terre. Cependant, en raison des contraintes du calcul, la seconde couche de transition à l'échelle de la ZEE ne pouvait pas être calculée sur une couche de friction inférieure à 200m, expliquant la différence de résolution.



**Figure 35 : Couche de friction construite dans les 12 milles marins autour de la Grande Terre pour calculer le temps de trajet à partir d'embarcations légères à la journée. Un temps de trajet est illustré dans l'encadré qui prend bien en compte la barrière de corail comme obstacle et amène ainsi le temps de trajet (*Travel time*) à 1.14h au départ du centre de Nouméa.**

Les valeurs de vitesses indispensables pour estimer le temps de trajet ont été reprises à partir des valeurs de Maire et al. (2016). Les valeurs terrestres ont été simplifiées à 4 vitesses différentes (routes, routes de ville, plans d'eau douce et forêts et champs). Les vitesses en mer ont été adaptées en fonction du type d'embarcation (Tab.2). Additionnellement, une zone de 400m de sécurité autour des récifs coralliens réduisait la vitesse des navires hauturiers sur la couche à 200m à environ 6 km/h. Le littoral de la Grande Terre était rendu également infranchissable en dehors des villes et mises à l'eau.

**Tableau 2: Valeurs de vitesse (km/h et nœuds pour les navires) utilisées pour calculer le temps de trajet**

<b>Type de cellule</b>	<b>Vitesse (en km/h et noeuds)</b>
Océan ouvert	Embarcation légère : 25 km/h (13.5 nœuds)
	Navire hauturier : 15 km/h (8 noeuds)
Intérieur du lagon	Embarcation légère : 30 km/h (16 nœuds)
	Navire hauturier : 18.5 km/h (10 noeuds)
Récifs coralliens	0.5 km/h
Route de ville	50 km/h
Route	90 km/h
Forêt et champs	1.7 km/h (vitesse de marche)
Plan d'eau terrestre	0 km/h

Pour construire la grille permettant d'identifier toutes les composantes, deux couches géographiques ont été utilisées qui étaient la géomorphologie du récif (Andréfouët et al. 2009) et l'occupation des sols de la Grande Terre obtenues via les observations satellite SPOT6 de 2014, disponibles auprès du gouvernement de la Nouvelle-Calédonie ([georep.nc](http://georep.nc)).

Une fois les couches construites, les temps de trajet pour chaque déploiement S-BRUVS et chaque échantillon ADNe ont été calculés à haute résolution (Fig.35).



## 6 - ANALYSE D'IMAGE DE VIVANEAUX PAR APPRENTISSAGE PROFOND

### 6.1 Génération de la base de donnée d'entraînement

Les monts sous-marins et pentes externes profondes correspondent à une zone d'habitat de prédilection pour le groupe des vivaneaux (Gomez et al. 2015). Grâce aux déploiements de S-BRUVS lors des campagnes SEAMOUNTS, les images où figuraient les différentes espèces observées de vivaneaux ont été extraites pour construire une base de données d'entraînement pour la reconnaissance automatique par *deep learning*.

Des séquences vidéo de 15 secondes autour des MaxN de chaque espèce de vivaneaux ont été extraites et transformées en séries d'images espacées de 2 ou 5 secondes. L'annotation individuelle des vivaneaux sur ces images a suivi le protocole d'une étude précédemment réalisée (Villon et al. 2018). Cette annotation a reçu le support d'un stagiaire (Ewan David) pour annoter la majorité des images extraites. Brièvement, les vivaneaux présents sur chacune des images ont été annotés en dessinant un rectangle autour de chaque individu à l'aide du logiciel d'annotation CVAT (Sekachev et al. 2019). L'annotation renseignait également l'espèce encadrée, et permettait de sauvegarder les coordonnées des pixels formant les coins du rectangle de l'annotation. La base de données ainsi exportée comportait les fichiers d'images extraits des différentes séquences originales, accompagnés d'un fichier texte dédié à chaque image renseignant les coordonnées de chaque annotation au sein de l'image. La suite prenait place dans l'environnement de programmation Python 3 où la donnée était transformée en fichier d'entraînement d'algorithme au format TensorFlow pour l'entraînement de l'architecture utilisée. Le reste du travail réalisé sur l'utilisation de l'algorithme de *deep learning* est détaillé dans le chapitre 4 dédié.

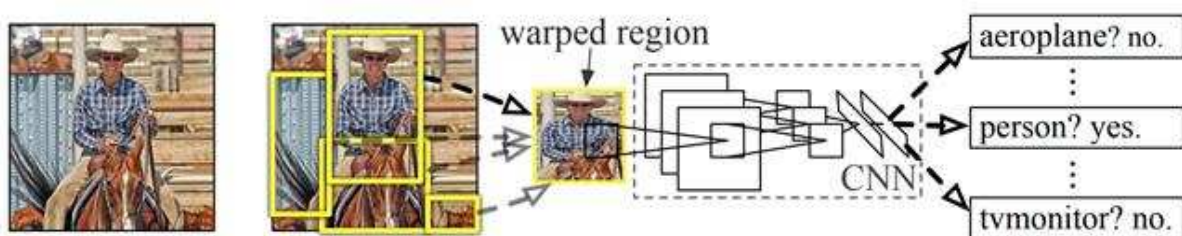
### 6.2 Choix de l'architecture : le Faster Region-based CNN

Le Faster Region-based CNN est un type d'algorithme de *deep learning* à convolution qui est de plus en plus utilisé dans les études en écologie avec plusieurs applications récentes en milieux terrestre (Schneider et al. 2018, Zhao et al. 2019, Fan et al. 2020) et marin (Huang et al. 2019, Conrady et al. 2022). L'attrait supplémentaire dont il dispose comparé à un réseau à convolution classique est sa capacité à localiser

plusieurs objets sur une seule image pour ensuite leur attribuer une classe propre. Malgré un temps de calcul souvent plus important, ce type d'algorithme de détection et d'identification est parmi les plus performants (Schneider et al. 2018). Ces résultats sont notamment dus à la séparation des étapes de détection et classification (*two-step algorithm*) comparés aux algorithmes similaires comme YOLO qui l'effectuent en même temps (*one step*), mais sont moins nécessaires en temps de calcul.

La première étape du Faster R-CNN consiste à chercher des zones d'intérêt sur l'image (*Region Proposal*, Fig.36). Ces propositions sont le résultat d'un premier réseau de neurone : le *Region Proposal Network* (RPN). Le nombre de régions proposées sur une seule image par le RPN est d'environ 2000 (Ren et al. 2015). Les régions extraites représentent des groupes homogènes de pixel sur l'image. L'algorithme va ensuite tenter de fusionner les régions voisines en fonction de leur similarité et de leur taux de recouvrement. Lorsque les fusions sont complètes, les objets détectés, qui peuvent ainsi être de n'importe quelle dimension passent à la seconde étape du Faster R-CNN pour être classifiées via le réseau à convolutions.

Le Faster R-CNN est le descendant de deux versions originales de l'algorithme : le R-CNN (Girshick et al. 2014) et le Fast R-CNN (Girshick 2015). La différence avec les précédentes architectures réside notamment dans l'algorithme qui gère la proposition des régions d'intérêt avec la venue du RPN. L'avantage principal d'un premier réseau de neurone comparé à un autre type algorithme est qu'il va pouvoir mieux reconnaître les régions d'intérêts fournies dans la base d'entraînement en entrée (e.g. ici, des vivaneaux) au fur et à mesure des itérations et de son apprentissage.



**Figure 36 : Principe de la détection d'objet par deep learning avec un réseau de neurones à convolution basée sur la proposition de régions (Region-based Convolutional Neural Network, R-CNN). Figure issue de Girshick (2014).**

The background of the entire page is an underwater photograph showing a large school of fish, likely snappers, swimming over a coral reef. The water is clear and blue, and the fish are silvery with prominent eyes. The scene is captured from an underwater perspective, looking slightly upwards.

## **Chapitre 1 : Les caméras appâtées pour étudier la biodiversité de la vaste zone inter-récifale d'un lagon tropical**

Ce premier chapitre introduit les travaux de thèse en s'intéressant uniquement aux caméras appâtées sur les fonds meubles de la zone inter-récifale. Cette étude pilote explore les abords de Nouméa et donne un premier aperçu de la biodiversité ichtyologique de cet environnement encore peu connu.

Photo recto : Capture d'écran d'un S-BRUVS sur la zone inter-récifale de Nouméa avec présence de *Nemipterus peronii*. Et *Decapterus macarellus*. © IRD/Florian Baletaud

## 1 - RESUME

La zone inter-récifale tropicale représente un écosystème marin vaste et délaissé qui s'étend sur l'ensemble du plateau continental et entre les récifs coralliens. Nous avons déployé 60 caméras appâtées ou *Baited Remote Underwater Video Stations (BRUVS)* dans les abords de Nouméa en Nouvelle-Calédonie pour étudier les assemblages de poissons et leur habitat le long d'un gradient côte-large sur trois zones partant des fonds de baie, des fonds du milieu du lagon jusqu'aux fonds blancs adjacents au récif barrière. Les habitats explorés étaient dominés par un substrat meuble avec 83 à 98% de couverture de sable. Les différences entre les trois zones étaient majoritairement dues à un lit algal plus important à l'approche des fonds blancs depuis les baies, ainsi qu'une présence de structures coralliennes sur les fonds blancs. En tout, 148 espèces de poissons ont été identifiées, et les courbes de raréfaction ont extrapolé entre 200 et 300 espèces habitant la zone inter-récifale. Des modèles linéaires par permutations ont montré un gradient positif de richesse spécifique entre les baies côtières et les fonds blancs près de la barrière de corail, avec un effet faible des variations de composition d'habitat. Deux assemblages majeurs ont été distingués avec un assemblage côtier (« *Inshore* ») et océanique (« *Offshore* »). Si cette structure d'assemblage correspond partiellement aux trois habitats identifiés par l'analyse du substrat, nous montrons que l'assemblage côtier, qui correspond à la majeure partie du lagon est dominé par des espèces commerciales. Nos résultats issus d'un échantillonnage relativement réduit est cohérent avec les études historiques. Les caméras appâtées (BRUVS) sont non destructives, relativement aisées à déployer et fonctionnent bien sur ces habitats sédimentaires méconnus et difficiles à échantillonner en plongée. Elles représentent un bon outil potentiel pour étudier la biodiversité des poissons dans les lagons marins tropicaux et devraient avoir des applications pour la gestion des pêcheries ou pour la planification d'aires marines protégées.

Ce travail a été valorisé au sein du journal *Marine Biodiversity* disponible au lien suivant : <https://link.springer.com/article/10.1007/s12526-021-01251-3>

Les données utilisées pour cet article ont été récoltées en 2016 lors de mon stage réalisé au sein de l'UMR ENTROPIE. Les analyses, interprétations et rédaction de ce manuscrit ont été réalisées au cours de la thèse.

**2 - ARTICLE 1 : BAITED VIDEO REVEAL FISH DIVERSITY IN THE VAST  
INTER-REEF HABITATS OF A MARINE TROPICAL LAGOON**



# Baited video reveal fish diversity in the vast inter-reef habitats of a marine tropical lagoon

Florian Baletaud<sup>1,2,3,4</sup> · Antoine Gilbert<sup>2</sup> · David Mouillot<sup>4</sup> · Jean-Marie Come<sup>3</sup> · Laurent Vigliola<sup>1</sup>

Received: 8 August 2021 / Revised: 10 December 2021 / Accepted: 13 December 2021  
© Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung 2022

## Abstract

Tropical inter-reefs represent a vast overlooked marine ecosystem that occurs between coral reefs and across the shelf. We deployed 60 baited remote underwater video stations (BRUVS) in New Caledonia to study inter-reef fish assemblages and habitats in three zones (bays, sandy lagoons, and sandy areas near the barrier reef) along an inshore-offshore gradient. Inter-reef habitats were dominated by soft bottoms with 83–98% of sand, and difference between the three zones was mainly driven by more sparse coral and macroalgae near the barrier reef. Overall, 148 fish species were recorded, and rarefaction curves extrapolated between 200 and 300 species on inter-reefs. Permutational linear models showed an increasing gradient in fish richness and abundance from the bays to the sand flats near the barrier reef with weak effect of individual habitat features. Two main fish assemblages were distinguished pertaining to an inshore and offshore cluster. While this structure partially followed the three inshore-offshore zones with distinct benthic habitat composition, it highlights that the largest ecosystem of the lagoon is dominated by commercial species. Our results using a low sampling size seem consistent with historical studies. BRUVS remain non-destructive and easy to deploy, making them a potentially good tool to study fish in marine tropical lagoons and should have applications for fishery management and conservation planning.

**Keywords** Baited remote underwater video stations (BRUVS) · Soft bottom habitats · Fish assemblages · Fishery management

## Introduction

Most tropical coastal ecosystems comprise patches of hard coral structures scattered within an inter-reef habitat matrix usually characterized by soft, often sandy bottoms. An emphasis on hard coral habitats has always been made due to their extraordinary biodiversity (Fisher et al. 2015). However, their soft sediment surroundings represent 50–90% of

the tropical continental shelf surface (Hall 2002; Andréfouët et al. 2009) but have comparatively received very little attention. There is a general lack of information on the biodiversity patterns in these inter-reef areas, especially for fish communities. Their lack of attractiveness to research could be linked to their vast sedimentary covers and low structural complexity, therefore low faunal diversity (Thrush et al. 2001; Gratwicke and Speight 2005; Kovalenko et al. 2012) or the inherent difficulty linked to their extent, depth, and scarce fauna.

Yet, tropical inter-reefs aggregate a variety of different habitats characterized by distinct substrate composition and granularity (e.g., silty mud flats or back reef white sands), comprising various epibenthic communities such as seagrass, seaweed meadows, filter feeder communities, and isolate coral structures (Chardy et al. 1988; Eduardo et al. 2018; Reis-Filho et al. 2019). Previous studies using trawls and experimental catches have reported hundreds of fish species inhabiting inter-reefs, most of them being of commercial importance (Ramm et al. 1990; Wantiez et al. 1996; Rodríguez-Rotnero et al. 1998; Stobutzki et al.

Communicated by S. E. Lluch-Cota

✉ Florian Baletaud  
florian.baletaud@ird.fr

- <sup>1</sup> UMR ENTROPIE (IRD, UR, UNC, CNRS, IFREMER), Institut de Recherche Pour Le Développement (IRD), Centre IRD de Nouméa, 98000 Noumea, New Caledonia, France
- <sup>2</sup> Soproner, Groupe GINGER, 98000 Noumea, New Caledonia, France
- <sup>3</sup> Burgeap, Groupe GINGER, 69000 Lyon, France
- <sup>4</sup> UMR MARBEC, Université de Montpellier, 34000 Montpellier, France



2001; Perez Castillo et al. 2018). The various inter-reef habitats, notably seagrass or seaweed meadows, also serve as nursery, spawning, and foraging grounds for reef-associated species (Parrish 1989; Thrush et al. 2002; Langlois et al. 2005; Mikulas and Rooker 2008; Sambrook et al. 2019) and have a major influence on structuring local fish assemblages (Gladstone et al. 2012; Reis-Filho et al. 2019; Stat et al. 2019). However, the relative lack of surveys on the inter-reef ecosystem as a whole may mean that its biodiversity and ecological role are underestimated.

Furthermore, inter-reefs are exposed to anthropogenic impact (Halpern et al. 2008, 2019). Indeed, trawling and dredging tend to homogenize the substrate and lower habitat complexity, leading to loss of biodiversity (Thrush and Dayton 2002; Tillin et al. 2006). Commercial and subsistence fishing pressure also increase with human demography across all habitats, including the vast sedimentary areas composing the inter-reef (David et al. 2010). Thus, more information is urgently required to better protect inter-reef biodiversity and habitats against human impacts.

In marine science, the shift toward non-extractive surveys such as diver-operated censuses (e.g., UVC, Kulbicki et al. 2010; Labrosse et al. 2002) may also have led to overlooked environments where such techniques are limited by depth and dive time constraints. A relative novel alternative to bypass diver limitations for vast environments is the use of video-assisted observations. Specifically, BRUVS (baited remote underwater video stations) are the most widespread low-cost video technique (Whitmarsh et al. 2017; Langlois et al. 2020) that can provide a large standardized collection of field data (see Cappo et al. 2007; Osgood et al. 2019; MacNeil et al. 2020). Surveys using BRUVS have already been carried out on many ecosystems and habitats other than reefs like estuaries (Gladstone et al. 2012), deep sea beds (Bailey et al. 2007; Zintzen et al. 2012; Bond et al. 2018), shallow seagrass beds (Henderson et al. 2017), rivers (Ellender et al. 2012; Schmid et al. 2017), and the pelagic environment (Letessier et al. 2019). Comparatively, fewer research using BRUVS have focused on tropical soft seabed (Whitmarsh et al. 2017). The efficiency of BRUVS has been demonstrated on the shelf habitats of the Great Barrier Reef Marine Park (GBRMP) compared to a fishing method (trawling) (Cappo et al. 2004). Furthermore using a dataset of about 1500 BRUVS deployed over an area of about 210,000 km<sup>2</sup>, the inter-reef fish communities of the Australian continental shelf have been exhaustively characterized (Cappo et al. 2007). To our knowledge, this is the most extensive study of inter-reef areas using BRUVS. However, such massive sampling effort is hardly achievable elsewhere for financial reasons, especially in south pacific island countries. Yet, it is precisely in these countries that people depend most on fish for subsistence (Hanich et al. 2018) and thus require

cost-effective assessment of fishery resources (Bell et al. 2018).

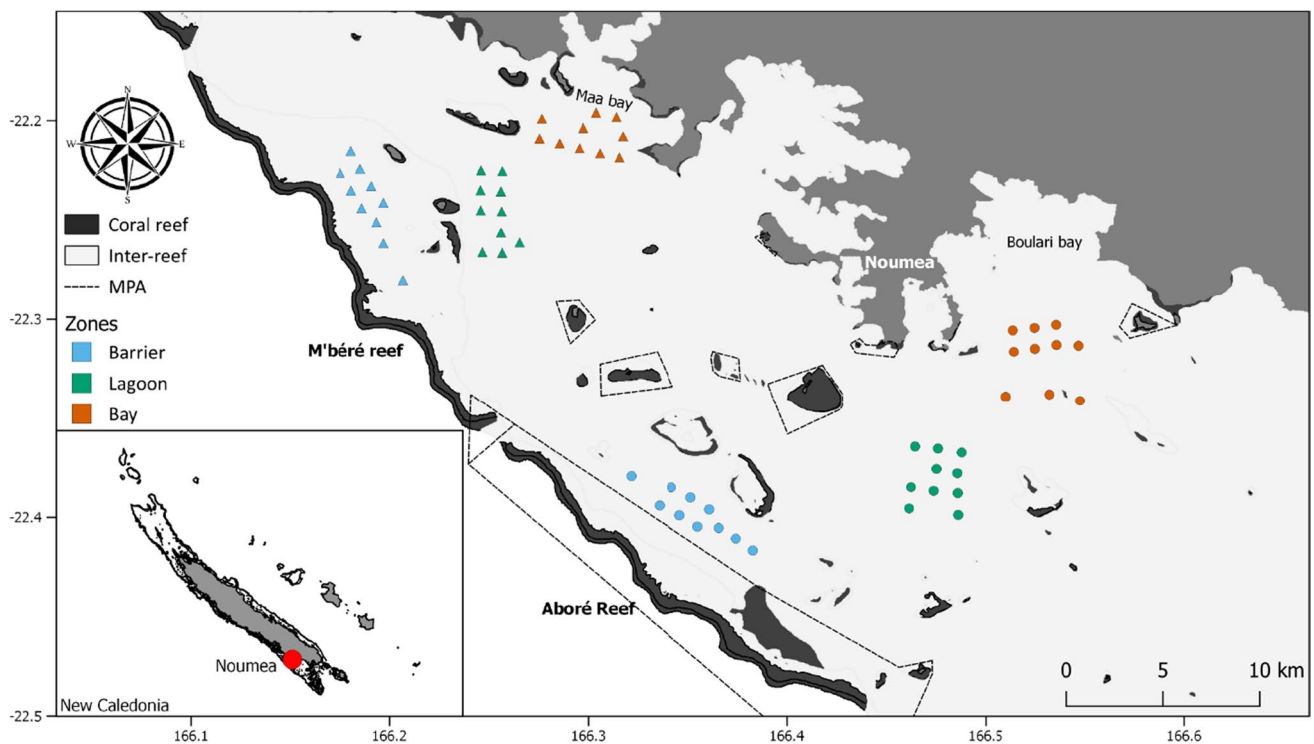
Our study aimed at examining the patterns of fish biodiversity and habitats across the inter-reef area of an insular south pacific biodiversity hotspot and, more precisely, to assess how biodiversity responded to an environmental gradient from the inshore bays to the offshore barrier reefs across the various inter-reef habitats. To achieve this, we deployed 60 BRUVS during 7 days in the lagoon of Noumea, New Caledonia; examined spatial variability in fish species richness and abundance and how it was related to habitats and inshore-offshore gradients; and identified indicator species responsible for the observed patterns, if any. Our results were then discussed with those of other studies that used more extensive sampling efforts and/or extractive methods.

## Materials and methods

### Study area

New Caledonia is a vast archipelago (1.4 million km<sup>2</sup> Economic Exclusive Zone—EEZ) located in the Coral Sea, South-West Pacific. It has a 400-km-long main island surrounded by a 1600 km-long barrier reef encompassing a 36,000 km<sup>2</sup> lagoon, 85% of which being mostly soft inter-reef bottoms and 15% reefs (Andréfouët et al. 2009). The archipelago also includes remote reefs, islands, and atolls such as Chesterfield atoll, located in the center of the Coral Sea, more than 400-km west of the main island, mid-way to the Australian Great Barrier Reef (GBR). New Caledonia's reef ecosystem is characterized by a strong gradient of human impact, ranging from the densely populated capital city Noumea to uninhabited remote reefs and lagoons (D'agata et al. 2016; Juhel et al. 2018; Januchowski-Hartley et al. 2020). With 182,341 people in 2019, i.e., 67% of the archipelago's total population of 271,541 people, Noumea aggregates most anthropic activities ([www.isee.nc](http://www.isee.nc)). With this increasing demography came an increase in nautical activity since 2005 (Gonson et al. 2016), placing this area under a high fishing pressure (David et al. 2010).

To prevent unsustainable practices, New Caledonia has implemented many conservation measures for managing its marine environment. This includes fishery regulations, registering the New Caledonian barrier reef on the UNESCO World Heritage List in 2008, implementation of fully protected remote reefs from the Coral Sea Natural Park (2018), and creation of many marine-protected areas (MPAs) all over the archipelago since 1970. Those MPAs are typically centered around reef structures, leaving most of the adjacent areas without protection. For example, the lagoon of Noumea includes six no-take MPAs, all around coral reefs, with no strong protection of inter-reefs (Fig. 1).



**Fig. 1** Map of the lagoon of Noumea showing the two survey sites (circles: Aboré site, triangles: M'bééré site) and the three zone types (red: bay, green: lagoon, blue: barrier sandy area). Each dot repre-

sents a baited remote underwater video station (BRUVS). MPA are indicated by dotted quadrilaterals. Reef geomorphology retrieved from Andrefouët et al. (2009)

## Sampling design

A total of 60 BRUVS were deployed at two replicate sites; each one divided into 3 zones following an inshore-offshore gradient (Fig. 1). The three zones, thereafter called “bay,” “lagoon,” and “barrier,” represent the major sedimentary belts and benthic communities of the lagoon previously described by Chardy et al. (1988). The bay zone is mainly characterized by mud flats inhabited by more burrowed fauna (e.g., polychaetes, bivalves) and scarce epiphytic features. The lagoon zone has mixed granularities with abundant macrophyte covers such as *Halimeda* beds and filter feeder communities. The barrier zone is characterized by white sands associated to the coral reef dune, sparse algal beds, and a distinct infauna assemblage from the bay and lagoon zones (Chardy et al. 1988). The Aboré site included a bay zone close to the coast in Boulari bay, an intermediate lagoon zone, far from reefs between Maître Island and the Four North Sand Banks and a barrier zone on sandy bottoms adjacent to the Aboré barrier reef, an old (1981), large (150 km<sup>2</sup>), no-take marine-protected area. The Mbéré site was slightly further north of the capital than Aboré. Its bay zone was located in front of Maa bay; its lagoon zone between the islets of Mbo, Mbékouen,

and Sable; and its barrier zone on the sandy bottoms adjacent to Mbéré barrier reef, which is not protected.

The sampling of each zone at each site comprised 10 BRUVS to obtain a balanced design for statistical analysis. Each BRUVS was spaced by 1 km to ensure independence and to prevent individuals from appearing on multiple cameras (Cappo et al. 2004; Langlois et al. 2020). In each daily trip, we were able to achieve 10 BRUVS samples using an equipment of four BRUVS structure deployed 2 to 3 times per day. The sampling occurred between April and May 2016 throughout seven daytrips starting in the daylight morning and ending before the sunset's beginning. The seventh daytrip was necessary to compensate for bad weather conditions on previous days or in the case of cameras tipping over, dysfunctions, or visibility issues. Our BRUVS were the same than those of Juhel et al. (2018) and were fitted with GoPro Hero 2 cameras. They comprised three main parts: (i) a wire cage supporting the metal beam housing the horizontally aligned camera platform, (ii) a 1.5-m-long bait bar at the end of which a multi-hole perforated PVC canister contained 1 kg of crushed sardines (*Sardinops spp.*), and (iii) a string and buoy system to signal and retrieve the BRUVS from surface. Each BRUVS lasted long enough to ensure 1 h of video on the seabed. GoPro cameras were set with a

medium field of view in 1920×1080 pixel format running at 24 frames per second. Videos were analyzed using Event-Measure software ([www.seagis.com.au](http://www.seagis.com.au)) and BRUVS standard protocol (Cappo et al. 2003; Langlois et al. 2020). Fish were counted over a 1-h video period starting at the time seabed was touched. To estimate fish abundance, we used the MaxN method, corresponding to the maximum number of individuals for a given species counted within the field of view at the same time. MaxN is the most widespread method to assess fish abundance from BRUVS (Whitmarsh et al. 2017; Langlois et al. 2020).

### Habitat characterization

The habitat composition of each BRUVS was visually characterized using a Semi-quantitative Scale (SQS) method inspired from the Medium Scale Approach (MSA) (Clua et al. 2006). Specifically, a still image from each video was used to assess the percent composition of the substrate in its field of view. Seven descriptors were identified and indexed in two layers, each expressed in percent. The first layer included cover of sand, gravel, rubbles, rock, and hard coral, adding up 100%. The second layer included macroalgae (seaweeds) and seagrass meadows over the first layer and did not necessarily total 100%. An Euclidean distance matrix was calculated using the habitat descriptor percentages of each BRUVS. Then, a distance-based multivariate PERMANOVA followed by pairwise Multivariate PERMANOVAs was used to compare the habitat composition across sites and zones with 9999 permutations under a reduced model (McArdle and Anderson 2001; Anderson 2001). Analyses have been completed with the functions *adonis2* of the *vegan* v2.5–7 package (Oksanen et al. 2020) and *pairwise.perm.manova* of the *RVAideMemoire* v0.9–79 package (Hervé 2021) under R v4.0.5 software (R Core Team 2021).

### Fish assemblage analysis

Permutational linear models were used to compare species richness and abundance among sites, zones, and habitat composition. The randomization test using the function *lmp* of the *lmPerm* package allowed the data to be free of assumptions on normality by performing with all possible permutations (i.e., Perm = “Exact”) (Wheeler and Torchiano 2016). Then, the relative importance of each variable was calculated by decomposing the  $R^2$  from the permutational linear model into non-negative contributions that sum to the total  $R^2$ , using the *calc.relimp* function of the *relaimpo* package (Grömping 2006). The sand cover variable was removed as it had perfect multicollinearity with the rest of the first habitat composition layer since it added up to 100%. When categorical factors (site and/or zone) were significant, the analysis was followed by a pairwise permutation *t* test

(*pairwise.perm.t.test* function of the *RVAideMemoire* package) to compare the different factor levels (Legendre and Legendre 1998; Anderson 2001).

Rarefaction curves were plotted for each zones and for the whole dataset in order to estimate inter-reef total fish species richness at Noumea (Gotelli and Colwell 2001). Traditionally, for sample-based accumulation or rarefaction curves, several parametric models are fitted between species richness and sample size. These models are then compared through AIC or BIC, and the asymptote of the best model is used as an estimate of the total species richness corresponding to an infinite sample size (Dengler 2009). Here we compared the five most common parametric models displaying an asymptote and passing through the origin: the Negative exponential, Michaelis–Menten, Chapman-Richards, Cumulative Weibull distribution, and the Lomolino function (Tjørve 2003, 2009). More recently, the Hill numbers method has emerged using the sampling theory to better account for the sensitivity of species richness to sampling effort (Chao et al. 2014). This new method was also fitted to our data, and the asymptote compared with that of traditional methods. Rarefaction curves were implemented with the R function *nls*, the *specaccum* function of the R package *vegan*, and the *iNEXT* function of the *iNEXT* v2.0.20 R package (Hsieh et al. 2016).

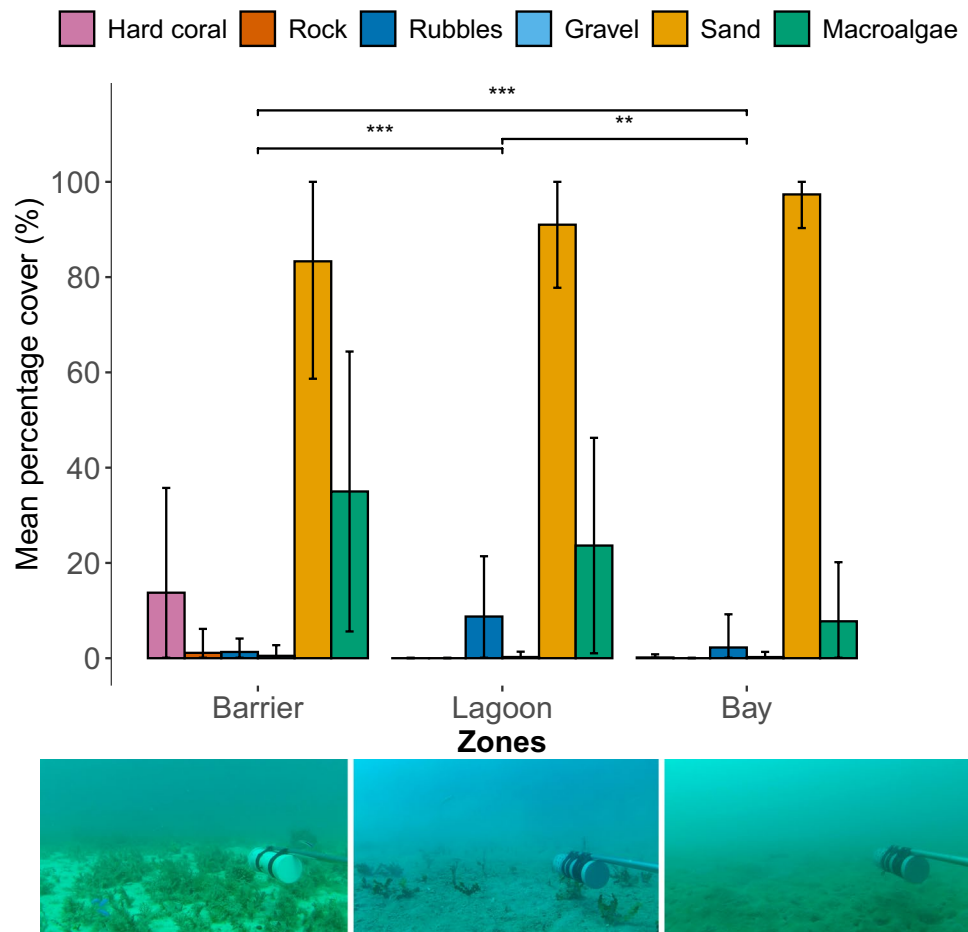
A NMDS (non-metric multidimensional scaling) was performed to explore the fish assemblage structure (Legendre and Legendre 1998). We used the Bray–Curtis distance calculated on the BRUVS species abundance matrix with the function *metaMDS* of the *vegan* package. The indicator species analysis (Dufrêne and Legendre 1997) was used to identify the species responsible for the structure highlighted by the NMDS. An indicator species is defined as the product of the species fidelity (degree of presence) and specificity (degree of abundance) across and between the clusters defined by the ordination. Statistical significance is assessed by random permutation of stations through the different clusters. The function *indval* of the R package *labdsv* v2.0–1 (Roberts 2019) allowed the calculation of indicator value and significance between clusters. Commercially important or edible species were characterized by species caught by either commercial or recreational fishermen (Letourneur et al. 1998).

## Results

### Habitat description

Still image analysis of 60 BRUVS videos outlined a substratum mostly composed of sand (83–98% average per zone) with a mean macroalgae coverage decreasing from the barrier (35%) to the bays (8%) (Fig. 2). No seagrass was

**Fig. 2** Barplot of the average substrate composition for the three studied inter-reef zones including sandy bottoms adjacent to the barrier reef (Barrier), intermediate zone in the middle of the lagoon (Lagoon), and muddy sand flat associated with bays (Bay). Standard deviation is shown by the error bars. Results of multivariate PERMANOVA on zones: barrier-lagoon,  $p < 0.001$ ; lagoon-bay,  $p = 0.006$ ; barrier-bay,  $p < 0.001$ . Seagrasses are not shown since none were observed at any station



observed at any station. Hard coral structures were present only in the sandy barrier zone, composing 15% of the substrate in average. The average depth per zone was 10.9 (SD=0.8), 27.4 (SD=2.5), and 23.6 (SD=2.6) meters for the barrier, lagoon, and bay, respectively. Multivariate PERMANOVA showed significant differences in habitat composition between bay, lagoon, and barrier zones ( $p = 0.0001$ ), with no significant site effect ( $p = 0.894$ ) and no significant site  $\times$  zone interaction effect ( $p = 0.109$ , Table S1). Pairwise multivariate PERMANOVAs revealed that the three zones were significantly different from one another (Fig. 2).

### Fish assemblage description

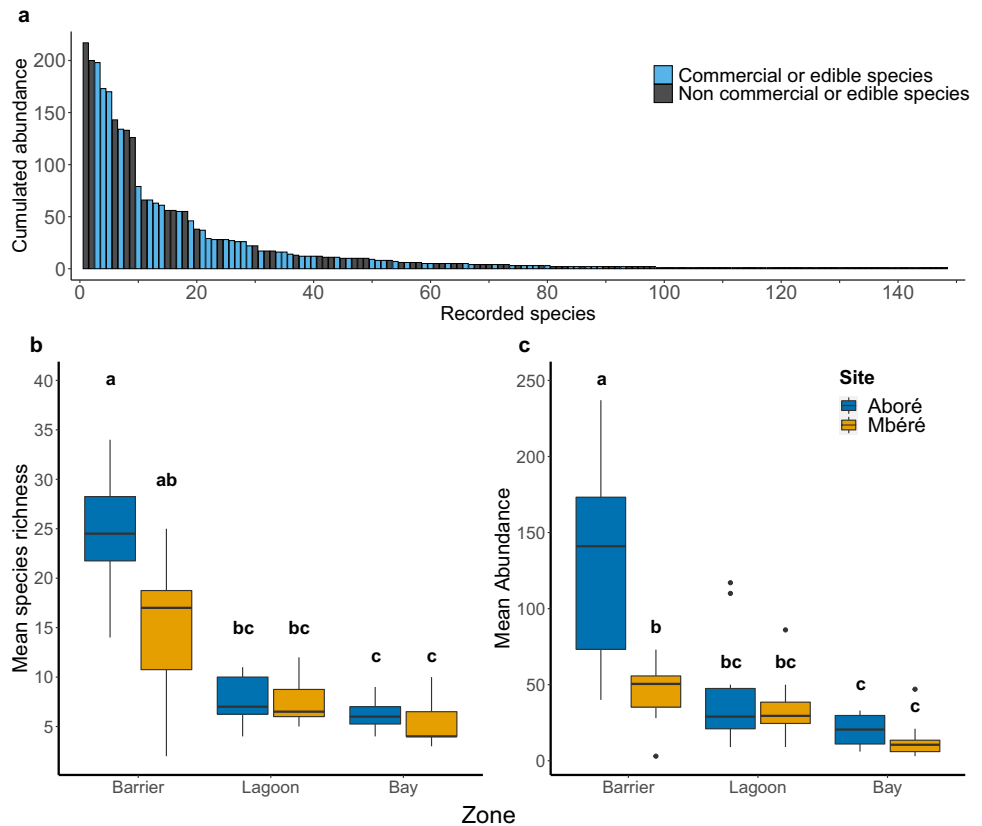
Out of the 60 h of analyzed videos, a total of 2888 individuals were identified from 34 families, 86 genera, and 148 species. The species composition covered the whole trophic network from large predators (four species of shark) to small herbivores (e.g., Gobiids). Both inter-reef species (e.g., Nemipteridae, Lethrinidae and Synodontidae) and reef-associated species (e.g., Chaetodontidae, Labridae and Scaridae) were observed. Species belonging to the entire water column were recorded, from pelagic species (e.g.,

Scombridae) to bottom-dwelling species (e.g., Mullidae). Among the 34 observed families, four occurred in more than 50% of BRUVS (Lethrinidae: 88%, Nemipteridae: 88%, Mullidae: 63% and Carangidae: 51%). Commercial and edible species included 65 species out of the 148 observed and 51.8% of all individuals. Lethrinids (seven species) were the most abundant family of commercial interest (374 individuals, dominated by *Lethrinus genivittatus* and *L. variegatus*), followed by Carangids (10 species, 341 individuals, dominated by *Decapterus macarellus* and *Atule mate*) and Nemipterids (one species, *Nemipterus peronii*, 170 individuals). Rare species that were seen only once made 43.2% of the total species richness but only 4% of the total abundance (Fig. 3a). Only 0.7% of all individuals could not be identified to species level.

### Species diversity and abundance

The permutation linear model on fish species richness yielded a  $R^2$  of 0.82 using the site, zone, and habitat composition variables. Out of all variables, the zone, site, hard coral cover, macroalgae cover, and gravel cover had a significant influence on species richness (Table 1). The

**Fig. 3** Fish species richness and abundance from 60 baited remote underwater video stations (BRUVS) deployments on the inter-reefs of Noumea. **a** Rank abundance diagram showing high proportion of commercial/edible species and rare species; **b** species richness; **c** abundance (MaxN) boxplots across zones and sites. Black dots represent potential outliers. “a,” “b,” and “c” letters group sites per significant differences at 5% threshold (Pairwise permutation *t* test)



**Table 1** Results of the permutational linear models of species richness and abundance (MaxN) across zones, sites, and habitat composition. Percent of explained variance is shown for each variable (% Exp)

Factor	Df	MS	<i>p</i> *	% Exp
<b>Fish diversity</b>				
Zone	2	373.11	<b>&lt; 0.001</b>	44.5%
Hard coral	1	182.28	<b>0.004</b>	17.7%
Macroalgae	1	79.68	<b>0.006</b>	10.8%
Site	1	151.28	<b>&lt; 0.001</b>	5.0%
Gravel	1	74.79	<b>0.021</b>	3.1%
Site x zone	2	22.66	0.085	2.3%
Rock	1	0	0.961	1.2%
Rubbles	1	0	0.882	0.8%
<b>Fish abundance</b>				
Zone	2	15,653.1	<b>&lt; 0.001</b>	27.4%
Site	1	17,835.6	<b>&lt; 0.001</b>	10.6%
Site x zone	2	6599.5	<b>0.003</b>	9.3%
Macroalgae	1	896.2	0.414	8.2%
Hard coral	1	817.6	0.824	3.0%
Gravel	1	1074.0	0.458	1.5%
Rubbles	1	752.7	0.427	0.4%
Rock	1	538.5	0.556	0.3%

\*Significant *p* values are shown in bold

zone variable contributed most to the explained variance (44.5%), followed by hard coral cover (17.7%), macroalgae cover (10.8%), site (5%), and gravel cover (3.1%) (Fig. S1). The species richness was overall higher in the barrier zone with a slight site effect and a marginal site x zone effect. Pairwise permutation *t* tests revealed a significantly higher richness on the barrier zone of Aboré (24.3 species on average per BRUVS, SD = 6.4) than M'béré (15.1 species per BRUVS, SD = 6.7) and no significant difference in species richness between sites for other zones (Fig. 3b). Bays and lagoons had similar richness (bay: 5.8 species per BRUVS in average, SD = 2.0; lagoons: 7.6 species, SD = 2.3), and both showed significantly smaller richness than barriers (19.7 species per BRUVS in average, SD = 7.9; Fig. 3b). Coral cover and macroalgae had positive effects on species richness (Fig. S2).

The results for abundance were similar, although habitat variables were not significant in the permutational linear model (Table 1,  $1^2 = 0.52$ ). Zone was the most important variable with 27.4% of the explained variance, followed by site (10.6%) and their interaction (9.3%). The significant site x zone interaction ( $p < 0.003$ ) revealed a much higher fish abundance on the barrier of Aboré (Mean: 130.4 fish per BRUVS, SD = 67.6) than Mbéré (Mean: 46.3 fish per BRUVS, SD = 21.1) (Fig. 3c, Table 1). Fish abundance generally increased from bays



(Mean: 16.9 fish per BRUVS, SD = 11.7) to barriers (Mean: 88.4 fish per BRUVS, SD = 65.1) with intermediate values in lagoons (Mean: 39.2 fish per BRUVS, SD = 30.9).

### Rarefaction curves

Analyses based on the sampling theory (Hill numbers) estimated the asymptotic total species richness at 240 species (95% Confidence Interval—CI: 195–325) for all inter-reef zones combined and at 42 species (95% CI: 35–68) for bays, 68 species (95% CI: 50–125) for lagoons, and 216 species (95% CI: 161–332) for barriers (Fig. 4a, Table S2). The more traditional regression method provided estimates within the same range, although with much smaller confidence intervals. Model evaluation through BIC highlighted the Lomolino function as best overall fitting model with asymptotic total species richness estimated at 317 species (95% CI: 300–334) for all inter-reef zones combined and at 51 species (95% CI: 49–53), 85 species (95% CI: 80–90), and 258 species (95% CI: 243–274) for the bay, lagoon, and barrier zones, respectively (Fig. 4b, Fig. S3, Table S2).

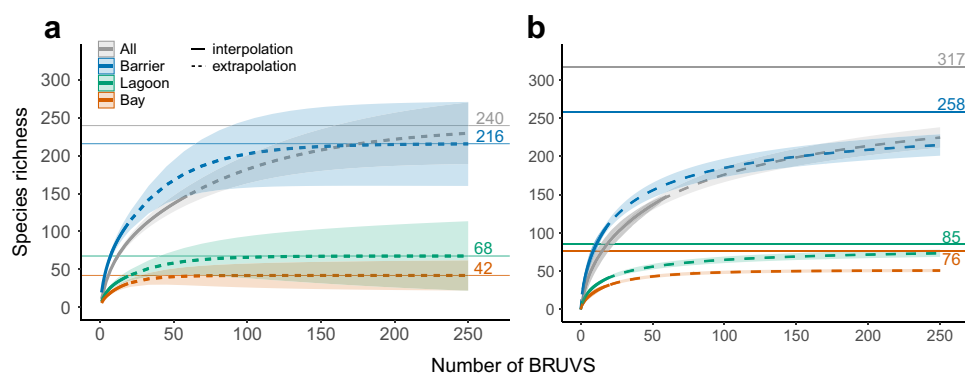
All zones combined, Hill numbers extrapolated a sampling effort of 239 BRUVS to stand within 95% of the 240 species asymptote. Likewise, this method predicted 45, 82, and 110 BRUVS sampling effort to approach the asymptotes in bay, lagoon, and barrier zones, respectively. The figures seemed unreasonably higher using traditional rarefaction curves, with extrapolated sampling effort to approach 95% of the asymptotes of 4280 BRUVS for all zones combined, 1809 BRUVS for bays, 1052 BRUVS for lagoons, and 1563 BRUVS for barriers (Lomolino estimate, Table S2).

### Assemblage structure

A NMDS analysis on species abundance revealed two clusters (Fig. S4). The first cluster included offshore stations in the barrier zone and the second cluster inshore stations in the bay and lagoon zones, with no distinct patterns among sites. The indicator species analysis discriminated the two clusters with 44 significant species out of the 148 (Table 2). A NMDS analysis on the abundance of the reduced list of 44 indicator species showed finer assemblage structures, although bay and lagoon stations still overlapped substantially (Fig. 5). Only five indicator species were responsible for the structure of the inshore cluster (bay and lagoon): *Nemipterus peronii*, *Lethrinus genivittatus*, *L. obsoletus*, *Atule mate*, and *Synodus variegatus*. The 44 indicator species corresponded to 61.9% of the counted individuals. All species of bays and lagoons except *S. variegatus* were commercial. The barrier zone was characterized by many small non-commercial species such as *Amblygobius phalaena*, *Paraperis australis*, *Thalassoma lunare*, and *Oxycheilinus bimaculatus* but also some commercial species and families (*Lethrinus rubrioperculatus*, Acanthuridae, Mullidae, and Scaridae).

### Discussion

Our study is one of the few addressing the vast inter-reef sandy environments. It also showed that BRUVS on the inter-reefs of a tropical marine lagoon are capable of segregating fish assemblages, even at a low sampling effort. The interest for inter-reefs is growing nonetheless (see Fitzpatrick et al. 2012; Eduardo et al. 2018; Reis-Filho et al. 2019). The closest study with ours was done by Cappo et al. (2007) in the Great Barrier Reef Marine Park (GBRMP). Their



**Fig. 4** Rarefaction curves of species richness from video surveys on all 60 baited remote underwater video stations (BRUVS) combined (All) and the three zones (BAR, barrier sandy zone (20 samples); LAG, middle of lagoon (20 samples); and BAY, bay sand flats (20 samples)). The samples were rarefied (solid line) and extrapolated

(dashed line) using the Hill numbers method of Chao et al. (2014) (a) and the best-fit model—Lomolino function (b) for all zones combined, the barrier zone alone, the lagoon zone alone, and the bay zone alone. 95% confidence intervals are shown in shaded area. Horizontal lines are asymptote values. See Table S2 for details on model fit

**Table 2** Results of the indicator species analysis ran on the two clusters identified through a NMDS on the 60 BRUVS on Noumea's inter-reef area. Forty-four indicator species were found to have a significant impact on the inshore-offshore fish assemblage structure

Species	Cluster	Indicator value	<i>p</i> value
<i>Nemipterus peronii</i>	Inshore	0.875	0.0001
<i>Lethrinus genivittatus</i>	Inshore	0.5221	0.0216
<i>Atule mate</i>	Inshore	0.425	0.0034
<i>Lethrinus obsoletus</i>	Inshore	0.425	0.0013
<i>Synodus variegatus</i>	Inshore	0.35	0.0059
<i>Parupeneus pleurostigma</i>	Offshore	0.85	0.0001
<i>Halichoeres trimaculatus</i>	Offshore	0.8423	0.0001
<i>Lethrinus rubrioperculatus</i>	Offshore	0.7934	0.0001
<i>Lethrinus variegatus</i>	Offshore	0.75	0.0001
<i>Thalassoma lunare</i>	Offshore	0.742	0.0001
<i>Oxycheilinus bimaculatus</i>	Offshore	0.74	0.0001
<i>Parapercis australis</i>	Offshore	0.7	0.0001
<i>Parupeneus barberinoides</i>	Offshore	0.7	0.0001
<i>Pentapodus nagasakiensis</i>	Offshore	0.5849	0.0003
<i>Parupeneus multifasciatus</i>	Offshore	0.5	0.0001
<i>Mulloidichthys flavolineatus</i>	Offshore	0.4	0.0003
<i>Stethojulis interrupta</i>	Offshore	0.4	0.0001
<i>Dascyllus aruanus</i>	Offshore	0.35	0.0002
<i>Pomacentrus coelestis</i>	Offshore	0.35	0.0002
<i>Sufflamen chrysopterum</i>	Offshore	0.35	0.0003
<i>Amblygobius phalaena</i>	Offshore	0.3	0.0003
<i>Chaetodon auriga</i>	Offshore	0.3	0.0010
<i>Pseudobalistes fuscus</i>	Offshore	0.3	0.0008
<i>Scarus psittacus</i>	Offshore	0.3	0.0010
<i>Chaetodon kleinii</i>	Offshore	0.25	0.0036
<i>Chromis viridis</i>	Offshore	0.25	0.0038
<i>Oxycheilinus nigromarginatus</i>	Offshore	0.25	0.0038
<i>Ptereleotris microlepis</i>	Offshore	0.25	0.0034
<i>Scarus ghobban</i>	Offshore	0.25	0.0028
<i>Coris dorsomacula</i>	Offshore	0.2273	0.0142
<i>Centropyge tibicen</i>	Offshore	0.2	0.0096
<i>Gymnocranius grandoculis</i>	Offshore	0.2	0.0084
<i>Plagiotremus tapeinosoma</i>	Offshore	0.2	0.0105
<i>Pomacentrus moluccensis</i>	Offshore	0.2	0.0105
<i>Acanthurus blochii</i>	Offshore	0.15	0.0372
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Offshore	0.15	0.0326
<i>Canthigaster valentini</i>	Offshore	0.15	0.0367
<i>Chaetodon mertensii</i>	Offshore	0.15	0.0339
<i>Epinephelus maculatus</i>	Offshore	0.15	0.0327
<i>Labroides dimidiatus</i>	Offshore	0.15	0.0339
<i>Plectropomus leopardus</i>	Offshore	0.15	0.0354
<i>Scarus schlegeli</i>	Offshore	0.15	0.0320
<i>Stethojulis strigiventer</i>	Offshore	0.15	0.0319
<i>Sufflamen fraenatum</i>	Offshore	0.15	0.0317

BRUVS identified 347 species across a similar inshore-offshore gradient but with an order of 20 times more samples than in our study. Comparing their indicator species showed high similarity with ours. Asymptotic estimates for our 60 BRUVS samples converged between approximately 200 and 300 species, closing in the shelf diversity of the GBRMP. However, we did not exceed 25 m in depth, where richness from the GBRMP covered the whole continental shelf with further depth-associated assemblages.

Inter-reef fish assemblage structure in the lagoon of Noumea responded to an inshore-offshore gradient with species diversity and abundance generally increasing from bay mud flats to white sandy bottoms adjacent to barrier reefs. Although our visual assessment of inter-reef habitat structure matched the three zones (bay, lagoon, barrier) previously described by Chardy et al. (1988), the associated fish assemblages seemed less structured as our analyses could only discriminate assemblages of inshore zones (bay and lagoon) from the offshore zone (barrier).

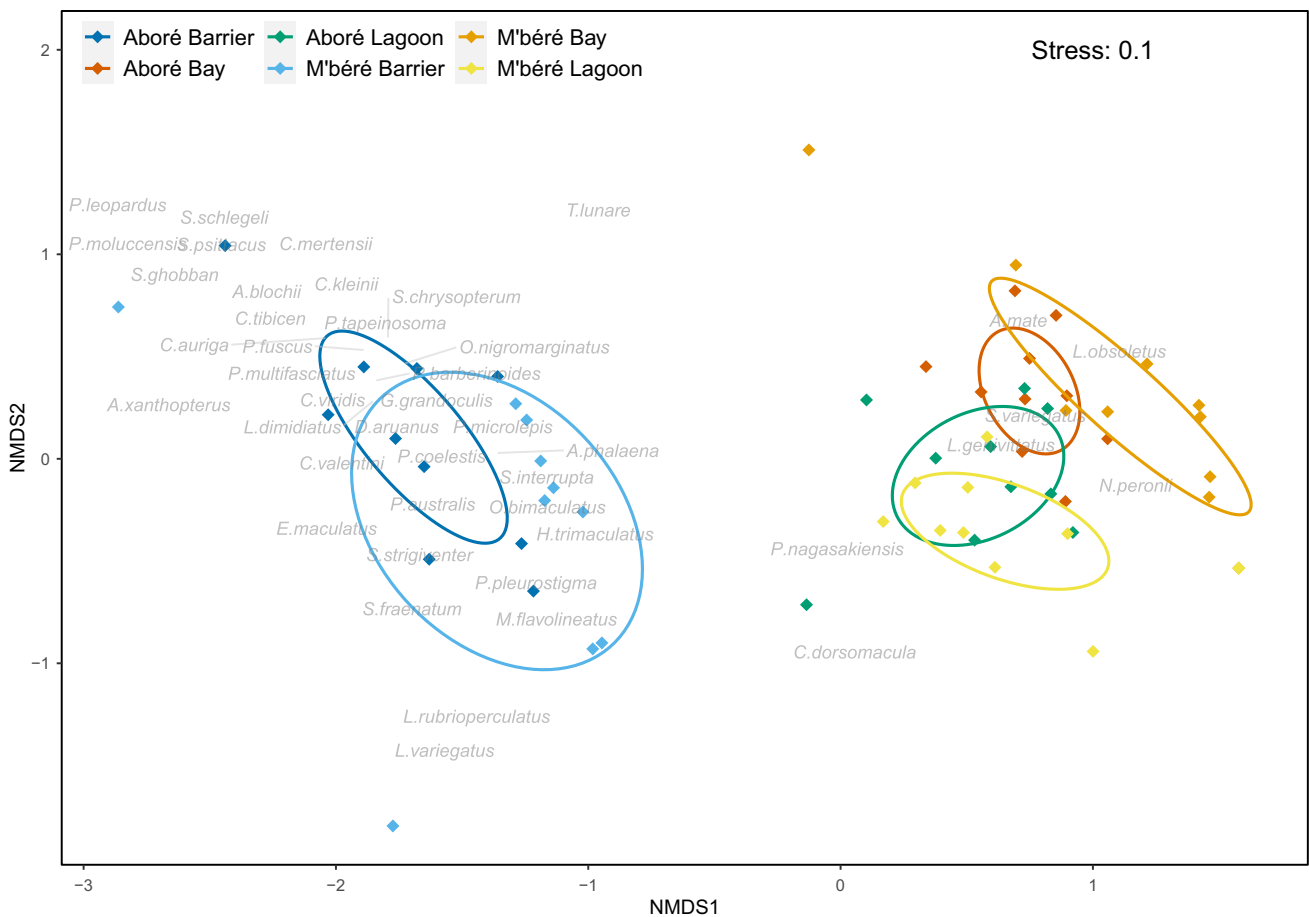
The richer barrier zone was characterized by the presence of small hard coral structures that partly drove species richness. Furthermore, the indicator species analysis highlighted reef-associated species belonging to Scaridae, Chaetodontidae, and Pomacentridae who contributed to differences in the barrier assemblage. The presence of reef-associated species on inter-reefs may then be linked to a halo effect where species forage around and out of hard coral structures (Langlois et al. 2005). Some coral reef fish species have also been shown using other shelf's benthic ecosystems, during migratory events or across life stages (Sambrook et al. 2019).

In addition of small hard coral structures, the barrier zone also had the greatest macroalgae coverage. The presence of macroalgae ensures a very high productivity over soft grounds (Travers and Potter 2002). Since macroalgae partly explained fish species richness in our analyses, their presence may also be involved in the structuration of fish assemblages by giving shelter to smaller species and increasing the population of invertebrates (Edgar and Shaw 1995), thus attracting more predators.

BRUVS in bays showed a silty substrate and an overall lower fish diversity and abundance. Sediment composition affects the vegetation; hence fish assemblages (Sokołowski et al. 2015) and riverine influx are a major factor affecting inter-reef sediment composition, especially in New Caledonia where metal-rich soils are discharged in the lagoon (Dalto et al. 2006). Suspended silt and particles clouded the water and strongly reduced luminosity on the bay bottoms, hence probably the ability of the vegetal layer to develop. This is supported by our observation of a very weak seaweed coverage (8%) in the bays compared to other zones.

The predictor that explained most of the richness and abundance variances in the permutational linear models remained the zone. This predictor relates to an





**Fig. 5** Non-metric multidimensional distance scaling (NMDS) of the 44 significant indicator species highlighted by the indicator species analysis between the two clusters: inshore (bays and lagoons) and

offshore (barrier). Ellipses of the original sampling design are drawn with the barriers, lagoons, and bays of the Aboré and the Mbéré site

inshore-offshore environmental gradient probably at the origin of the sedimentary belts patterns observed on the GBRMP (Cappo et al. 2007) and the three main inter-reef benthic communities observed in the New Caledonian lagoon (Chardy et al. 1988). Zones along inshore-offshore gradients may include a wide range of environmental variables like currents, nutrient load, or temperature that structure along with substrate features like sand, coral, or macroalgae the inter-reef communities. Concluding on links between distinct habitats of the inter-reef matrix and fish assemblage structure will therefore need further sampling and additional environmental variables (Cappo et al. 2007).

Further to habitat-diversity-abundance relationships, we found that commercial and edible species mainly characterized the inshore cluster (lagoons and bays). These species represented alone half of the species recorded in our study and a major part of the most occurring. Since inter-reefs cover most of the lagoon area, the increasing pressure of human demography might place this environment at risk to fisheries where locally few management

measures are in place compared to other environments such as coral reefs (David et al. 2010). However, white sandy bottoms near Aboré reef showed a higher diversity and almost 3 times higher abundance than nearby MBéré reef. The Aboré reef is a fairly large (150 sq. km), old (created in 1981), and well-enforced no-take MPA. In New Caledonia, protected marine areas have demonstrated a positive effect over fish populations (Wantiez et al. 1997; Chateau and Wantiez 2005). However, MPA inner spaces are not the only one to benefit from protection. Adjacent spaces to MPA are subject to a “spill-over” effect where biomass is transferred from protected spaces to their surroundings, at distances of up to 1 km (Russ and Alcalá 1996; Da Silva et al. 2015; Di Lorenzo et al. 2016). The sampled soft grounds near Aboré reef MPA might have therefore benefited from a “spill-over” effect. The use of Stereo-BRUVS (S-BRUVS), allowing to measure size and estimate biomass, may be able to confirm this hypothesis. However, more replicate MPA sites are still needed to confirm such an effect. Nevertheless, that already established

MPAs on coral reefs might benefit adjacent soft bottom environments is encouraging.

The capacity of BRUVS to assess fish assemblage structure and biodiversity patterns on the inter-reefs of a marine tropical lagoon is further shown with our study, especially with a low sampling effort. Indeed, the species biodiversity reported in our study of the lagoon of Noumea is within the range of other previous findings using fishing or BRUVS (see Table S2). With 148 species in 60 BRUVS, we are reporting more species than with four years of long-line fishing in New Caledonia (113 species). However, trawls in a bay of New Caledonia reported 230 species with monthly sampling over a year (Wantiez et al. 1996). While it falls inside our asymptotic estimates, when accounting only the bay zone in our study (40–50 species estimated), trawls remained superior in sampling the fish community. While trawls may provide more exhaustive data on fish diversity, BRUVS are able to show a similar pattern in spatial assemblage structure with notable influence of habitat type (Cappo et al. 2004, 2007; Fitzpatrick et al. 2012; Eduardo et al. 2018). While we do not deny the efficiency of traditional fishing or trawling methods, such methods are often lethal to the species collected and destructive to both the inter-reef habitats and associated communities, making them incompatible with current concerns for biodiversity conservation and management. The sampling effort for BRUVS seems also highly reduced compared to fishing. Notably, our study required only seven daytrips (including one extra trip due to weather conditions) for 3 people on a small boat (6 m) where trawling expeditions require an oceanographic vessel and crew at several orders of magnitude higher cost.

Inter-reefs belong to these difficult environments to explore due to their vast surface area and the patchy distribution of their fauna. This may justify the use of baited cameras that can attract fish fauna at the observation point (Harvey et al. 2007) together with being able to cover large areas through replication. On inter-reefs habitats, the low rugosity and absence of shelter seem to cause a shift toward planktivorous and piscivorous species (Cappo et al. 2007, 2011), which also corresponds to our findings of a strong presence of commercial species and could alleviate the limitation of BRUVS toward cryptobenthic fish. However, the presence of deep seaweed meadows in the lagoon of Noumea, also reported in the inter-reef area of the GBRMP (Cappo et al. 2007), may enhance inter-reef habitat complexity and lead to increased cryptic diversity and abundance levels (Gratwicke and Speight 2005; Kovalenko et al. 2012).

While parametric models have been widely used to describe species area relationships (SAR), special care is needed in the context of species sample relationships (SSR), which describe more widely the relationships studied by community ecologists and that are necessarily asymptotic (Dengler 2009). In our study, the best fits were attributed to

a 3-parameter sigmoid model (Lomolino function). Yet the observed curves were convex with no observed inflection point, suggesting an overfit may have occurred, simultaneously explaining the unreasonable estimated sample size required to reach the asymptote and the surprisingly narrow confidence intervals. These fitted models were still mostly found in the interval of Chao's Hill numbers framework with relatively similar asymptote values. As previously pointed, Hill numbers better account for the sensitivity of species richness to sample size (Chao et al. 2014), and the method is theoretically less biased than parametric models. Thus, around 239 samples (Hill numbers estimate) rather than 4280 samples (Lomolino estimate) may probably be needed to record the vast majority of the estimated 200–300 fish species observable by BRUVS in the inter-reefs of Noumea. However, further study is required to verify this extrapolation since the species richness asymptotic estimator of the Hill numbers method may be biased when extrapolating more than double the reference sample size (Chao 1984; Chao et al. 2014), which is our case (60 BRUVS deployed versus 239 BRUVS extrapolated to reach the asymptote).

Inter-reefs represent most of the tropical continental shelf ecosystem. Despite this obvious geographic importance, these environments remain poorly studied by fish ecologists due to their low attractiveness and vast extent. This study showed that BRUVS can assess the fish assemblage structure over vast tropical sedimentary areas with a low sampling effort. It also demonstrated that while the most diverse zone was near and most probably under the direct influence of coral reefs, lagoon and bays were key zones for many commercial species. This might raise new interest for these overlooked environments as the use of BRUVS may provide valuable information for fishery managers.

**Supplementary Information** The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s12526-021-01251-3>.

**Acknowledgements** We would like to thank Gerard Mou-Tham for his expertise on fish taxonomy, the crew of IRD research vessel "Archamia" Miguel Clarke and Joseph Baly for their help on the field trips, and two anonymous reviewers for helpful and constructive comments.

**Funding** The study was funded by IRD core funding. Florian Baletaud was supported by grant ANRT CIFRE #2019/0105.

## Declarations

**Conflict of interest** The authors declare no competing interests.

**Ethics approval** No animal testing was per formed during this study.

**Sampling and field studies** All necessary permits for sampling and observational field studies have been obtained by the authors from the competent authorities and are mentioned in the acknowledgements, if applicable. The study is compliant with CBD and Nagoya protocols.

**Data availability** The data is available from the authors upon reasonable request.

**Author's contributions** FB and LV designed the study. FB collected the data, performed analyses, and wrote the first draft. FB, AG, LV, JM, and DM contributed to writing, reviewing, and editing and gave final approval.

## References

- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Aust Ecol* 26:32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- 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* 28:691–707. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0503-y>
- Bailey DM, King NJ, Priede IG (2007) Cameras and carcasses: Historical and current methods for using artificial food falls to study deep-water animals. *Mar Ecol Prog Ser* 350:179–191. <https://doi.org/10.3354/meps07187>
- Bell JD, Albert J, Amos G et al (2018) Operationalising access to oceanic fisheries resources by small-scale fishers to improve food security in the Pacific Islands. *Mar Policy* 88:315–322. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2017.11.008>
- Bond T, Partridge JC, Taylor MD et al (2018) The influence of depth and a subsea pipeline on fish assemblages and commercially fished species. *PLoS ONE* 13:e0207703. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207703>
- Cappo M, Harvey E, Malcolm H, Speare P (2003) Potential of video techniques to monitor diversity, abundance and size of fish in studies of marine protected areas. *Aquat Prot Areas - what Work best how do we know?* World Congr Aquat Prot Areas proceedings, Cairns, Aust August 2002 455–464
- Cappo M, Speare P, De'ath G (2004) Comparison of baited remote underwater video stations (BRUVS) and prawn (shrimp) trawls for assessments of fish biodiversity in inter-reefal areas of the Great Barrier Reef Marine Park. *J Exp Mar Bio Ecol* 302:123–152. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.10.006>
- Cappo M, De'ath G, Speare P (2007) Inter-reef vertebrate communities of the Great Barrier Reef Marine Park determined by baited remote underwater video stations. *Mar Ecol Prog Ser* 350:209–221. <https://doi.org/10.3354/meps07189>
- Cappo M, Stowar M, Syms C et al (2011) Fish-habitat associations in the region offshore from James Price Point—a rapid assessment using Baited Remote Underwater Video Stations (BRUVS). *J R Soc West Aust* 94:303–321
- Chao A (1984) Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scand J Stat* 11:265–270
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC et al (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol Monogr* 84:45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chardy P, Chevillon C, Clavier J (1988) Major benthic communities of the south-west lagoon of New Caledonia. *Coral Reefs* 7:69–75. <https://doi.org/10.1007/BF00301643>
- Chateau O, Wantiez L (2005) Comparaison de la structure des communautés de poissons coralliens d'intérêt commercial entre une réserve marine et deux zones non protégées dans le Parc du lagon sud de Nouvelle-Calédonie. *Cybium* 29:159–174
- Clua E, Legendre P, Vigliola L et al (2006) Medium scale approach (MSA) for improved assessment of coral reef fish habitat. *J Exp Mar Bio Ecol* 333:219–230. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.12.010>
- D'agata S, Mouillot D, Wantiez L et al (2016) Marine reserves lag behind wilderness in the conservation of key functional roles. *Nat Commun* 7:12000. <https://doi.org/10.1038/ncomms12000>
- Da Silva IM, Hill N, Shimadzu H et al (2015) Spillover effects of a community-managed marine reserve. *PLoS ONE* 10:1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111774>
- Dalto AG, Grémare A, Dinet A, Fichet D (2006) Muddy-bottom meiofauna responses to metal concentrations and organic enrichment in New Caledonia South-West Lagoon. *Estuar Coast Shelf Sci* 67:629–644. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.01.002>
- David G, Leopold M, Dumas PS et al (2010) Integrated coastal zone management perspectives to ensure the sustainability of coral reefs in New Caledonia. *Mar Pollut Bull* 61:323–334. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.06.020>
- Dengler J (2009) Which function describes the species-area relationship best? A review and empirical evaluation. *J Biogeogr* 36:728–744. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02038.x>
- Di Lorenzo M, Claudet J, Guidetti P (2016) Spillover from marine protected areas to adjacent fisheries has an ecological and a fishery component. *J Nat Conserv* 32:62–66. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2016.04.004>
- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol Monogr* 67:345–366. <https://doi.org/10.2307/2963459>
- Edgar GJ, Shaw C (1995) The production and trophic ecology of shallow-water fish assemblages in southern Australia II. Diets of fishes and trophic relationships between fishes and benthos at Western Port, Victoria. *J Exp Mar Bio Ecol* 194:83–106. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(95\)00084-4](https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00084-4)
- Eduardo LN, Frédou T, Lira AS et al (2018) Identifying key habitat and spatial patterns of fish biodiversity in the tropical Brazilian continental shelf. *Cont Shelf Res* 166:108–118. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2018.07.002>
- Ellender BR, Becker A, Weyl OLF, Swartz ER (2012) Underwater video analysis as a non-destructive alternative to electrofishing for sampling imperilled headwater stream fishes. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 22:58–65. <https://doi.org/10.1002/aqc.1236>
- Fisher R, O'Leary RA, Low-Choy S et al (2015) Species Richness on Coral Reefs and the Pursuit of Convergent Global Estimates. *Curr Biol* 25:500–505. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.12.022>
- Fitzpatrick BM, Harvey ES, Heyward AJ et al (2012) Habitat Specialization in Tropical Continental Shelf Demersal Fish Assemblages. *PLoS ONE* 7:e39634. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039634>
- Gladstone W, Lindfield S, Coleman M, Kelaher B (2012) Optimisation of baited remote underwater video sampling designs for estuarine fish assemblages. *J Exp Mar Bio Ecol* 429:28–35. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.06.013>
- Gonson C, Pelletier D, Gamp E et al (2016) Decadal increase in the number of recreational users is concentrated in no-take marine reserves. *Mar Pollut Bull* 107:144–154. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.04.007>
- Gotelli NJ, Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol Lett* 4:379–391. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>
- Gratwicke B, Speight MR (2005) The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *J Fish Biol* 66:650–667. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00629.x>
- Grömping U (2006) Relative Importance for Linear Regression in R: The Package relaimpo. *J Stat Softw* 17:1–27. <https://doi.org/10.18637/jss.v017.i01>
- Hall SJ (2002) The continental shelf benthic ecosystem: Current status, agents for change and future prospects. *Environ Conserv* 29:350–374. <https://doi.org/10.1017/S0376892902000243>

- Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA et al (2008) A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* 319:948–952. <https://doi.org/10.1126/science.1149345>
- Halpern BS, Frazier M, Afflerbach J et al (2019) Recent pace of change in human impact on the world's ocean. *Sci Rep* 9:11609. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47201-9>
- Hanich Q, Wabnitz CCC, Ota Y et al (2018) Small-scale fisheries under climate change in the Pacific Islands region. *Mar Policy* 88:279–284. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2017.11.011>
- Harvey ES, Cappo M, Butler JJ et al (2007) Bait attraction affects the performance of remote underwater video stations in assessment of demersal fish community structure. *Mar Ecol Prog Ser* 350:245–254. <https://doi.org/10.3354/meps07192>
- Henderson C, Olds A, Lee S et al (2017) Marine reserves and seascape context shape fish assemblages in seagrass ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser* 566:135–144. <https://doi.org/10.3354/meps12048>
- Hervé M (2021) RVAideMemoire: Testing and Plotting Procedures for Biostatistics
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol Evol* 7:1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Januchowski-Hartley FA, Vigliola L, Maire E et al (2020) Low fuel cost and rising fish price threaten coral reef wilderness. *Conserv Lett* 13:1–9. <https://doi.org/10.1111/conl.12706>
- Juhel J-B, Vigliola L, Mouillot D et al (2018) Reef accessibility impairs the protection of sharks. *J Appl Ecol* 55:673–683. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13007>
- Kovalenko KE, Thomaz SM, Warfe DM (2012) Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685:1–17. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0974-z>
- Kulbicki M, Cornuet N, Vigliola L et al (2010) Counting coral reef fishes: Interaction between fish life-history traits and transect design. *J Exp Mar Bio Ecol* 387:15–23. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.03.003>
- Labrosse P, Kulbicki M, Ferraris J (2002) Underwater visual fish census surveys: proper use and implementation
- Langlois T, Goetze J, Bond T et al (2020) A field and video annotation guide for baited remote underwater stereo-video surveys of demersal fish assemblages. *Methods Ecol Evol* 11:1401–1409. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13470>
- Langlois TJ, Anderson MJ, Babcock RC (2005) Reef-associated predators influence adjacent soft-sediment communities. *Ecology* 86:1508–1519. <https://doi.org/10.1890/04-0234>
- Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology: second English edition
- Letessier TB, Mouillot D, Bouchet PJ et al (2019) Correction: Remote reefs and seamounts are the last refuges for marine predators across the Indo-Pacific. *PLOS Biol* 17:e3000489. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000489>
- Letourneur Y, Kulbicki M, Labrosse P (1998) Spatial structure of commercial reef fish communities along a terrestrial runoff gradient in the northern lagoon of New Caledonia. *Environ Biol Fish* 51:141–159. <https://doi.org/10.1023/A:1007489502060>
- MacNeil MA, Chapman DD, Heupel M et al (2020) Global status and conservation potential of reef sharks. *Nature* 583:801–806. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2519-y>
- McArdle BH, Anderson MJ (2001) Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82:290–297. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0290:FMMTCJ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0290:FMMTCJ]2.0.CO;2)
- Mikulas JJ, Rooker JR (2008) Habitat use, growth, and mortality of post-settlement lane snapper (*Lutjanus synagris*) on natural banks in the northwestern Gulf of Mexico. *Fish Res* 93:77–84. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.02.012>
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M et al (2020) vegan: Community Ecology Package
- Osgood GJ, McCord ME, Baum JK (2019) Using baited remote underwater videos (BRUVs) to characterize chondrichthyan communities in a global biodiversity hotspot. *PLoS ONE* 14:e0225859. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225859>
- Parrish J (1989) Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions. *Mar Ecol Prog Ser* 58:143–160. <https://doi.org/10.3354/meps058143>
- Perez Castillo J, Barjau Gonzalez E, Lopez Vivas JM, Armenta Quintana JA (2018) Taxonomic diversity of the fish community associated with soft bottoms in a coastal lagoon of the West Coast of Baja California Sur, Mexico. *Int J Mar Sci*. <https://doi.org/10.5376/ijms.2019.09.0002>
- R Core Team (2021) R: A Language and environment for statistical computing
- Ramm D, Pender P, Willing R, Buckworth R (1990) Large-scale spatial patterns of abundance within the assemblage of fish caught by Prawn Trawlers in Northern Australian waters. *Mar Freshw Res* 41:79. <https://doi.org/10.1071/MF9900079>
- Reis-Filho JA, Schmid K, Harvey ES, Giarrizzo T (2019) Coastal fish assemblages reflect marine habitat connectivity and ontogenetic shifts in an estuary-bay-continental shelf gradient. *Mar Environ Res* 148:57–66. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.05.004>
- Roberts DW (2019) labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology
- Rodríguez-Rotnero J, Abitia-Cárdenas LA, Galván-Magaña F et al (1998) Ecology of fish communities from the soft bottoms of Bahía Concepción, México. *Arch Fish Mar Res* 61–76
- Russ GR, Alcalá AC (1996) Do marine reserves export adult fish biomass? Evidence from Apo Island, central Philippines. *Mar Ecol Prog Ser* 132:1–9. <https://doi.org/10.3354/meps132001>
- Sambrook K, Hoey AS, Andréfouët S et al (2019) Beyond the reef: The widespread use of non-reef habitats by coral reef fishes. *Fish Fish* 20:903–920. <https://doi.org/10.1111/faf.12383>
- Schmid K, Reis-Filho JA, Harvey E, Giarrizzo T (2017) Baited remote underwater video as a promising nondestructive tool to assess fish assemblages in clearwater Amazonian rivers: testing the effect of bait and habitat type. *Hydrobiologia* 784:93–109. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2860-1>
- Sokołowski A, Ziółkowska M, Zgrundo A (2015) Habitat-related patterns of soft-bottom macrofaunal assemblages in a brackish, low-diversity system (southern Baltic Sea). *J Sea Res* 103:93–102. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.06.017>
- Stat M, John J, DiBattista JD et al (2019) Combined use of eDNA metabarcoding and video surveillance for the assessment of fish biodiversity. *Conserv Biol* 33:196–205. <https://doi.org/10.1111/cobi.13183>
- Stobutzki IC, Miller MJ, Jones P, Salini JP (2001) Bycatch diversity and variation in a tropical Australian penaeid fishery. *Fish Res* 53:283–301
- Thrush S, Hewitt J, Funnell G et al (2001) Fishing disturbance and marine biodiversity: the role of habitat structure in simple soft-sediment systems. *Mar Ecol Prog Ser* 223:277–286. <https://doi.org/10.3354/meps223277>
- Thrush S, Schultz D, Hewitt J, Talley D (2002) Habitat structure in soft-sediment environments and abundance of juvenile snapper *Pagrus auratus*. *Mar Ecol Prog Ser* 245:273–280. <https://doi.org/10.3354/meps245273>
- Thrush SF, Dayton PK (2002) Disturbance to marine benthic habitats by trawling and dredging: implications for marine biodiversity. *Annu Rev Ecol Syst* 33:449–473. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150515>
- Tillin H, Hiddink J, Jennings S, Kaiser M (2006) Chronic bottom trawling alters the functional composition of benthic invertebrate

- communities on a sea-basin scale. *Mar Ecol Prog Ser* 318:31–45. <https://doi.org/10.3354/meps318031>
- Tjørve E (2003) Shapes and functions of species-area curves: A review of possible models. *J Biogeogr* 30:827–835. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00877.x>
- Tjørve E (2009) Shapes and functions of species-area curves (II): a review of new models and parameterizations. *J Biogeogr* 36:1435–1445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02101.x>
- Travers MJ, Potter IC (2002) Factors influencing the characteristics of fish assemblages in a large subtropical marine embayment. *J Fish Biol* 61:764–784. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.2107>
- Wantiez L, Harmelin-Vivien M, Kulbicki M (1996) Spatial and temporal variation in a soft-bottom fish assemblage in St Vincent Bay, New Caledonia. *Mar Biol* 125:801–812. <https://doi.org/10.1007/BF00349263>
- Wantiez L, Thollot P, Kulbicki M (1997) Effects of marine reserves on coral reef fish communities from five islands in New Caledonia. *Coral Reefs* 16:215–224. <https://doi.org/10.1007/s003380050077>
- Wheeler RE, Torchiano M (2016) Permutation tests for linear models in R. R Packag version 2:
- Whitmarsh SK, Fairweather PG, Huvneers C (2017) What is Big BRUV-er up to? Methods and uses of baited underwater video. *Rev Fish Biol Fish* 27:53–73. <https://doi.org/10.1007/s11160-016-9450-1>
- Zintzen V, Anderson MJ, Roberts CD et al (2012) Diversity and Composition of Demersal Fishes along a Depth Gradient Assessed by Baited Remote Underwater Stereo-Video. *PLoS ONE* 7:e48522. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048522>

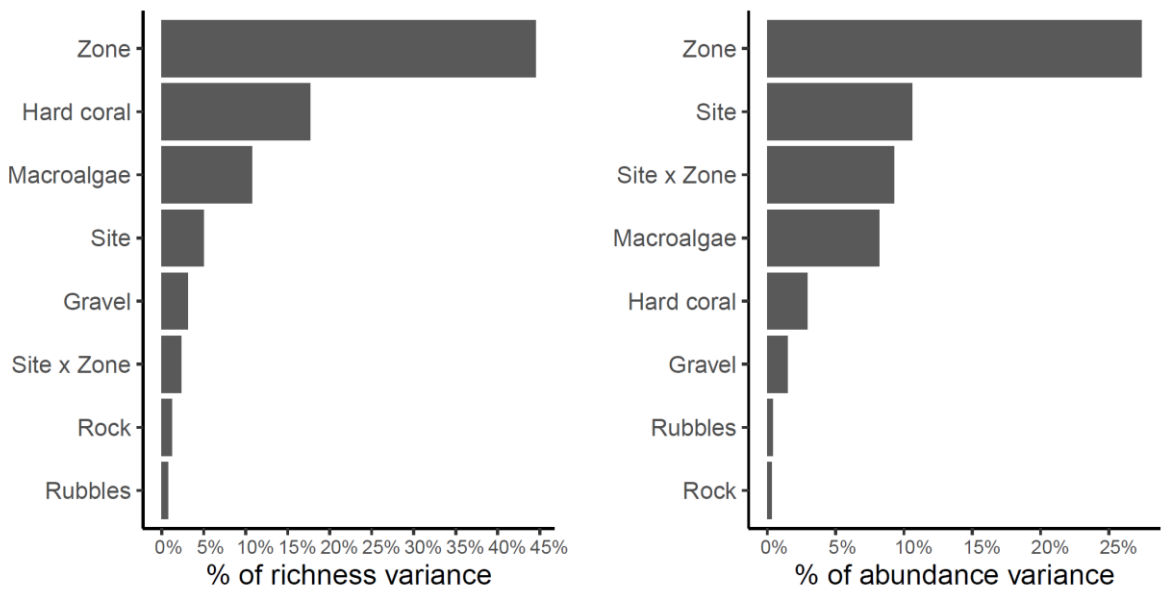
**Publisher's Note** Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



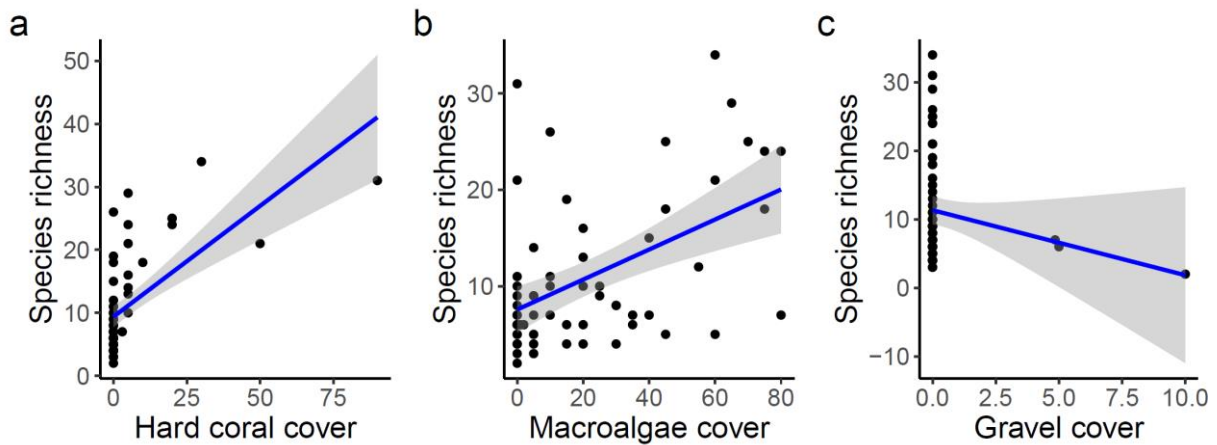
## Supplementary material

Baited video reveal fish diversity in the vast inter-reef habitats of a marine tropical lagoon

Baletaud Florian, Gilbert Antoine, Mouillot David, Come Jean-Marie, Vigliola Laurent

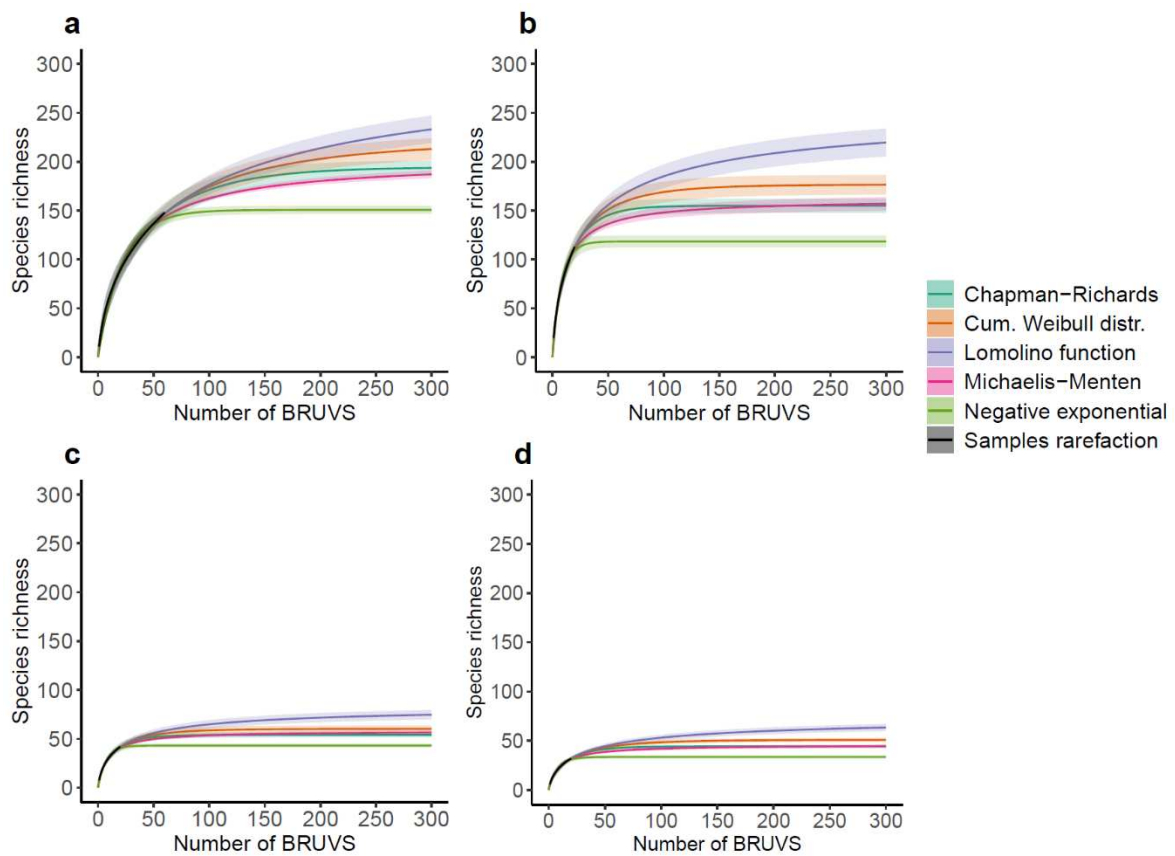


**Figure S1:** Individual variable contribution to the explained variance ( $R^2$ ) of the permutational linear model of species richness (left) and abundance (MaxN, right) across site, zone, and habitat composition variables.



**Figure S2:** Species richness plotted against a) Hard coral cover, c) Macroalgae cover and d) gravel cover. The three variables influenced significantly the species richness in the permutational linear modeling.





**Figure S3:** Rarefaction curve on 60 Baited Remoted Underwater Video Station (BRUVS) samples for all zones combined (a), the barrier zone (b, 20 samples), lagoon zone (c, 20 samples) and the bay zone (d, 20 samples). Five parametric asymptotic models were fitted with their confidence interval at 95%: negative exponential, Michaelis-Menten, Chapman-Richards, Cumulative Weibull distribution, and Lomolino function. Model details are in Table S2.



**Table S1:** Results of the two-way (Site x Zone) distance based PERMANOVA for habitat composition. Significant p-values are shown in bold.

<b>Factor</b>	<b>Df</b>	<b>MS</b>	<b>F</b>	<b><i>p</i></b>	<b>% Exp</b>
Site	1	265	0.3	0.894	
Zone	2	19308	9.5	<b>&lt;0.001</b>	
Site x Zone	2	3382	1.7	0.109	

**Table S2:** Summary of rarefaction curves with asymptote values and 95% confidence intervals (CI), extrapolated sample size to reach 95% of asymptote value, and BIC for the Hill numbers method of Chao et al. (2014) and 5 parametric models (negative exponential, Michaelis-Menten, Chapman-Richards, Cumulative Weibull distribution, and Lomolino function). The Hill numbers method uses sampling theory and therefore has no BIC for model comparison. Rarefaction curves were fitted for all zones combined using all 60 Baited Remoted Underwater Video Station (BRUVS) samples, and by zone for the barrier (20 samples), lagoon (20 samples) and the bay (20 samples). Models with best BIC fit are shown in bold. The Hill Numbers method is shown in italic.

<b>Model name</b>	<b>Asymptote</b>	<b>Lower CI</b>	<b>Upper CI</b>	<b>BIC</b>	<b>95% of Asymptote</b>	<b>Extrapolated samples</b>
<i>All Data</i>						
<i>Hill numbers</i>	240	195	325	-	228	239
Negative exp.	151	147	155	357.63	143	65
Michaelis-Menten	202	197	208	301.55	192	486
Chapman-Richards	194	187	201	181.50	185	150
Cum. Weibull Distr.	221	211	232	157.97	210	262
<b>Lomolino function</b>	<b>317</b>	<b>300</b>	<b>334</b>	<b>137.69</b>	<b>301</b>	<b>4280</b>
<i>Barrier samples</i>						
<i>Hill numbers</i>	216	161	332	-	205	110
Negative exp.	118	112	124	109.34	113	24
Michaelis-Menten	162	154	169	90.94	154	178
Chapman-Richards	155	148	162	34.79	147	55
Cum. Weibull Distr.	177	167	187	24.25	168	94
<b>Lomolino function</b>	<b>258</b>	<b>243</b>	<b>274</b>	<b>14.60</b>	<b>245</b>	<b>1563</b>
<i>Lagoon samples</i>						
<i>Hill numbers</i>	68	50	125	-	65	82
Negative exp.	43	41	45	70.54	41	22
Michaelis-Menten	58	56	60	49.29	55	160
Chapman-Richards	54	51	57	5.02	51	47
Cum. Weibull Distr.	60	57	64	-5.17	57	75
<b>Lomolino function</b>	<b>85</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>-16.90</b>	<b>81</b>	<b>1052</b>
<i>Bay samples</i>						
<i>Hill numbers</i>	42	35	68	-	40	45
Negative exp.	34	32	35	59.97	32	24
Michaelis-Menten	46	44	48	42.57	44	178
Chapman-Richards	44	43	46	-33.70	42	56
Cum. Weibull Distr.	51	49	53	-41.83	48	99
<b>Lomolino function</b>	<b>76</b>	<b>72</b>	<b>80</b>	<b>-43.15</b>	<b>72</b>	<b>1809</b>

**Table S3:** Overview of fish taxa diversity recorded on tropical inter-reefs after 1990 with details on the sampling duration, the method used and ordered by decreasing year. Results from this survey are in bold

Year	Duration	Method	Taxa counted	Habitat sampled	Location	Reference
<b>2020</b>	<b>7 days</b>	<b>BRUVS</b>	<b>148</b>	<b>Soft bottoms</b>	<b>New Caledonia</b>	<b>This study</b>
2012	Jun 2001 - Apr 2002	Trawling	272	Soft bottoms	NW Australia	Travers et al. 2012
2011	4 days	BRUVS	116	Soft bottoms	NW Australia	Cappo et al. 2011
2010	Jun 2000 - Apr 2002	Trawling	132	Soft bottoms	NW Australia	Travers et al. 2010
2007	Sep 2003 - Oct 2005	BRUVS	347	Continental shelf	NE Australia	Cappo et al. 2007
2006	1985 - 1987 & 1999 - 2001	Long line	113	Soft bottoms	New Caledonia	Kulbicki et al. (Unpublished)
2004	Jan 23-28 2002	BRUVS	76	Soft bottoms	NE Australia	Cappo et al. 2004
2004	Jan 23-28 2002	Trawling	90	Soft bottoms	NE Australia	Cappo et al. 2004
2001	Feb & Oct 1997	Trawling	359	Soft bottoms	N Australia	Stobutzki et al. 2001
1998	Feb - Sept 1989	Trawling	55	Soft bottoms	Mexico	Rodríguez-Rotnero et al. 1998
1996	Monthly - 1989	Trawling	230	Soft bottoms	New Caledonia	Wantiez et al. 1996
1990	May 1988 - May 1989	Trawling	115	Soft Bottoms	N Australia	Ramm et al. 1990

## References

- Cappo M, Speare P, De'ath G (2004) Comparison of baited remote underwater video stations (BRUVS) and prawn (shrimp) trawls for assessments of fish biodiversity in inter-reefal areas of the Great Barrier Reef Marine Park. *J Exp Mar Bio Ecol* 302:123–152.
- Cappo M, De'ath G, Speare P (2007) Inter-reef vertebrate communities of the Great Barrier Reef Marine Park determined by baited remote underwater video stations. *Mar Ecol Prog Ser* 350:209–221.
- Cappo M, Stowar M, Syms C, Johansson C, Cooper T (2011) Fish-habitat associations in the region offshore from James Price Point—a rapid assessment using Baited Remote Underwater Video Stations (BRUVS). *J R Soc West Aust* 94:303–321.
- Kulbicki, M., Mou-Tham, G., 2006. Les stocks de poissons de ligne dans le lagon sud-ouest de la Nouvelle Calédonie : variations des captures expérimentales à la palangre de fond entre 1985-87 et 1999-2000. *Rapp. Zo. - IRD Noumea* 68pp.
- Ramm D, Pender P, Willing R, Buckworth R (1990) Large-scale spatial patterns of abundance within the assemblage of fish caught by Prawn Trawlers in Northern Australian waters. *Mar Freshw Res* 41:79.
- Rodríguez-Rotnero J, Abitia-Cárdenas LA, Galván-Magaña F, Gutiérrez-Sánchez FJ, Aguilar-Palomino B, Arvizú-Martínez J (1998) Ecology of fish communities from the soft bottoms of Bahía Concepción, México. *Arch Fish Mar Res*:61–76.
- Stobutzki IC, Miller MJ, Jones P, Salini JP (2001) Bycatch diversity and variation in a tropical Australian penaeid fishery. *Fish Res* 53:283–301.
- Travers MJ, Potter IC, Clarke KR, Newman SJ, Hutchins JB (2010) The inshore fish faunas over soft substrates and reefs on the tropical west coast of Australia differ and change with latitude and bioregion. *J Biogeogr* 37:148–169.
- Wantiez L, Harmelin-Vivien M, Kulbicki M (1996) Spatial and temporal variation in a soft-bottom fish assemblage in St Vincent Bay, New Caledonia. *Mar Biol* 125:801–812.
- Travers M, Potter I, Clarke K, Newman S (2012) Relationships between latitude and environmental conditions and the species richness, abundance and composition of tropical fish assemblages over soft substrata. *Mar Ecol Prog Ser* 446:221–241.



### 3 - TRANSITION

Cette étude est une des rares à s'intéresser aux communautés de poisson au sein de l'espace inter-récifal dans les lagons tropicaux. Un objectif sous-jacent était de tester les capacités des caméras appâtées, encore peu utilisées dans ce milieu.

Avec 148 espèces identifiées et potentiellement le double présentes au sein des assemblages observés par caméra, les niveaux de richesse spécifique semblent déjà annoncer l'intérêt à venir de la zone inter-récifale. La diversité d'habitats et le gradient côte-large de richesse et abondance suggèrent également que la distribution de la biodiversité ne serait pas homogène au sein de l'inter-récif. Cependant, au vu du peu d'études existantes, et de l'étendue de cet espace qui occupe plus de 85% du lagon, il est vraisemblable que l'inter-récif cache encore des connaissances qui auront été négligées jusqu'à présent, notamment à cause de son aspect a priori désertique et « dénué de vie ». Cette thématique des écosystèmes désertiques sera abordée dans le chapitre suivant.

Le système BRUVS semble être un outil efficace pour étudier les communautés de poissons des fonds sédimentaires de lagon. L'intérêt majeur du succès des caméras appâtées est sa standardisation à travers les habitats. En effet, la méthode et le protocole est identique à un BRUVS qui serait déployé sur les récifs coralliens. Malgré tout, si les BRUVS sont capables d'obtenir un échantillon représentatif des communautés de poissons étudiés, ils ne reflètent généralement qu'un échantillon très localisé d'assemblage avec une diversité réduite. Intégrer les niveaux de richesse à plus grande échelle grâce à l'ADN environnemental permettrait de palier à cette limitation. Les deux méthodes étant comparables entre les habitats, elles permettent de poser la question de la comparaison entre cet espace récifal encore méconnu mais au potentiel avéré par cette première étude, et un environnement considéré riche comme les récifs coralliens.

## Chapitre 2 : La zone inter-récifale, un hotspot de biodiversité dans l'ombre des récifs coralliens

Ce chapitre 2 est en continuité directe avec le chapitre précédent. Il approfondi la connaissance sur la biodiversité de la zone inter-récifale qu'il compare avec un environnement bien mieux connu : les récifs coralliens.

Photo recto : Capture d'écran d'un S-BRUVS des fonds blancs sur l'arrière récif avec présence de *Gnathanodon speciosus*. © IRD/Florian Baletaud

## 1 - RESUME

La zone inter-récifale représente environ 98.3% de la surface des écosystèmes marins côtiers tropicaux. Les environnements présents au sein de cet espace sont majoritairement sédimentaires avec peu de relief. L'inter-récif a été très peu étudié en comparaison avec les emblématiques récifs coralliens, notamment pour les taxons mobiles comme les poissons. On ne sait pas encore si ces vastes écosystèmes sont de véritables déserts, ou s'ils abritent une faune unique pouvant jouer un rôle clé dans le fonctionnement et la résilience des récifs coralliens adjacents. En utilisant un ensemble de données unique de 72 échantillons d'ADN environnemental et 172 échantillons de caméras appâtées en Nouvelle-Calédonie, nous montrons que les inter-récifs sont équivalents voire même plus riches que les récifs coralliens en termes de diversité, d'abondance et de biomasse de poissons, et qu'ils abritent une faune unique. Non seulement les inter-récifs sont des hotspots de la biodiversité, plutôt que des déserts, mais ils partagent de nombreuses espèces avec les récifs coralliens, ce qui indique une forte interdépendance entre les deux écosystèmes. À l'échelle mondiale, nous constatons que la zone inter-récifale n'est pratiquement pas protégée, avec seulement 1,9 % de recouvrement par des aires marines protégées interdisant la pêche dans le monde, contre 13,2 % pour les récifs coralliens. Notre étude montre que l'inter-récif se retrouve dans l'ombre des récifs coralliens et appelle à un rééquilibrage des efforts de conservation en faveur de cet écosystème d'apparence désertique, mais diversifié, productif et d'un ordre de grandeur supérieur en taille.

Article mis en forme pour une soumission dans un journal international.

## 2 - ARTICLE 2 : INTER-REEFS: A FORGOTTEN BIODIVERSITY HOTSPOT IN THE SHADOW OF CORAL REEFS

**N.B. Les figures et références suivent leur numérotation propre au sein de l'article ainsi que dans le matériel supplémentaire**

Authors: BALETAUD Florian\*<sup>1,2,3,4</sup>, GILBERT Antoine<sup>3</sup>, LECELLIER Gaël<sup>2</sup>, COME Jean-Marie<sup>4</sup>, DEJEAN Tony<sup>5</sup>, DUMAS Mahé<sup>2</sup>, MATHON Laetitia<sup>2,6</sup>, MOUILLOT David<sup>1</sup>, PY Romain<sup>2</sup>, VIGLIOLA Laurent<sup>2</sup>

1. UMR MARBEC, Université de Montpellier, 34000 Montpellier, France
2. UMR ENTROPIE (IRD, UR, UNC, IFREMER, CNRS), Institut de Recherche pour le Développement, 98000 Noumea, New Caledonia, France
3. Soproner, groupe GINGER, 98000 Noumea, New Caledonia, France
4. Burgeap, groupe GINGER, 69000 Lyon, France
5. SPYGEN, 73370 Le Bourget-du-lac, France
6. CEFE, Univ. Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, 34000 Montpellier, France

\*Corresponding author: [florian.baletaud@ird.fr](mailto:florian.baletaud@ird.fr)

### **Abstract**

The inter-reef area represents 98.3% of tropical coastal ecosystems. These mostly sedimentary environments have seldom been studied compared to iconic coral reefs, especially for mobile groups like fish. It is unclear whether such vast ecosystems are real deserts or shelter a unique fauna playing a key role to the functioning and the resilience of adjacent coral reefs. Using a unique dataset of 72 environmental DNA (eDNA) and 172 baited-cameras (BRUVS) samples in New Caledonia, we show that inter-reefs are equivalent or even richer than coral reefs in terms of fish diversity, abundance, and biomass, and are home to a unique fauna. Not only inter-reefs are biodiversity hotspots, rather than deserts, but share many species with coral reefs, indicating a strong interdependence between

both ecosystems. At a global scale, we report that inter-reefs are left virtually unprotected, with only 1.9% coverage by no-take marine protected areas worldwide, compared to 13.2% for coral reefs. Our study shows that inter-reefs are in the shadow of coral reefs and calls for a rebalancing of conservation efforts in favor of the desert-looking, yet diverse, productive and an order of magnitude larger inter-reef ecosystems.

**Keywords:** Environmental DNA; Baited cameras, New Caledonia; Marine Protected Area; Functional diversity,  $\beta$ -diversity

## Introduction

Desert environments represent regions of the world often misrepresented as barren lands or marine substrates with low-complexity and devoid of life compared to biodiversity hotspots like rainforests or coral reefs<sup>1,2</sup>. While they do rely on the definition of “low to very low biomass ecosystems”<sup>3</sup>, deserts are not systematically low-diversity ecosystems but rather different ecosystems with their own functioning and services for nature and people<sup>1,4,5</sup>. Endowed with a high potential for endemism<sup>6</sup>, deserts are also ecosystems with low resilience and productivity, making them highly vulnerable to anthropic pressure<sup>7,8</sup>. While ecological interests and conservation concerns for deserts have recently increased in the terrestrial realm<sup>8,9</sup>, lesser is known about their counterparts in the marine realm. In the tropics, iconic coral reefs are scattered in the inter-reef matrix which represents up to 90% of the shelf and is constituted from 50 to 90 percent of sedimentary cover<sup>10,11</sup>. It is defined as the tropical shelf’s benthic ecosystem without shallow coral reefs, between the shoreline and the continental slope<sup>10,12</sup>. Obviously, this vast, mostly sedimentary, desert-looking ecosystem is not as attracting as coral reefs from a richness, functional and aesthetic point of view. Largely understudied due to a supposedly lower productivity and biodiversity, the immense inter-reef ecosystem remains a “forgotten world”<sup>1</sup> except for fisheries.

Indeed, the inter-reef matrix is exploited by many commercial fisheries as it is more accessible to certain efficient fishing gears than coral reefs<sup>13-15</sup>. Global catches, especially in the tropics, are declining and fishing is one of the main causes of biodiversity loss in the oceans<sup>16,17</sup>. Yet, this desert-looking ecosystem is rarely targeted by effective conservation measures such as marine protected areas (MPAs), although it may shelter



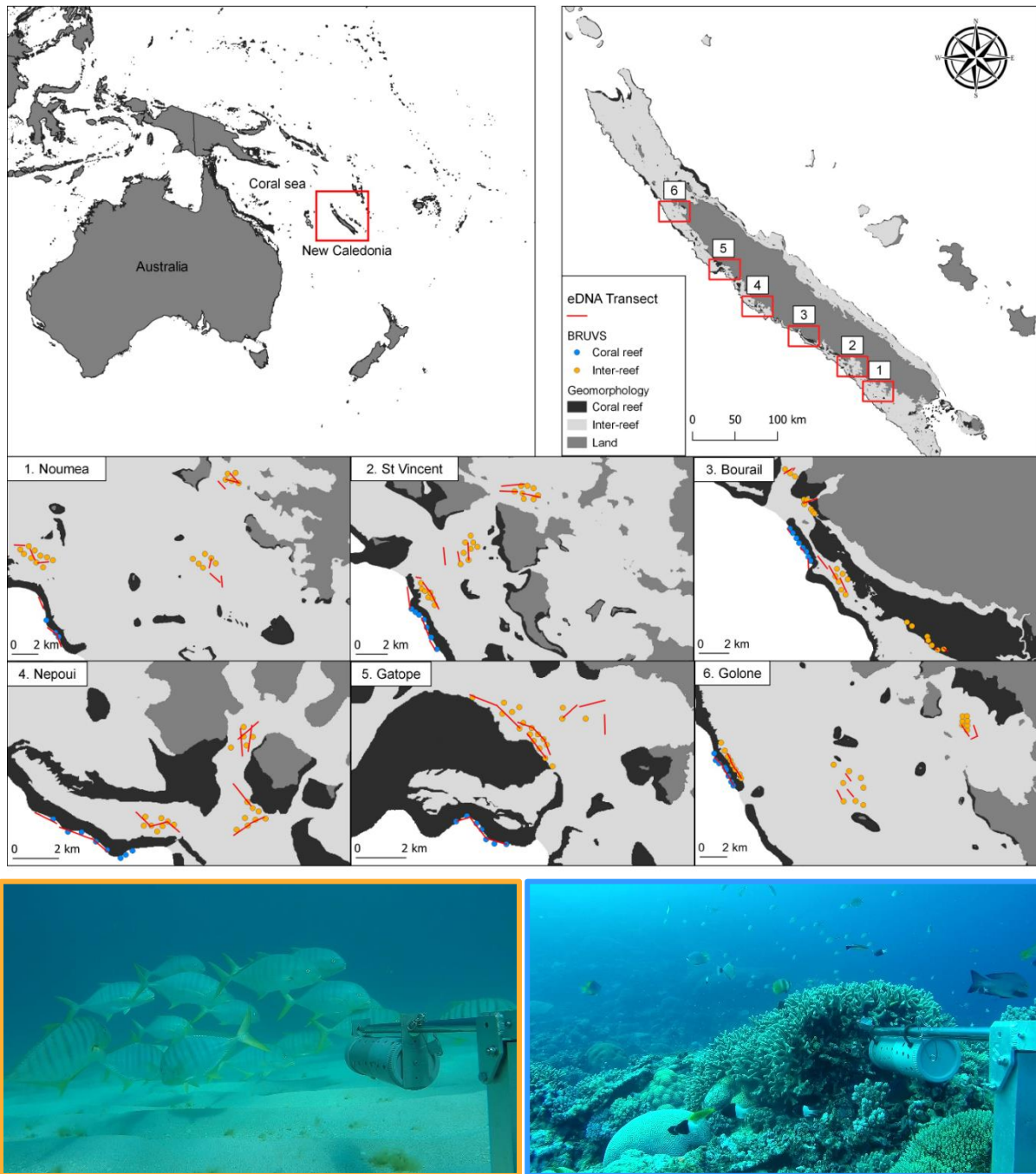
a unique and vulnerable biodiversity. MPAs are one of the most efficient management tools to protect the marine realm<sup>18</sup> and their implementation amplifies in accordance with international agreements<sup>19</sup> and conservation targets such as the Convention on Biological Diversity's global framework aiming at protecting 30% of world ecosystems by 2030<sup>20</sup>. Yet, MPAs tend to primarily target either biodiversity hotspots to protect many species at the same time or remote areas to avoid conflicts with human activities<sup>21,22</sup>. These understandable but biased strategic choices highlight why the inter-reef matrix is not a conservation priority but is only managed through a fisheries perspective<sup>23</sup> while its biodiversity and functioning remain poorly known.

A degree of connectivity exists between coral reef and inter-reef ecosystems<sup>24,25</sup>. Some coral reef fishes also use non-reef habitats as foraging, nursery, shelter, or migration grounds and even refugia<sup>25,26</sup>. While iconic coral reefs are protected by many, arguably not enough, MPAs, we hypothesize that coral reef biodiversity might be only partially protected until the inter-reef is included in integrated conservation plans. Yet, the fraction of biodiversity that is shared or is unique to both ecosystems remains poorly investigated, partly because common survey methods are missing. In the case where coral reefs and inter-reefs only share a small fraction of biodiversity, then the latter, as their terrestrial desert counterparts, might shelter a unique fauna requiring protection if under threat. In the alternative case where coral and inter-reef ecosystems share many species, the large area of the inter-reef matrix may act as a biodiversity reservoir for coral reefs. Shared functions may also better represent the assemblage structure and similarities rather than taxonomic diversity and further inform on the underlying ecosystem functioning and vulnerabilities<sup>27-30</sup>. Thus, the degree of species overlaps or turnover between coral reef and inter-reef ecosystems must be assessed using standardized methods for a fair comparison. Yet, these ecosystems are generally studied using different methods, typically experimental fishing for inter-reefs (but see ref.<sup>31</sup> for a video survey) and dive surveys for coral reefs<sup>26</sup>.

Environmental DNA (eDNA) metabarcoding is based on the retrieval and analysis of genetic material naturally released by organisms in their environment. It was recently shown to outperform dive and video surveys for estimating marine biodiversity<sup>32</sup>, with a higher capacity to detect small,

cryptic, low-density and elusive species<sup>33-36</sup>. Yet, the drawback of eDNA metabarcoding is the lack of knowledge about organism size and biomass. Stereo Baited Remote Underwater Video Stations (BRUVS) can efficiently estimate species abundance and biomass on virtually any marine habitat<sup>37,38</sup>, so the two methods are complementary and offer the same basis for inter-system comparisons<sup>39</sup>.

Here, we tested whether inter-reef ecosystems are more a desert, a complement or a reservoir for coral reef ecosystems using standardized eDNA and BRUVS surveys of fish diversity, abundance, and biomass across the archipelago of New-Caledonia, while accounting for the surface of each ecosystem as a balancing factor (Fig.1). We show that not only the inter-reef matrix is equivalent or richer than coral reefs in terms of fish diversity, abundance, and biomass, but that this desert-looking ecosystem is home to a unique fauna. Then, we estimated the extent of both ecosystems at a global scale and compared their levels of protection. Surface calculations indicate that inter-reefs are the world largest tropical marine coastal ecosystems. Yet, we report that inter-reefs are left virtually unprotected, with only 1.9% coverage worldwide by IUCN category I-II or reported no-take MPA, compared to 13.2% for coral reefs.



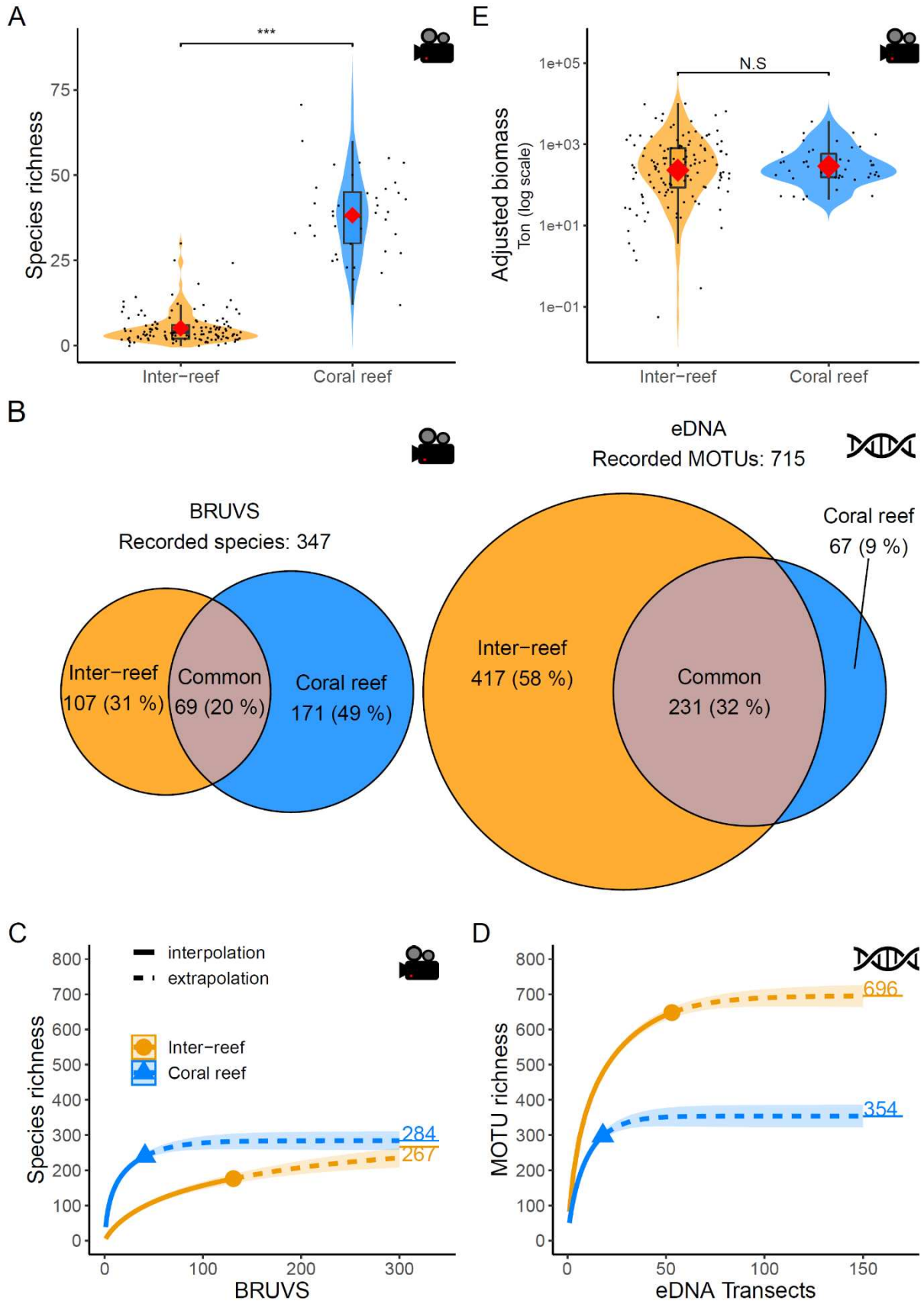
**Figure 1:** Sampling design in the study area of New Caledonia in the Coral Sea. Environmental DNA transects are represented by the red lines, bounded by the start and end point of each transect. Each dots represent a single Baited Remote Underwater Video Station (BRUVS) on either inter-reef (orange) or coral reef (blue).

## Results

### **The inter-reef ecosystem as a biodiversity hotspot and biomass reservoir**

Coral reef and inter-reef fish richness, abundance and biomass were compared using a dataset of 72 eDNA and 172 BRUVS samples collected along the west coast of New Caledonia, a South Pacific biodiversity hotspot located on the South-Eastern end of the Coral Sea (Fig.1) (see methods).

Video surveys showed that the inter-reef matrix looked rather like a desert with densities on average fifty to a hundred times lower per BRUVS compared to coral reefs in terms of species richness, fish abundance, or biomass (Fig.2A, Tab.S1, Fig.S1). However, invisible DNA traces left by species in the environment showed contrasted results with significantly greater MOTU richness on inter-reefs than on coral reefs ( $p < 0.05$ , Fig. S1D) (MOTU: Molecular Operational Taxonomic Unit, aka DNA sequences considered as individual species but without taxonomic assignment). Considering the whole sampling, inter-reefs gained further support that they were no deserts from the video surveys which overall identified 176 species on inter-reefs against 240 on coral reefs (Fig.2B). The overall MOTU richness on inter-reefs even exceeded coral reefs with 648 eDNA sequences detected against 298 respectively (Fig.2B). Further, rarefaction curves showed asymptotic richness estimates of 267 species (95% Confidence Interval-CI: 226-341) for inter-reefs and 284 species (CI: 263-324) for coral reefs for BRUVS and 696 MOTUs (CI: 678-726) for inter-reefs and 354 MOTUs (CI: 332-392) for coral reefs with the eDNA approach (Fig.2C-D). More importantly, inter-reef fish fauna was unique with 107 species out of 176 (61%) and 417 MOTUs out of 648 (64%) only found in this ecosystem (Fig.2B). The still large remaining proportion of shared species indicate however strong interdependence between the two ecosystems. Despite a first impression of a desert, the two methods thus converged towards a species richness at least as great in the two ecosystems (BRUVS -Fig.2C), or even greater the inter-reef (eDNA - Fig.2D).



**Figure 2:** (A) Violin plots of richness between the inter-reef and coral reef area for BRUVS. The mean is represented by the red lozenge. Significant differences

are highlighted by asterisks using permanova with 9999 permutations ("\*\*\*\*" = p-value <0.001). (B) Euler diagrams of species or MOTU shared between the inter-reef and coral reef for Baited Remote Underwater Video Stations (BRUVS) and environmental DNA (eDNA) transects. (C) Rarefaction curves of species richness from Baited Remote Underwater Video Stations (BRUVS) and (D) for environmental DNA across the coral reef and the inter-reef areas. The samples were rarefied (solid line) and extrapolated (dashed line) using the Hill number method<sup>43</sup>. 95% confidence intervals are shown in each respective ribbon. Horizontal lines are asymptote estimates. (E) Habitat adjusted biomass plot from Baited Remote Underwater Video Stations (BRUVS). Adjustment was done by multiplying the biomass densities per BRUVS by the area value in hectare of the respective environment (inter-reef or coral reef) and site in a 35km square buffer corresponding to individual fishing ground. Non-significant difference is highlighted by the "N.S" annotation with a p.value > 0.05.

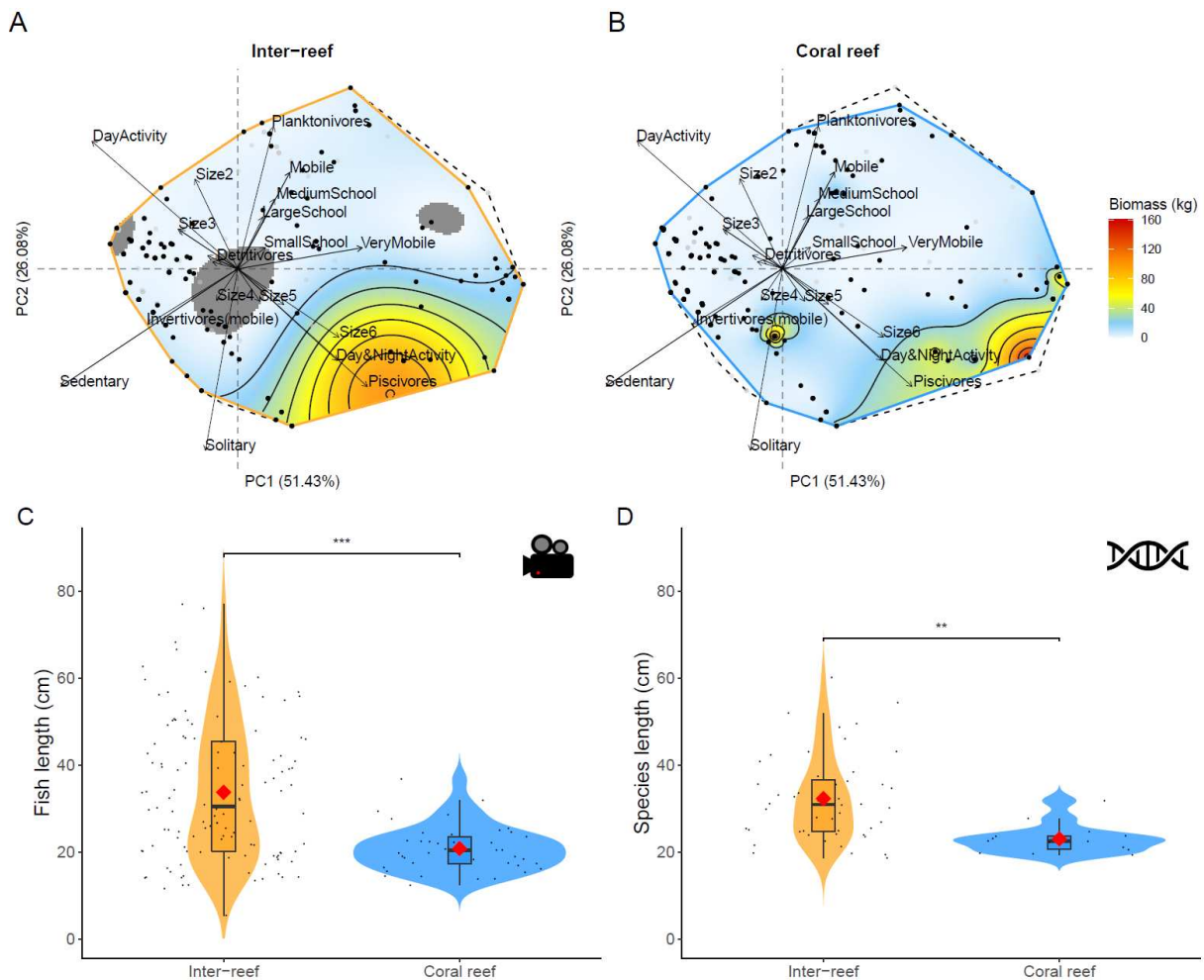
The variation in species composition among samples, or  $\beta$ -diversity, was very high for both ecosystems, with values above 0.7 regardless of the method, and the number of inter-reefs samples rebalanced to the number of coral reef samples (see methods). This indicates that in both coral reefs and inter-reefs, the species observed at a single sample were quite different from those observed on another. However,  $\beta$ -diversity was consistently higher on inter-reefs (BRUVS: 0.92 ( $\pm$  0.02 SD, n = 99 resampling) vs 0.71), eDNA: 0.75 ( $\pm$  0.03 SD, n = 99 resampling) vs 0.71 for inter-reefs and coral reefs respectively), revealing a spatially more heterogeneous fish fauna in this ecosystem. Considering that  $\beta$ -diversity makes the link between local  $\beta$ -diversity and regional  $\beta$ -diversity, estimated via the rarefaction curves<sup>40,41</sup>, these higher  $\beta$ -values between inter-reefs explain the slower but significant accumulation of species (Fig.2C-D). Thus, despite very small species richness at local scale ( $\beta$ -diversity), an extremely high variation in species composition among samples ( $\beta$ -diversity) resulted in an overall equivalent or higher species richness on inter-reefs compared to coral reefs at large spatial scale ( $\beta$ -diversity).

Likewise, adjusting biomass by inter-reef or coral reef surfaces at a relatively large 35 km x 35 km fishing ground scale (see methods), we report equivalent fish biomass in both ecosystems (Fig.2E, Tab.S1, adjusted biomass: p value = 0.22). In New Caledonia, the shelf comprises 87.2% of inter-reef against only 12.8% of coral reef. The surface compensation of the inter-reef ecosystem thus balanced at a larger scale its small biomass at a local scale, making inter-reefs not only a unique hotspot of biodiversity but also a reservoir of fish biomass equivalent to coral reefs (Fig.2E).



## Functional diversity and structure

The first insight into functional biodiversity, as defined by species represented in space by specific traits relative to their life habits, showed similar high cover for inter-reefs and coral reefs (Fig.3.A-B). Both ecosystems exhibited diverse functions ensured by their community. However, the distribution of the average biomass interpolated between species within each ecosystem's functional space displayed heterogeneity. Species biomass on inter-reefs was carried mainly by piscivores of large sizes ( $> 80$  cm) like carangids or sharks while smaller species ensuring a higher diversity of functional traits had low biomass, mirroring weak functional zones with even patches of null biomass values (Fig.3.A). The coral reef functional space revealed a smoother distribution of fish biomass along functional traits. While just like on inter-reefs, large piscivores made most of the biomass, a bigger part was distributed among other functions like invertivores, schools of planktivorous fish and smaller species like pomacentrids (Fig.3.B). This difference is confirmed by the average length measured in both environments with significantly ( $p < 0.001$ ) bigger fish observed on inter-reefs ( $33.8$ ,  $SD \pm 15.9$  cm) than on coral reefs ( $20.7$ ,  $SD \pm 5.2$  cm) (Fig.3.C). This result gained further support using species retrieved from the MOTU sequences assignment (Fig.3.D). Fishbase common length of species detected on eDNA transect showed a remarkably significant ( $p = 0.023$ ) pattern of larger species on inter-reefs ( $32.3$ ,  $SD \pm 9.9$  cm) than on coral reefs ( $22.9$ ,  $SD \pm 3.4$  cm).

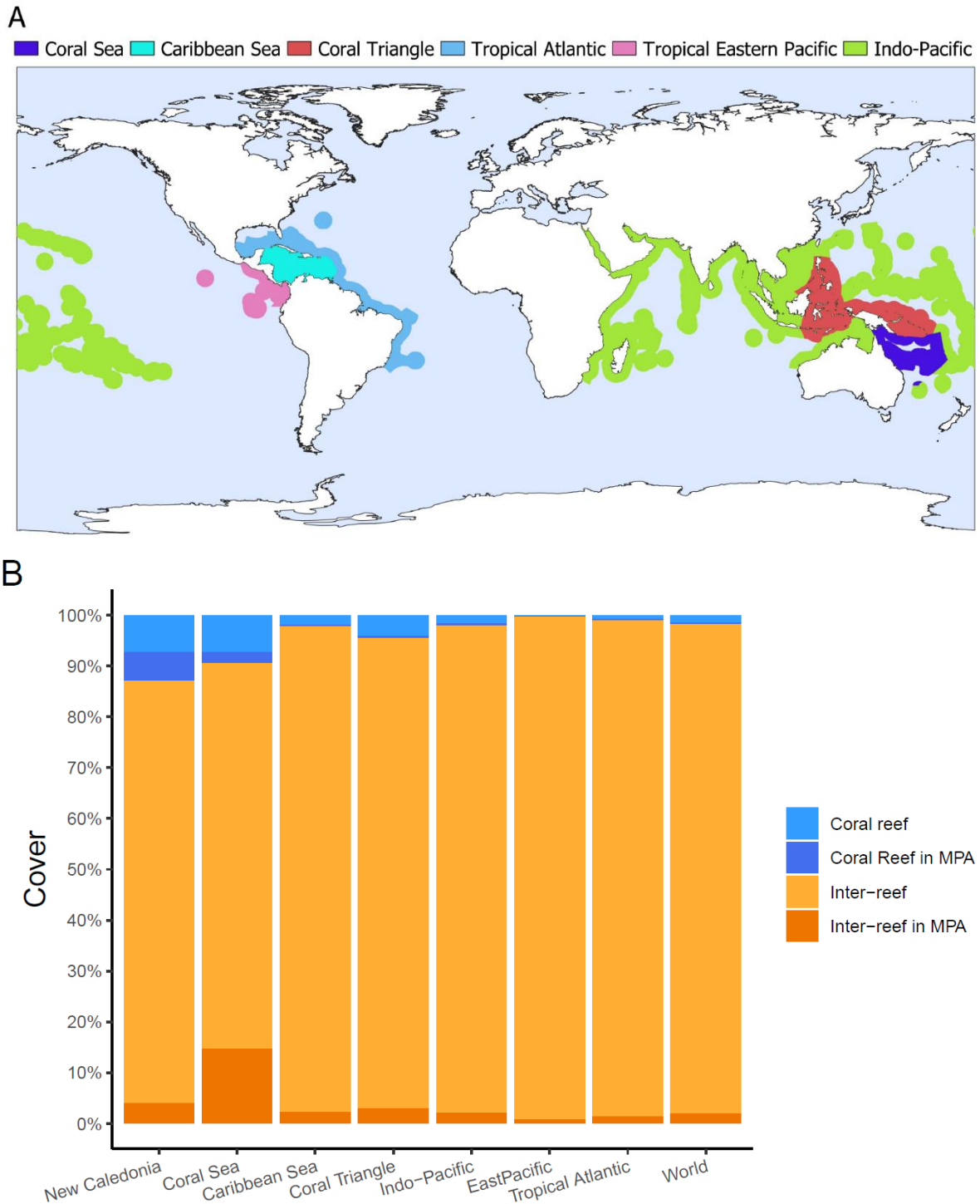


**Figure 3:** Functional space plotted from the 347 species recorded on BRUVS (Baited Remoted Underwater Video Station) (Dotted line) using six functional traits associated to trophic level, diet, water column location, home range, size class and schooling. Assemblage hulls and species are represented (solid line, black dots) for the inter-reef (A) and coral reef (B). The average species biomass measured from all samples is used with an interpolation method (kriging) to assess the biomass distribution on the functional space. Biomass of species with same coordinates (identical to occupying the same functional role) were merged. Fish lengths are represented with violin plots from BRUVS measures (C) and from assigned eDNA species with their respective FishBase common length (D). Mean is indicated by the red lozenge. Significant differences are highlighted by the asterisks denoting a  $p$ -value  $< 0.01$  (\*\*) and  $< 0.001$  (\*\*\*)

### Extent and protection at the global scale

By looking at the surfaces occupied both by coral reefs and inter-reefs on the tropical continental or insular shelves around the world, we found that the global tropical shelf is composed at 98.3% of inter-reefs against only 1.7% of coral reefs (Fig.4A-B, Table S2). Although the inter-reef matrix appears unequivocally the world largest tropical marine coastal ecosystem,

only 1.9% is protected by an IUCN category I-II or reported no-take MPA, compared to 13.2% global protection for iconic coral reefs. This observation is consistent across the planet. Inter-reefs cover the vast majority of the continental shelf in the tropical Indo-Pacific (98.1%), Atlantic (99.1%), Eastern Pacific (99.8%), Coral Triangle (95.6%), Coral Sea (90.6%) and Caribbean Sea (97.9%), and levels of protection range from 0.8% to 3.1% for inter-reefs across these regions compared to a range of 6.4 to 13.4% protection for coral reefs. The only exception is the Coral Sea where levels of protection are more balanced, 16.1% for inter-reefs against 22.9% for coral reefs.



**Figure 4:** (A) Biodiversity hotspots (Coral Sea, coral Triangle and Caribbean Sea) and ocean regions (Indo-Pacific, Eastern Pacific, Tropical Atlantic) of the world marine tropical ecoregions and (B) Histogram of inter-reef and coral reef cover around New Caledonia, regions of (A) and the world. Proportions inside a marine protected area (MPA) of the respective ecosystem is also represented. MPAs were considered when classified as IUCN category I-II or when no-take was officially reported.

## Discussion

Our comparative study of the inter-reef and coral reef ecosystems provides one of the first insights on their true relationship in terms of fish biodiversity. Richness estimates show either balanced maximum between both ecosystems or surprisingly higher richness on inter-reefs. We highlight a unique fauna on inter-reefs, which, combined to rarefaction curves and  $\beta$ -diversity make inter-reefs as biodiversity hotspots, rather than deserts. The proportions of species shared between the two ecosystems are substantial, indicating a strong interdependence between coral reefs and inter-reefs. Although local densities can be much lower on inter-reefs, adjusting biomass relative to the surface also shows that the inter-reef ecosystem hosts an equivalent amount of biomass than coral reefs, making it a reservoir for biomass rather than a desert. The proportions of protection between both ecosystems reveals the focus given to coral reefs while the rest of the shelf has been largely neglected.

The tropical inter-reef ecosystem is mostly composed of flat sedimentary plains interspersed with habitats such as seagrass or seaweed meadows, filter feeder communities, rhodolite beds and even isolate coral structures<sup>10,11,31</sup>. These habitats only identified visually on BRUVS in our study were not prominent but added heterogeneity on the inter-reef dataset. They are mostly unacknowledged as they occur below 15 meters in relatively turbid areas, impeding their characterization prior to sampling. It is accepted that substrate complexity favors biodiversity<sup>42</sup> and their distance to any samples may therefore have influenced fish assemblages possibly due to a halo effect<sup>43</sup>. A deeper perspective would link the substrate heterogeneity on the inter-reef matrix to great richness as it may provide diversified resources used by species for food, shelter, or any other life habit<sup>24,44,45</sup>. It can include a wide range of spatial and time scales with for example, night foraging on sand and day-time sheltering on isolate structures<sup>46</sup>, or large migrations, where mangrove spawning species journey across their life stages on the inter-reefs, then the coral reefs to end on the deep outer slope<sup>45,47</sup>. The important diversity sharing, and even higher richness sampled with eDNA between inter-reefs and coral reefs support this connection while individual BRUVS showed the local heterogeneity in the richness throughout the inter-reef, denoting the high  $\beta$ -diversity. This connection throughout the inter-reef may imply synergetic

effects when it comes to impact. In the case of degraded coral reefs, their nutrients storage capacity drops, meaning the nutrients fish accumulated potentially over inter-reefs are not recycled<sup>48</sup>. Speculations on the consequence for the inter-reef could imply a phase shift with other benthic habitats growing at coral reefs expense like seaweed<sup>49</sup>, potential eutrophic pathways<sup>50</sup>, or even cascading habitat degradation<sup>51</sup>. Our study could not directly assess anthropic impact between coral reefs and inter-reefs as significant differences on coral reefs occur on further remote areas like wilderness reefs, at more than 20 hours of travel time<sup>13,52</sup>. We suggest that the inter-reef area is also important for coral reefs as it might represent a connected ecological corridor from shoreline to the barrier reef with a mixing of specific habitat associated species and passing species like coral reef fish following their life habit<sup>25</sup>.

The raw average biomass results also confirmed the prejudice of a desert looking inter-reef caused by very few observed, counted, and measured species per BRUVS. When we accounted the surface occupied by inter-reefs against coral reefs, biomass levels became equivalent on both ecosystems. This biomass was composed of slightly different species with higher sized, carnivorous or piscivorous individuals inhabiting the inter-reef matrix. Its overall low rugosity and habitat complexity may impede smaller or cryptic species to develop<sup>31,53</sup> even though species covering the majority of the functional space were observed. The overall biodiversity sharing and biomass levels on both ecosystems may further convey the idea of a synergetic effect, like it has already been proven for biomass between coral reefs and mangroves<sup>54</sup>. This further implies that coral reefs are not just isolate hotspots, but rather the showcase of a much larger, interconnected ecosystem with an interacting biomass<sup>45</sup>. Such a potential biodiversity and resource network should have implications on ecosystem resilience<sup>55</sup>, services<sup>56</sup>, management<sup>57</sup> and marine reserves<sup>58-61</sup>.

The first global coral reef cover was estimated at around 6% of the continental shelf limited by the 65m depth and inside the tropical margins of the globe<sup>10</sup>. Considering the more universal definition of the shelf delimited by the continental slope, coral reefs has been estimated at 0.7% of the world's continental shelf<sup>12</sup>. Using the same universal definition of the shelf, but narrowing the calculation to the tropics, we estimated coral reef cover at 1.7% of the world tropical shelf. This result seems smaller than the 6% older estimations but might generally be explained by the higher

extents taken by the new shelf layer. The wider depth range displayed by this extent was not fulfilled by our study as we did not sample below 30 meters. However, other studies have identified similar species at greater depth (50-100m) as well as new assemblages<sup>14,23,31,62</sup>. The existence of a deeper inter-reef area calls for better consideration of inter-reefs as a potential link between coastal, reef, mesophotic and perhaps even deeper ecosystems. Rich diversity hotspots like New Caledonia or the Coral Sea seems to exhibit one of the highest coral reef cover. It is possible that the inter-reef in an insular shelf compared to a continental shelf reduces the discrepancies in community assemblages and favors higher connectivity between coral reefs and inter-reefs. While this remains to be tested, the same scheme may occur with the expanded continental inter-reef area compensating for potentially lower fish densities. Beyond these considerations, all calculations converge on inter-reefs covering an area of an order of magnitude larger than coral reefs. Yet, our results reveal that the biodiversity of this vast ecosystem, actually the world's largest coastal marine tropical ecosystem, is left virtually unprotected.

Recent times have seen proposals to change conservation strategies and redirect efforts on the effectiveness of already protected areas rather than establishing new MPAs<sup>63</sup>. Effective conservation management was indeed a filter for the choice of MPA included in this analysis, removing many officially defined MPAs for their potential management issues<sup>58,64</sup>. With regard to our study, we do suggest that spatial protection still needs to encompass more areas in the marine realm, notably with more inter-reef area as it seems to constitute a unique ecosystem with its own fauna, that may share an intangible network including coral reefs. Our main study site, New Caledonia, is making a massive effort to protect its coral reefs, with 43.2% of coral reefs protected, but as everywhere else in the world, almost ignores inter-reefs (only 4.6% protected). Altogether, our results show that inter-reefs are in the shadow of coral reefs and call for a rebalancing of protection efforts in favor of the desert-looking, yet diverse, productive and an order of magnitude larger inter-reef ecosystem.

Some limitations can be discussed regarding our comparative study. The BRUVS method has rarely been used on large, mostly sedimentary habitats<sup>37</sup>. Its capacity to assess biodiversity could reach limits in capturing a representative part of the fish community, leading to a skewed representation of the community as we did not observe any flatfish, and



counted few smaller, cryptic, or burrowing species, which can be characteristic of this habitat type. We sampled the inter-reef area more extensively to ensure representativeness of this vast ecosystem and used methods that were robust to unbalanced designs (permanovas, Hill number framework for rarefaction). A sensibility analysis was necessary for the  $\beta$ -diversity analysis which could be influenced by different sampling size as a reduced sampling on coral reefs may have accumulated fewer potential species compared to inter-reefs. However, results showed that  $\beta$ -values were still on average superior on the inter-reefs, even when balancing the sampling design. Increasing the sampling effort of BRUVS requires expensive and time-consuming video annotations, relating to the major factors responsible for unbalanced studies: time and fundings.

The use of eDNA metabarcoding allowed us to complement the sampling effort of BRUVS by integrating biodiversity at a higher scale with two to three times more richness detected on the same sampling grounds. Environmental DNA is one of the latest technology able to assess biodiversity with high performance<sup>32,34</sup>. The main caveats of eDNA until today remain over its tedious bioinformatic processing and assignment to species names relying on world sequence databases completeness<sup>65,66</sup>. As only 26% of the total identified MOTUs had an assignment to species level, we restrained analysis to MOTUs except for the assigned lengths insight, to not fall into the bias of an unrepresentative community. The eDNA MOTUs are still a proxy of species richness, and the arbitrary thresholds used in the bioinformatic process<sup>66</sup> may affect the MOTU richness and assessment. Furthermore, environmental DNA performance relies primarily on richness assessment, but other estimators like abundance and even biomass proxies start to be used<sup>33,67</sup>. These advances are promising but still debated and need further exploration, along with other capacities in determining traits like biomass, size, gender or other visual life traits that BRUVS can assess<sup>33,68,69</sup>. Due to the "volatile" nature of eDNA, identifying the true origin of eDNA on a geographical scale can remain difficult. Water movement, variable degradation times and quantity of eDNA produced species wise are complex constraints in eDNA with much unknown impact<sup>67,70,71</sup>. Our eDNA samples on inter-reefs that were closer to the coral reefs may have captured reef-only associated species, although evidences still suggest high fidelity of emitted eDNA, even in the oceanic realm<sup>72-74</sup>.

Overall, the inter-reef ecosystem seems to both host a unique fauna and share a considerable diversity with shallow coral reefs. There seems to be compensation of the inter-reef biomass by its surface, leading to comparable levels with coral reefs. The main consequence of such unsuspected results may characterize the inter-reef more as a unique functioning ecosystem and a biomass and biodiversity reservoir for coral reefs rather than a surrounding desert. Although both ecosystems do not seem to function the same way with a different distribution of functional traits<sup>29</sup>, their connection imply conservation and management considerations that are lightly addressed by the actual MPA coverage. The establishment of large marine protected areas may be a good prospect as protecting highly mobile species like sharks with vast home ranges also cover large portions of the inter-reef area<sup>75</sup>. Further research is needed to assess the potential of this connected ecosystem network in increasing the resilience of its individual components and whether the disturbance of one component like coral reefs can cascade nefarious effect among other components such as inter-reefs.

## **Methods**

### **Study area**

New Caledonia is a South Pacific Biodiversity hotspot located on the South-Eastern end of the Coral Sea. The archipelago comprises a 400km long island and on average 60km wide. The lagoon spans all around the island enclosed by the second longest coral reef barrier in the world cumulating 1 600km. The lagoon or insular shelf area in between the shoreline and the outer reef slope is composed of a mosaic of different environments from mud flats, seagrass meadows, patch reef, shallow white sandy bottoms to ultimately the coral reef barrier. It represents an ideal field laboratory to investigate the shelf components and the relation to the coral reef.

At the start of the 2019 hot season (September – December), we collected water for 72 eDNA filters and deployed 172 stereo-BRUVS. Samples were collected along the west coast of New Caledonia in six sites: Noumea, Saint-Vincent, Bourail, Népoui, Gatope, Golone (Fig.1). Each site was sampled both on inter-reefs and coral reefs. In order to cover the most surface of inter-reefs, between 19 and 24 BRUVS and 9 eDNA samples were

done on this environment, compared to 3-8 BRUVS and 3 eDNA samples on coral reefs per site. Sampling started and finished during daylight.

### **Stereo Baited Remote Underwater Video Stations (BRUVS)**

Standard Stereo-BRUVS allowed to identify, count and measure individual fish passing in front of the underwater video cameras<sup>38</sup> (See supplementary section 3 for technical details). Each BRUVS was optimized to be between 300-500 meter apart with few exceptions to a minimum of 200 meter in narrow sites<sup>38</sup>. We used the MaxN method, corresponding to “the maximum number of a particular species seen in any one video frame across the duration of the video record” to estimate relative abundance. MaxN is until now the standard and most used method for estimating abundance on BRUVS<sup>37,38,76</sup>. Fish fork length were measured to the nearest mm thanks to the calibrated stereo cameras system. A BRUVS sample corresponds explicitly to an individual deployed BRUVS with its number of identified species, species abundances, and fish lengths.

### **Environmental DNA**

eDNA metabarcoding sampling and analysis were performed according to a published protocol for aquatic environments<sup>34,36</sup>. Briefly, an eDNA sample consisted in 32 liters of sea water pumped continuously along a transect through a VigiDNA® 0.2µm cross flow filtration capsule with a polyethersulfone membrane (SPYGEN, le Bourget du Lac, France), disposable sterile tubing and an Alexis® peristaltic pump (Proactive Environmental Products LLC, Bradenton, Florida, USA; nominal flow of 1.0 L.min<sup>-1</sup>). Sea water was collected at maximum five meters above the seafloor at depths ranging from 2 to 20 meters. The long sterilized tube was held along a rope attached to a hydrodynamic weighted body. The boat end of the tube was linked to a Masterflex™ segment connected to the peristaltic pump. Strict protocols were followed to avoid contamination, which included using the most disposable sterile equipment (surgical gloves, tube joints) along reusable bleached tubes<sup>77</sup>. To ensure balance between speed and tube staying at depth, boat speed was kept between 1.5 to 2.5 kts, in linear paths inside the BRUVS sampling grid. At the end of each filtration, the water inside the capsules were emptied, and the capsules were filled with 80 mL of CL1 Conservation buffer (SPYGEN, le Bourget du Lac, France) and stored at room temperature.

DNA extraction was performed in a dedicated DNA laboratory (SPYGEN, [www.spygen.com](http://www.spygen.com)) equipped with positive air pressure, UV treatment and frequent air renewal (see supplementary section 4 for details). Decontamination procedures were conducted before and after all manipulations. The mitochondrial DNA 12S rRNA gene region was amplified with a teleost-specific primer pair (teleo, forward primer - ACACCGCCCGTCACTCT, reverse primer - CTTCCGGTACACTTACCATG) and sequenced using next-generation sequencing (NGS) with 12 PCR replicates per eDNA filter<sup>34</sup>. DNA extraction negatives and PCR-negative controls were amplified and sequenced (with 12 replicates as well) in parallel to detect potential contamination.

### **eDNA bioinformatic**

The digital eDNA sequences were then aggregated and filtered through a published bioinformatic pipeline<sup>66</sup> (see supplementary section 4 for details). Reads were clustered and chimaeras removed to obtain true unique sequences or MOTUs (Molecular Operational Taxonomic Units). Taxonomic assignment was done by ecotag with the ObiTools toolkit v1.2.13 Python package<sup>78</sup> and relied on the European Nucleotide Archive (ENA) database<sup>79</sup>. Then, a series of filters were applied using thresholds to mitigate true reads rarity from PCR and/or sequencing errors. Only sequences with more than 10 reads with lengths between 20-75 base pairs (pb) and present in more than one PCR replicate per locality (three close samples in the same site corresponding to 36 PCR replicates, Fig.1) were kept. Taxa not corresponding to fish were removed. Tag-jumps<sup>80</sup> were addressed by discarding sequences with an abundance frequency smaller than 0.001 per taxon/MOTU and per library. Potential eDNA contamination from BRUVS bait (*Sardinops* spp.) was also removed from eDNA reads. An eDNA sample represented a filter capsule that collected eDNA for one transect, pooled from the 12 PCR replicates, with its individual list of cleaned MOTUs and assigned species.

### **Lengths and biomass**

Fish length on BRUVS were measured using the CAL and the EvenMeasure softwares ([www.seagis.com.au](http://www.seagis.com.au)). Due to the random nature of fish behavior, all counted fish on BRUVS could not be measured. In order to obtain a length for each species in each BRUVS, we imputed missing

lengths using R v4.0.5<sup>81</sup> and the random forest algorithm with the missForest v1.4 R package<sup>82</sup> (see supplementary section 5). Biomass was then calculated for each species in each BRUVS using abundance and length-weight relationship<sup>83</sup>.

For the eDNA dataset, the portion of MOTUs assigned to species were used to retrieve their common lengths from FishBase. Maximum lengths, coefficient values and common lengths were retrieved from our database<sup>28</sup> and the rFishbase package v3.1.8<sup>84</sup>. See supplementary section 5 for details on the data imputation and FishBase data retrieval.

In order to account for the area difference between reef and shelf environments, we adjusted the biomass value by multiplying the densities of each BRUVS by the surface of its respective geomorphological layer<sup>11</sup> (inter-reef or reef) at each site (e.g. Noumea) in a 35 km square buffer around the centroid point of each site samples (see supplementary section 6 for details and Fig.S5). This 35 km square was chosen as it represents a typical daily fishing ground in a south pacific island<sup>85</sup>.

### **Diversity indices**

Species richness, abundance, length, and biomass were calculated for BRUVS, along with eDNA MOTU richness and common lengths of assigned species between shelf and reef environments. Lengths for BRUVS were calculated and weighted by species abundances. Considering the unbalanced sampling design between inter-reef and coral reef samples, tests for significant differences were done with a one way PERMANOVA using the perm.anova function of the RVAideMemoire v0.9-79 R package<sup>86</sup>. Rarefaction curves were constructed using the Hill number's framework<sup>87</sup> to get the asymptotic estimates of species richness on the inter-reefs and the coral reefs for both BRUVS and eDNA. These curves allowed to determine how species richness differed between the two environments as well as their rate of increase along the number of samples. This framework is robust to different sampling sizes between compared group as it integrates the sampling theory<sup>87</sup>. The R package iNEXT v2.0.20<sup>88</sup> was used to rarefy and extrapolate species richness.

The  $\beta$ -diversity analysis were realized on both eDNA and BRUVS datasets. We chose to compute  $\beta$ -diversity as the variance in the community matrix<sup>89</sup>. Our sampling aimed at comparing two different

community structure (inter-reef and coral reef). Therefore our data was not structured along an ecological gradient and the variance is the most common non-directional indices to assess  $\beta$ -diversity<sup>90</sup>:

$$BD_{total} = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^p (y_{ij} - \bar{y}_j)^2}{(n - 1)}$$

With  $n$  the number of species and  $p$  the number of samples, it corresponds to the sum of squared differences from column means  $\bar{y}_j$  of each community matrix elements  $y_{ij}$ , converted to be comparable between different data matrices.  $\beta$ -diversity values are sensitive to different sampling sizes between two community matrices as more samples may accumulate more unseen species. Since we had more samples on the inter-reefs, we ran a sensibility analysis using a repeated (99 times) random withdrawal of inter-reef samples equal to the number of coral reef samples and calculated the mean  $\beta$ -value (and standard deviation) resulting from each created community matrix. The  $\beta$ -diversity was calculated for both Hellinger transformed community matrices of the inter-reef and coral reefs using the `beta.div` function of the `adespatial` v0.3-14 R package.  $\beta$ -values of each ecosystem and method (eDNA or BRUVS) were compared. We chose to illustrate the uniform response of  $\beta$ -diversity with an Euler diagram on the total collected samples. Similar to Venn diagrams, Euler diagrams draw ellipses proportionally to groups defined by a list of individual elements. Shared elements between lists (here species of coral reef or inter-reef assemblages) will prompt an intersection of the ellipses proportional to the number of shared elements. The R package `Eulerr` v6.1.0<sup>91</sup> was used to compute ellipses.

### **Functional space and biomass distribution**

An existing functional traits database<sup>28</sup> on tropical fish was used with the BRUVS dataset to construct the “functional space” of species<sup>92</sup>. This space is represented through a principal coordinate analysis of pairwise Gower distances between species arranged by their traits. Functional traits regrouped the trophic group (carnivores, herbivores, planktonivores), schooling (>50 individuals, between 20 and 50 individuals, between 3 to 20, in pairs or solitary), level in the water (benthic, benthic-pelagic, pelagic), time of activity (day, night, both), size class (S1: 0-7cm, S2: 7-15cm, S3: 15-30cm, S4: 30-50 cm, S5: 50-80cm, S6: >80cm), diet (piscivores,

invertivores, herbivores, omnivores, planktonivores, detritivores), and mobility range (sedentary, mobile, very mobile). Hulls of coral reef and inter-reef species assemblages were highlighted to compare the functional cover between both environments.

Biomass from the BRUVS dataset was also represented by redistributing the average biomass value per species over the functional space. Species whose coordinates were identical were summed. Biomass was then interpolated over the functional space using a kriging method. The R function `autoKrige` from the `automap v1.0-14` package<sup>93</sup> was used to interpolate data (see supplementary section 7 for details).

### **Inter-reef and coral reef area around the tropical world with respective marine protected area covers**

We compared the proportion of inter-reef and coral reef areas from different tropical regions around the world. For New Caledonia, the local available geomorphology of the lagoon allowed us to segregate coral reefs from inter reefs<sup>11</sup>. Then we chose regions denoting high local biodiversity hotspots with the Coral Sea, the Coral Triangle and the Caribbean Sea, and expanded to biogeographic ocean basins with the Indo-pacific, the eastern Pacific and the Atlantic Ocean and then the world<sup>94</sup>. We extracted the shelf layer of the global geomorphology or the ocean's seafloor<sup>12</sup> and crossed it with the global distribution of coral reefs<sup>95</sup>. We kept this analysis to the tropical ecoregions of the world where coral reefs were presents<sup>96</sup> to expect similar climatic conditions over the studied seas (See supplementary section 2 for details).

Then, we looked at the marine protected area (MPA) cover for both coral reef and inter-reef ecosystems across the different regions. We took the world marine protected area dataset ([www.protectedplanet.net](http://www.protectedplanet.net)) and kept MPAs that were either classified as category I-II from the IUCN or that were reported as fully "no-take" areas in order to consider MPAs with true effectiveness at the ecosystem's scale<sup>58</sup>.

## **References**

1. Durant, S. M. et al. Forgotten Biodiversity in Desert Ecosystems. *Science* (1979) 336, 1379–1380 (2012).



2. Rogers, A., Blanchard, J. L. & Mumby, P. J. Vulnerability of coral reef fisheries to a loss of structural complexity. *Current Biology* 24, 1000–1005 (2014).
3. Keith, D. A., Ferrer-paris, J. R., Nicholson, E. & Kingsford, R. T. IUCN Global Ecosystem Typology 2.0: descriptive profiles for biomes and ecosystem functional groups. Gland, Switzerland: IUCN (IUCN, International Union for Conservation of Nature, 2020). doi:10.2305/IUCN.CH.2020.13.en.
4. Murgia, M. et al. Biodiversity of fungi in hot desert sands. *Microbiologyopen* 8, e00595 (2019).
5. Whitford, W. G. Desertification and animal biodiversity in the desert grasslands of North America. *Journal of Arid Environments* 37, 709–720 (1997).
6. Roig-Juñent, S., Flores, G., Claver, S., Debandi, G. & Marvaldi, A. Monte Desert (Argentina): insect biodiversity and natural areas. *Journal of Arid Environments* 47, 77–94 (2001).
7. Wall, D. H. Global change tipping points: Above- and below-ground biotic interactions in a low diversity ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362, 2291–2306 (2007).
8. Durant, S. M. et al. Fiddling in biodiversity hotspots while deserts burn? Collapse of the Sahara’s megafauna. *Diversity and Distributions* 20, 114–122 (2014).
9. Pettorelli, N., Owen, H. J. F. & Duncan, C. How do we want Satellite Remote Sensing to support biodiversity conservation globally? *Methods in Ecology and Evolution* 7, 656–665 (2016).
10. Hall, S. J. The continental shelf benthic ecosystem: Current status, agents for change and future prospects. *Environmental Conservation* 29, 350–374 (2002).
11. Andréfouët, S., Cabioch, G., Flamand, B. & Pelletier, B. A reappraisal of the diversity of geomorphological and genetic processes of New Caledonian coral reefs: a synthesis from optical remote sensing, coring and acoustic multibeam observations. *Coral Reefs* 28, 691–707 (2009).
12. Harris, P. T., Macmillan-Lawler, M., Rupp, J. & Baker, E. K. Geomorphology of the oceans. *Marine Geology* 352, 4–24 (2014).
13. Maire, E. et al. How accessible are coral reefs to people? A global assessment based on travel time. *Ecology Letters* 19, 351–360 (2016).

14. Eduardo, L. N. et al. Identifying key habitat and spatial patterns of fish biodiversity in the tropical Brazilian continental shelf. *Continental Shelf Research* 166, 108–118 (2018).
15. Hanich, Q. et al. Small-scale fisheries under climate change in the Pacific Islands region. *Marine Policy* 88, 279–284 (2018).
16. Lenzen, M. et al. International trade drives biodiversity threats in developing nations. *Nature* 486, 109–112 (2012).
17. Sala, E. et al. Protecting the global ocean for biodiversity, food and climate. *Nature* 592, 397–402 (2021).
18. Edgar, G. J. et al. Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature* 506, 216–220 (2014).
19. Maxwell, S. M., Gjerde, K. M., Conners, M. G. & Crowder, L. B. Mobile protected areas for biodiversity on the high seas. *Science* (1979) 367, 252–254 (2020).
20. CBD 2021. First draft of the post-2020 global biodiversity framework. Convention on Biological Diversity, UN environmental programme, Report CBD/WG2020/3/3 12 pages.
21. Claudet, J., Loiseau, C. & Pebayle, A. Critical gaps in the protection of the second largest exclusive economic zone in the world. *Marine Policy* 124, 104379 (2021).
22. Devillers, R. et al. Reinventing residual reserves in the sea: Are we favouring ease of establishment over need for protection? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 25, 480–504 (2015).
23. Langlois, T. J., Wakefield, C. B., Harvey, E. S., Boddington, D. K. & Newman, S. J. Does the benthic biota or fish assemblage within a large targeted fisheries closure differ to surrounding areas after 12 years of protection in tropical northwestern Australia? *Marine Environmental Research* 170, 105403 (2021).
24. Parrish, J. Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions. *Marine Ecology Progress Series* 58, 143–160 (1989).
25. Sambrook, K. et al. Beyond the reef: The widespread use of non-reef habitats by coral reef fishes. *Fish and Fisheries* 20, 903–920 (2019).
26. Cinner, J. E. et al. Bright spots among the world's coral reefs. *Nature* 535, 416–419 (2016).
27. Hemingson, C. R. & Bellwood, D. R. Biogeographic patterns in major marine realms: function not taxonomy unites fish assemblages in

- reef, seagrass and mangrove systems. *Ecography* 41, 174–182 (2018).
28. Mouillot, D. et al. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 13757–13762 (2014).
  29. Cadotte, M. W. Functional traits explain ecosystem function through opposing mechanisms. *Ecology Letters* 20, 989–996 (2017).
  30. Trindade-Santos, I., Moyes, F. & Magurran, A. E. Global change in the functional diversity of marine fisheries exploitation over the past 65 years: Fisheries and Functional Diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287, (2020).
  31. Cappo, M., De'ath, G. & Speare, P. Inter-reef vertebrate communities of the Great Barrier Reef Marine Park determined by baited remote underwater video stations. *Marine Ecology Progress Series* 350, 209–221 (2007).
  32. Boussarie, G. et al. Environmental DNA illuminates the dark diversity of sharks. *Science Advances* 4, eaap9661 (2018).
  33. Deiner, K., Yamanaka, H. & Bernatchez, L. The future of biodiversity monitoring and conservation utilizing environmental DNA. *Environmental DNA* 3, 3–7 (2021).
  34. Valentini, A. et al. Next-generation monitoring of aquatic biodiversity using environmental DNA metabarcoding. *Molecular Ecology* 25, 929–942 (2016).
  35. Stat, M. et al. Combined use of eDNA metabarcoding and video surveillance for the assessment of fish biodiversity. *Conservation Biology* 33, 196–205 (2019).
  36. Mathon, L. et al. Cross-ocean patterns and processes in fish biodiversity on coral reefs through the lens of eDNA metabarcoding. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289, (2022).
  37. Whitmarsh, S. K., Fairweather, P. G. & Huveneers, C. What is Big BRUVver up to? Methods and uses of baited underwater video. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 27, 53–73 (2017).
  38. Langlois, T. et al. A field and video annotation guide for baited remote underwater stereo-video surveys of demersal fish assemblages. *Methods in Ecology and Evolution* 11, 1401–1409 (2020).
  39. Marques, V. et al. Use of environmental DNA in assessment of fish functional and phylogenetic diversity. *Conservation Biology* 35, 1944–1956 (2021).

40. Whittaker, R. H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21, 213–251 (1972).
41. Whittaker, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30, 279–338 (1960).
42. Kovalenko, K. E., Thomaz, S. M. & Warfe, D. M. Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685, 1–17 (2012).
43. Schultz, A. L., Malcolm, H. A., Bucher, D. J. & Smith, S. D. A. Effects of Reef Proximity on the Structure of Fish Assemblages of Unconsolidated Substrata. *PLoS ONE* 7, (2012).
44. Nagelkerken, I. et al. Dependence of Caribbean reef fishes on mangroves and seagrass beds as nursery habitats: a comparison of fish faunas between bays with and without mangroves/seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series* 214, 225–235 (2001).
45. McMahon, K. W., Berumen, M. L. & Thorrold, S. R. Linking habitat mosaics and connectivity in a coral reef seascape. *Proc Natl Acad Sci U S A* 109, 15372–15376 (2012).
46. Nagelkerken, I., Dorenbosch, M., Verberk, W. C. E. P., Cocheret De La Morinière, E. & Van Der Velde, G. Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a Caribbean bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. *Marine Ecology Progress Series* 194, 55–64 (2000).
47. Russell, D. J. & McDougall, A. J. Movement and juvenile recruitment of mangrove jack, *Lutjanus argentimaculatus* (Forsskål), in northern Australia. *Marine and Freshwater Research* 56, 465 (2005).
48. Allgeier, J. E., Valdivia, A., Cox, C. & Layman, C. A. Fishing down nutrients on coral reefs. *Nature Communications* 7, (2016).
49. Hughes, T. P. et al. Phase Shifts, Herbivory, and the Resilience of Coral Reefs to Climate Change. *Current Biology* 17, 360–365 (2007).
50. Bell, P. R. F., Elmetri, I. & Lapointe, B. E. Evidence of Large-Scale Chronic Eutrophication in the Great Barrier Reef: Quantification of Chlorophyll a Thresholds for Sustaining Coral Reef Communities. *AMBIO* 43, 361–376 (2014).
51. Lenihan, H. S. et al. Cascading of habitat degradation: Oyster reefs invaded by refugee fishes escaping stress. *Ecological Applications* 11, 764–782 (2001).
52. Januchowski-Hartley, F. A., Vigliola, L., Maire, E., Kulbicki, M. & Mouillot, D. Low fuel cost and rising fish price threaten coral reef wilderness. *Conservation Letters* 13, 1–9 (2020).

53. Cappo, M., Stowar, M., Syms, C., Johansson, C. & Cooper, T. Fish-habitat associations in the region offshore from James Price Point—a rapid assessment using Baited Remote Underwater Video Stations (BRUVS). *J R Soc West Aust* 94, 303–321 (2011).
54. Mumby, P. J. et al. Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature* 427, 533–536 (2004).
55. Mumby, P. J. & Hastings, A. The impact of ecosystem connectivity on coral reef resilience. *Journal of Applied Ecology* 45, 854–862 (2008).
56. Liqueste, C. et al. Current Status and Future Prospects for the Assessment of Marine and Coastal Ecosystem Services: A Systematic Review. *PLoS ONE* 8, (2013).
57. Friedlander, A. M., Brown, E. & Monaco, M. E. Defining reef fish habitat utilization patterns in Hawaii: Comparisons between marine protected areas and areas open to fishing. *Marine Ecology Progress Series* 351, 221–233 (2007).
58. Klein, C. J. et al. Shortfalls in the global protected area network at representing marine biodiversity. *Scientific Reports* 5, 1–7 (2015).
59. Edwards, H. J., Elliott, I. A., Pressey, R. L. & Mumby, P. J. Incorporating ontogenetic dispersal, ecological processes and conservation zoning into reserve design. *Biological Conservation* 143, 457–470 (2010).
60. Olds, A. D. et al. Quantifying the conservation value of seascape connectivity: A global synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 25, 3–15 (2016).
61. Green, A. L. et al. Larval dispersal and movement patterns of coral reef fishes, and implications for marine reserve network design. *Biological Reviews* 90, 1215–1247 (2015).
62. Fitzpatrick, B. M., Harvey, E. S., Heyward, A. J., Twigg, E. J. & Colquhoun, J. Habitat Specialization in Tropical Continental Shelf Demersal Fish Assemblages. *PLoS ONE* 7, e39634 (2012).
63. Bhola, N. et al. Perspectives on area-based conservation and its meaning for future biodiversity policy. *Conservation Biology* 35, 168–178 (2021).
64. Geldmann, J. et al. Essential indicators for measuring site-based conservation effectiveness in the post-2020 global biodiversity framework. *Conservation Letters* 1–9 (2021).
65. Mathon, L. et al. Benchmarking bioinformatic tools for fast and accurate eDNA metabarcoding species identification. *Molecular Ecology Resources* 1–15 (2021).

66. Marques, V. et al. Blind assessment of vertebrate taxonomic diversity across spatial scales by clustering environmental DNA metabarcoding sequences. *Ecography* 43, 1779–1790 (2020).
67. Wang, S. et al. Methodology of fish eDNA and its applications in ecology and environment. *Science of the Total Environment* 755, (2021).
68. Di Muri, C. et al. Read counts from environmental DNA (eDNA) metabarcoding reflect fish abundance and biomass in drained ponds. *Metabarcoding and Metagenomics* 4, 97–112 (2020).
69. Nichols, R. V. et al. Minimizing polymerase biases in metabarcoding. *Molecular Ecology Resources* 18, 927–939 (2018).
70. Collins, R. A. et al. Persistence of environmental DNA in marine systems. *Communications Biology* 1, 1–11 (2018).
71. Hansen, B. K., Bekkevold, D., Clausen, L. W. & Nielsen, E. E. The sceptical optimist: challenges and perspectives for the application of environmental DNA in marine fisheries. *Fish and Fisheries* 19, 751–768 (2018).
72. Jeunen, G. J. et al. Environmental DNA (eDNA) metabarcoding reveals strong discrimination among diverse marine habitats connected by water movement. *Molecular Ecology Resources* 19, 426–438 (2019).
73. West, K. M. et al. eDNA metabarcoding survey reveals fine-scale coral reef community variation across a remote, tropical island ecosystem. *Molecular Ecology* 29, 1069–1086 (2020).
74. Nguyen, B. N. et al. Environmental DNA survey captures patterns of fish and invertebrate diversity across a tropical seascape. *Scientific Reports* 10, 1–14 (2020).
75. Gallagher, A. J. et al. Spatial Connectivity and Drivers of Shark Habitat Use Within a Large Marine Protected Area in the Caribbean, The Bahamas Shark Sanctuary. *Front Mar Sci* 7, 1–15 (2021).
76. Cappel, M., Harvey, E., Malcolm, H. & Speare, P. Potential of video techniques to monitor diversity, abundance and size of fish in studies of marine protected areas. *Aquatic protected areas-What works best and how do we know?* 455–464 (2003).
77. Goldberg, C. S. et al. Critical considerations for the application of environmental DNA methods to detect aquatic species. *Methods in Ecology and Evolution* 7, 1299–1307 (2016).
78. Boyer, F. et al. obitools: A unix-inspired software package for DNA metabarcoding. *Molecular Ecology Resources* 16, 176–182 (2016).

79. Leinonen, R. et al. The European Nucleotide Archive. *Nucleic Acids Research* 39, D28–D31 (2011).
80. Schnell, I. B., Bohmann, K. & Gilbert, M. T. P. Tag jumps illuminated - reducing sequence-to-sample misidentifications in metabarcoding studies. *Molecular Ecology Resources* 15, 1289–1303 (2015).
81. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. (2021).
82. Stekhoven, D. J. & Bühlmann, P. MissForest--non-parametric missing value imputation for mixed-type data. *Bioinformatics* 28, 112–118 (2012).
83. Taylor, R. B. & Willis, T. J. Relationships amongst length, weight and growth of north-eastern New Zealand reef fishes. *Marine and Freshwater Research* 49, 255–260 (1998).
84. Boettiger, C., Lang, D. T. & Wainwright, P. C. rfishbase: exploring, manipulating and visualizing FishBase data from R. *Journal of Fish Biology* 81, 2030–2039 (2012).
85. Kronen, M. et al. Socio-economic and fishery indicators to identify and monitor artisanal finfishing pressure in Pacific Island countries and territories. *Ocean and Coastal Management* 55, 63–73 (2012).
86. Hervé, M. RVAideMemoire: Testing and Plotting Procedures for Biostatistics. (2021).
87. Chao, A. et al. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84, 45–67 (2014).
88. Hsieh, T. C., Ma, K. H. & Chao, A. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7, 1451–1456 (2016).
89. Legendre, P. & De Cáceres, M. Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters* 16, 951–963 (2013).
90. Anderson, M. J. et al. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14, 19–28 (2011).
91. Larsson, J. {eulerr}: Area-Proportional {Euler} and {Venn} Diagrams with Ellipses. (2020).
92. Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S. & Villéger, S. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography* 24, 728–740 (2015).



93. Hiemstra, P. H., Pebesma, E. J., Twenhöfel, C. J. W. & Heuvelink, G. B. M. Real-time automatic interpolation of ambient gamma dose rates from the Dutch radioactivity monitoring network. *Computers and Geosciences* 35, 1711–1721 (2009).
94. Kulbicki, M. et al. Global biogeography of reef fishes: A hierarchical quantitative delineation of regions. *PLoS ONE* 8, (2013).
95. Andréfouët, S. et al. Global assessment of modern coral reef extent and diversity for regional science and management applications: a view from space Collaborative Research: The Cariaco Basin Oceanographic Time Series View project Habitat modeling, climate change, climate resi. *Proceedings of the 10th International Coral Reef Symposium* 1745, 1732–1745 (2006).
96. Spalding, M. D. et al. Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57, 573–583 (2007).

## **Author contributions**

FB, AG, LV designed the study. FB, MD, RP, LM, LV collected the data. TD supervised the eDNA analysis. GL performed the eDNA bioinformatic analysis. FB analyzed the data and wrote the first draft. All authors contributed to reviewing and acknowledged the final draft.

## **Funding**

The study was funded by ANR SEAMOUNTS, CIFRE REEF 3.0 and IRD core funding.

## **Competing interests**

All authors declare no competing interests. T.D. is a researcher in a private company specialized on the use of eDNA for biodiversity monitoring, with some patent technologies (SPYGEN).

## **Materials and correspondence**

The data were collected under permits to LV by the Southern Province of New Caledonia (permit N° 3066-2019/ARR/DENV ) and the Northern

Province of New Caledonia (permit N° 609011/2019/DEPART/JJC).  
Correspondence and requests for materials should be addressed to FB.

## Supplementary material

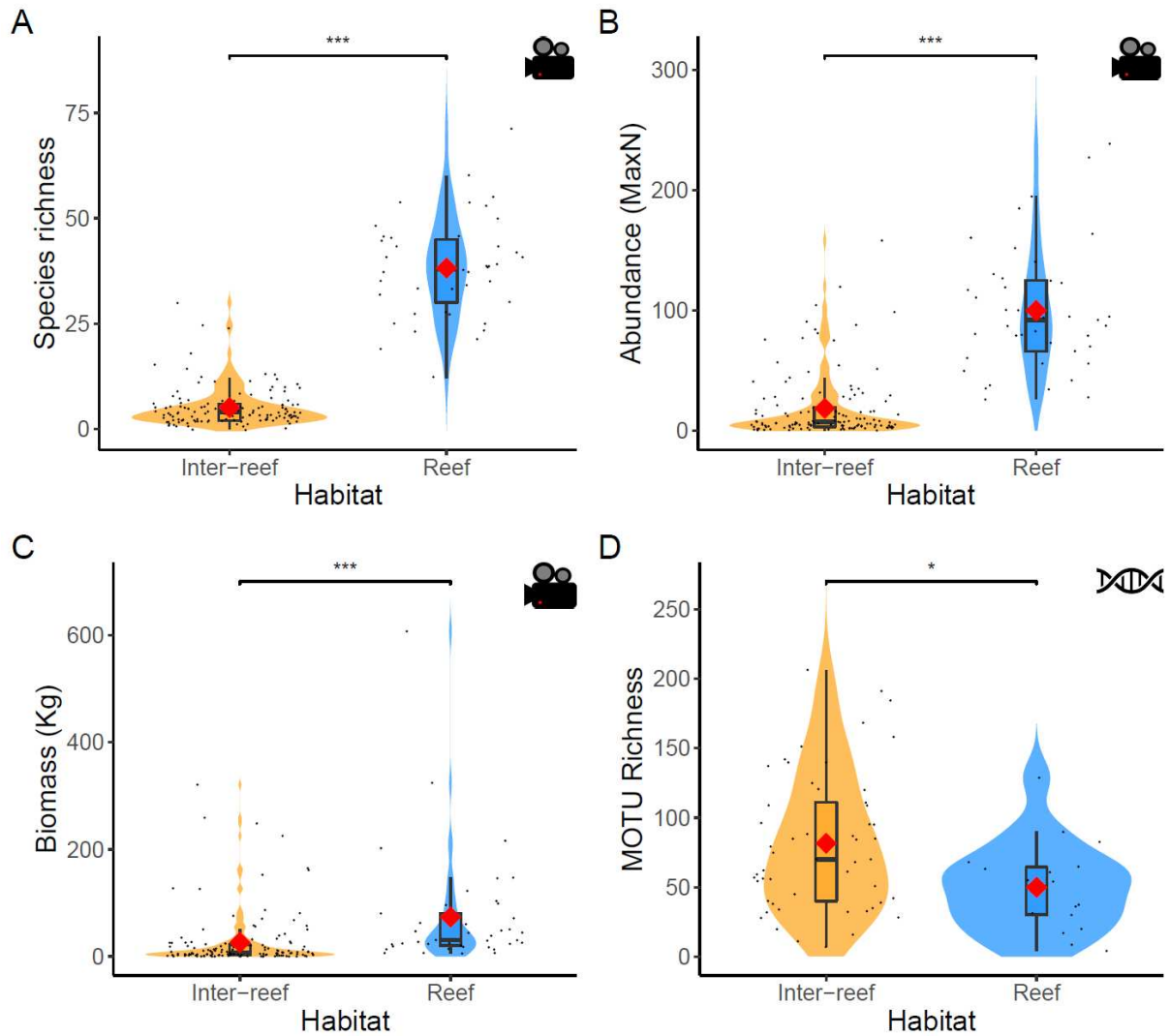
Inter-reefs: a forgotten biodiversity hotspot in the shadow of coral reefs

BALETAUD Florian, GILBERT Antoine, LECELLIER Gaël, COME Jean-Marie,  
DEJEAN Tony, DUMAS Mahé, MATHON Laetitia, MOUILLOT David, PY  
Romain, VIGLIOLA

### Supplementary section 1: Statistics and average richness, abundance and biomass.

**Table S1:** Results of one-way PERMANOVAs with 9999 permutations on richness, abundance, biomass, adjusted biomass to ecosystem area and individual length data from Baited Remote Underwater Video Stations (BRUVS) and from richness and species lengths from assigned eDNA MOTUS (using the Fishbase database on common lengths), between the inter-reef and coral reef ecosystems. Significant p.value are represented in bold.

Method	Indice	Degree of freedom	F-value	P.value
<i>Bruvs</i>	Richness	1	672.42	<b>0.0001</b>
	Abundance	1	172.84	<b>0.0001</b>
	Lengths	1	24.347	<b>0.0001</b>
	Biomass	1	14.213	<b>0.0004</b>
	Adjusted biomass	1	1.5257	0.222
<i>eDNA</i>	Richness	1	3.8467	<b>0.0141</b>
	Assigned lengths	1	5.2371	<b>0.0233</b>



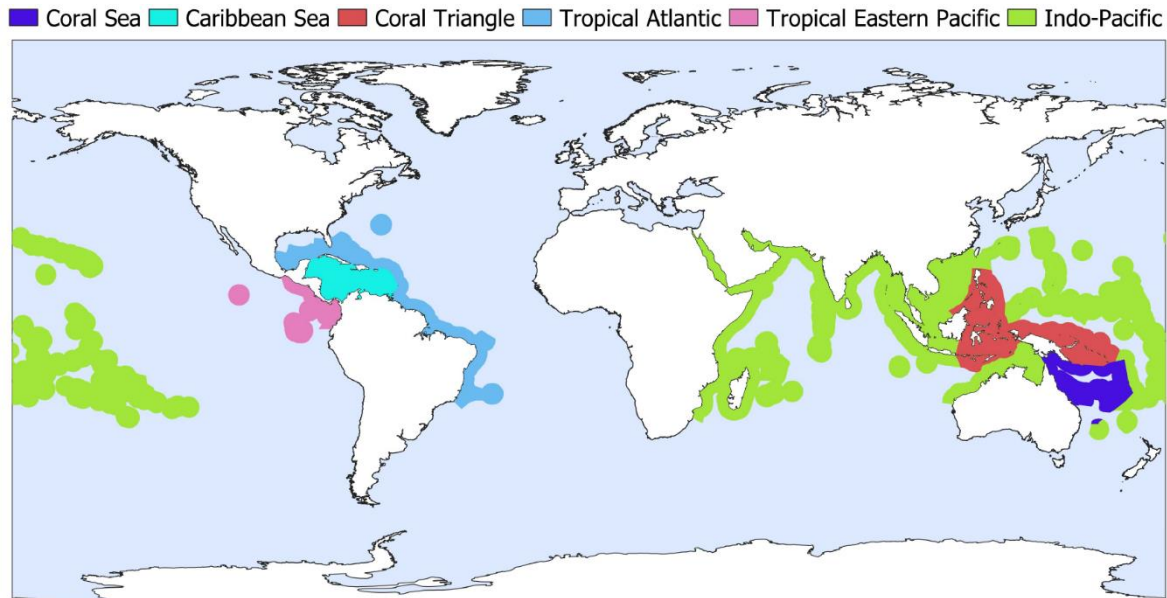
**Figure S1:** Violin plots of richness (A), abundance (B) and biomass (C) between inter-reefs and coral reefs for BRUVS and eDNA MOTU richness (D). The mean is represented by the red lozenge. Significant differences are highlighted by asterix using permanova with 9999 permutations (“\*\*\*” = p-value <0.001, “\*” = p-value <0.05).

### Supplementary section 2: Area of coral reef and inter-reef at different region scales

Ecoregion provinces were intersected with the Global coral reefs of the world. Provinces with no coral reefs that were still considered tropical were removed (e.g., Eastern Atlantic/African west coast).

Specific areas globally known for their high diversity were presented: the Coral Sea, the Coral triangle, and the Caribbean Sea. Then, we chose to expand the region analysis to the world and divisions respective to great ocean regions: the “Indo-Pacific”, the eastern Pacific and the Atlantic

(Fig.S2). We chose to aggregate regions like the Indo-Pacific because while ecoregions<sup>1</sup> are based on diversity among different taxa, fish taxa exhibit particular biogeography with a different structuration that allows the Indo-Pacific to be more biogeographically connected<sup>2</sup>. Coral sea and coral triangle are included in the Indo-Pacific region.



**Figure S2:** Tropical provinces regrouped by regions of interest or ocean regions where coral reef is present.

**Table S2:** Percentage values of inter-reef and coral reef cover among selected regions and their respective marine protected area cover (MPA). Only MPAs of IUCN category II or higher or MPAs with a clearly reported no-take state were kept.

Region	Substrate	Cover (%)	MPA cover (%)
New Caledonia	Coral reef	12.8	43.2
	Inter-reef	87.2	4.6
Coral Sea	Coral reef	9.4	22.9
	Inter-reef	90.6	16.1
Caribbean Sea	Coral reef	2.1	7.6
	Inter-reef	97.9	2.2
Coral Triangle	Coral reef	4.4	7.7
	Inter-reef	95.6	3.1
Indo-Pacific	Coral reef f	1.9	13.4
	Inter-reef	98.1	2.1
Eastern Pacific	Coral reef	0.2	6.4
	Inter-reef	99.8	0.8
Tropical Atlantic	Coral reef	0.9	13.0

	Inter-reef	99.1	1.4
World	Coral reef	1.7	13.2
	Inter-reef	98.3	1.9

### Supplementary section 3: Baited Remote Underwater Video Stations (BRUVS)

Standard Stereo-BRUVS rig consisted in a foldable aluminum tripod holding two horizontally aligned cameras facing a bait cannister attached at the end of a 1.5-meter bar<sup>3</sup> (Fig.S3). For each deployment, one kilogram of crushed sardines (*Sardinops spp.*) filled the cannister. BRUVS were weighted and attached to a rope leading to a surface buoy. The stereo pair of cameras were separated by 80 cm, with a convergent angle of 8 degrees. GoPro Hero 4 cameras were used and set to a medium field of view (FOV) in 1920x1080 pixel format running at 60 frames per second. Stereo measurement was made available with the recording of three claps before deployment to synchronize frames. Calibration was done using the CAL software and fish were counted using the EvenMeasure software (<http://www.seagis.com.au>). Fork length of individual fish was measured to the nearest mm, when possible, up to a limit of 10 individuals per BRUVS per species to optimize video processing time. Deployment time was long enough to ensure 60 minutes of usable footage from the time the BRUVS reached the seabed ( $t_0$ ) to  $t_0 + 60_{\text{min}}$



**Figure S3:** a standard Stereo Baited Remote Underwater Video Station (BRUVS).

#### **Supplementary section 4: Environmental DNA (eDNA) extraction, amplification, sequencing and bioinformatics**

DNA extraction was performed in a dedicated DNA laboratory (SPYGEN, [www.spygen.com](http://www.spygen.com)) equipped with positive air pressure, UV treatment and frequent air renewal. Decontamination procedures were conducted before and after all manipulations. Each filtration capsule was agitated for 15 min on a S50 Shaker (Cat Ingenieurbüro™) at 800 rpm and then the buffer was emptied into two 50-mL tube before being centrifuged for 15 min at 15,000×g. The supernatant was removed with a sterile pipette, leaving 15 mL of liquid at the bottom of each tube. Subsequently, 33 mL of ethanol and 1.5 mL of 3M sodium acetate were added to each 50-mL tube and stored for at least one night at -20°C. The DNA extraction was performed using NucleoSpin® Soil (MACHEREY-NAGEL GmbH & Co., Düren Germany) starting from step 6 and following the manufacturer's instructions. The elution was performed by adding 100 µL of SE buffer twice. The two 50 mL tubes per filtration capsule were extracted separately then the two DNA

samples were pooled before the amplification step. A teleost-specific 12S mitochondrial rRNA primer pair (teleo, forward primer - ACACCGCCCGTCACTCT, reverse primer - CTTCCGGTACACTTACCATG)<sup>4</sup> was used for the amplification of metabarcode sequences. As we analysed our data using MOTUs as a proxy for species to overcome genetic database limitations, we chose to amplify only one marker. Twelve DNA amplifications PCR per sample were performed in a final volume of 25  $\mu$ L, using 3  $\mu$ L of DNA extract as the template. The amplification mixture contained 1 U of AmpliTaq Gold DNA Polymerase (Applied Biosystems, Foster City, CA), 10 mM Tris-HCl, 50 mM KCl, 2.5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.2 mM each dNTP, 0.2  $\mu$ M of each primers, 4  $\mu$ M human blocking primer for the "teleo" primers and 0.2  $\mu$ g/ $\mu$ L bovine serum albumin (BSA, Roche Diagnostic, Basel, Switzerland). The PCR mixture was denatured at 95°C for 10 min, followed by 50 cycles of 30 s at 95°C, 30 s at 55°C, 1 min at 72 °C and a final elongation step at 72°C for 7 min. The teleo primers were 5'-labeled with an eight-nucleotide tag unique to each PCR replicate with at least three differences between any pair of tags, allowing the assignment of each sequence to the corresponding sample during sequence analysis. The tags for the forward and reverse primers were identical for each PCR replicate. Negative extraction controls and negative PCR controls (ultrapure water) were amplified (with 12 replicates as well) and sequenced in parallel to the samples to monitor possible contaminations. After amplification, samples were titrated using capillary electrophoresis (QIAxcel; Qiagen GmbH, Hilden, Germany) and purified using a MinElute PCR purification kit (Qiagen GmbH, Hilden, Germany). The purified PCR products were pooled in equal volumes, to achieve a theoretical sequencing depth of 1,000,000 reads per sample. Library preparation and sequencing were performed at Fasteris (Geneva, Switzerland). A total of 18 libraries were prepared using MetaFast protocol. A paired-end sequencing (2x125 bp) was carried out using an Illumina MiSeq (2x125 bp, Illumina, San Diego, CA, USA) using the MiSeq Flow Cell Kit v3 (Illumina, San Diego, CA, USA) or a NextSeq sequencer (2x125 bp, Illumina, San Diego, CA, USA) with the NextSeq Mid kit following the manufacturer's instructions.

Following sequencing, reads were processed using clustering and post-clustering cleaning to remove errors and estimate the number of species using Molecular Operational Taxonomic Units (MOTUs)<sup>5</sup> (Table S2). First, reads were assembled using vsearch<sup>6</sup>, then demultiplexed and trimmed



using cutadapt<sup>7</sup> and clustering was performed using Swarm v.2<sup>8</sup> with a minimum distance of 2 mismatch between clusters. Taxonomic assignment of MOTUs was carried out using the Lower Common Ancestor (LCA) algorithm ecotag implemented in the ObiTools toolkit<sup>9</sup> and the European Nucleotide Archive (ENA)<sup>10</sup> as a reference database (release 143, March 2020). It assigns a taxonomy to sequences even when the sequence match is not perfect, based on NCBI (National Center for Biotechnology Information, [ncbi.nlm.nih.gov](http://ncbi.nlm.nih.gov)) taxonomic tree of species to consider the current knowledge on molecular diversity per branch and assign a taxonomy at the lowest possible rank. If the sequence matches several identifications with equal percentages of similarity, ecotag assigns to the upper taxonomic level common between all possible matches. We then applied quality filters to be conservative in our estimates. We discarded all observations with less than 10 reads, and present in only one PCR per site to avoid spurious MOTUs originating from a PCR error. Then, errors generated by tag-jump<sup>11</sup> was corrected using a threshold of 0.001 of occurrence for a given MOTU within a library. Taxonomic assignments at the species level were accepted if the percentage of similarity with the reference sequence was 100%, at the genus level if the similarity was between 90 and 99%, and at the family level if the similarity was  $\geq 85\%$ . If these criteria were not met, the MOTU was left unassigned. The post-LCA algorithm correction threshold of 85% similarity for family assignment was chosen to include a maximum of correct family assignment while minimizing the risk of adding wrong family assignments in the family detections.

**Table S3:** Average number of eDNA reads per sample along the bioinformatic cleaning pipeline to remove errors and contaminations to obtain the best estimate of Molecular Operational Taxonomic Units (MOTUS).

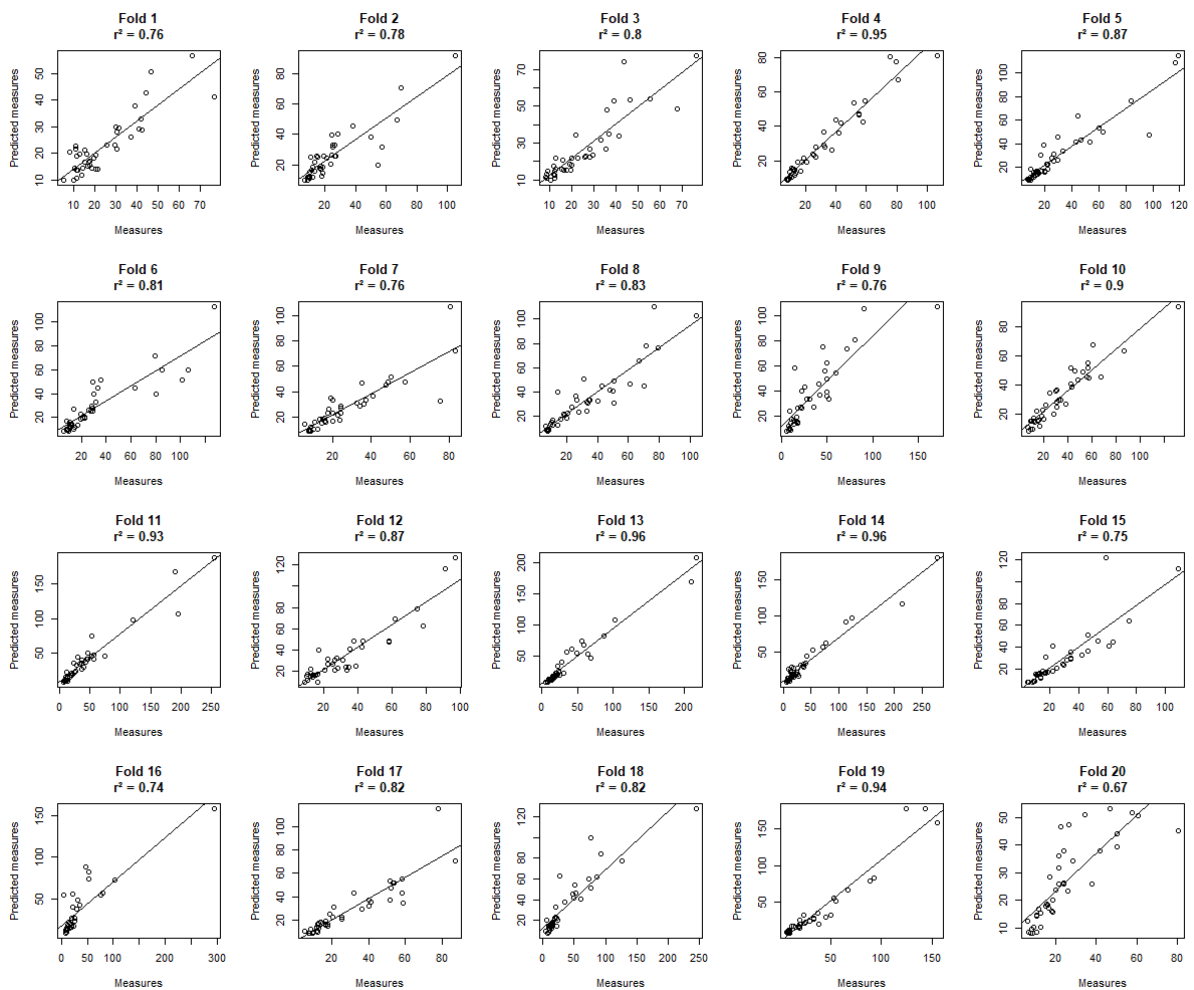
<b>Cleaning process steps</b>	<b>Average sequence reads per sample</b>
Post sequencing (raw paired-end Illumina)	87505 $\pm$ 146123 SD
Post clustering	85155 $\pm$ 145521 SD
Tag-jumps / contaminations	62050 $\pm$ 127235 SD
More than 10 reads	76773 $\pm$ 97024 SD
Present in more than one site	70250 $\pm$ 91577 SD
Removing BRUVS bait associated genus	70111 $\pm$ 91511 SD

## **Supplementary section 5: Imputing missing data and retrieving Fishbase common length data and length-weight coefficients**

### Imputing missing length data on BRUVS

Due to the random nature of fish behavior, all counted fish could not be measured. A total of 1384 measures were used, encompassing 63% of the 347 species, yielding 792 averaged lengths of species among BRUVS. The remaining lengths were therefore imputed using a random forest and the missForest v1.4 R<sup>12</sup> package with 999 trees. Lengths were estimated based on measured lengths when the species presented other records, but also family, genus, and maximum size and size type from FishBase ([www.fishbase.se](http://www.fishbase.se)). Latitude and longitude of available lengths of species were also used to account for geographic proximity of existing lengths. The missForest accuracy was tested with a k-fold cross validation procedure by predicting 5% of the lengths each time by training the missForest on the 95% left of the data and look at the linear fit between the original and predicted value. Results showed a mean  $R^2$  of 0.83 (SD  $\pm$  0.08) between the measured and predicted lengths of the missForest model (Fig. S5).

As we did not seek highly accurate length structure among replicates but rather the general pattern of lengths and then biomass between coral reefs and inter-reefs, we considered the imputed values exploitable with an average  $r^2$  of 0.83. We also ensured that imputed length did not exceed Fishbase's max reported length.



**Figure S3:** Predicted against true measures of fish for each of the twenty-fold cross-validation results from the 5% artificial imputation using missForest out of the 792-measurement data

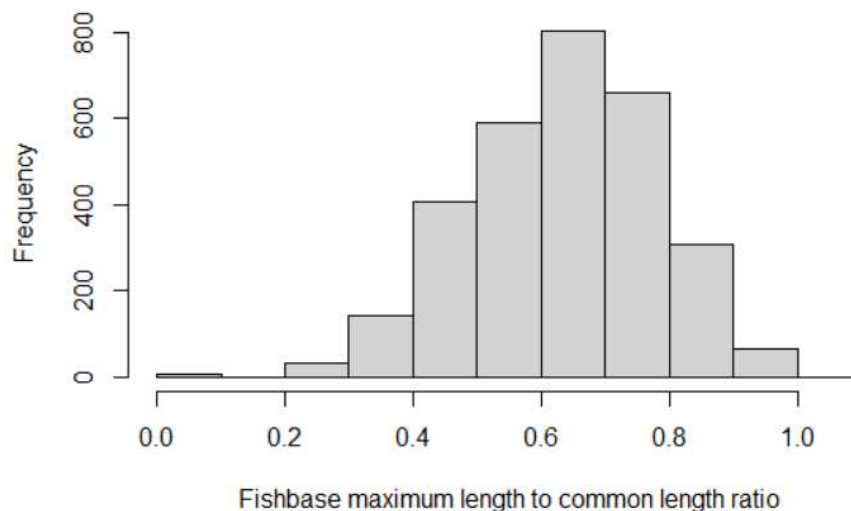
### Common length and length-weight coefficients

Common length is defined as the length at which a fish species is usually seen or captured. It is better representative of potential observations as maximum recorded length may represent exceptional records rather than usual size.

The eDNA dataset was limited to 26% (186 out of 715) of its unique MOTUs being assigned to a species from the NCBI database. Common lengths that were not available from FishBase were extrapolated by taking all known fish species with reported maximum and common length and estimating a global ratio. This resulted in dividing the common length of 3699 species by their maximum length, yielding a mean of 0.616 (SD  $\pm$  0.155) (Fig.S4). Three species from the eDNA dataset had no reported maximum length in

Fishbase and were therefore not used. 115 species had no referenced common length and maximum length was therefore converted to common length using the global ratio.

All data from Fishbase was retrieved using the *rFishbase v3.1.8*<sup>13</sup> R package.

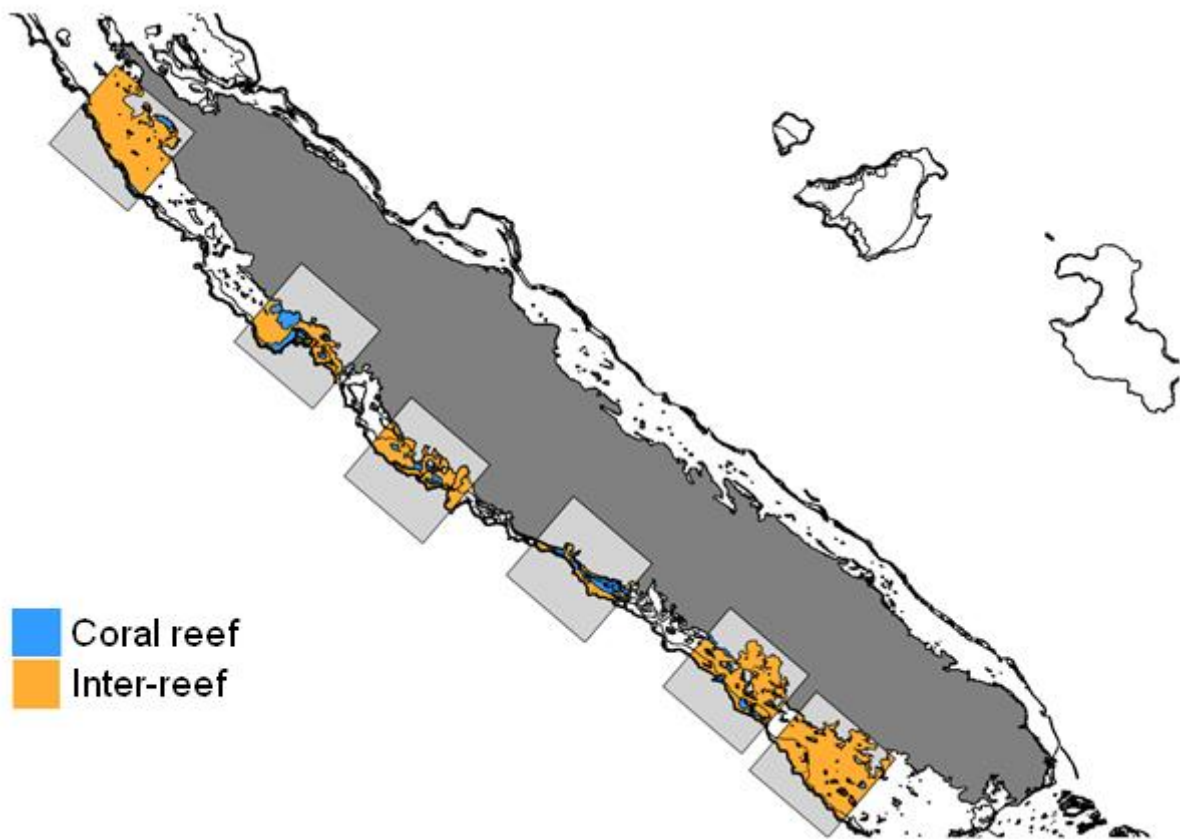


**Figure S4:** Histogram of the maximum length to common length ratio from reported 3019 FishBase species that had common and maximum length data.

### Supplementary section 6: adjusting biomass to the surface of coral reefs and inter-reefs

In order to account for the area difference between coral reefs and inter-reefs, we adjusted the biomass value by multiplying the biomass of each BRUVS by the surface of its respective ecosystem (inter-reef or coral reef) in each site (e.g. Noumea, Fig.1) in a 35km square buffer around the centroid point of each site replicates oriented along the shoreline (Fig.S5). Buffers corresponded to typical daily fishing ground in South Pacific islands<sup>14</sup>, were large enough to encompass the site's lagoon from the shoreline to the coral reef barrier while not intersecting with each other. The square shape allowed to cut clear segments of the lagoon and not encompass enclosed water bodies (e.g. not getting a part of a bay separated by a peninsula). We used the geomorphologic layer of the new Caledonian lagoon<sup>15</sup> to classify features corresponding to either "reef" or "non-reef"

portions of the lagoon and calculated their respective covers inside each buffer using the sf v0.9-8 R package<sup>16</sup>.

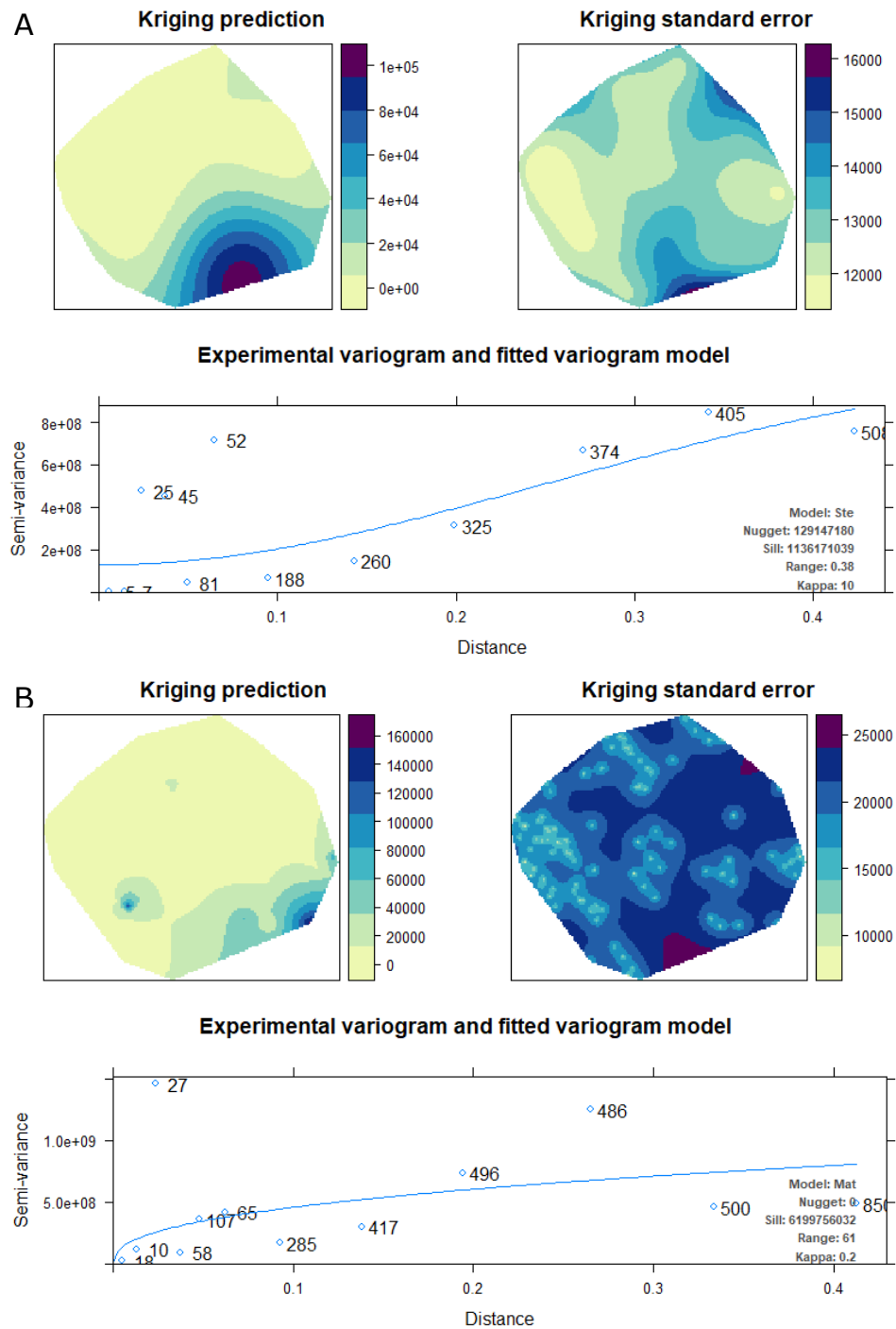


**Figure S5:** map of New Caledonia's mainland with the 6 sampling sites covered by a 35 square kilometer buffer around the centroid of points in each site. Surface covers between coral reef and inter-reef are illustrated to show the areas used to multiply biomass values by their respective environment's surface per site.

### **Supplementary section 7: Interpolating the biomass values of fish on the functional space**

Once the functional space of species (with the BRUVS dataset) was constructed, we attempted to show how the biomass was distributed among species. Average biomass was therefore aggregated per species across all BRUVS dataset. Due to kriging constraints, species with highly similar coordinates (more than four common decimals) were merged and their respective biomass summed. Therefore, some points on the functional space may have represented more "archetypal" species rather than a unique species since their represented functions were identical. Then, we interpolated the biomass value using the the r function autoKrig from the automap v1.0-14 package. We let the automatic feature of this function

choose the best fitting variogram model out of the list given by the `r` function `vgm` from the `gstat` v2.0-7 package. Hyperparameters like `kappa` were also tested along a sequence of value and the best fitting model and parameters were determined by the sums of squares between the data variogram and the fitted variogram model (Fig.S6).



**Figure.S6:** Kriging results of the biomass on the BRUVS's inter-reef dataset (A) and the coral reef's data (B) on the functional space constructed by the species defined by six functional traits.

## References

1. Spalding, M. D. et al. Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57, 573–583 (2007).
2. Kulbicki, M. et al. Global biogeography of reef fishes: A hierarchical quantitative delineation of regions. *PLoS ONE* 8, (2013).
3. Letessier, T. B., Juhel, J. B., Vigliola, L. & Meeuwig, J. J. Low-cost small action cameras in stereo generates accurate underwater measurements of fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 466, 120–126 (2015).
4. Valentini, A. et al. Next-generation monitoring of aquatic biodiversity using environmental DNA metabarcoding. *Molecular Ecology* 25, 929–942 (2016).
5. Marques, V. et al. Blind assessment of vertebrate taxonomic diversity across spatial scales by clustering environmental DNA metabarcoding sequences. *Ecography* 43, 1779–1790 (2020).
6. Rognes, T., Flouri, T., Nichols, B., Quince, C. & Mahé, F. VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics. *PeerJ* 4, e2584 (2016).
7. Martin, M. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet J* 17, 10 (2011).
8. Mahé, F., Rognes, T., Quince, C., de Vargas, C. & Dunthorn, M. Swarm v2: highly-scalable and high-resolution amplicon clustering. *PeerJ* 3, e1420 (2015).
9. Boyer, F. et al. obitools: A unix-inspired software package for DNA metabarcoding. *Molecular Ecology Resources* 16, 176–182 (2016).
10. Leinonen, R. et al. The European Nucleotide Archive. *Nucleic Acids Research* 39, D28–D31 (2011).
11. Schnell, I. B., Bohmann, K. & Gilbert, M. T. P. Tag jumps illuminated - reducing sequence-to-sample misidentifications in metabarcoding studies. *Molecular Ecology Resources* 15, 1289–1303 (2015).
12. Stekhoven, D. J. & Buhlmann, P. MissForest--non-parametric missing value imputation for mixed-type data. *Bioinformatics* 28, 112–118 (2012).
13. Boettiger, C., Lang, D. T. & Wainwright, P. C. rfishbase: exploring, manipulating and visualizing FishBase data from R. *Journal of Fish Biology* 81, 2030–2039 (2012).



14. Kronen, M. et al. Socio-economic and fishery indicators to identify and monitor artisanal finfishing pressure in Pacific Island countries and territories. *Ocean and Coastal Management* 55, 63–73 (2012).
15. Andréfouët, S., Cabioch, G., Flamand, B. & Pelletier, B. A reappraisal of the diversity of geomorphological and genetic processes of New Caledonian coral reefs: a synthesis from optical remote sensing, coring and acoustic multibeam observations. *Coral Reefs* 28, 691–707 (2009).
16. Pebesma, E. Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. *The R Journal* 10, 439 (2018).


### 3 - TRANSITION

Cette étude a permis de montrer que la zone inter-récifale représentait vraisemblablement un écosystème unique et au moins aussi diversifié que les récifs coralliens. Si les niveaux moyens de richesse et biomasse sont très faibles, « désertiques », ils sont rééquilibrés par la surface supérieure d'un voire de deux ordres de grandeur et d'une diversité  $\beta$  plus forte que sur les récifs, entraînant une estimation de la diversité régionale ( $\gamma$ ) similaire pour les caméras, et même supérieure pour l'ADNe. A l'aide de méthodes modernes, complémentaires et standardisées, il a été possible d'obtenir une image plus fidèle de cet écosystème finalement riche, vaste mais délaissé par les mesures de protection.

Cette étude pose ainsi la question de la perception de la biodiversité et de l'orientation des mesures mises en place pour la conservation. Un lien fort a également été montré entre l'inter-récif et les récifs coralliens avec une diversité partagée importante. Le potentiel qui semble exister sur les connexions entre différents écosystèmes pourrait se révéler crucial dans leur capacité de résilience individuelle ou dans le déclenchement d'une chaîne d'impacts en cascade.

Si les récifs coralliens sont considérés comme des hotspots de biodiversité, quid des environnements adjacents, comme les fonds du lagon que nous venons de voir, ou les environnements profonds qui débutent côté large juste en dessous de la barrière de corail ?

Les monts sous-marins représentent des environnements profonds particuliers qui sont également considérés comme hotspot, oasis ou encore refuge pour la biodiversité. Le prochain chapitre va s'intéresser à ces environnements en les comparant avec un autre hotspot, les récifs coralliens. Grâce à une comparaison moins biaisée par des méthodes identiques et standardisées, l'objectif du prochain chapitre est de comprendre les influences qui pourraient régir leurs niveaux de biodiversité, et discuter leurs statuts subjectifs pour la conservation.

An underwater scene with a blue tint. In the foreground, several fish of various species are swimming. In the center, there is a scientific instrument, possibly a camera or light source, mounted on a metal frame. The background shows more fish swimming in the open water.

## Chapitre 3 : Les monts sous-marins, hotspot de biodiversité, oasis de biomasse ou refuge pour la diversité des poissons?

Les technologies récentes et standardisées utilisées dans cette thèse permettent d'aller plus loin dans la comparaison entre différents environnements. Ce chapitre va explorer la biodiversité ichthyologique des environnements profonds et particulièrement des monts sous-marins, pour la mettre en parallèle avec celle des récifs coralliens.

Photo recto : Capture d'écran d'un S-BRUVS sur un mont peu profond (50m) avec présence de *Lethrinus rubrioperculatus*, *Seriola lalandi*, *Seriola rivoliana* et *Carcharhinus albimarginatus*. © IRD/Florian Baletaud

## 1 - RESUME

Les monts sous-marins représentent un des environnements les moins connus de l'océan. Bien qu'ils soient considérés comme des hotspots de biodiversité, des oasis de biomasse ou encore des refuges pour la mégafaune, un manque de connaissance fondamentale existe encore sur leur biodiversité et leur statut par rapport à d'autres écosystèmes emblématiques. Grâce au metabarcoding de l'ADN environnemental (ADNe) et de caméras appâtées (BRUVS), nous avons comparé les assemblages de poissons à travers 5 environnements de profondeur différente avec les récifs coralliens (15m), les sommets de monts sous-marins peu profonds (50m), les pentes externes profondes du plateau continental (150m), des sommets de monts de profondeur intermédiaire (250m) et des sommets de monts profonds (500m). Nous avons ensuite modélisé la diversité et la biomasse de ces assemblages en utilisant une matrice de 12 variables environnementales et humaines à l'aide d'arbres de régression (Boosted Regression Trees, BRT). La profondeur s'est révélée être le facteur majeur d'influence sur ces deux indices, même si d'autres variables ont également influé. La profondeur a eu un effet négatif sur la richesse spécifique, avec une forte baisse entre les récifs coralliens et le reste des environnements profonds. A l'opposé, les BRT ont montré une courbe en cloche de la biomasse en fonction de la profondeur, avec des valeurs significativement plus faibles sur les récifs coralliens que sur les environnements profonds les moins profonds (50 - 250m). Cet effet était encore plus marqué pour les grands prédateurs tels que les requins dont la biomasse était 5 fois plus élevée sur les monts sous-marins peu profonds (50m) que sur les récifs coralliens. Les 5 strates de profondeur étudiées ont montré des assemblages bien distincts. Cependant, les espèces partagées entre les récifs coralliens et les environnements profonds étaient dominées par de grands prédateurs très mobiles. La convergence de nos résultats au travers des deux méthodes suggère que les monts sous-marins ne sont pas des hotspots de diversité pour les poissons. Cependant, une reconsidération des priorités de conservation semble essentielle sur les monts sous-marins peu profonds qui peuvent prétendre à un statut d'oasis de biomasse et de refuge pour la mégafaune menacée.

Article mis en forme pour une soumission dans un journal international.

## 2 - ARTICLE 3 : ENVIRONMENTAL DNA AND VIDEO SURVEYS OF SEAMOUNTS AND CORAL REEFS REVEAL BIOMASS OASES ON SHALLOW SEAMOUNTS

**N.B. Les figures suivent leur numérotation propre au sein de l'article ainsi que dans le matériel supplémentaire**

### **Abstract**

Seamounts are the least known ocean biome. Considered as biodiversity hotspots, biomass oases and refuges for megafauna, large gaps actually exist on their real diversity relative to other iconic ecosystems. Using environmental DNA metabarcoding (eDNA) and baited video (BRUVS) we compared fish assemblages across 5 environments of different depths, coral reefs (15m), shallow seamounts (50m), continental slopes (150m), intermediate seamounts (250m), and deep seamounts (500m). We then modelled assemblages using 12 environmental variables and found that depth was the main driver of fish diversity and biomass, although other variables were important. Boosted Regression Trees (BRT) revealed strong negative effect of depth on fish species richness, with a sharp drop in richness between coral reefs and deep-sea environments. Surprisingly, BRT showed a hump-shaped effect of depth on fish biomass, with significantly much lower biomass on coral reefs than on shallowest deep-sea environments. This effect was even more marked for large predators such as sharks which biomass was 5 times higher on shallow seamounts (50m) than on coral reefs. The 5 studied environments showed quite distinct assemblages. However, species shared between coral reefs and deep-sea environments were dominated by highly mobile large predators. Consistent across eDNA and BRUVS methods, our results suggest that seamounts are no diversity hotspots for fish. They call for prioritizing the conservation of shallowest seamounts that qualify as biomass oases and refuge for threatened megafauna.

**Keywords:** conservation, seamounts, BRUVS, eDNA, coral reef, mesophotic slope

## Introduction

Seamounts are ubiquitous deep-sea habitats that collectively form an area as large as Europe (Kvile et al. 2014). Often considered as biodiversity hotspots (Morato et al. 2010), oases (Samadi et al. 2006, Rowden et al. 2010b) and refuges for marine megafauna (Letessier et al. 2019), seamounts are above all the least studied of the major biomes of the global ocean. Out of more than 170,000 seamounts around the world, less than 0.002% have been sampled for scientific purposes (Rogers 2018). Yet, evidence is accumulating that seamounts are increasingly threatened by anthropogenic impacts such as overfishing, destructive fishing and marine mining (Salmerón et al. 2015, Rogers 2018). Thus, it is essential to fill the large gaps in our knowledge regarding the diversity and abundance distribution of species on seamounts. This is especially urgent at a time where human-related disturbances are affecting all areas of the world and oceans may experience a mass extinction of sufficient intensity to rank among the major extinctions of the Phanerozoic (541 Ma to present) with vertebrates being at the forefront (Payne et al. 2016).

In ecology, seamounts are generally defined as underwater mountains greater than 100 m in relief above the seafloor, with often further subdivision into hills (elevation <500m from seafloor), knolls (>500m from seafloor) and seamounts (>1000m from seafloor; Yesson et al. 2011). In geology, oceanic islands are also considered as emerged seamounts (Staudigel et al. 2010). Some ecologists also regard remote atolls as seamounts (Barnett et al. 2012). Above all, seamounts are geological features that can modify the properties of their surrounding oceanic environment. In particular, some studies indicate higher biodiversity and biomass on seamounts than on surrounding abyssal and pelagic environments (Zeppilli et al. 2014, Cambra et al. 2021). Although many factors may explain such patterns, the complex effects of seamounts on ocean circulation including Taylor column formation, tidal amplification, internal wave and upwelling formation are thought to enhance primary production, zooplankton abundance, and attract pelagic predators above seamounts, and permit these deep-sea habitats to host large populations of demersal and benthopelagic fish (Lavelle & Mohn 2010, Rogers 2018, Leitner et al. 2020).



With an enhanced biodiversity compared to their surrounding environments, seamounts have long been considered as hotspots, although the claim is now largely debated (Rowden et al. 2010a). Myers et al. (2000) first introduced the term "biodiversity hotspot" by delineating subjective regions of high (>1500 species or 0.5% of the world's richness) endemic vascular plants richness under threat. Their analysis was supported by vertebrates' data but clearly warned against different congruence levels depending on the region. The marine realm also adopted the hotspot terminology (Roberts et al. 2002, Mittermeier et al. 2011) and today, a "hotspot" has become a broader term that encompasses more biodiversity traits such as functional and phylogenetic diversity, leading to different definitions and uses. However, the identification of hotspots still relies on a comparison with other ecosystems, implying that biodiversity on seamounts should be compared to other recognized hotspots such as coral reefs, rather than merely surrounding abyssal and pelagic environments.

Biomass is another indices that can refer either to abundance or mass, which directly connects to ecosystem services, for instance through resources (McClanahan et al. 2011). Biomass seems to share synergistic links with biodiversity, but climatic, biological production and yet unknown constraints also enhance biomass (Duffy et al. 2016). The concept of an ecosystem with higher biomass than its surroundings may then refer to an "oasis". Originally defining a fertile spot in a desert due to abundant water (Ramdani et al. 2009), attempts were made to translate the term to the marine realm, as it basically represents an isolated ecosystem lying within a desert, but where previously limiting factors allow a drastic increase in biomass (Carney 1994). This definition has notably been used to further praise coral reefs (Nyström et al. 2000), but also seamounts (Samadi et al. 2006, Rowden et al. 2010b) and other deep sea features (e.g. canyons, De Leo et al. 2010). However, definitions of marine oases and hotspots often shift towards diversity oasis, a synonym of hotspot, or biomass hotspot, a synonym of oasis. Here, we consider the term oasis as the original analogy which implies that biomass levels are higher on seamounts than in their surroundings (Carney 1994, Samadi et al. 2006).

The degree of isolation of an oasis may straddle the line with the concept of "refuge". The original notion of refuge implies the existence of safe havens for species impacted by large scale disturbances like climate change (Sedell et al. 1990, Bongaerts et al. 2010, Keppel et al. 2012). This

definition has recently been enhanced to accept a smaller scale of direct threat avoidance for mobile species like fish (Lindfield et al. 2016, Cinner et al. 2016). Particularly, the “depth refuge” hypothesis implies that species may use deeper, ecologically less favorable environments at the extreme of their ecological niche as an avoidance pathway to short time-scaled and extreme disturbances like fishing (Lindfield et al. 2014) or climatic events like storms (Bongaerts et al. 2010, Bongaerts & Smith 2019). Refuges include habitats such as seamounts (Letessier et al. 2019) and remote coral reefs (D’agata et al. 2016, Juhel et al. 2018) where low accessibility to fishing fleets can create an economic barrier to harvesting (Januchowski-Hartley et al. 2020) and induce high abundance of shallow-water predators such as reef sharks that are otherwise largely extirpated (Boussarie et al. 2018).

Considering their wide definition, seamounts include a vast range of environmental conditions from the warm photic zone at the surface of oceans to the cold aphotic zone on abyssal seafloors, and therefore show high variation in their biological communities (e.g. Porteiro et al. 2013). The question is thus no longer to know if seamounts are hotspots, oases or refuges, but assess which environmental conditions enhance biodiversity, biomass and threatened species abundance across a wide environmental and human impact gradient, and compare various seamount environments with well-studied and recognized hotspots such as coral reefs.

New Caledonia is a vast (1.4 million km<sup>2</sup> economic exclusive zone - EEZ) South Pacific archipelago, approximately 1,200 km east of Australia in the Coral Sea (Auzende et al. 1999). The archipelago has one of the largest barrier reefs in the world, covering 24,000 km<sup>2</sup>, and host one third of the world’s most remote and wilderness reefs (Januchowski-Hartley et al. 2020). Its extraordinary rich coral reefs (Payri et al. 2019) were added to the UNESCO World Heritage List in 2008. The archipelago also includes 80 hills, knolls and seamounts, with at least 19 larger seamounts >1000m in height from the seabed (hereafter seamounts) which summit depths range from near surface at 4 m to 2400 m (Allain et al. 2008). Thus, New Caledonia is probably the ideal site to compare seamounts biodiversity and biomass with those of another iconic biodiversity hotspot, biomass oasis and megafauna refuge such as coral reefs.

Comparing biodiversity between shallow and deep environments is challenging due to the use of specialized sampling methods. For example, coral reefs are typically surveyed by divers (Cinner et al. 2016) when seamounts fauna is generally surveyed by experimental fishing, acoustic echosounder and ROVs. However, new technologies such as environmental DNA (eDNA) metabarcoding and video surveys allow collecting quantitative data in a standardized way in almost all marine ecosystems. The metabarcoding of eDNA is based on the retrieval and analysis of genetic material naturally released by organisms in their environments. It was recently shown to outperform dive and video surveys for estimating marine biodiversity (Boussarie et al. 2018, Polanco Fernández et al. 2021), with a higher capacity to detect small, cryptic, low-density and elusive species (Valentini et al. 2016, Stat et al. 2019, Deiner et al. 2021, Mathon et al. 2022). Yet, the drawback of eDNA metabarcoding is the lack of knowledge about organism size and biomass. Stereo Baited Remote Underwater Video Stations (BRUVS) can efficiently estimate species abundance and biomass on virtually any marine habitat (Whitmarsh et al. 2017, Langlois et al. 2020), so the two methods seem complementary to compare biodiversity across a long depth gradient.

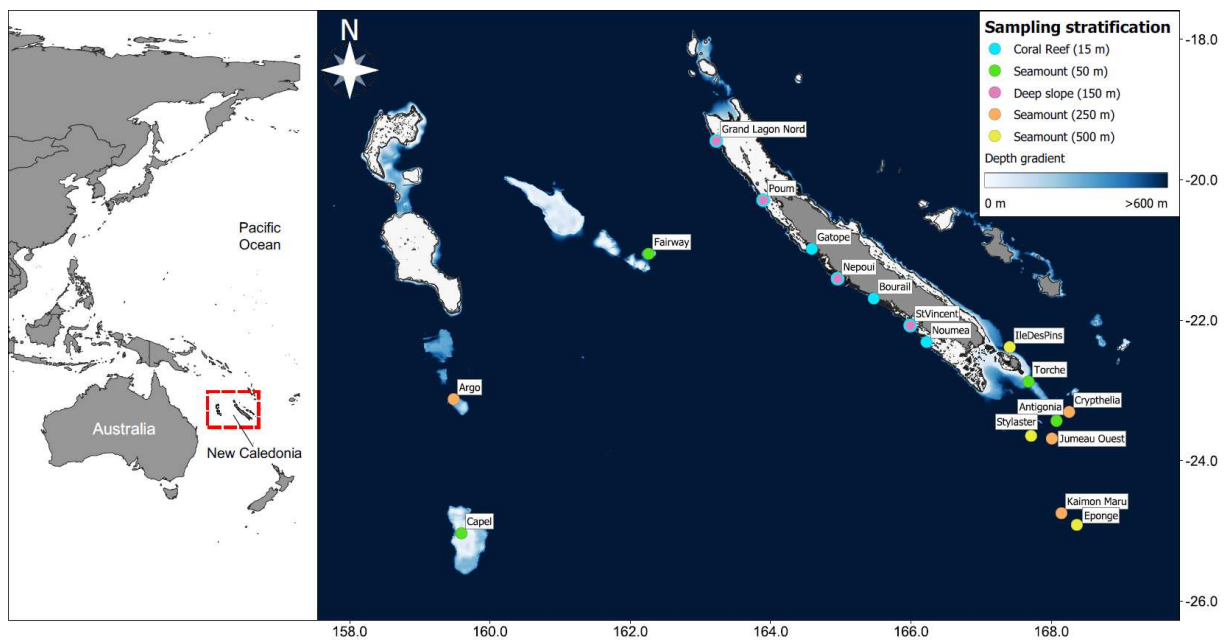
In this study, we collected eDNA and BRUVS data in 7 shallow coral reefs, 4 shallow seamounts, 4 deep external slopes, 3 deep seamounts and 4 seamounts of intermediate depth in the New Caledonian EEZ. Taking advantage of this unique dataset, we model the effect of key environmental and human variables on fish biodiversity, abundance and biomass using boosted regression trees (BRT) (Elith et al. 2008). Then we compare fish fauna on seamounts of variable summit depth, deep external slopes and shallow coral reefs, and evaluate if and when seamounts qualify as biodiversity hotspots, biomass oases, and refuges for megafauna.

## **Materials and methods**

### **Data collection**

Data was collected during four oceanographic campaigns aboard the R/V Alis in April and June 2019 and August and September 2020, and during 6 coastal trips from September to December 2019. We sampled 22 sites, including 7 barrier coral reefs and 4 deep slopes of barrier reefs along the west coast of Grande Terre, and 11 seamounts of variable summit depth

(45-511m) across the New-Caledonian archipelago (Fig. 1, Tab.S1). Samples were collected on the summit of the seamounts or on the ground of coral reefs and the deep slopes. The seamounts were chosen to have different summit depth corresponding to euphotic, intermediate and aphotic zones: 4 seamounts had their summit higher than 200m deep, 4 seamounts had their summits between 200 and 320m deep, and 3 seamounts had their summits between 320 and 500m deep. Coral reefs were sampled between 2m and 28m deep, deep slopes between 80 and 235m, and seamounts between 45m and 570m. Altogether, 224 BRUVS were deployed (5-16 per site) and 192 eDNA samples (6-10 per site) collected in five environmental strata: coral reefs (average sample depth 13.3 m, SD  $\pm$  6.6m), shallow seamounts (average 60.2m, SD  $\pm$  7.5m) labelled "Seamount (50m)", deep slope of barrier reef (average 142.3m, SD  $\pm$  45.0m) labelled "Deep slope (150m)", intermediate seamounts (average 265.1m, SD  $\pm$  36.2m) labelled "Seamount (250m)" and deep seamounts (average 498.3m SD  $\pm$  32.9m) labelled "Seamount (500m)" .



**Figure 1:** Sampling design in 5 environmental strata. BRUVS and eDNA samples were collected on 7 barrier coral reefs (15m deep), 4 shallow seamounts (50 m summit depth), 4 external deep slopes (150 m deep), 4 intermediate-depth seamounts (250 m summit depth), and 3 deep seamounts (500 m summit depth). Bathymetry data derived from Shom-IRD (2021). See Table S1 for more details on sampling design

## Stereo Baited Remote Underwater Video Stations (BRUVS)

Sampling started in the daylight morning. Each BRUVS was deployed 300-500 meter apart on the coral reef and up to 1 km on seamount summits to avoid individuals from appearing on multiple videos and insure independence of samples (Langlois et al. 2020). A BRUVS rig consisted in a foldable aluminum tripod holding two horizontally aligned cameras facing a bait cannister attached at the end of a 1.5-meter bar (Letessier et al. 2015). For each deployment, one kilogram of crushed sardines (*Sardinops spp.*) filled the cannister. BRUVS were weighted and attached to a rope leading to a surface buoy. The stereo pair of cameras were separated by 800 mm, with a convergent angle of 8°. GoPro Hero 4 cameras were used and set to a medium field of view (FOV) in 1920x1080 pixel format running at 60 frames per second.

Soaking times were calculated from the time BRUVS reached the seabed ( $t_0$ ) to  $t_0 + 60_{\text{min}}$  on coral reefs and  $t_0 + 120_{\text{min}}$  on seamounts and deep slopes. We used different soaking time as a mean to better capture species richness on deep-sea environments where it may take longer for fish to pass in front of the camera (Whitmarsh et al. 2017). Fish were counted using the EvenMeasure software ([www.seagis.com.au](http://www.seagis.com.au)). We used the MaxN method (corresponding to "the maximum number of a particular species seen in any one video frame across the duration of the video record"), which is until now the standard and most used method (Cappo et al. 2003, Whitmarsh et al. 2017, Langlois et al. 2020). Then, we looked at the average MaxN frequency in order to check how MaxN was affected by the soaking time. We observed that 90.1% of the average MaxN per BRUVS on deep environments occurred before the 60min soaking time of the coral reefs (Fig.S1). Therefore we assumed that different soaking times among coral reefs and deep-sea environments would induce small if any bias with however a more depth-adapted soaking time.

Stereo measurement was made available with the recording of three claps before deployment to synchronize frames. Calibration was done using CAL software ([www.seagis.com.au](http://www.seagis.com.au)). Fork length (FL) of individual fish was measured, when possible, up to a limit of 10 individuals per BRUVS per species to optimize video processing time.

## **Biomass estimation**

Biomass was calculated for each species on each BRUVS using the length-weight relationship  $Weight (g) = a * Length (cm)^b$  with  $a$  and  $b$  being the coefficients of the relationship (Taylor & Willis 1998) retrieved from FishBase (<https://www.fishbase.se>). As we did not seek highly accurate length structure among replicates but rather the general pattern of lengths and then biomass among environments, the length used for each estimation was the average length of all measured individuals per species (up to ten) in a single BRUVS. When particular species could not be measured on a single BRUVS, the missing species length was estimated by data imputation using the MissForest algorithm with 999 trees (Stekhoven & Buhlmann 2012). We imputed the missing length using measured length records of other samples, but also family, genus, maximum size, and size type from Fishbase. Latitude and longitude of available species lengths were also used to account for geographic proximity of measured lengths. The MissForest accuracy was tested with a k-fold cross validation procedure by predicting 5% of the lengths each time by training the missForest on the 95% left of the data and look at the linear fit between the original and predicted value (see supplementary section 2 for details, Fig.S2). We also ensured that imputed length did not exceed Fishbase's max reported length.

## **eDNA metabarcoding**

For each sample, environmental DNA was filtered out of 32 liters of sea water in a sterile VigiDNA® 0.2µm cross flow filtration capsule with a polyethersulfone membrane (Spygen, le Bourget du Lac, France). Samples were collected as close as possible to the substrate, mostly being 5 meters above the seafloor. Water was pumped into the filter capsule with a disposable sterile tube connected to an Alexis® peristaltic pump (Proactive Environmental Products LLC, Bradenton, Florida, USA; nominal flow of 1.0 L.min<sup>-1</sup>) and a Masterflex™ segment connected to it. On coral reefs, samples could be filtered along transects with a slow forward going boat (~2 knots) using a reusable, extended and weighted tube down and close to the substrate. Strict protocols were followed to avoid contamination, which included using the most disposable sterile equipment (surgical gloves, tubes and tube joints) along longer reusable, bleached tubes (Valentini et al. 2016, Goldberg et al. 2016). On deep slopes and seamount summits, four 8 liter Niskin bottles (Ocean Test Equipment, Ft. Lauderdale,

Florida, USA) were used to collect 32 liters of water at a single point for every sample. Filtration then occurred on the bridge of the ship. When the filtration process ended and all water was expelled from the filter capsules, around 80mL of CL1 conservation buffer (Spygen, le Bourget du Lac, France) was poured and enclosed in the capsule for storage and transport at room temperature. On coral reefs, eDNA transects itineraries were set to be either parallel (spread out by a few hundred meters) or following each other inside the BRUVS sample's grid at each site. Generally, sampling of BRUVS and eDNA occurred at the same predefined coordinates.

DNA extraction was performed in a dedicated DNA laboratory (SPYGEN, [www.spygen.com](http://www.spygen.com)) equipped with positive air pressure, UV treatment and frequent air renewal. Decontamination procedures were conducted before and after all manipulations. Each filtration capsule was agitated for 15 min on a S50 Shaker (Cat Ingenieurbüro™) at 800 rpm and then the buffer was emptied into two 50-mL tube before being centrifuged for 15 min at 15,000×g. The supernatant was removed with a sterile pipette, leaving 15 mL of liquid at the bottom of each tube. Subsequently, 33 mL of ethanol and 1.5 mL of 3M sodium acetate were added to each 50-mL tube and stored for at least one night at -20°C. The DNA extraction was performed using NucleoSpin® Soil (MACHEREY-NAGEL GmbH & Co., Düren Germany) starting from step 6 and following the manufacturer's instructions. The elution was performed by adding 100 µL of SE buffer twice. The two 50 mL tubes per filtration capsule were extracted separately then the two DNA samples were pooled before the amplification step. A teleost-specific 12S mitochondrial rRNA primer pair (teleo, forward primer - ACACCGCCCGTCACTCT, reverse primer - CTTCCGGTACTACTTACCATG) (Valentini et al. 2016) was used for the amplification of metabarcoding sequences. As we analysed our data using MOTUs as a proxy for species to overcome genetic database limitations, we chose to amplify only one marker. Twelve DNA amplifications PCR per sample were performed in a final volume of 25 µL, using 3 µL of DNA extract as the template. The amplification mixture contained 1 U of AmpliTaq Gold DNA Polymerase (Applied Biosystems, Foster City, CA), 10 mM Tris-HCl, 50 mM KCl, 2.5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.2 mM each dNTP, 0.2 µM of each primers, 4 µM human blocking primer for the "teleo" primers and 0.2 µg/µL bovine serum albumin (BSA, Roche Diagnostic, Basel, Switzerland). The PCR mixture was denatured at 95°C for 10 min, followed by 50 cycles of 30 s at 95°C, 30 s at 55°C, 1 min



at 72 °C and a final elongation step at 72°C for 7 min. The teleo primers were 5'-labeled with an eight-nucleotide tag unique to each PCR replicate with at least three differences between any pair of tags, allowing the assignment of each sequence to the corresponding sample during sequence analysis. The tags for the forward and reverse primers were identical for each PCR replicate. Negative extraction controls and negative PCR controls (ultrapure water) were amplified (with 12 replicates as well) and sequenced in parallel to the samples to monitor possible contaminations. After amplification, samples were titrated using capillary electrophoresis (QIAxcel; Qiagen GmbH, Hilden, Germany) and purified using a MinElute PCR purification kit (Qiagen GmbH, Hilden, Germany). The purified PCR products were pooled in equal volumes, to achieve a theoretical sequencing depth of 1,000,000 reads per sample. Library preparation and sequencing were performed at Fasteris (Geneva, Switzerland). A total of 18 libraries were prepared using MetaFast protocol. A paired-end sequencing (2x125 bp) was carried out using an Illumina MiSeq (2x125 bp, Illumina, San Diego, CA, USA) using the MiSeq Flow Cell Kit v3 (Illumina, San Diego, CA, USA) or a NextSeq sequencer (2x125 bp, Illumina, San Diego, CA, USA) with the NextSeq Mid kit following the manufacturer's instructions.

### **eDNA bioinformatic**

Following sequencing, reads were processed using clustering and post-clustering cleaning to remove errors and estimate the number of species using Molecular Operational Taxonomic Units (MOTUs) (Marques et al. 2020). First, reads were assembled using vsearch (Rognes et al. 2016), then demultiplexed and trimmed using cutadapt (Martin 2011) and clustering was performed using Swarm v.2 (Mahé et al. 2015) with a minimum distance of 2 mismatch between clusters. Taxonomic assignment of MOTUs was carried out using the Lower Common Ancestor (LCA) algorithm ecotag implemented in the Obitools toolkit (Boyer et al. 2016) and the European Nucleotide Archive (ENA, Leinonen et al. 2011) as a reference database (release 143, March 2020). It assigns a taxonomy to sequences even when the sequence match is not perfect, based on NCBI taxonomic tree of species to consider the current knowledge on molecular diversity per branch and assign a taxonomy at the lowest possible rank. If the sequence matches several identifications with equal percentages of similarity, ecotag assigns to the upper taxonomic level common between all possible matches. We then applied quality filters to be conservative in our

estimates. We discarded all observations with less than 10 reads, and present in only one PCR per site to avoid spurious MOTUs originating from a PCR error. Then, errors generated by tag-jump (Schnell et al. 2015) was corrected using a threshold of 0.001 of occurrence for a given MOTU within a library. Taxonomic assignments at the species level were accepted if the percentage of similarity with the reference sequence was 100%, at the genus level if the similarity was between 90 and 99%, and at the family level if the similarity was  $\geq 85\%$ . If these criteria were not met, the MOTU was left unassigned. The post-LCA algorithm correction threshold of 85% similarity for family assignment was chosen to include a maximum of correct family assignment while minimizing the risk of adding wrong family assignments in the family detections. Potential eDNA contamination from BRUVS bait (*Sardinops spp.*) was also removed from eDNA reads.

### **Environmental variables**

Fourteen environmental variables were informed for each sample (Tab.S2). They were chosen for their potential influence on fish diversity, biomass and assemblage structure. They included the mean, minimal and maximal Sea Surface Temperature (SST) from the NASA's Multiscale Ultrahigh Resolution (MUR) analysis, averaged over the last ten available years (2009-2019). The potential seafloor temperature from the Mercator global reanalysis of models constructed on satellite and in situ observations (Copernicus - CMEMS) was also used. Temperature is well known to segregate diversity at large scale across taxa (Tittensor et al. 2010). We used chlorophyll-a, suspended particulate matter, salinity and current from the Global Ocean Satellite Observations (Copernicus - CMEMS). chlorophyll-a concentration may indicate regions of higher energy availability and pinpoint presence of shallow seamounts (Currie et al. 2004, Leitner et al. 2020). Suspended particulate matter concentration may differentiate oligotrophic from eutrophic nutrient zone (e.g. lagoon versus open ocean) but also seamounts which may re-enhance nutrient internal cycling (Capblancq 1990). Salinity may differentiate waters closer to freshwater flux (Barletta et al. 2005) and currents may influence migratory flows for species recruited on seamounts (Rogers 2018). Depth was recorded for each sample as it highly structures communities, notably through light loss and associated processes (Priede et al. 2013, Letessier et al. 2019). Travel time was retrieved as human pressure also impacts diversity and biomass (Maire et al. 2016, Januchowski-Hartley et al. 2020). The micro-habitat was

also included in the BRUVS data. We evaluated through a semi-quantitative scale (Clua et al. 2006), the distinct visually observable features (e.g. percent cover of coral, sand, vegetation and more, see Baletaud et al., (2022) for details on the method). Micro-habitat variables were used to calculate the Shannon habitat diversity indices to assess whether the micro-habitat diversity would influence fish diversity or biomass along all other environmental variables (Eduardo et al. 2018, Sih et al. 2019). Environmental strata ("Stratum") was also considered as we assumed that while depth may be the main structuring variable, our environmental strata may incorporate a larger spectrum of influence that were not taken into account with the rest of the environmental variables.

### **Data analysis**

Fish species richness (BRUVS), MOTU richness (eDNA), fish abundance and biomass (BRUVS) and 14 environmental variables (Tab.S.2) were determined for each sample. We also computed biomass of large predators (> 50cm carnivore or piscivore species) and sharks using our functional traits database (Mouillot et al., 2014). All analyses were performed with R (R Core Team 2021).

### **Diversity and biomass modelling**

Boosted Regression Trees (BRTs) (Elith et al. 2008) were used to model species richness, MOTU richness, fish biomass, biomass of large predators and shark biomass along a matrix of 14 environmental variables. The two advantages of BRTs rely on their ability to assess non-linear relationships between the response and the explanatory variables along their ability to manage complex interaction between variables. A grid search method (Elith et al. 2008) was used to determine the best BRT hyperparameter values (number of trees, tree complexity, learning rate and bag fraction). BRTs with the best cross-validation (10 fold) correlation was kept, and then fitted again keeping only variables with more than 5% importance in the model (Elith et al. 2008). Cross validation correlation was used to assess the accuracy of the models. Variable importance and marginal effects of each variables were also computed. Marginal effects allow evaluating the "pure" effect of an explanatory variable while accounting for the effects of all other variables included in the model. Correlated

explanatory variables were removed and biomass values log transformed prior to modelling.

### **Comparisons across environments**

Permutational multivariate analyses (PERMANOVAs, Anderson 2001) were used to compare species richness, MOTU richness, total biomass, biomass of large predators and biomass of sharks between the 5 environmental strata. Significant PERMANOVAs were followed by pairwise permutation t-tests to identify significant factor levels. Both analyses were done with 9999 permutations. To better assess species and MOTU richness, rarefaction curves were constructed using the Hill number method with richness as incidence data (Chao et al. 2014, Hsieh et al. 2016). The Hill number's framework takes into account sample size to get asymptotic richness estimates that are robust to unbalanced sampling with better estimation than other rarefaction methods (Chao et al. 2014, Baletaud et al. 2022).

### **Assemblages structure**

Principal coordinates analyses (PCoA) was used to determine assemblages structure in the 5 environmental strata (Legendre & Legendre 1998). Due to heterogeneous data and presence of double zeros in our community matrix, we used the Hellinger distance for both abundance data (BRUVS) and presence-absence data (eDNA). The Hellinger distance can accommodate heterogeneous data and allows either presence-absence or abundance data to identify communities (Legendre & Legendre 1998). Then, we looked at species that were common to the different environments, especially coral reef species that were also observed on at least one deep-sea environment. We looked at the functional traits of these species to determine the proportion of shared species belonging to large predators. We chose to illustrate species sharing between environments through Euler diagrams. In addition to what Venn diagrams do, Euler diagrams draw ellipses that are proportional to the defined groups of species. Shared species will prompt an intersection between ellipses that are proportional to their list size.

## Results

### Biodiversity

A total of 438 species and 791 MOTUs were recorded through 224 BRUVS and 192 eDNA samples. Boosted regression trees modelling fitted well richness data with 0.88 (species richness) and 0.86 (MOTU richness) cross-validation (CV) correlation. BRTs revealed that depth was the main driver for both species and MOTU richness, with 66.1% variable importance on BRUVS data and 80.9% on eDNA data (Tab.1). The analysis of marginal effects further showed a sharp drop in richness with depth from high richness values at shallow depth to low values at great depth (Fig. S3-S4). The pattern was particularly marked for MOTU richness (Fig. S4). Habitat diversity was the second most influent variable on BRUVS species richness with 23.1% importance in the model. Accounting for the effects of other explanatory variables, the marginal effects of habitat diversity indicated higher species richness in more diverse habitats (presence of balanced, multiple feature covers). Several other environmental variables were included in the BRT models with however weaker importance. Sea surface temperature showed 10.8% importance on species richness with slightly more species at higher temperatures. Travel time (9.8% importance) and northward current (9.3% importance) also were retained in the MOTU richness model.

Table 1: Environmental drivers of several fish richness and biomass indices retained in the boosted regression trees modelling. Four different BRTs were run with species (BRUVS) and MOTU (eDNA) richness, followed by biomass (BRUVS) of full assemblages and biomass of large predators (> 50 cm carnivorous and piscivorous species). Models were fit with best hyper-parameters (number of trees (NT), tree complexity (TC), learning rate (LR), bag fraction (BF) and evaluated using cross-validation correlation (CV). Explanatory variables retained in each BRT models are ordered by importance.

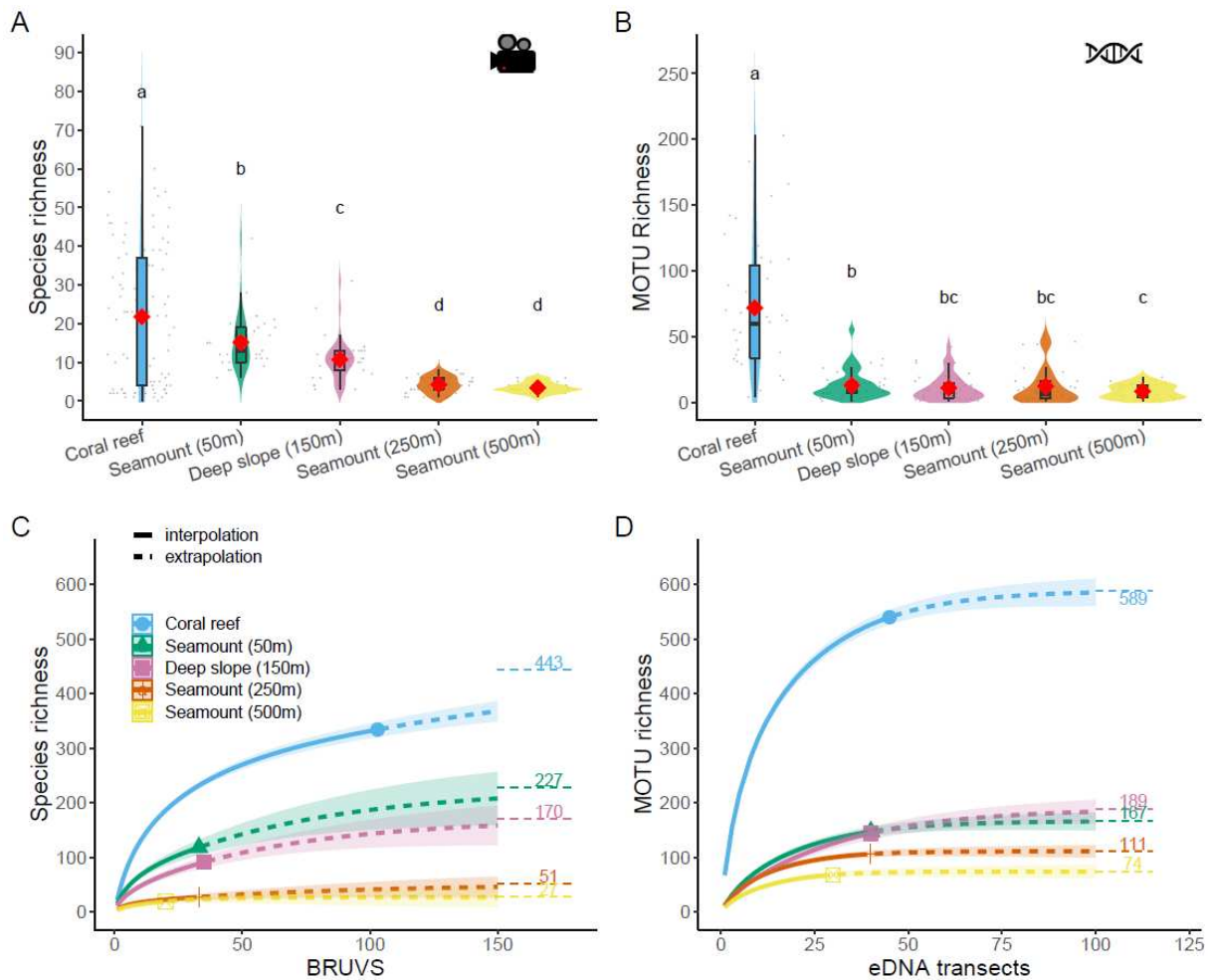
BRT model	NT	TC	LR	BC	CV (SD)	Variables	Variable Importance
Species richness (BRUVS)	900	4	0.005	0.5	0,88 (0.02)	Depth	66,1%
						Habitat diversity	23,1%
						Mean SST	10,8%
MOTU richness (eDNA)	700	3	0.01	0.75	0,86 (0.04)	Depth	80,9%
						Travel time	9,8%
						Northward velocity	9,3%

Total biomass (BRUVS)	3475	5	0.001	0.5	0,71 (0.03)	Depth	28,7%
						HabitatDiversity	23,8%
						Environmental stratum	13,5%
						TravelTime	11,2%
						Mean SST	10,0%
						Northward velocity	7,0%
						Eastward velocity	5,9%
Large predators biomass (BRT)	2950	5	0.001	0.75	0,75 (0.03)	Environmental stratum	26,5%
						Habitat diversity	18,7%
						Depth	17,6%
						Mean SST	11,6%
						Travel time	11,1%
						Northward velocity	8,3%
						Eastward velocity	6,2%

The major negative effect of depth on richness was reflected in the comparison of the five studied environments, with a steady decrease of species richness from shallow coral reefs to deep seamounts, and a sharp drop of MOTU richness between coral reefs on one hand, and all deep-sea environments on the other hand (Fig.2A). Permanovas on species richness further revealed four significantly distinct groups: coral reefs with on average 21.8 species ( $\pm 18.0$  SD), followed by seamounts (50m) with 15.2 species ( $\pm 7.0$  SD), then the deep slope (150m) with 10.7 species ( $\pm 5.5$  SD), and finally deeper seamounts (250 and 500m) with respectively 4.2 ( $\pm 2.0$  SD) and 3.4 ( $\pm 1.4$  SD) species per BRUVS (Fig.2A). MOTU richness was significantly highest on coral reefs (average 71.8 MOTU  $\pm 49.7$  SD) than on any deep-sea environments. Little differences were observed between seamounts (50m) (12.0 MOTUs  $\pm 11.0$  SD), deep slope (150m) (10.3 MOTUs  $\pm 9.9.0$  SD), seamount (250m) (11.0  $\pm 13.8$  SD) and seamounts (500m) (8.0 MOTUs  $\pm 5.4.0$  SD) (Fig.2B).

Rarefaction curves of species and MOTU richness showed a dramatically higher biodiversity on coral reefs than on any deep-sea environments, with particularly low richness on the deepest seamounts (Fig.2C-D). The pattern was especially marked for MOTU richness. Asymptotic estimates of richness were 443 species (confidence interval – CI: 397 – 523) and 589 MOTUs (CI: 570 – 620) for coral reefs, then half less species (227, CI: 169 – 350) and even less MOTUs (167, CI: 156 –

189) on seamounts (50m), 170 species (CI: 127 – 265) and 189 MOTUs (CI: 168 – 229) on deep slopes (150m), 51 species (CI: 32 – 147) and 111 MOTUs (CI: 107 – 122) on seamounts (250m), and 27 species (CI: 21 – 55) and 74 MOTUs (CI: 70 – 88) on the deepest seamounts (500m).



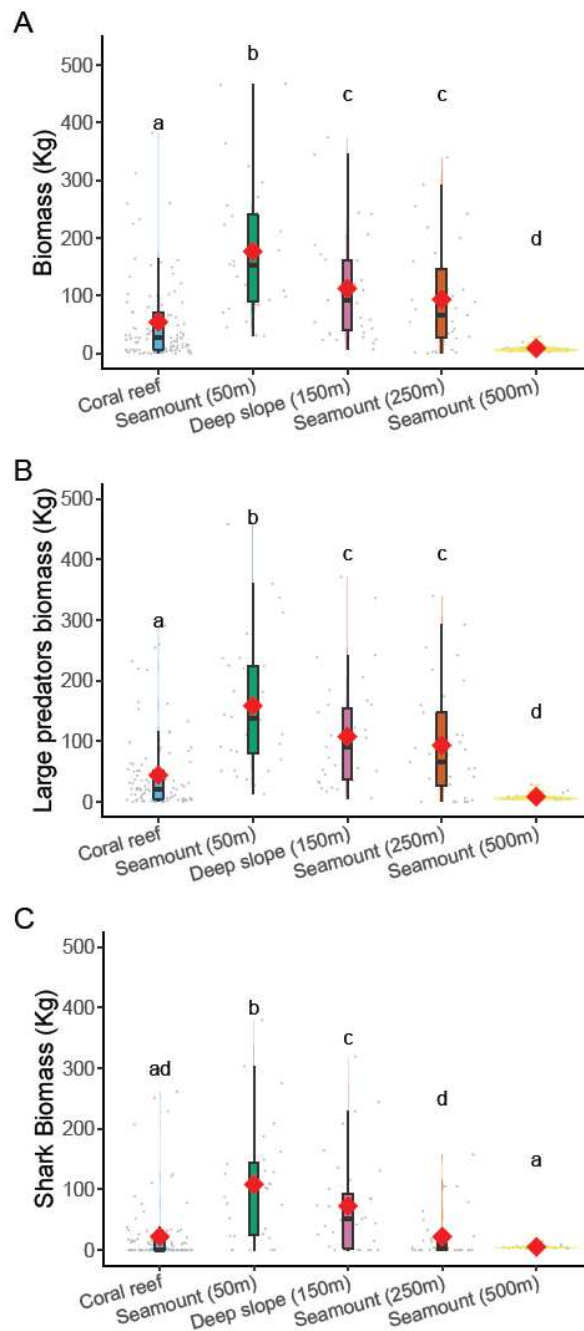
**Figure 2:** Violin plots and superimposed boxplots showing species richness observed on BRUVS (A) and MOTU richness in eDNA samples (B) for coral reef, seamounts (50, 250, 500m) and continental deep slopes (150m). The mean is represented by the red lozenge. Grey dots represent individual samples value scattered around each distribution. Significant differences at  $P < 0.05$  are highlighted by grouping letters (PERMANOVAS and permutational t-tests with 9999 permutations). (C) Rarefaction curves of species richness from BRUVS and (D) MOTU richness from environmental DNA across coral reefs, seamounts and deep slopes environments. The samples were rarefied (solid line) and extrapolated (dashed line) using the Hill number method (Chao et al. 2014). 95% confidence intervals (CI) are shown in each respective ribbon. Horizontal lines are asymptote estimates.



## Biomass

BRT modelling of fish biomass fitted well the data with a cross-validation correlation of 0.71 (Tab.1). Depth was again the most important explanatory variable (28.7% importance), followed by habitat diversity (23.8%), environmental stratum (13.5%), travel time (11.2%), mean SST (10.0%), and currents (northward: 7.0%; eastward: 5.9%). The analysis of marginal effects further showed hump-shaped patterns for both depth and environmental stratum, with highest biomass observed between approximately 50 and 250m, and lowest biomass for coral reefs and seamounts (500m) strata (Fig.S5). Habitat diversity and SST had an overall positive effect on biomass. Travel time also had a positive effect on fish biomass, with lowest biomass values recorded near humans, and highest in remote environments at more than 10 hours travel time (Fig.S5). BRT modelling of large predator biomass showed similar patterns, with however two differences. First, environmental stratum was the most important variables (26.5%) followed by habitat diversity (18.7%), depth (17.6%), mean SST (11.6%), travel time (11.1%), and currents (northward: 8.3%; eastward: 6.2%). Second, the marginal effect of travel time was more marked, indicating very low biomass of large predator near humans (Fig.S6).

Comparison of fish biomass across five environments showed a dome-shaped pattern corresponding well to the combined effects of environmental variables retained in the BRT model, especially depth and environmental stratum (Fig.3A). PERMANOVAs further revealed significantly lowest biomass on deepest seamounts (500m) ( $9.1 \text{ kg} \pm 6.6 \text{ SD}$ ) and shallow coral reefs ( $54.3 \text{ kg} \pm 71.6 \text{ SD}$ ), and highest biomass on shallow seamounts (50m) ( $177.0 \text{ kg} \pm 117.6 \text{ SD}$ ), deep slope (150m) ( $112.6 \text{ kg} \pm 91.0 \text{ SD}$ ) and seamounts (250m) ( $93.8 \text{ kg} \pm 93.7 \text{ SD}$ ). The pattern was identical for large predators biomass (Fig.3.B), and shark biomass (Fig.3C).



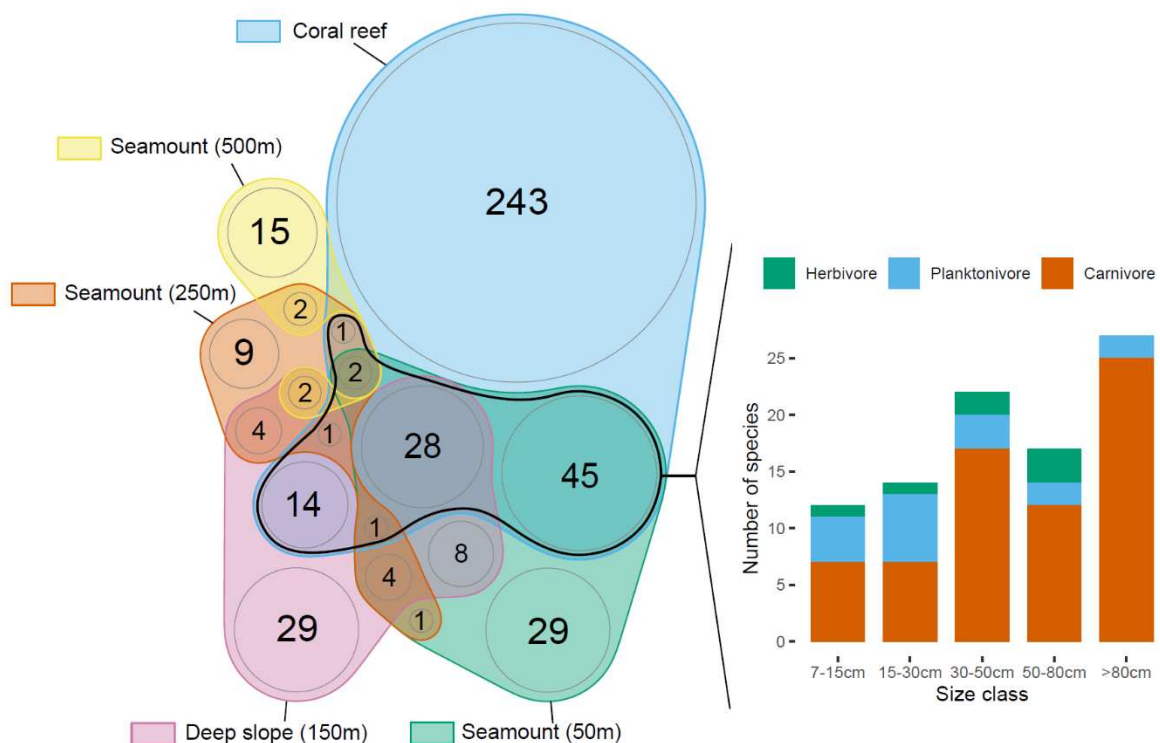
**Figure 3:** Violin plots and superimposed boxplots of biomass (BRUVS) on (A) all observed species, (B) large predators and (C) sharks across 5 environmental strata: coral reefs, seamounts of variables depths (50, 250 and 500m) and the deep slope (150m). Significant differences at  $P < 0.05$  are highlighted by grouping letters (PERMANOVAS and permutational t-tests with 9999 permutations).

### Assemblage structure

Principal Coordinate Analysis showed that the five studied environments were home to relatively distinct assemblages, coral reefs and deepest seamounts (500m) showing highest distinctiveness (Fig.S7). Coral

reefs showed the 2<sup>nd</sup> highest proportion (73%) of unique species (243 species out of 335) (Fig.4) and the highest proportion (84%) of unique MOTUs (454 MOTUs out of 540) (Fig.S8). Likewise, deepest Seamounts (500m) showed the highest proportion (79%) of unique species (15 out of 19 species), although uniqueness was less with eDNA (20 out of 68 MOTUs, 29%). Other deep-sea environments showed relatively mixed assemblages, with 25% unique species (29 out of 147) and (42%) unique MOTUS (62 out of 147) on seamounts (50m), 32% unique species (29 out of 91) and 54% unique MOTUs (78 out of 144) on seamounts (50m), 33% unique species (9 out of 27) and 39% unique MOTUs (41 out of 106) on seamounts (250m).

Interestingly, species that were shared between coral reefs and at least one deep-sea environment, including the deepest seamounts (black contouring in Fig.4), represented 27% of the 335 species observed on coral reefs, corresponding to 92 species. When looking at the functional traits of these coral reef species also observed on deep-sea environments, 74% (68 species) were carnivores and 40% (37 species) were large sized (>50cm) carnivores, i.e. large predators (Barplot, Fig.4).



**Figure 4:** Euler diagram of species identified on BRUVS between coral reefs, seamounts of variable summit depths and the deep slopes. Coral reef species that were also observed on at least one deep-sea environment (black grouping line) are compared in the bar plot through two functional traits: species size class and trophic group.

## Discussion

Our study is one of the few addressing fish biodiversity of multiple marine ecosystems using two standardized and replicated quantitative methods to provide comparative information. We showed that coral reefs may qualify as biodiversity hotspots with considerably higher species richness than on any studied deep-sea environments. In turns, seamounts and continental slopes showed comparatively very low biodiversity. The deepest seamounts had 16 times fewer species and 8 times fewer MOTUs than coral reefs. Combined with the general negative effect of depth on biodiversity, our results suggest seamounts are not hotspots for fish diversity. However, shallow seamounts and continental slopes surprisingly showed much higher fish biomass than coral reefs and the deepest seamounts. These dramatically higher biomass levels on environments between 50 and 250m depth may represent what would be called oases for fish. Moreover, while species assemblages were distinct among the studied environments, dominant species of shallow seamounts were highly mobile large predators also observed on coral reefs, suggesting that they may use shallow seamounts as refuge from shallow coral reefs anthropic pressure. Overall, our results suggest that strong conservation efforts should be prioritized on shallow seamounts and continental slopes where very high fish biomass is observed, especially for threatened large predators such as sharks.

Our BRUVS records of coral reef fish species richness are impressively in line with previous studies around the world with around 20-25 species average per BRUVS (Dorman et al. 2012, Andradi-Brown et al. 2016, Barley et al. 2017, Abesamis et al. 2020, Cheal et al. 2021). Comparable studies of seamounts using BRUVS are scarce. BRUVS have been deployed near seamounts to assess pelagic diversity (Letessier et al. 2019, Cambra et al. 2021), and on seamounts of abyssal depth, far outside our study's depth range (e.g. Leitner et al. 2021). To our knowledge, we are the first study to explore seamount's fish biodiversity using BRUVS at summits reaching between 50 and 500 meters. However, more work has been done on deep

continental slopes showing usually lower species richness on mesophotic reefs than on shallow coral reefs (Fitzpatrick et al. 2012, Pearson & Stevens 2015, Abesamis et al. 2018, Sih et al. 2019).

The eDNA method across studies may greatly vary depending on the volume of filtered water, the primers, the laboratory protocols, and the bioinformatic pipelines used to generate the MOTU sequences, making comparison still binding (Evans et al. 2017, Marques et al. 2020, Wang et al. 2021). However the tendency to further use this method is driven by its capacity to establish better levels of species richness by integrating a larger area per sample (Boussarie et al. 2018; Marques et al. 2021). On coral reefs, a study with a similar protocol highlighted more species found by eDNA than by diver-operated Underwater Visual Censuses (UVC), but with less average MOTU richness per sample than in our study ( $26.2 \pm 12.6$  SD against  $71.8 \pm 49.7$  SD in our study) (Polanco Fernández et al. 2021). Sampling deeper strata using eDNA can also become limited when trying to assign MOTUs to referenced species (e.g. McClenaghan et al. 2020). While we partly used assignment to further clean our MOTU list, we did not analyze our assigned species dataset since only 25.6% of the 791 recorded MOTU sequences were assigned to the species level.

Asymptotic estimates of total MOTU richness as well as MOTU richness densities showed unparalleled richness for coral reefs compared to all sampled deep-sea environments. This observation may be explained by the cryptobenthic species diversity hosted on coral reefs (Goatley & Brandl 2017, Stat et al. 2017). The cryptobenthic diversity is harder for BRUVS to capture. However, this method also showed much higher fish diversity on shallow coral reefs. BRUVS are known to sample a smaller but representative part of the studied community compared to other methods, meaning the observed assemblages are not necessarily biased (Cappo et al. 2004, Whitmarsh et al. 2017, Langlois et al. 2020). However, studies of the deep sea using video-assisted methods are bound to strong technical constraints and our soaking times (60-120min) are rarer in the literature, with longer soaking times and time-delayed videos favored (Whitmarsh et al. 2017). However, the involved depths in our study (around a 500 meter maximum) remain relatively shallow compared to the rest of the deep sea research that usually works at several thousands of meters. In addition, we showed that our soaking times captured MaxN occurrence for the vast majority of species at the depth we explored.

Defining a biodiversity hotspot comes with defining threats and indices of vulnerability (Myers et al. 2000, Marchese 2015). Corals reefs are acknowledged to be globally declining due to anthropic pressure (Hughes et al. 2017, Halpern et al. 2019). Seamounts have been heavily fished, trawled and exploited on a global scale (Morato et al. 2006, Rogers 2018). The impacts of trawling and dredging are largely documented for seamounts and involve major erosion of biodiversity and habitat complexity (Thrush & Dayton 2002, Tillin et al. 2006, Althaus et al. 2009, Williams et al. 2010, Rogers 2018). Our results may then further praise coral reefs as hotspots for biodiversity. While fish species richness on seamounts was much lower than on coral reefs, biodiversity is multifaceted and other organisms were not studied. Moreover, the ease of propagules spreading out in the ocean induces more widespread species compared to land, which limits endemism in marine environments and therefore the delimitations of hotspots (Myers et al. 2000, Roberts et al. 2002, Mittermeier et al. 2011). Further studies are certainly needed to compare the whole biodiversity of shallow and deep-sea ecosystems. The metabarcoding of eDNA across all realms have shown promising results in that regard (e.g. Stat et al. 2017; West et al. 2020).

Fish biomass followed a dome-shaped relationship with depth. Seamounts at 50 m depth had the largest biomass, followed by 150 m deep slopes and 250 m deep seamounts. Surprisingly, corals reefs showed much lower biomass despite the positive effects of their habitat diversity. It is commonly accepted that biomass would decrease with respect to light, primary production and food availability (Danovaro et al. 2014), and indeed we report decreasing fish biomass between 50 and 500m with lowest values on deepest seamounts. High biomass has recently been reported on deep slopes and on the shelf break (e.g. Lindfield et al. 2016; Wellington et al. 2018). We report even higher levels on shallow seamounts. While coral reefs are characterized by high habitat complexity, associated to important biomass (Rogers et al. 2014), shallow seamounts (50 m) also harbored a strong habitat diversity with extended rhodolite beds composing the substrate along with vegetation and few corals. Rhodolite beds are recognized to host high biomass as they offer substrate complexity and resources with notable abundance of predators (Moura et al. 2021). Thus, our comparison of seamounts and coral reefs from the same region may promote the vision of shallow seamounts and to a lesser extent deep slopes as oases of biomass. Nonetheless, fishing has long exploited the resources

of seamounts and some fisheries even collapsed in the 1980s as stocks could not replenish fast enough, notably due to the slower life cycle of deep-sea species (Morato et al. 2006, Rogers 2018). Catches still have increased with time with further demand and technology to go deeper, with targeted species usually being large bodied predators that are globally declining (Pauly et al. 1998; Pauly & Zeller 2016; Ripple et al. 2019).

The race to hog evermore deeper resources may have yet left out the shallowest seamounts as they are not the first target of deep demersal fisheries. We showed that the assemblages of the shallow seamounts at 50 meters shared many common species with coral reefs and the other deeper environments (Fig.4). a considerable proportion of these species were large predators. Deep-sea species assemblages often have high proportion of carnivores (Fitzpatrick et al. 2012, Wellington et al. 2018, Sih et al. 2019), potentially caused by the shift to more heterotrophic environments (Danovaro et al. 2014, Drazen & Sutton 2017). Yet, the larger biomass of reef-associated large predators, especially sharks, on shallow seamounts should place these environments as refuges from anthropic pressure (Bakker et al. 2017, Juhel et al. 2018). Seamounts are highly isolated and difficult to access features without large vessels that are capable of withstanding the open ocean. Travel time for the closest seamount was seven hours and up to two and a half day for the furthest, still inside the new caledonian EEZ. We suggest that these shallow features may be of crucial ecological importance for endangered and high value target species also found on coral reefs.

Our results on species richness are consistent across two independent sampling methods. Biomass estimated by BRUVS also seems coherent across functional traits (here size and trophic group), which are known to better reflect assemblages (Hemingson & Bellwood 2018). However, some caveats can be discussed. While we tried to use standardized methods for both shallow and deep environments, small adaptations had to be realized such as switching between eDNA transects on coral reefs to niskin bottles on deep environments due to technical limits. The change in protocol may have influenced the observed densities in MOTUs between coral reefs and deep environments. Currents can also increase by an order of ten on seamount summits. Coupled with variable degradation times and potentially less quantity of eDNA produced by deeper species with slower metabolic rates, these factors may have also influenced the detection of MOTUs in



eDNA samples (Collins et al. 2018, Hansen et al. 2018, Rogers 2018, Wang et al. 2021). Soaking time for BRUVS between 60 to 90 minutes has been estimated to provide the best samples of the shallow communities in the cost/effort ratio (Whitmarsh et al. 2017). Our different soaking times between coral reefs and deeper environments showed little effect in MaxN (supplementary Fig.S1). Due to our samples still being relatively shallow (< 500m), the demersal species assemblages remained mostly active and mobile species, with few exceptions on the deeper environments, which then benefited from the extra soaking time.

Furthermore, we compared the biodiversity of several environments but used only fish as indicator. Fish diversity and biomass provide valuable indicators of ecosystem services such as regulation and linkage for ecosystem functioning (e.g. predation, consumption, sediment redistribution, nutrient recycling and redistribution and more), food security with fisheries and cultural services like aesthetics (Holmlund & Hammer 1999, Worm et al. 2006, Tribot et al. 2018, Brandl et al. 2019).

Better understanding how biodiversity is spatially distributed is fundamental to better address ecosystem trajectories and issues caused by large scale disturbances like climate change (Pecl et al. 2017) or anthropic pressure (Ceballos et al. 2017). The human perspective of nature is mainly utilitarian and economical, implying conservation needs to be better informed through baselines on the priorities for conservation, notably in lesser known ecosystems like the deep sea (Soulé 1985). This work aimed at helping to refine fundamental questions underlying lesser-known environments such as seamounts and better conceive our perception of biodiversity and its distribution across coral reefs and deeper environments. The potential of new technologies with video and eDNA metabarcoding may allow better comparative values to address biodiversity on a same baseline and compare ecosystems, regions or habitats in order to reprioritize locations of interest for conservation and science. Our study call for prioritizing the conservation of shallow seamounts and continental slopes since these environments support considerable fish biomass, are a refuge for large predators such as sharks, but are virtually ignored by current management plans with only 2% of the world's seamounts inside MPAs (Letessier et al 2019, Yesson et al 2011).

## References

**N.B. The references for this article are located in the Reference section of the whole thesis manuscript**

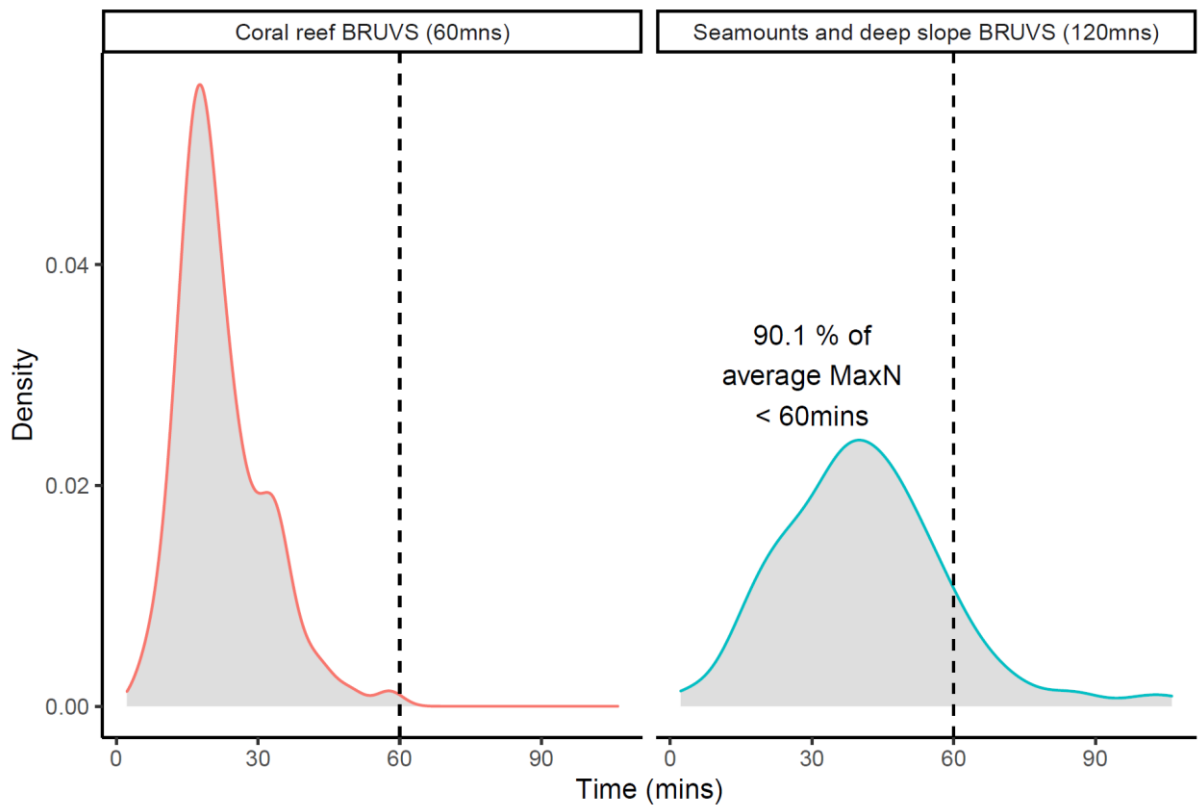
## Supplementary material

Environmental DNA and video surveys of seamounts and coral reefs reveal biomass oases on shallow seamounts

**Supplementary section 1: General data description**

**Table S1:** BRUVS and eDNA samples collected on 5 different environments: coral reefs, seamounts (50m), deep slopes (150m), seamounts (250m) and seamounts (500m).

Environment	Site name	Latitude	Longitude	Summit depth (m)	Summit height (m)	eDNA		BRUVS	
						Sample size	Sample depth range (m)	Sample size	Sample depth range (m)
Coral reef	Noumea	-22.29341	166.2149	-	-	6	10.6 - 14.3	13	8.8 - 14
	St Vincent	-22.05113	165.9717	-	-	6	10.9 - 13.9	14	5.5 - 15
	Bourail	-21.68457	165.4693	-	-	6	2.5 - 19.5	15	1.9 - 23.4
	Nepoui	-21.39059	164.928	-	-	6	4.6 - 18.9	16	3.2 - 19.8
	Gatope	-20.9797	164.5894	-	-	6	6.7 - 19.7	15	4.4 - 22
	Poum	-20.36597	163.9297	-	-	6	7.7 - 16.6	16	7.1 - 20
	Grand Lagon Nord	-19.41589	163.2245	-	-	6	20 - 22.5	14	18 - 28
Seamount_50	Torche	-22.87503	167.6631	45	1318	10	45 - 58	5	47 - 62
	Antigonia	-23.42824	168.0752	54	1330	10	54 - 70	8	56 - 66
	Capel	-25.03758	159.5323	60	3054	10	60 - 70	10	65 - 69
	Fairway	-21.04964	162.255	62	2964	10	62 - 67	10	63 - 67
Deep slope_150	St Vincent	-22.12531	166.0376	-	-	10	80 - 219	7	120 - 180
	Nepoui	-21.42488	164.9774	-	-	10	88 - 218	10	105 - 150
	Poum	-20.15007	163.7853	-	-	10	100 - 185	8	100 - 220
	Grand Lagon Nord	-19.45239	163.2159	-	-	10	85 - 235	10	118 - 150
Seamount_250	Crypthelia	-23.3078	168.2498	195	1627	10	201 - 236	9	200 - 244
	Kaimon Maru	-24.74137	168.1411	236	1799	10	238 - 325	8	238 - 340
	Jumeau Ouest	-23.68215	168.0081	239	1119	10	242 - 313	8	245 - 339
	Argo	-23.09286	159.463	299	2251	10	299 - 313	8	301 - 312
Seamount_500	Stylaster	-23.6461	167.7134	434	801	10	439 - 488	8	444 - 491
	Ile Des Pins	-22.38325	167.407	470	818	10	469 - 488	5	480 - 506
	Eponge	-24.91183	168.363	511	1932	10	518 - 570	7	520 - 552



**Figure S1:** Density plot of average MaxN time per BRUVS station for 60min soaking time (coral reefs) and for 120min soaking time (seamounts and deep slopes). 90.1% of average MaxN on deep-sea environments occur within 60min bottom time.

**Table S2:** Environmental variables used in the BRT modelling of species richness, fish biomass and large predator biomass for BRUVS, and eDNA MOTU richness. BRUVS micro-habitat variables were extracted through a semi-quantitative scale. Micro-habitat covers were evaluated on a 0-100% at a 5% precision. Substrate complexity and topography were evaluated on a scale of 0 to 5 and transformed in percentages. These variables were then used to calculate the Shannon diversity indices used in the boosted regression tree modelling.

Variable name	Description	Use in BRTs	Reference	Source
Depth	Depth value taken on the ship's echo sounder	Used	(Priede et al. 2013, Letessier et al. 2019)	Ship
Habitat diversity (BRUVS only)	Shannon diversity indice on percentages of visually evaluated habitat features (Bare substrate, vegetation, filter feeders, coral, indetermined, sand, gravel, rubbles, rocks, reef structure, substrate complexity, topography)	Used	(Eduardo et al. 2018, Sih et al. 2019)	BRUVS still images
Turbidity	Visually evaluated in three categories (Clear, Particulate, Turbid, Very turbid)	Used	(Baletaud et al. 2022)	BRUVS still images
Travel time	Time to travel from Noumea's center using the shortest path (car and boat)	Used	(Maire et al. 2016)	(Maire et al. 2016)
Chl-a concentration	Chlorophyll concentration in milligram.m3	Removed (correlated)	(Leitner et al. 2020)	<a href="https://resources.marine.copernicus.eu/product-detail/OCEANCOLOUR_GLO_CHL_L4_REP_OBSERVATIONS_009_082/INFORMATION">https://resources.marine.copernicus.eu/product-detail/OCEANCOLOUR_GLO_CHL_L4_REP_OBSERVATIONS_009_082/INFORMATION</a>
Seafloor temperature	Sea floor potential temperature (degree C)	Used	(Tittensor et al. 2010, Woolley et al. 2016)	<a href="https://resources.marine.copernicus.eu/product-detail/GLOBAL_REANALYSIS_PHY_001_030/INFORMATION">https://resources.marine.copernicus.eu/product-detail/GLOBAL_REANALYSIS_PHY_001_030/INFORMATION</a>
Minimal SST	Average sea surface temperature of the coldest month of each year over the last 10 years (degrees C).	Removed (correlated)	(Tittensor et al. 2010)	<a href="https://podaac.jpl.nasa.gov/dataset/MUR-JPL-L4-GLOB-v4.1">https://podaac.jpl.nasa.gov/dataset/MUR-JPL-L4-GLOB-v4.1</a>

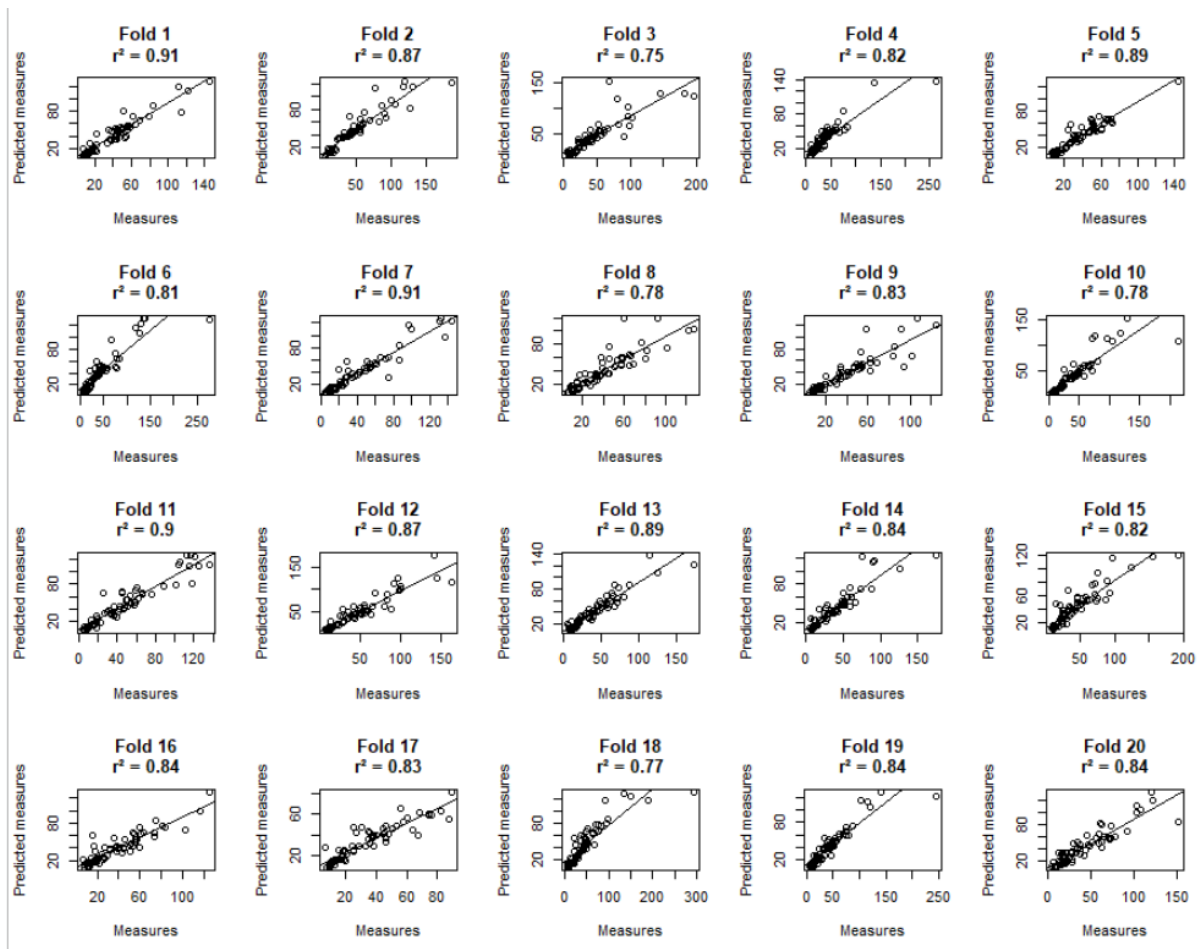
Mean SST	Average temperature over the last 10 years (degrees C)	Used	(Tittensor et al. 2010)	<a href="https://podaac.jpl.nasa.gov/dataset/MUR-JPL-L4-GLOB-v4.1">https://podaac.jpl.nasa.gov/dataset/MUR-JPL-L4-GLOB-v4.1</a>
Maximal SST	Average temperature of the hottest month of each year over the last 10 years (degrees C).	Removed (correlated)	(Tittensor et al. 2010)	<a href="https://podaac.jpl.nasa.gov/dataset/MUR-JPL-L4-GLOB-v4.1">https://podaac.jpl.nasa.gov/dataset/MUR-JPL-L4-GLOB-v4.1</a>
Suspended particulate matter	Inorganic suspended particulate matter (g/m3)	Removed (correlated)	(Capblancq 1990)	<a href="https://resources.marine.copernicus.eu/product-download/OCEANCOLOUR_GLO_OPTICS_L4_REP_OBSERVATIONS_009_081">https://resources.marine.copernicus.eu/product-download/OCEANCOLOUR_GLO_OPTICS_L4_REP_OBSERVATIONS_009_081</a>
Salinity	Salinity (10 <sup>-3</sup> )	Removed (correlated)	(Barletta et al. 2005)	<a href="https://resources.marine.copernicus.eu/product-detail/GLOBAL_REANALYSIS_PHY_001_030/INFORMATION">https://resources.marine.copernicus.eu/product-detail/GLOBAL_REANALYSIS_PHY_001_030/INFORMATION</a>
Eastward velocity	Eastward velocity (m.s-1)	Used	(Rogers 2018)	<a href="https://resources.marine.copernicus.eu/product-detail/GLOBAL_REANALYSIS_PHY_001_030/INFORMATION">https://resources.marine.copernicus.eu/product-detail/GLOBAL_REANALYSIS_PHY_001_030/INFORMATION</a>
Northward velocity	Northward velocity (m.s-1)	Used	(Rogers 2018)	<a href="https://resources.marine.copernicus.eu/product-detail/GLOBAL_REANALYSIS_PHY_001_030/INFORMATION">https://resources.marine.copernicus.eu/product-detail/GLOBAL_REANALYSIS_PHY_001_030/INFORMATION</a>
Environnemental stratum	Coral reef, deep slope, seamount(50m), seamount(250m), seamount(500m)	Used	This study	Method

## Supplementary section 2: Imputing missing length data on BRUVS

Due to the random nature of fish behavior, all individually counted fish could not be measured. When possible, each species on each BRUVS was measured up to its abundance level to a limit of ten individuals to optimize processing time. A total of 3369 individual measures were used, from 281 out the 443 (63%) species. Averaging the individual measures per species per BRUVS yielded 1315 averaged lengths. 2009 remaining lengths of species on different BRUVS were therefore imputed using the random forest algorithm and the *missForest v1.4* R (Stekhoven & Buhlmann 2012) package with 999 trees. Lengths were estimated based on measured lengths when the species presented other records, but also family, genus, and maximum size and size type from FishBase (<https://www.fishbase.se>). Latitude and longitude of available lengths of species were also used to account for geographic proximity of existing lengths. The *missForest* accuracy was tested with a k-fold cross validation procedure by predicting 5% of the lengths each time by training the *missForest* on the 95% left of the data and look at the linear fit between the original and predicted value. Results showed a mean  $R^2$  of 0.84 (SD  $\pm$  0.05) between the measured and predicted lengths of the *missForest* model (Fig. S2).

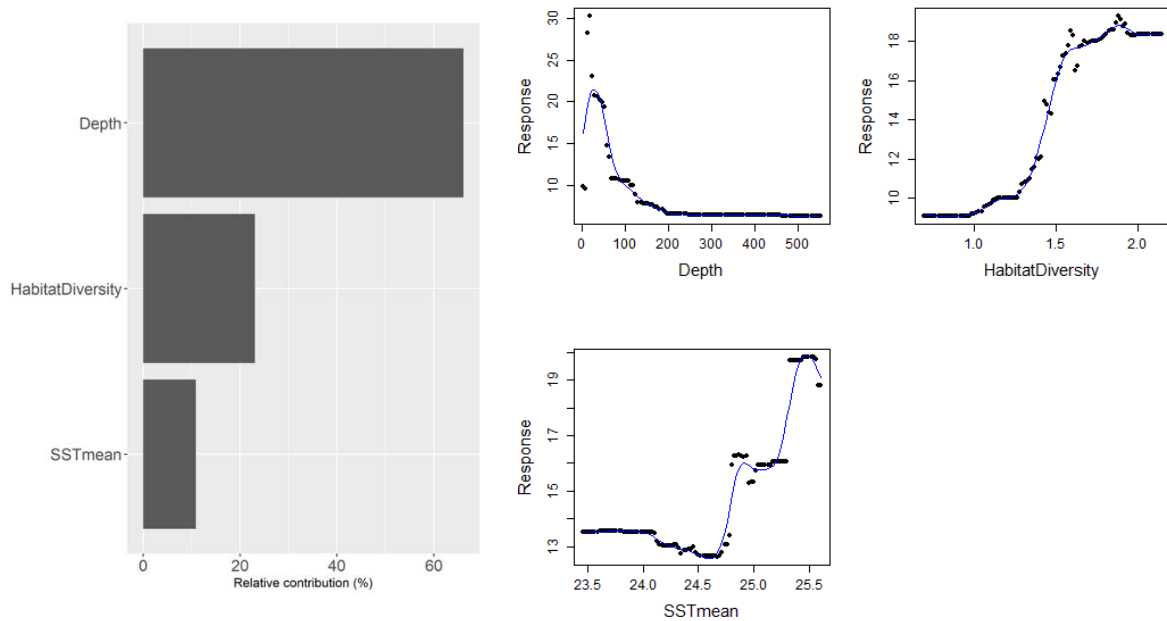
As we did not seek highly accurate length structure among replicates but rather the general pattern of lengths and then biomass between assemblages among our stratum, we considered the imputed values exploitable with an average  $r^2$  of 0.84. We also ensured that imputed length did not exceed Fishbase's max reported length.



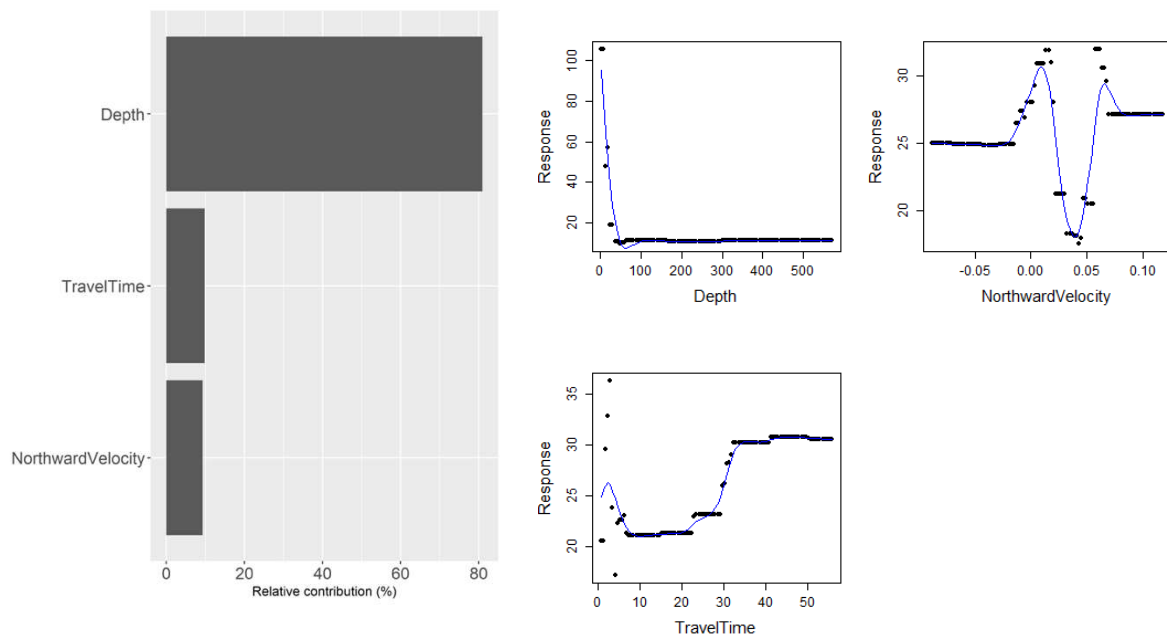


**Figure S2:** Predicted against true measures of fish for each of the twenty-fold cross-validation results from the 5% artificial imputation using missForest out of the 792-measurement data.

### Supplementary section 3: Boosted regression trees on richness, biomass and biomass of large predators

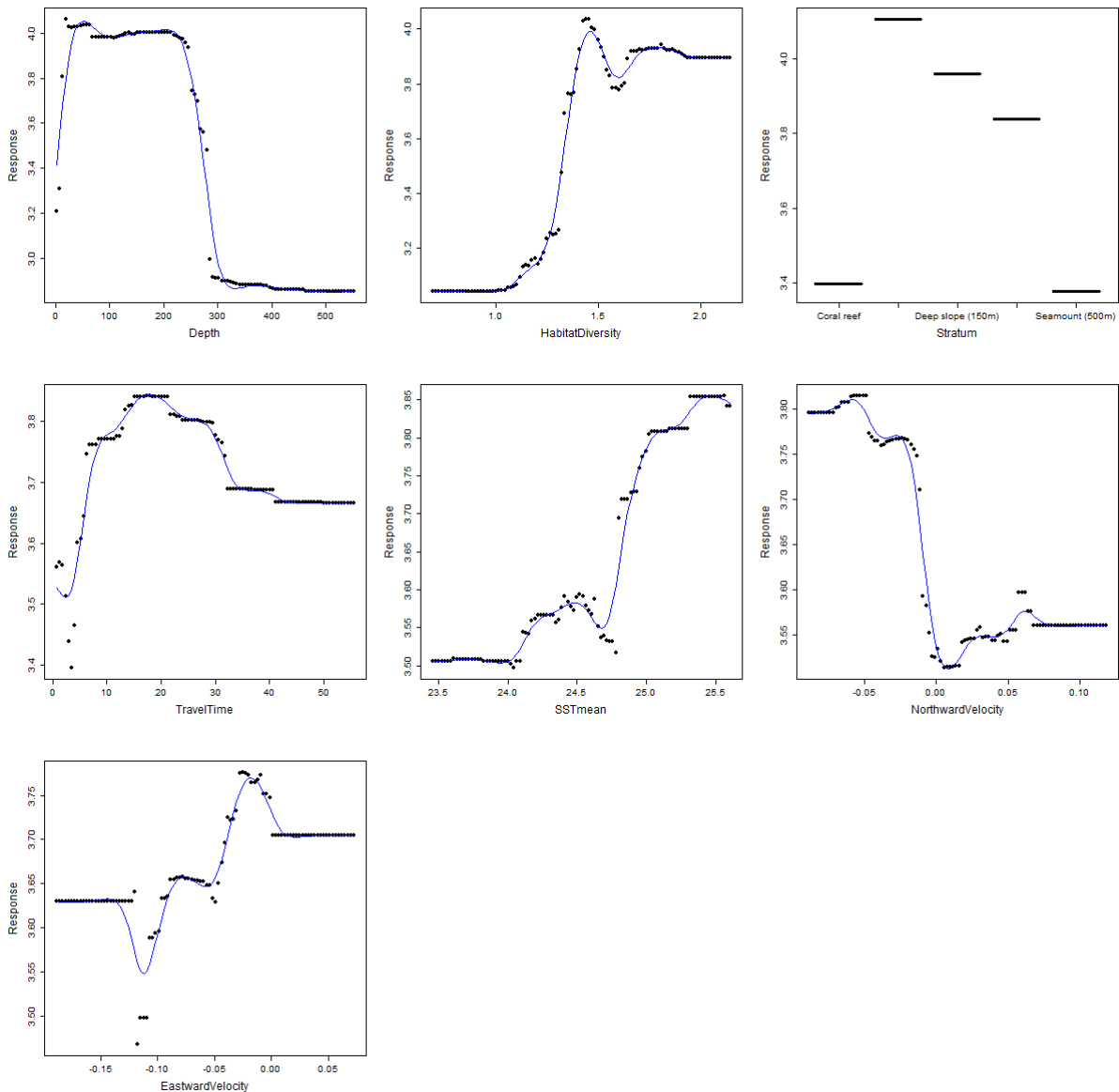
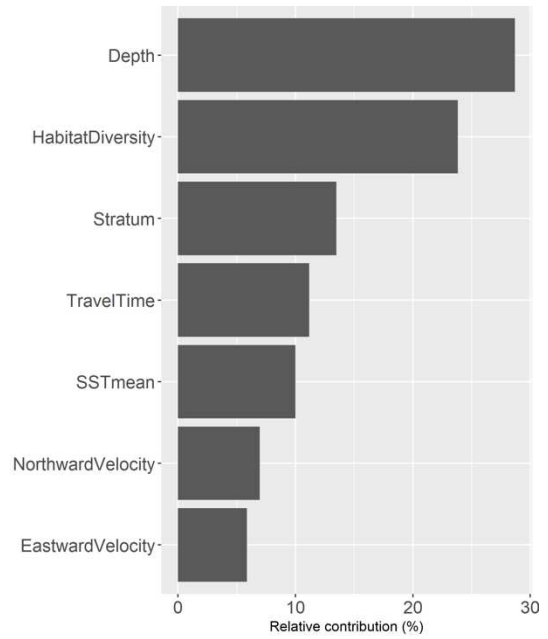


**Figure S3:** Variable importance and partial dependence plots from boosted regression trees run on the reduced number of variables on **BRUVS** data with richness as the predicted value. Cross validation correlation value was 0.89 for this model.

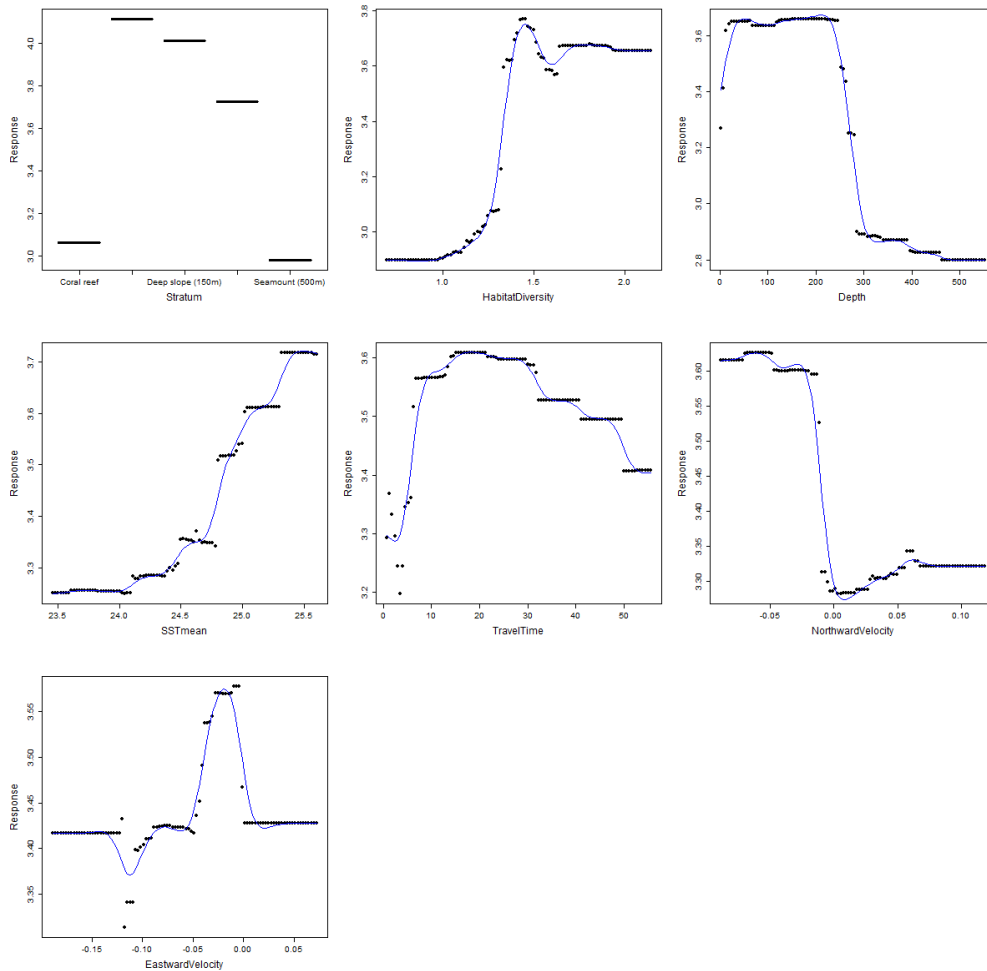
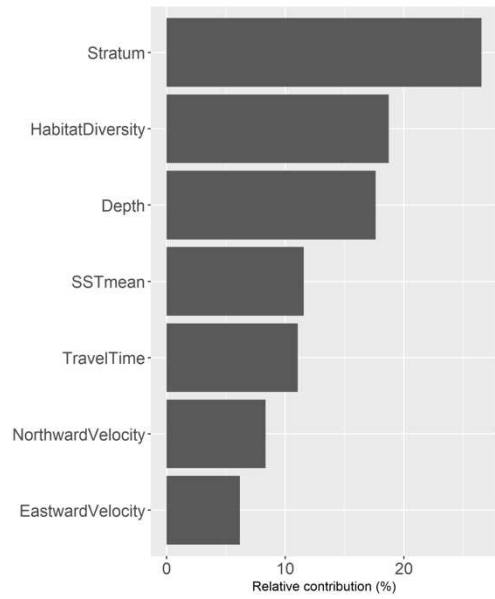


**Figure S4:** Variable importance and partial dependence plots from boosted regression trees run on the reduced number of variables through previous boosted trees run on **eDNA** data with MOTU richness as the predicted value. Cross validation correlation value was 0.89 for this model.

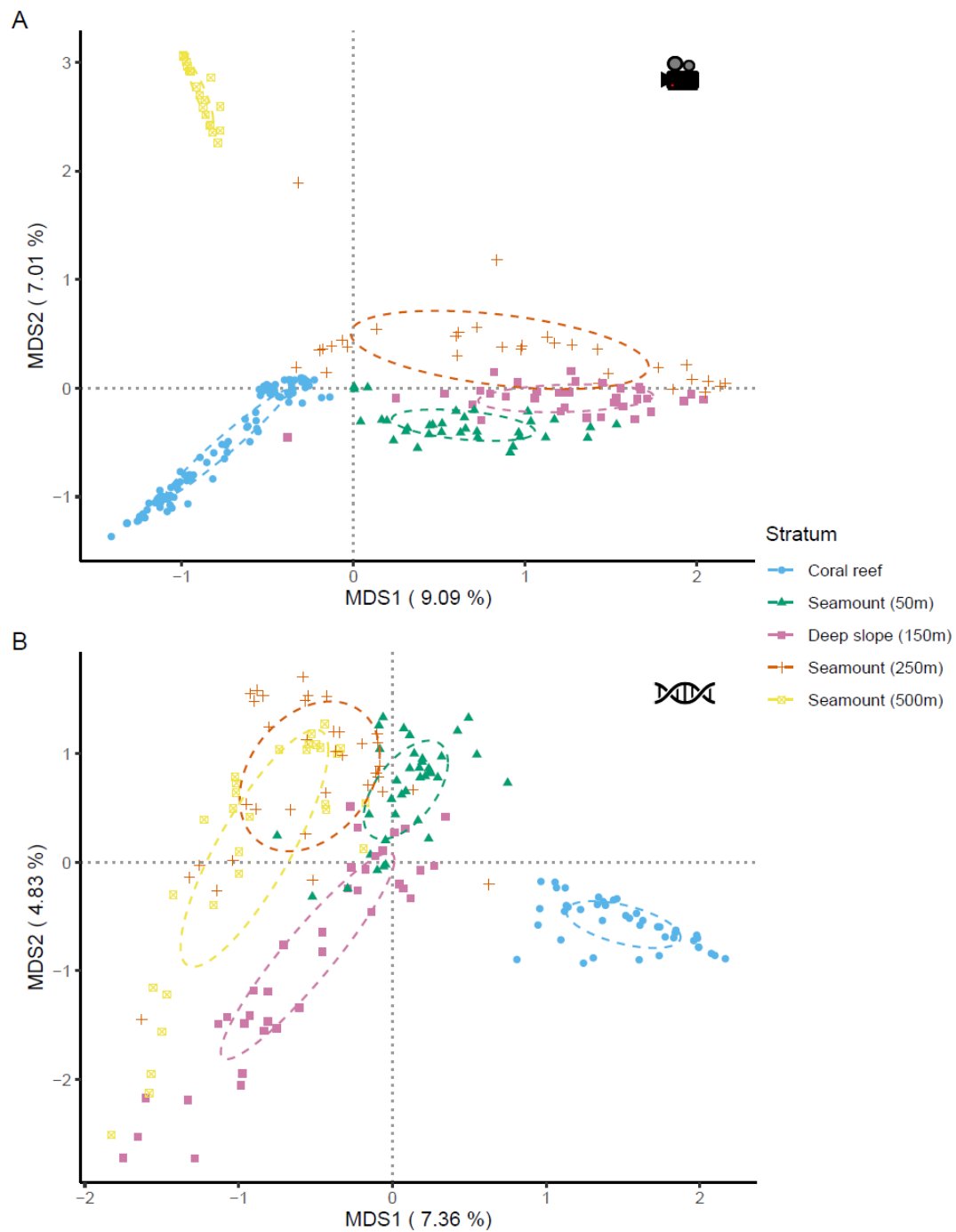
**Figure S5:** Variable importance and partial dependance plots from boosted regression trees ran on the reduced number of variables through previous boosted trees run on **BRUVS** data with **biomass** as the predicted value. Cross validation correlation value was 0.71 for this model



**Figure S6:** Variable importance and partial dependance plots from boosted regression trees run on the reduced number of variables through previous boosted trees run on **BRUVS** data with **biomass of large predators** as the predicted value. Cross validation correlation value was 0.75 for this model.

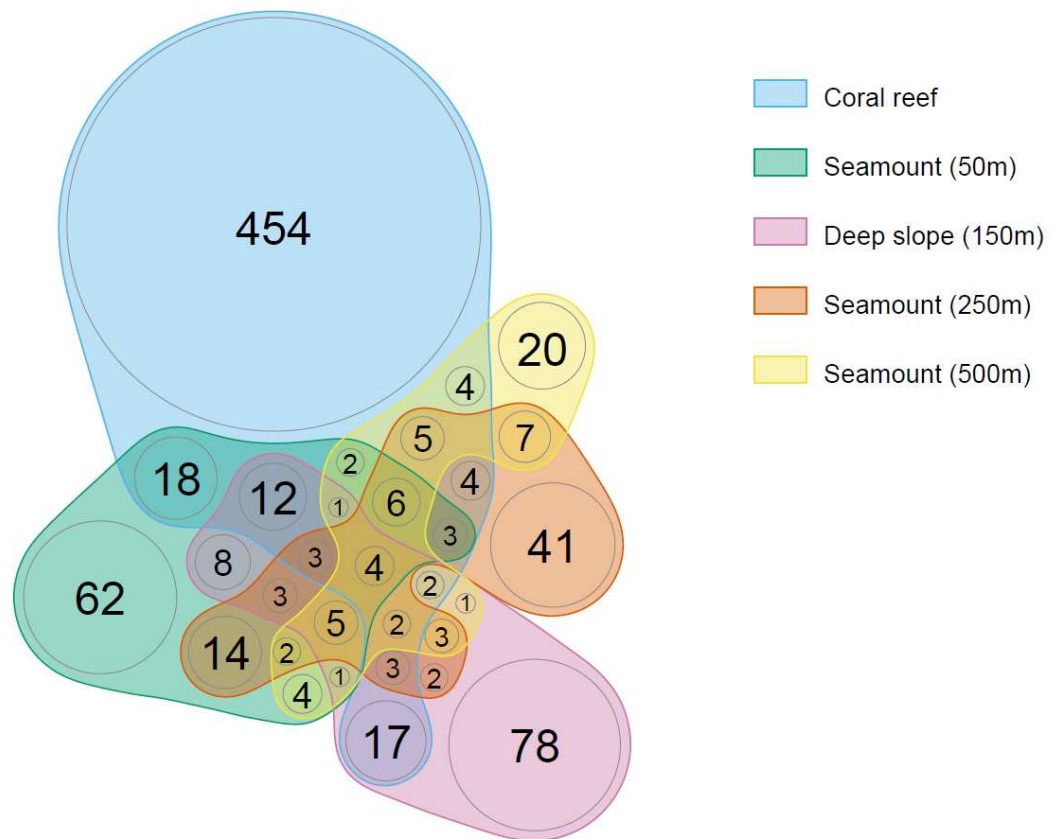


## Supplementary section 4: Assemblage ordination



**Figure S7:** Ordination using Principal Coordinate Analysis (PCoA) on the Hellinger transformed distance matrix of baited remote underwater video stations (BRUVS) abundance data (A) and presence-absence environmental DNA (eDNA) data (B). Ellipses were calculated from the covariance matrix of each stratum weighted by the number of points.

## Supplementary section 5: sharing of eDNA sequences among the environmental strata



**Figure S8:** Euler diagram of identified MOTUs from eDNA metabarcoding along 5 environmental strata: coral reefs, seamounts of variable summit depths and deep slopes.

### References

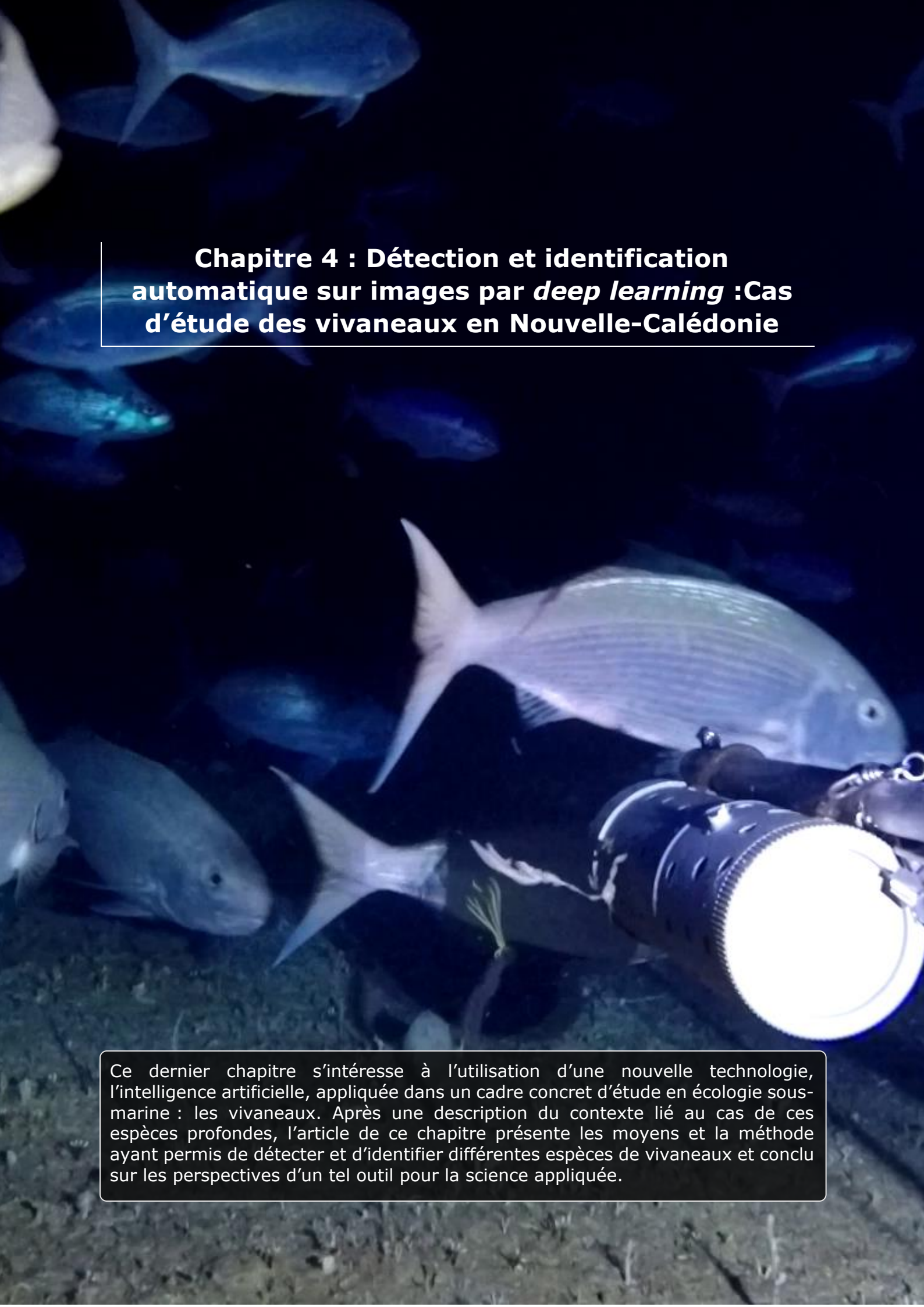
The references for this supplementary material are located in the Reference section of the whole thesis manuscript

### 3 - TRANSITION

Les conclusions tirées de ce chapitre mettent en évidence la difficulté liée à la distribution de la biodiversité, mais également sur la forme qu'elle peut prendre. Si les environnements profonds ne correspondent pas à des hotspots de diversité pour les poissons, ils n'en restent pas moins essentiels pour leur forte biomasse et leur caractère de refuge pour la mégafaune marine. L'apport des nouvelles méthodes permettent de mieux établir les différentes formes prises par la biodiversité et faire le lien entre les écosystèmes.

Ce besoin de nouvelle technologie s'applique également dans un domaine plus appliqué comme l'optimisation des méthodes. Les stéréocaméras appâtées utilisées dans cette étude demandent un long traitement manuel pour l'identification, le comptage et la mesure des individus.

Le prochain chapitre va s'intéresser à l'utilisation d'une technique de détection et d'identification automatique sur image pour faciliter ce processus de traitement. L'avantage principal de la facilitation de l'usage d'une méthode moderne comme les caméras est double, avec à la fois une réduction des coûts associés, et des perspectives d'usage dans le domaine opérationnel et privé de l'ingénierie sous-marine.

An underwater photograph showing a school of fish in a dark blue environment. A large, silver fish with vertical stripes is the central focus, swimming towards the right. In the foreground, a camera with a large lens and a bright light is visible, partially obscuring the view. The background is filled with other fish of various sizes and colors, including some with iridescent blue and green patterns. The overall scene is dimly lit, with the primary light source being the camera's flash, which creates a bright circular glow.

## Chapitre 4 : Détection et identification automatique sur images par *deep learning* : Cas d'étude des vivaneaux en Nouvelle-Calédonie

Ce dernier chapitre s'intéresse à l'utilisation d'une nouvelle technologie, l'intelligence artificielle, appliquée dans un cadre concret d'étude en écologie sous-marine : les vivaneaux. Après une description du contexte lié au cas de ces espèces profondes, l'article de ce chapitre présente les moyens et la méthode ayant permis de détecter et d'identifier différentes espèces de vivaneaux et conclut sur les perspectives d'un tel outil pour la science appliquée.



Photo recto : Capture d'écran d'un S-BRUVS sur un mont profond (250m) avec présence de *Pristipomoides filamentosus*. © IRD/Florian Baletaud

## 1 - RESUME

Les pêcheries démersales profondes présentent un fort intérêt commercial, culturel et récréatif dans le Pacifique, notamment avec les vivaneaux (famille des Lutjanidae) qui constituent la majorité des prises. Cependant, la gestion de ces pêches est difficile en raison du peu de données disponibles. Les stéréo-caméras appâtées (BRUVS, Baited Remote Underwater Video Station) peuvent fournir des informations précieuses pour l'évaluation des stocks afin de compléter les débarquements. La contrainte majeure des méthodes vidéos reste le traitement manuel et chronophage du volume d'image, appelant à un saut technologique dans leur traitement automatique. Nous avons utilisé une architecture d'apprentissage profond (*deep learning*) basée sur un réseau de neurones convolutif régional (Faster R-CNN – Faster Region-based Convolutional Network) pour détecter et identifier automatiquement les vivaneaux d'eau profonde sur des images BRUVS collectées en Nouvelle-Calédonie (Pacifique Sud). Les analyses ont été réalisées sur un jeu de 12100 annotations de 11 espèces de vivaneaux observées dans 6364 images extraites de BRUVS déployées entre 47 et 552 m de profondeur. Nous avons obtenu des performances satisfaisantes du modèle pour les 6 espèces avec plus de 100 annotations d'entraînement (*f-measures* de 0,71 à 0,87). Les estimations automatiques et manuelles de l'abondance des poissons sur les images sont fortement corrélées (0.72 - 0.9), avec cependant une sous-estimation du modèle, principalement pour les plus fortes abondances (pentes des modèles linéaires : 0.8 - 0.97). En l'état actuel, notre modèle peut déjà aider les observateurs manuels à traiter les séquences BRUVS, et s'améliorera certainement lorsque davantage de données seront disponibles, notamment pour les espèces les plus rares.

Article mis en forme pour une soumission dans un journal international

## 2 - ARTICLE 4 : *AUTOMATIC DETECTION, IDENTIFICATION AND COUNTING OF DEEP-WATER SNAPPERS ON UNDERWATER BAITED VIDEO USING DEEP LEARNING*

**N.B. Les figures suivent leur numérotation propre au sein de l'article.**

### **Abstract**

Deep-sea demersal fisheries have strong commercial, cultural, and recreational value, notably snappers (Lutjanidae family) which make the bunch of catches. Yet, managing these fisheries remains difficult due to the scarcity of data. Stereo-Baited Remote Underwater Video Stations (BRUVS) may provide valuable quantitative information on fish stocks but manually processing large amounts of video surveys is time consuming and sometimes unrealistic. To unlock this bottleneck, we used an existing Region-based Convolutional Neural Network (Faster R-CNN), a deep learning architecture, to automatically detect, identify and enumerate deep water snappers on BRUVS images collected in New Caledonia (South Pacific) at depth ranging from 47 to 552 m. Using a dataset of 12,100 annotations from 11 deep-water snapper species observed in 6,364 images extracted from BRUVS, we obtain a good model performance (f-measures  $>0.7$ ) for the 6 species with more than 100 training annotations. Automatic and manual estimates of fish abundance on images were highly correlated (0.72 – 0.9), with however an underestimation bias of the Faster R-CNN, mostly at highest abundances. As it stands, our model can already assist manual observers to semi-automatically process BRUVS footage and will certainly improve when more training data will be available to decrease the rate of false negatives.

**Keywords:** Deep-water snapper fisheries, Artificial intelligence, BRUVS, R-CNN

### **Introduction**

In order to assess fisheries stock for a target species, it is necessary to estimate its abundance and biomass spatially and across time, but also along the species length structure (Cadima 2003). Such information may

be insufficient or biased when acquired from landings of data poor fisheries, thus calling for independent methods to complement traditional fisheries stock assessments (Moore et al. 2013). The emergence of video assisted methods like BRUVS (Baited Remote Underwater Video Stations (Whitmarsh et al. 2017) using low-cost small action cameras may provide such valuable complementary information (Moore et al. 2013, Letessier et al. 2015). However, video-based assessments require a considerable processing time to manually count fish on images, currently limiting their broad-scale applications (Sheaves et al. 2020). Modern automated video analyses using Deep Learning algorithms are now becoming more accurate (Villon et al. 2018) and may reduce these costly video-processing constraints (Tseng & Kuo 2020, Lopez-Marcano et al. 2021). Yet their performance on deep video surveys is still poorly known.

In the Pacific, deep water demersal fisheries are of high significance not only for local consumption but also for their commercial, cultural and recreational value (Dalzell & Preston 1992). Their commercial development began in the 1970s to alleviate fishing pressure on coral reefs but has generally collapsed in the 1990s (Williams et al. 2012). Since then, these fisheries became mostly for subsistence but are still commercially important in more developed and remote countries such as New Caledonia or Hawaii (Newman et al. 2016). While deep demersal fisheries include around 200 species in the western Pacific Ocean, the landed species are mainly composed of snappers, a group in the *Lutjanidae* family associated to the genera *Etelis*, *Pristipomoides*, *Aphareus* and *Aprion*. Deep-water snappers are characterized by slow metabolic rates and long lifespan, making them highly vulnerable to overfishing (Newman et al. 2016, Wakefield et al. 2020). Usually found at depths starting at 100 m to 500 m and more, these fish aggregate in highly structured topographies like steep slopes, seamounts or any topographic anomaly like sand banks or pinnacles (Gomez et al. 2015). Yet, deep-water snapper fisheries lack core management measures based on stock assessments which remain challenging to perform in such hardly accessible marine habitats (Newman et al. 2016).

Baited Remote Underwater Video Stations are the most commonly used, standardized, video technics to study underwater fish faunas (Whitmarsh et al. 2017, Langlois et al. 2020). BRUVS can assess spatial and temporal variation in fish assemblages through visual identification and

counting of species (Letessier et al. 2015, Wellington et al. 2018). BRUVS are considered affordable while able to generate large amounts of data (e.g. Cappo et al. 2007, Osgood et al. 2019, MacNeil et al. 2020). BRUVS can be deployed in a variety of habitats including coral reefs, but also soft sediments, freshwater, the deep sea or the pelagic environment (Ellender et al. 2012, Zintzen et al. 2012, Gladstone et al. 2012, Schmid et al. 2017, Henderson et al. 2017, Reis-Filho et al. 2019, Letessier et al. 2019). Their use in environmental monitoring is increasing with more studies focusing on industrial settings like underwater pipelines (Bond et al. 2018, Schramm et al. 2020b, 2021) or windfarms (Griffin et al. 2016). BRUVS are also emerging as independent and complementary methods for fisheries stock assessments (Cappo et al. 2004, Boldt et al. 2018, Ault et al. 2018). Yet their performance on deep video surveys is still poorly known.

When manually processing BRUVS footage by identifying, counting and measuring fish, the fastest and most commonly used metric to estimate abundance is the MaxN (Whitmarsh et al. 2017, Langlois et al. 2020). MaxN corresponds to the maximum number of individuals per species that can be counted in a single image. While conservative, this measure prevents from counting the same individuals twice. However, getting accurate fish abundance measures on each image from a video station or within small video periods, and averaging these measures along the whole video may be more representative, although it would multiply processing costs (Schobernd et al. 2014). This cost could typically be reduced using deep learning algorithms.

Deep learning and specifically Convolutional Neural Networks (CNNs) are artificial intelligence algorithms that generate classification by autonomously finding features on images (LeCun et al. 2015). The rapid progresses in that field enable the accurate detection of marine species (Christin et al. 2019, Mannocci et al. 2022). The ability to detect and identify fish on images in their natural environment has been explored (Mandal et al. 2018; Villon et al. 2018), but to our knowledge, few studies have used deep water images with their own singular constraints like highly variable light levels, and none for the deep-water snappers. Here, we used an established deep neural architecture, the Fast Region-based Convolutional Neural Network (Fast R-CNN), and assess its performance on the automatic detection of 10 deep water snapper species in BRUVS images from deep slopes and seamounts of a South Pacific island, New Caledonia. We then

discuss constraints and solutions about how this algorithm may help accelerating the processing of videos for fisheries stock assessments.

## **Material and methods**

### **Study location**

New Caledonia is a sanctuary and hotspot for marine biodiversity (Payri et al. 2019). Anthropogenic pressure is low with only 271 400 inhabitants over 16,372 km<sup>2</sup> ([isee.nc](http://isee.nc)) disproportionately localized around its capital, Noumea. The 400 km long main island is surrounded by a 1,600 km long coral reef barrier and wilderness atolls, reefs and small islands scattered across the 1,300,000 square kilometers of the New-Caledonian Exclusive Economic Zone (EEZ). Mainly composed of deep sea, 40% of the EEZ surface is a potential habitat for deep-sea snappers (Gomez et al. 2015). A total of 15 sites were sampled with BRUVS including 11 seamount summits and 4 deep island slopes during four oceanographic campaigns conducted aboard the RV ALIS in 2019 and 2020. Sample depths varied between 47 and 552 m.

### **Baited video dataset**

On each seamount or deep slope, a set of five to ten video samples were collected, for a total of 121 deep water BRUVS deployments using GoPro Hero 4 cameras with a medium field of view in 1920x1080 at 60 frames per seconds. Videos were manually processed and MaxN (maximum abundance per species in a single frame, Langlois et al. 2020) was estimated for each species using the EventMeasure ([Seagis](http://Seagis)) software. Eleven species of deep-water snappers were observed throughout this 121 BRUVS dataset. Snappers were observed on 98 BRUVS and were absent in the remaining 23 video stations. We then extracted 410 video clips of 15 seconds centered around each MaxN observation. These video clips were sliced to two or five frames per second for manual annotation. Overlapping sequences were filtered to avoid duplicated annotations of identical images. The annotation procedure was identical to a previous study (Villon et al. 2018). Briefly, for each image, the coordinates of the box enclosing each observed snapper were registered using Computer Vision Annotation Tool (CVAT, Sekachev et al. 2019). This procedure yielded 12,100 individual deep water snapper annotations identified at the species level on 6,364

extracted images from the video sequences. The image dataset was then split into a training and a testing dataset, accounting for individual BRUVS in order to avoid images of the same species and same BRUVS in the training and testing dataset, to minimize false negatives (Villon et al. 2020). The training dataset included 80 % of annotations (5,031 images, 9,782 annotations) and the remaining 20% were used in the testing dataset (1,333 images, 2,318 annotations). Species-wise annotations were highly unbalanced as some species occurred more often than others (Tab.1).

**Table 1:** Annotation summary for the training and testing datasets per species for the R-CNN algorithm.

Species	Annotations	
	Train	Test
<i>Pristipomoides filamentosus</i>	5,729	1,303
<i>Pristipomoides flavipinnis</i>	1,724	395
<i>Aphareus rutilans</i>	847	239
<i>Etelis coruscans</i>	508	117
<i>Pristipomoides argyrogrammicus</i>	489	114
<i>Aprion virescens</i>	186	74
<i>Etelis carbunculus</i>	89	13
<i>Pristipomoides multidentis</i>	73	13
<i>Parapristipomoides squamimaxillaris</i>	68	38
<i>Pristipomoides zonatus</i>	66	12
<i>Randallichthys filamentosus</i>	3	0
All species	9,782	2,318

## Deep learning model and evaluation metrics

CNNs are particular sets of algorithms allowing for the detection and classification of objects on an image. It first extracts a set of pixels corresponding to a possible feature and a filter is passed through a set of weights to generate the local weighted sum of pixels across the image. CNNs are thus given raw images with manually annotated features in order to train the algorithm to recognize the given objects. The output generated by the CNN is the list of identified object with their probability scores.

We used a Region-Based Convolutional Neural Network (R-CNN) dedicated to object detection (Ren et al. 2015) and pre-trained on the COCO (common objects in context) dataset (Lin et al. 2014). The model was used with a hybrid inception module coupled to a Nas ResNet configuration (Inception-ResNet V2) with images processed in 1024x1024 format. The

model architecture can be found on the [TensorFlow 2's GitHub model directory](#). This architecture was then supplied with the BRUVS images annotated with the deep-water snapper species as a training dataset. Model training and testing were carried out through the open-source Tensorflow API in Python 3. The used machine was composed of four parallelized NVIDIA Quadro RTX 8000 GPU with 200 GB of RAM and 6 GB of GPU memory on an Ubuntu operated machine. The model was run on 200 000 iterations with a batch size of 8.

The testing dataset provided the number of true positives (a detection of the right species where it has been manually annotated), false negatives (no detection on an image with a manually annotated species), and false positives (a detection on an image where no individual was present, or the wrong species detected). From these indicators, evaluation metrics were calculated: the recall, the precision and the f-measure. Each metric has a value comprised in the [0,1] interval. The closer to 1, the better the evaluation.

The recall reveals the fundamental capacity of the algorithm to accurately detect and identify the wanted features. It is the indices of missing detections where they should have occurred on the testing dataset. It corresponds to the number of true positives divided by the sum of true positives and false negatives:

$$Recall = \frac{True\ positives}{True\ positives + False\ negatives}$$

The precision indicates the detection error rate of the algorithm estimated as the number of true positives divided by the sum of true positives and false positives:

$$Precision = \frac{True\ positives}{True\ positives + False\ positives}$$

The f-measure corresponds to an harmonic mean of recall and precision to obtain a general metric of the model quality following the formulae:

$$F - measure = 2 \times \frac{Recall \times Precision}{Recall + Precision}$$



These evaluation metrics were generated for each of the eleven observed species over all frames of the testing dataset.

### Detections and MaxN comparison

In order to evaluate the capacity of the algorithm to estimate MaxN, the number of automatic detections per frame ( $\text{MaxN}_{\text{Auto}}$ ) in the test dataset was compared to the number of manual annotations ( $\text{MaxN}_{\text{Man}}$ ) using the Pearson correlation coefficient ( $r$ ). Using a standard linear regression, the intercept of the linear relationship between  $\text{MaxN}_{\text{Auto}}$  and  $\text{MaxN}_{\text{Man}}$  was tested against zero. The slope was tested against 1 to assume whether detections underestimated or overestimated the manual detections.

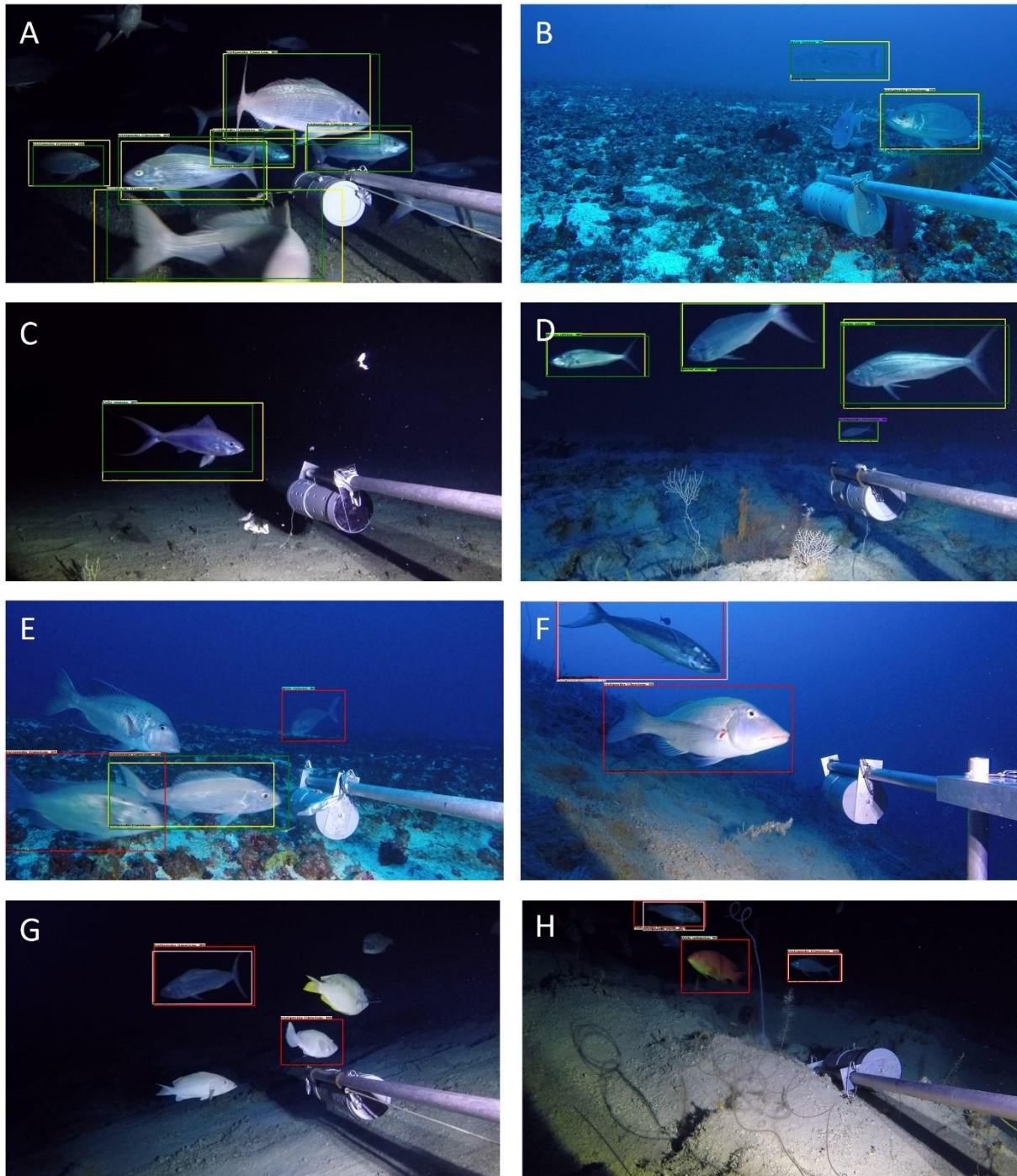
## Results

The R-CNN training lasted four days to run 200,000 iterations on the multi-GPU calculator. Out of the 2,318 annotated fish on the 1,333 testing images, the trained R-CNN automatically detected 2,351 fish, out of which 1786 were true positives (76%) so 565 were false positives.

Evaluation metrics per species showed high heterogeneity with the f-measure ranging between 0.15 and 0.87 with the best obtained for *Etelis coruscans* (0.87, recall: 0.91, precision: 0.84), closely followed by *Pristipomoides filamentosus* (0.79, recall: 86, precision: 0.73, Tab.2). *Randallichthys filamentosus* could not be evaluated since it occurred only once on the BRUVS dataset and therefore had no testing images. The worst species, *Pristipomoides multidentis*, was not detected on any of the 13 testing observations, only false negatives and none true positive. *Pristipomoides zonatus* was hardly detected from the equally low testing observations (recall of 0.08 on 12 annotations). However the model never classified another deep-water snapper as this species (precision of 1.0). These species, along with *Etelis carbunculus* and *Parapristipomoides squamimaxillaris*, were those with less than 100 annotations to train the model. Species with comparatively higher annotation numbers (> 186, *Aprion virescens*, up to 5729, *P.filamentosus*) showed F-measures of at least 0.71 (*Pristipomoides flavipinnis*).

**Table 2:** Evaluation metrics (Recall, Precision and F-measure) generated from the test dataset for 10 deep-water snapper species on the trained R-CNN.

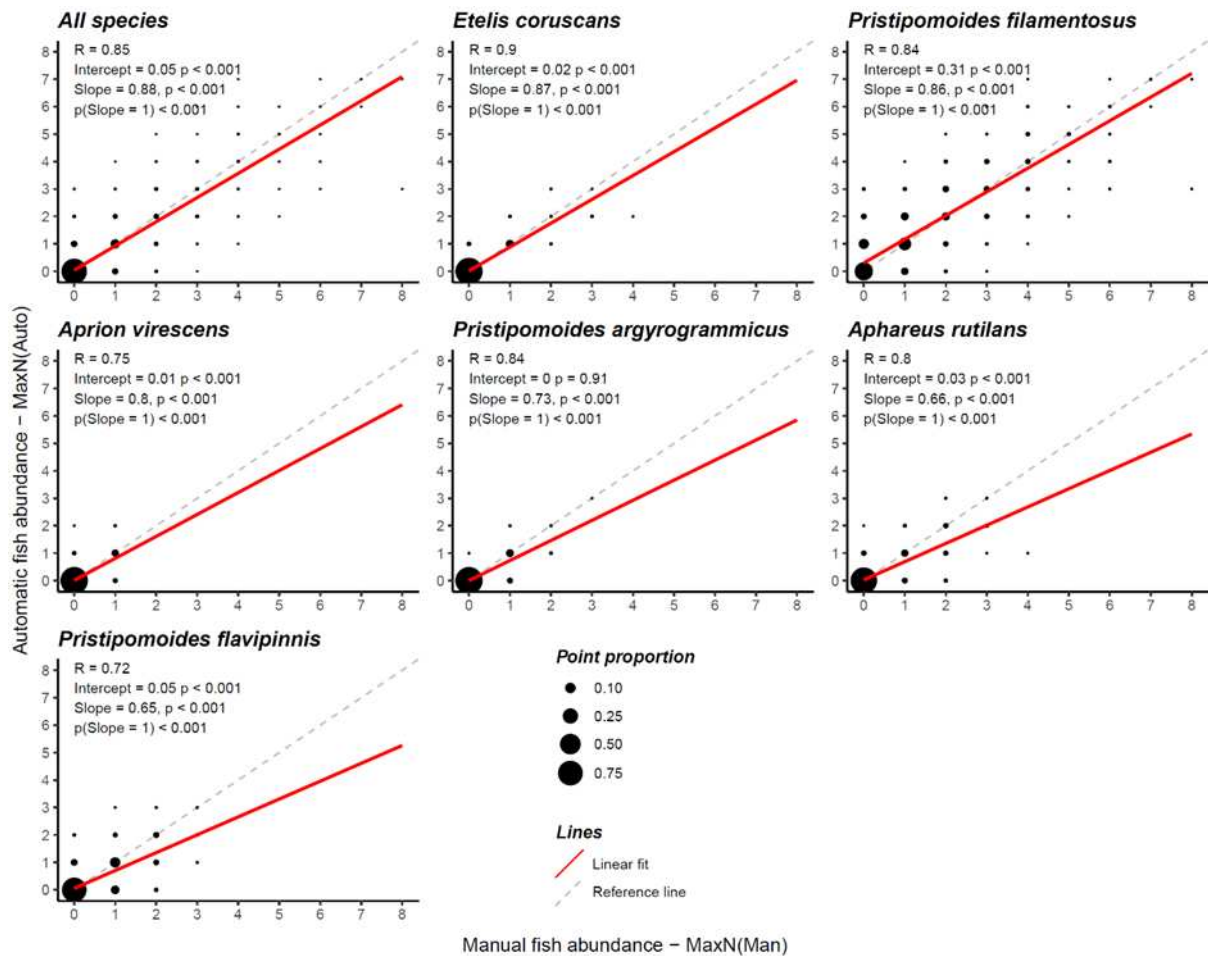
Species	Recall	Precision	F-measure
<i>Etelis coruscans</i>	0.91	0.84	0.87
<i>Pristipomoides filamentosus</i>	0.86	0.73	0.79
<i>Aprion virescens</i>	0.76	0.76	0.76
<i>Pristipomoides argyrogrammicus</i>	0.70	0.95	0.81
<i>Aphareus rutilans</i>	0.66	0.82	0.73
<i>Pristipomoides flavipinnis</i>	0.65	0.78	0.71
<i>Etelis carbunculus</i>	0.15	0.22	0.18
<i>Parapristipomoides squamimaxillaris</i>	0.11	1.00	0.19
<i>Pristipomoides zonatus</i>	0.08	1.00	0.15
<i>Pristipomoides multidentis</i>	0	0	NA



**Figure 1:** Examples of correct (A-D) and incorrect (E-H) detections on the test dataset. A: six correct detections of *Pristipomoides filamentosus*, B: correct detection of *Aphareus rutilans* and *P. filamentosus* while correctly leaving two emperors *Lethrinus miniatus* and a grouper *Epinephelus maculatus*. C: Correct detection of *Etelis coruscans*. D: Correct detection of three *A. rutilans* and a single *Pristipomoides flavipinnis*. E: Correct detection of the single *P. filamentosus* with incorrect detection of an emperor (*Gymnocranius euranus*) as *P. filamentosus* and a surgeonfish (*Naso hexacanthus*) as *Aprion virescens*. F: Incorrect classification of a *A. rutilans* and an emperor (*L. miniatus*) as *P. filamentosus*. G: incorrect classification of *A. rutilans* and a grouper (*Epinephelus chlorostigma*) as *P.*

*filamentosus*, *H*: Incorrect classification of two *P. flavipinnis* as *P. filamentosus* and a grouper (*Variola louti*) as *Etelis carbunculus*.

For the MaxN analysis, we considered only species with more than 100 annotations to be relevant in the ability to detect similar abundances automatically and manually. High correlation coefficients were observed between the number of manual annotations and the number of automatic detections (Fig.2). Pearson Correlation ranged between 0.72 and 0.90 among species, with highest values observed for *Etelis coruscans* and an overall  $r$  of 0.85 when combining observation from all species. The slope coefficient for each and all individual species were significantly different from zero ( $p < 0.001$ ). However, while automatic detections seemed similar to manual detections up to three to four individuals on the same frame, the R-CNN model tended to underestimate higher abundance with slope coefficients significantly smaller than 1 for all and each species. Slope coefficient ranged nonetheless between 0.65 and 0.88 with highest value for all species combined (Fig.2). Apart from *P. argyrogrammicus*, all the intercepts were significantly higher than zero, but with marginal differences (range: 0.01 to 0.05 except for *P. filamentosus*: 0.31)



**Figure 2:** Comparison of manual ( $\text{MaxN}_{\text{Man}}$ ) and automatic ( $\text{MaxN}_{\text{Auto}}$ ) fish abundance on baited remote underwater video stations (BRUVS) using the R-CNN trained on the deep-water snapper species. Only species with more than 100 annotations were considered relevant for this analysis. Point size is proportional to the number of detection against annotated fish. Pearson correlation coefficient ( $R$ ), test of intercept against zero, test of slope against zero and one ( $p(\text{Slope} = 1)$ ) are indicated. Linear fit and dotted reference 1:1 lines are also shown.

## Discussion

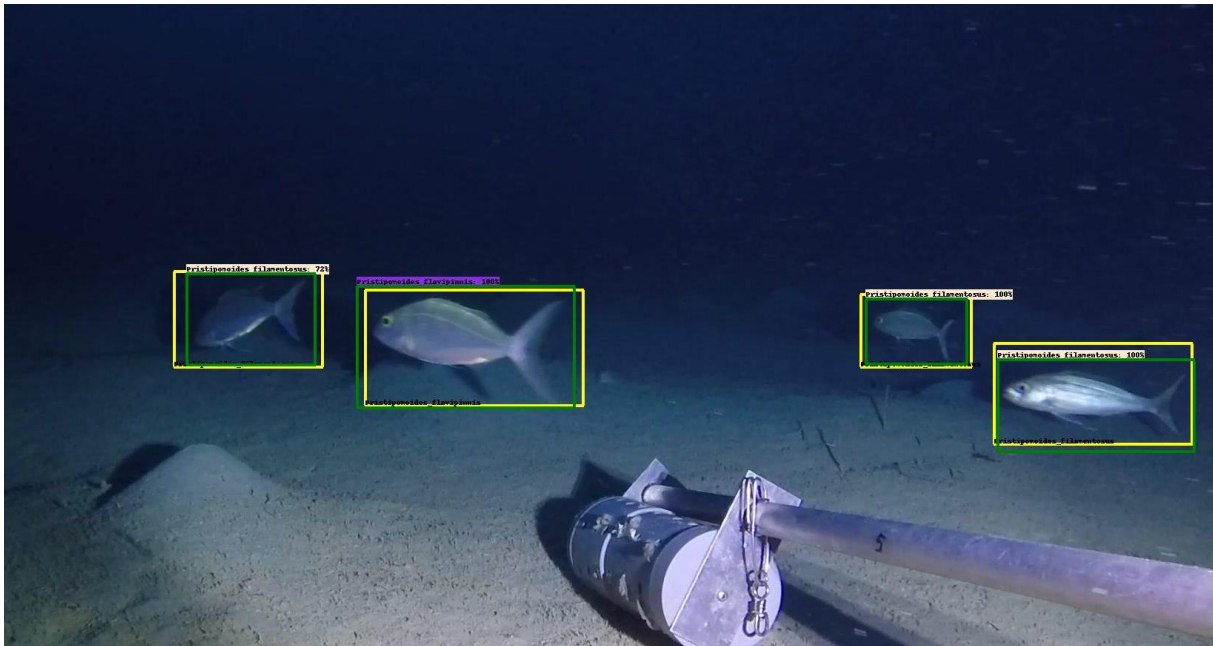
The use of an R-CNN algorithm to automatically detect and identify deep water snappers proved successful and highly promising in the view of the challenge posed by this group of fish. The algorithm managed to distinguish species that were highly alike and difficult to identify even for a trained taxonomist. While the detection and identification will probably need post-verification until we have enough annotations to get F-measures above 0.9 for all species, the abundance estimations closely matched manual counts. This automated procedure could already be implemented for deep water snapper monitoring as the observer may gain substantial amounts of

processing time by simply checking and correcting detections rather than processing the entire BRUVS videos.

Studies on automatic fish detection and identification in unconstrained environment are diverse but have mainly targeted coral reef fish (Villon et al. 2016, 2018, 2021, Mandal et al. 2018), which can be highly differentiated due to their variety of morphologies and colors. The largest available public datasets notably include all or parts of the Fish4Knowledge repository (Fisher et al. 2016) used to bring out ever better deep learning algorithm configurations (e.g. Salman et al. 2016, Jalal et al. 2020, see Xu & Matzner 2018 for a review). Deep water snappers have relatively low distinguishing characteristics between species. This mostly “greyish”, “fish looking” group poses an additional challenge for identification, especially for species like *P. filamentosus* and *P. flavipinnis* that can adopt quasi-identical robes (Fig.3). *E. coruscans* was highly distinguishable with its reddish color and long elongated tail that may have helped the algorithm to discriminate from the other species, explaining the highest recall, precision and f-measure metrics. *P. filamentosus* was the most supplied in terms of annotations and images, which explains the success rate of its identification. The bigger the training database per feature, the better the identification for R-CNN algorithms, which generally require at least 1,300 training images per feature to reach very high certainty for fish (>94.7%, Villon et al. 2018). Only two out of our 11 species (*P. filamentosus* and *P. flavipinnis*) reached this training size in our study.

While the viewer may circle through the video sequence to observe color or behavioral changes, the algorithm is restricted to each single image to decide. Given that the algorithm is capable of such differentiation is encouraging. Errors have still been observed with many false positives caused by rarer species (e.g. *A. rutilans*) being confused with the most common fish (*P. filamentosus*). On the bright side, this type of confusion may simply call for an expert’s correction during the post-checking as the fish still got detected. However, the underlying issue regarding the confusion may concern the differences of available images with similar species with less images being more commonly classified as species with more images. Another solution may rely on adding temporal information with motion analysis or tracking algorithm that could isolate background or follow the same species and therefore add the detection and identification information of previous frames to the next (Shin 2016; Jalal et al. 2020).





**Figure 3:** Correct classification of the algorithm between *P. filamentosus* (yellow) and *P. flavipinnis* (purple).

We are confident that our trained R-CNN algorithm may be operational for a semi-automatic detection procedure, but some caveats can be discussed for further improvement. The unbalanced availability of training images across species calls for a reinforcement of sampling to complete the dataset for better identification accuracy (Villon et al. 2018). This already working algorithm may also reduce annotation times for rarer species that primarily need further training data. As species may also naturally occur very rarely, causing a costly oversampling effort, emerging methods like the few shots deep learning algorithm could be coupled with the previous CNN to compensate the lack of annotations (Villon et al. 2021). A coupling with other BRUVS datasets from other regions may improve the algorithm but may then face issues related to changes in environmental conditions across regions (Kalogeiton et al. 2016). However, while our study relied on a dataset restricted to New Caledonia, the sampling occurred across the spatially immense EEZ and across depth ranging from shallow photic seamounts (50-60 meters deep) to deep aphotic seamounts and continental deep slopes (150-500 meters deep), exploring diverse environmental backgrounds and light intensities. Perspectives on enhancing this already existing model are multiple and encouraging even on a short-term basis.

Deep water snappers are hardly accessible fish outside fishing or camera assisted observations. While there are still errors, the manual processing of videos from an expert taxonomist may be more cost-effective than processing the raw video footage directly. This approach may only be transitional since each new video will further increase the training dataset, hence the model performance until we can obtain virtually identical or even better automatic than manual detections.

The potential for deep learning to improve the day-to-day work of marine scientists in monitoring fisheries is warranted for the future(Zhang et al. 2021). The transition is progressive, and a semi-automatic approach may be yet closer to a feasible transfer to operational monitoring organizations or consultancy firms.



### 3 - TRANSITION

Le précédent chapitre a permis de montrer un intérêt supplémentaire de l'intelligence artificielle en écologie. L'automatisation des techniques et méthodes permettra un gain de temps considérable favorisant leur utilisation opérationnelle dans le cadre de prestations de services. La démocratisation grandissante de l'intelligence artificielle dans tous les domaines, y compris l'écologie et l'ingénierie sous-marine indique qu'elle finira incorporée dans tous les métiers, comme elle l'est déjà dans la vie courante.

An underwater photograph of a vibrant coral reef. The foreground is filled with various types of coral, including large, rounded brain corals and smaller, branching species. The water is clear and blue, with sunlight filtering through from above, creating a bright and lively atmosphere. A few small fish are visible swimming near the reef.

## Discussion

Cette discussion va faire la synthèse des travaux accomplis et mettre en perspective l'ensemble des résultats et conclusions issue des différents chapitres.

Photo recto : Photo sous-marine d'un paysage corallien peu profond en corne sud de Nouvelle-Calédonie © Florian Baletaud



## 1 - BILAN DES APPORTS SCIENTIFIQUES

Cette thèse a montré un double intérêt, via l'étude de la distribution de la biodiversité à travers des environnements connus et méconnus, et cela à l'aide de techniques modernes et standardisées. Ces travaux m'ont notamment permis de démontrer le potentiel des stéréo-caméras appâtées dans l'environnement inter-récifal du lagon de Nouvelle-Calédonie (Chapitre 1). J'ai également approfondi les connaissances sur cette zone inter-récifale en la comparant avec les récifs coralliens, en combinant à la fois stéréo-caméras appâtées et ADN environnemental (chapitre 2). Ensuite j'ai appliqué ces mêmes méthodes standardisées sur des monts sous-marins, pour mettre en avant les facteurs qui influencent la distribution de leur diversité ichthyologique (chapitre 3). Enfin, les espèces profondes d'intérêt commercial disposant d'enjeux importants par leur sensibilité et l'attention que leur porte les populations du Pacifique, je les ai utilisées comme modèle pour la détection et identification automatique par apprentissage profond sur des images de stéréo-caméras appâtées ; cela dans la perspective d'utilisation de cet outil dans un cas concret, l'évaluation d'indice de stocks (chapitre 4).

Cette discussion va rassembler les notions abordées dans les différents chapitres, et tenter d'interpréter leurs conclusions dans le contexte des objectifs de la thèse. Des perspectives seront également proposées pour la continuité de la science réalisée au cours de ces trois années.

## 2 - UN REGARD NOUVEAU SUR LES « DESERTS »

### 2.1 Une perception objective et intégrée

Les chapitres 1 et 2 ont permis de découvrir la diversité ichthyologique d'un environnement mal connu, les vastes fonds sédimentaires du lagon entre les récifs coralliens. Ils ont montré que la richesse spécifique et l'abondance suivent un gradient positif de la côte vers le large, et que cette diversité est distincte et équivalente à celle des récifs coralliens. Si les densités observées paraissent « désertiques », elles semblent compensées par la surface occupée par l'inter-récif, représentant plus de 98% des plateaux continentaux tropicaux à l'échelle mondiale. De plus, les valeurs de  $\beta$ -diversité ont montré que la variabilité était plus forte au sein des assemblages sur l'inter-récif que sur les récifs coralliens. L'occurrence faible des espèces observées peut-être liée à la surface de leur domaine vital, mais cette hypothèse concerne plus généralement les espèces mobiles comme les prédateurs (Heupel et al. 2010, Pittman et al. 2014). Si la biomasse observée sur l'inter-récif est effectivement, majoritairement attribuée à des espèces de plus grande taille et carnivores par rapport aux récifs coralliens, d'autres espèces plus petites et sédentaires ont également été observées. Les différences pouvant expliquer le manque d'occurrence de ces plus petites espèces peuvent également être liées à la distribution hétérogène de l'habitat et leur association à des habitats uniques (e.g. algueraies (chapitre 1, Fitzpatrick et al. 2012, Reis-Filho et al. 2019). La matrice inter-récifale agrège une mosaïque d'habitats voire de micro-habitats avec une faune unique et connectée aux récifs coralliens. Si la variabilité et l'étendue de l'environnement inter-récifal est responsable d'au moins deux assemblages différents observés (chapitre 1), il serait intéressant d'identifier avec plus de précision leurs proportions à l'échelle du lagon. A cause de la profondeur en moyenne supérieure à 10m, il est presque impossible de connaître la nature du fond avant l'échantillonnage. Des progrès dans la cartographie des habitats par échosondeur permettent aujourd'hui d'identifier la texture du fond et d'une éventuelle couverture épiphyte (Ierodiaconou et al. 2018). Affiner les liens entre les assemblages et leur habitat permettrait de prédire et cartographier la diversité ichthyologique à l'échelle du lagon. Considérant l'immensité de cette région, cela permettrait notamment de prioriser certains habitats plus à risque comme les zones d'herbiers subtidaux, zones de nurserie essentielles pour

les poissons et de nourriture pour la mégafaune comme les tortues ou les dugongs (Mcneil 2016, McNeil et al. 2021).

La faible occurrence des espèces sur l'inter-récif pose également la question de l'éventuelle vulnérabilité de cet écosystème et en général, des environnements désertiques dont la richesse peut être forte, mais beaucoup plus disparate que dans les hotspots où la richesse est concentrée. Une étude récente sur les passereaux tropicaux montre que les environnements plus extrêmes seraient responsables d'un plus fort taux de spéciation comparé aux zones riches des hotspots qui accumulent les espèces plus qu'elles ne les font évoluer et disparaître (Harvey et al. 2020). Ainsi, les environnements difficiles ou désertiques représenteraient plutôt des usines à espèces uniques, tandis que les hotspots seraient des régions plus stables où des « réserves » de richesse sont constituées avec le temps. Dans cette mesure, une question à poser serait : quels sont *in fine* les écosystèmes les plus à risques ? Les vastes et « pauvres » dont la perte de taxon peut rapidement engendrer des conséquences sur des services écosystémiques (Wall 2007, Durant et al. 2014), ou les écosystèmes riches, dont la perte en diversité peut être atténuée par une redondance fonctionnelle (Mouillot et al. 2014, Biggs et al. 2020) ? Les processus de spéciation peuvent être rapides, notamment dans un contexte de changement abrupt de conditions environnementales, ou quand la richesse est moins élevée (Rocha & Bowen 2008, Momigliano et al. 2017, Harvey et al. 2020). Cependant ces échelles de temps (milliers à millions d'années) restent beaucoup plus longues que l'échelle d'impact à laquelle agit l'Homme (centaine d'années). S'il n'y a pas forcément à choisir lequel de ces deux modèles correspondrait le plus au concept de biodiversité, les environnements désertiques ne devraient probablement pas être laissés en retrait (Kareiva & Marvier 2003).

## 2.2 L'effet de l'Homme

Nous savons qu'à l'échelle mondiale, l'ensemble des écosystèmes est impacté, directement ou indirectement (Halpern et al. 2019). Le plateau continental tropical en fait partie avec des pêcheries utilisant une gamme variée de méthodes. Le chalutage dans le milieu tropical est toutefois bien moins prononcé que dans les milieux tempérés (plus de 50% des plateaux de certaines mers tempérées ont déjà été chalutés, contre moins de 10% estimé sous les tropiques, (Amoroso et al. 2018). Cependant, les surfaces considérées restent non négligeables. A titre comparatif, la région Nord-Est

du plateau continental australien, faisant face à la Nouvelle-Calédonie de l'autre côté de la mer de corail, et comprenant le parc de la grande barrière de corail (*Great Barrier Marine Park*) a été chalutée à hauteur de 5% de sa surface environ (Amoroso et al. 2018). Cette proportion d'apparence réduite, correspond à presque 17 000 km<sup>2</sup> cumulés, soit l'équivalent de 70% du lagon de la Grande Terre en Nouvelle Calédonie (24 000 km<sup>2</sup>, Andréfouët et al. 2009). Le temps nécessaire à la reconstitution des communautés épiphytes, et donc des assemblages originaux au sein de cet environnement est estimé entre 2 et 10 ans (Hiddink et al. 2017).

La Nouvelle-Calédonie reste un sanctuaire pour la biodiversité avec une population réduite (inférieure à 300 000 habitants). Les pêcheries récifo-lagonaires néo-calédoniennes restent locales et non destructives avec plus de la moitié du chiffre d'affaire réalisé sur les poissons comparé aux mollusques et crustacés (Prioul et al. 2021). Malgré cela, il a été montré que les récifs coralliens répondent au gradient humain de temps de trajet à Nouméa en terme de diversité et biomasse de poisson (Maire et al. 2016, Januchowski-Hartley et al. 2020). Des analyses préliminaires réalisées lors de cette thèse et usant des échantillons récoltés sur l'inter-récif n'ont cependant pas permis d'identifier un effet similaire en usant le temps de trajet à Nouméa ou les sites miniers. Deux hypothèses sont possibles concernant l'inter-récif au vu de l'effet observé sur les récifs coralliens, 1) au vu de l'hétérogénéité de la diversité observée des échantillons, un effort supplémentaire est nécessaire pour capturer une éventuelle influence de l'Homme au-delà de la variabilité des assemblages et des influences environnementales ; ou 2) l'étendue de la zone inter-récifale la rend plus résiliente et moins prompte à une altération de sa diversité et de son fonctionnement. Le chapitre 2 a démontré une compensation des niveaux « absolus » de biomasse par rapport aux densités observées entre les récifs coralliens et l'inter-récif. Accéder à la faune mobile beaucoup plus disparate de l'inter-récif, à une intensité similaire à celle des récifs coralliens nécessite potentiellement des moyens de pêche qui ne sont effectivement pas mis en œuvre en Nouvelle-Calédonie.

### 2.3 Un fonctionnement différent ?

Le chapitre 2 a également montré que la distribution des traits fonctionnels au sein des assemblages de poissons était encore plus structurée sur l'inter-récif que sur les récifs coralliens, avec plus de

prédateurs de grande taille. Les environnements profonds explorés dans le chapitre 3 diffèrent également en termes de proportion des différents chainons trophiques avec une carnivorie omniprésente, due à l'absence de lumière au-delà des 200m (Drazen & Sutton 2017). Si les poissons restent de bons indicateurs de fonctionnement d'un écosystème, ils ne représentent cependant pas tous les services rendus par ce dernier. Une approche intégrée de la diversité de la macrofaune à l'échelle de différents groupes taxonomiques comme les mollusques et crustacés permettrait éventuellement de quantifier la distribution des rôles, par exemple dans les flux de nutriment (e.g. prédation, recyclage des détritivores, Fig.37). Une approche intégrée avec l'ensemble des organismes multicellulaires eucaryotes permettrait également de mieux caractériser et comparer l'ensemble de la biodiversité de chaque écosystème, comme il est possible de le faire avec l'ADNe (Stat et al. 2017, West et al. 2020), et ainsi réadresser la perception de la biodiversité dans ces environnements.



**Figure 37: Crabe observé à partir d'un S-BRUVS déployé sur les fonds sédimentaires d'un sommet de mont sous-marin à 500m de fond au large de l'Île des Pins. Une forte densité de galathées a également été observée. © IRD/Florian Baletaud**



## 3 - UNE REMISE EN QUESTION DES HOTSPOTS ?

### 3.1 Les récifs coralliens et les autres

Les Hotspots font partie des meilleurs leviers de conservation à l'échelle mondiale (Mittermeier et al. 2011). Le milieu marin a été inclus plus tardivement. De plus, les récifs coralliens étant considérés comme les écosystèmes marins les plus riches de la planète, ils ont été les seuls environnements considérés officiellement dans la définition des hotspots marins jusqu'à présent (Roberts et al. 2002, Mittermeier et al. 2011, Marchese 2015). La délimitation géographique des hotspots marins semble donc majoritairement reposer sur un consensus subjectif des auteurs (Fig.7, Mittermeier et al. 2011, Marchese 2015). Les lignes définissant les hotspots marins sont généralement rattachées autour de hotspots terrestres et semblent suivre la répartition globale des récifs coralliens qui sont soumis à un indice d'endémicité élevé ainsi qu'une forte pression anthropique. Les auteurs de Mittermeier et al. (2011) énoncent qu'à l'époque, les données disponibles pour aborder la biodiversité sous-marine n'étaient pas suffisantes pour être plus précis. Cependant, un choix intéressant de leur part a été de définir une zone bien plus vaste, englobant l'ensemble des plateaux continentaux ainsi que des portions de l'océan ouvert et donc des environnements profonds. Officiellement, tous les sites d'études, que ce soit l'inter-récif ou les monts sous-marins étudiés dans cette thèse, sont inclus dans le hotspot de biodiversité de la Nouvelle-Calédonie (cf. Fig.7).

### 3.2 Hotspot, oasis, refuge, coldspot

Concernant les environnements profonds, le chapitre 3 de cette thèse a exploré les monts sous-marins et pentes externes profondes allant jusqu'à 550m de fond. Ces travaux sont les premiers à comparer la diversité ichtyologique des environnements profonds avec les emblématiques récifs coralliens. Les résultats ont montré des niveaux moyens et estimés de richesse spécifique entre 2 et 16 fois inférieurs aux récifs coralliens. Cependant, les niveaux de biomasse étaient très élevés, notamment sur les monts sous-marins peu profonds montrant des niveaux trois à cinq fois supérieurs aux récifs coralliens, notamment en ne comptant que les prédateurs et même uniquement les requins. Les espèces partagées entre les récifs coralliens et les environnements profonds ont également

majoritairement regroupé des grands prédateurs mobiles, dont des requins, au statut de conservation sensible (Dulvy et al. 2017).

La comparaison entre la richesse des monts sous-marins et des récifs coralliens est intéressante et donne un premier aperçu objectif à l'aide de méthodes standardisées entre ces deux environnements considérés tous deux comme des hotspots de diversité (Hughes et al. 2002, Morato et al. 2010). Cependant, il n'est pas nécessaire que les richesses soient équivalentes pour considérer les deux écosystèmes comme des hotspots, car les influences environnementales et la biogéographie n'impliquent pas forcément une histoire évolutive et un fonctionnement induisant une richesse similaire. Si les notions d'endémisme et de menace peuvent inclure des régions moins diversifiées (cf. Hotspot marin de Nouvelle-Zélande), la richesse doit en premier lieu être considérée comme importante si l'on reprend la définition propre du hotspot. Il n'y a cependant pas de règle précise en milieu marin (Myers et al. 2000). Des perspectives d'exploration semblent alors essentielles pour évaluer l'inclusion des monts sous-marins en tant que hotspots de biodiversité, que je considérerai selon deux axes majeurs. Le premier serait d'attester que les monts sous-marins présents dans les régions de hotspots ont une biodiversité, un endémisme et un impact qui peuvent justifier leur incorporation dans les régions de hotspot. Cela impliquerait de les comparer avec des monts sous-marins en dehors d'une zone considérée de Hotspot. Les méthodes utilisées dans cette thèse suffiraient à poursuivre cet axe en étudiant des sites en dehors de la Nouvelle-Calédonie par exemple des monts sous-marins peu profond au large des côtes australiennes, au sud de la Papouasie Nouvelle-Guinée ou bien à l'Est de la Nouvelle-Calédonie, dans la zone d'intersection entre les îles mélanésiennes et le vaste hotspot de Polynésie-Micronésie (Fig.7). Le deuxième axe implique un approfondissement de la comparaison en s'affranchissant du biais lié à l'étude d'un groupe taxonomique particulier. Les monts sous-marins sont considérés hotspots mais uniquement pour la diversité pélagique (Morato et al. 2010). Les progrès en ADN environnemental, comme discuté pour les récifs coralliens et l'inter-récif, permettraient d'obtenir une image complète de la diversité de l'ensemble des organismes vivants, et ainsi comparer objectivement une biodiversité intégrée.

Les résultats mis en évidence sur les monts sous-marins ont également permis d'aller au-delà des niveaux de richesse. Les estimations

de biomasse via les S-BRUVS ont notamment rappelé le concept d'oasis qui semble bien correspondre aux monts sous-marins peu profonds jusqu'à 250-300m. Si le concept d'oasis de biomasse fait un lien direct avec des services écosystémiques comme l'approvisionnement (McClanahan et al. 2011), on peut rappeler la relation positive qui existe entre la biodiversité et la biomasse sur les récifs coralliens (Duffy et al. 2016). La question subsiste toujours sur les sommets de monts sous-marins. Les niveaux de biomasses observés dans un compartiment biologique comme les poissons peuvent-ils être synonymes d'une diversité importante dans d'autres compartiments comme la macrofaune benthique (de Forges et al. 2000, Porteiro et al. 2013, Preez et al. 2016) ? Il serait intéressant de quantifier cette relation, qui pourrait alors reconnecter avec le hotspot de diversité.

Par ailleurs, les espèces prédatrices telles que les requins observés sur les monts peu profonds et les récifs coralliens prônent également la notion de refuge pour ces environnements. Le concept de refuge, notamment pour la faune mobile reposerait sur l'utilisation d'espaces qui ne correspondent pas à l'habitat préférentiel de l'espèce. Le refuge de profondeur propose que les espèces capables d'évoluer en milieu plus profond, à l'abris des pressions comme la pêche artisanale, seraient capables de repeupler les populations impactées en eaux moins profondes (Goetze et al. 2011, Lindfield et al. 2014, 2016). La zone inter-récifale a également été évoquée comme espace permettant aux espèces associées aux récifs corallien de trouver une forme de protection grâce à son étendue (Sambrook et al. 2019). Le partage de diversité observé entre les récifs coralliens et l'inter-récif corroborent cette hypothèse et soulignent d'autant plus l'importance écologique de ces environnements méconnus.

Il existe un entrain poussant la diversification des métriques utilisées pour l'identification des hotspots, avec par exemple l'usage de la diversité fonctionnelle, phylogénétique, l'abondance, ou encore la rareté des espèces, pour mieux adresser la définition des hotspots, comparé à une simple concentration d'espèces (Marchese 2015). Ces métriques finissent cependant parfois par mettre en avant des régions décorrélatées de l'indicateur original. Par exemple, l'équité fonctionnelle est plus forte dans des environnements moins riches car les fonctions sont réparties plus équitablement à travers les espèces moins nombreuses (Stuart-Smith et al. 2013). De la même manière que les résultats montrés sur l'inter-récif, la mise en perspective d'une diversité locale faible (diversité alpha) mais

régionale (diversité  $\gamma$ ) importante à travers une forte diversité  $\beta$  a également été montrée dans le golfe d'Arabie, des cheminées hydrothermales et des estuaires (Price 2002). Ces trois environnements disposent d'une diversité alpha réduite, mais d'une diversité  $\beta$  très forte avec de multiples petits assemblages (cette étude n'a pas relevé l'analogie à l'oasis pour les cheminées hydrothermales de Carney 1994). Ces observations ont mis en évidence un chevauchement de ce qui était précédemment considéré comme des coldspot, et qui pourraient au final prétendre à des hotspots (Price 2002). Si de meilleurs indices sont requis pour identifier les régions d'intérêt pour la conservation, une discussion peut avoir lieu sur la variabilité naissante associée à l'évolution du concept de hotspot et à la confusion qu'elle peut apporter. Le statut de hotspot reste un levier de conservation à grande échelle. La perception des déserts/coldspots comme riches est à nouveau démontrée avec le chapitre 2 et mérite une attention particulière, même si l'impact anthropique reste à confirmer face à l'étendue de cet environnement. Les concepts émergents d'oasis pour la biomasse et de refuge pour une richesse réduite mais à fort enjeux sont clairement illustrés dans le chapitre 3, et pourraient constituer de nouveaux supports pour la conservation.

### 3.3 La finalité du concept de hotspot

Les hotspots permettent en effet de cibler des régions du monde où il est prioritaire d'allouer des fonds dédiés à la conservation (Myers et al. 2000). Nous avons vu que les régions définies par ces hotspots sont finalement assez vastes. Des questions subsistent alors une fois les régions définies, notamment sur les mesures effectives mises en place. En effet, les mesures de protection appliquées englobent-elles l'ensemble des environnements ainsi considérés ? Face aux lacunes de données en milieu marin, ce concept de hotspot est-il adaptable pour l'ensemble des environnements ou bien seulement pour les récifs coralliens ? La comparaison entre les récifs coralliens et l'inter-récif a montré une richesse équivalente (cf. 2.1 de la discussion). Cependant la couverture des aires marines protégées sur l'inter-récif est environ 10 fois moins élevée que pour les récifs coralliens, pour un environnement pourtant 10 fois plus vaste. S'il était concevable de considérer l'espace inter-récifal comme protégé via sa proximité avec les récifs coralliens, je démontre dans le chapitre 2 que cela n'est pas le cas, à l'échelle de différents hotspots comme la Nouvelle-Calédonie ou le triangle de corail ainsi qu'à l'échelle mondiale. Les monts

sous-marins ont été largement exploités à l'échelle mondiale avec des extinctions rapides causées par des chalutages massifs sur des stocks volumineux mais uniques (Rogers 2018). La littérature scientifique tend à définir aujourd'hui les monts comme des hotspots, oasis ou refuge (Rowden et al. 2010b, Morato et al. 2010, Letessier et al. 2019), mais peu de mesures sont encore prises au-delà de la fermeture des pêcheries lorsque les stocks sont épuisés (Rogers 2018). La présence d'un nombre non négligeable d'espèces vulnérables associées aux récifs coralliens sur les sommets de monts appelle directement à la mise en place de mesures de protection globalement inexistantes sur cet écosystème. Les présents travaux devraient contribuer aussi à éclairer les futures décisions en matière de gestion des monts sous-marins du PNMC (Parc Naturel de la Mer de Coral) par le gouvernement de la Nouvelle-Calédonie.

## 4 - ADNE, CAMERAS ET INTELLIGENCE ARTIFICIELLE : LES NOUVEAUX OUTILS MODERNES POUR LE DOMAINE OPERATIONNEL

### 4.1 ADN environnemental

Le metabarcoding de l'ADN environnemental est une méthode très prometteuse pour l'exploration de la biodiversité. Son utilisation au cours de cette thèse a permis de mettre en avant des différences au sein des assemblages de poisson, de comparer la richesse des poissons entre différents écosystèmes et de relier cette richesse à des influences environnementales et humaines. Des protocoles originaux pour la filtration ont également été élaborés pour effectuer l'échantillonnage proche du fond, dans le lagon, au plus proche de la source présumée d'ADNe (Harrison et al. 2019). La capacité de l'ADNe à proposer des suivis précis de la biodiversité est sans précédent et promet un avenir dans l'ingénierie sous-marine et les suivis environnementaux, notamment pour les poissons (Wang et al. 2021).

La méthodologie est cependant complexe et en constante évolution. Si les prélèvements sur le terrain peuvent être assurés par des agents formés, l'optimisation des différentes étapes de traitement en laboratoire et en bio-informatique nécessitent des experts. L'utilisation de cette méthode en collaboration avec le laboratoire Spygen a permis d'exploiter cette technique en utilisant une méthodologie standard appliquée rigoureusement à l'ensemble des différents échantillons (Valentini et al. 2016).

L'assignation à l'espèce a très peu été exploitée au cours de la thèse. Pour obtenir une approche avec un assignement à l'espèce, il est encore nécessaire de compléter les bases de références ADN permettant de retrouver les séquences et leur association à une espèce séquencée. Des campagnes de prélèvement en mer sont donc encore nécessaires. Dans le cadre d'un développement des techniques d'ADNe en Nouvelle-Calédonie, une base de référence dédiée au pays sera probablement nécessaire pour obtenir un assignement majoritaire des séquences de MOTUs à l'espèce. Environ un quart des séquences identifiées au cours de la thèse disposaient d'un assignement à l'espèce.

Ces travaux ont également montré à nouveau la concordance et la complémentarité de l'ADNe avec les stéréo-caméras appâtées. La seule opposition observée entre les résultats de S-BRUVS et ADNe a été sur la richesse moyenne observée sur la zone inter-récifale, moins élevée sur les S-BRUVS, et plus élevée avec l'ADNe que sur les récifs coralliens. Il existe encore une variabilité non négligeable associée à la distribution spatiale et temporelle de la diversité des séquences récoltées par ADNe. Si cette variabilité peut être associée à la saisonnalité, à des variations journalières, ou une hétérogénéité de l'habitat, elle peut être amplifiée par les processus de dégradation et de transport de l'ADNe très variables et qui diffèrent en fonction de l'environnement et des espèces ciblées (Beentjes et al. 2019, Harrison et al. 2019, Beng & Corlett 2020, Jensen et al. 2022). Mettre en place un protocole de prélèvement d'ADN environnemental pour un suivi environnemental futur, qu'il soit spatial ou temporel, nécessitera une réflexion minutieuse sur le plan d'échantillonnage pour réduire au minimum la variabilité entre les réplicas, et adresser au mieux l'objectif et l'échelle envisagés. La relève de paramètres environnementaux sur la colonne d'eau et sur la saison le jour du prélèvement est encouragée car ces paramètres sont susceptibles d'avoir un impact direct sur la variabilité de l'échantillon (Harrison et al. 2019). L'utilisation d'une méthode complémentaire comme les stéréo-caméras appâtées peut s'avérer être un choix stratégique afin de ne pas être biaisé par l'utilisation d'une méthode unique et de disposer d'une double évaluation indépendante.

#### 4.2 Stéréo-caméras appâtées

Les stéréo-caméras appâtées (S-BRUVS) ont été utilisées dans l'ensemble des chapitres de cette thèse. Cet outil est polyvalent car il a permis d'obtenir des informations sur la richesse spécifique, l'abondance, la taille, la biomasse et la composition de l'habitat sur quatre environnements différents, la zone inter-récifale, les récifs coralliens, la pente externe profonde et les sommets de monts sous-marins. Les avantages et inconvénients de cette méthode ont également été discutés dans chacun des chapitres de thèse. Je vais donc m'intéresser à son éventuelle utilisation dans le domaine opérationnel.

Dans le cadre d'un suivi environnemental, les stéréo-caméras permettent d'analyser les variations spatio-temporelles des assemblages de poissons. Les temps de déploiements sont standardisés à 60min (Langlois



et al. 2020). Cependant, optimiser les temps de déploiements permettrait de réduire les coûts de temps associés à la fois au déploiement, mais également au traitement des vidéos. Le chapitre 1 a montré qu'il était possible d'identifier des espèces indicatrices des assemblages de la zone inter-récifale. Une étude à envisager pour optimiser l'analyse des BRUVS serait d'estimer les temps nécessaires par environnement étudié (récifs coralliens, inter-récif, profond..) ou en fonction des espèces d'intérêt (commerciales, sentinelles), pour distinguer significativement des différences entre deux sites d'étude. Dans le cadre de la comparaison des temps de MaxN sur des périodes de 60 et 120min dans le chapitre 3, le MaxN moyen sur les récifs coralliens se situait à environ 25 minutes (Fig.S1, chapitre 3). Quantifier la perte d'information en fonction de la réduction du temps d'analyse permettrait donc d'optimiser substantiellement les temps de déploiement et de traitement des vidéos.

Une stratégie d'échantillonnage optimale repose sur le nombre minimum de répliques pour identifier une moyenne stable. Ce nombre va largement dépendre de la surface échantillonnée ainsi que du type d'habitat. S'il est possible que l'échantillonnage dans l'espace inter-récifal n'aie pas été suffisant considérant son étendue, les répliques réalisés sur les récifs coralliens ont montré un assemblage relativement stable à travers la côte Ouest (Fig.S7, chapitre 3). Entre 5 et 10 répliques ont semblé suffisant dans une zone réduite de la zone inter-récifale du lagon (e.g. une baie ou un arrière-récif), l'échantillonnage doit surtout être adapté en fonction de la problématique posée.

L'utilisation des stéréo-caméras appâtées dans le domaine de l'évaluation des stocks commence à se développer. La consistance des données issues des débarquements est essentielle pour permettre l'évaluation des stocks et développer la gestion des pêcheries. Afin de pouvoir évaluer les stocks d'une pêcherie, il est nécessaire de pouvoir estimer les abondances et la biomasse des poissons dans le temps et l'espace, mais également le long de leur structure de taille. C'est notamment ce dernier point qui peut être biaisé au sein des pêcheries commerciales à cause de la sélectivité des engins de pêche comme les hameçons. L'intérêt principal des stéréo-caméras pour ce domaine repose donc sur la non-sélectivité du dispositif, et sa capacité à mesurer les tailles. Une étude réalisée à Hawaii a déjà démontré l'usage des stéréo-caméras appâtées pour compléter les données de débarquement pour les

pêcheries démersales profondes (Richards et al. 2016, Langseth et al. 2018, Ault et al. 2018).

La problématique majeure des S-BRUVS repose toujours sur l'utilisation de l'appât. Les réplicas doivent être le plus éloignés possible avec une distance conventionnelle de 200 à 500m minimum (Whitmarsh et al. 2017, Langlois et al. 2020). Une ancienne étude s'est déjà intéressée à recouper la surface d'attraction par diffusion de l'appât par les données de courantologie, couplées aux vitesses de déplacement des poissons pour rejoindre le dispositif (Sainte-Marie & Hargrave 1987). L'indisponibilité de plusieurs paramètres nécessaires à cette estimation et propres à chaque déploiement a dressé un mur rendant les effets de l'appât encore largement inconnu (Harvey et al. 2007, Bernard & Götz 2012). Estimer des densités sur des surfaces connues sur caméras appâtées reste donc encore complexe, mais réalisable (e.g., Ault et al. 2018). Néanmoins, le problème de la surface réellement échantillonnée est inhérent en mer, y compris pour les méthodes classiques telles que les comptages en plongée en raison des biais dus aux interactions entre les plongeurs et les animaux (attraction, fuite...) (Kulbicki 1998, Emslie et al. 2018). Ainsi, les données BRUVS comme celles issues d'autres méthodes d'observation visuelle doivent être considérées comme relatives. Seuls les échantillonnages exhaustifs tels que les empoisonnements à la roténone permettent de contrôler les surfaces échantillonnées, mais ces techniques sont très destructrices et généralement interdites aujourd'hui (Kulbicki 1991, Willis 2001).

#### 4.3 L'intelligence artificielle pour faciliter le traitement sur images

Le troisième objectif de thèse a été rempli à travers le chapitre 4. J'ai réussi à utiliser un algorithme d'apprentissage profond pour détecter, identifier et compter différentes espèces, ici de vivaneaux, sur des images issues des caméras appâtées. La constitution de la base de données d'image en elle-même a constitué un challenge au vu de la quantité d'images annotées nécessaire à l'entraînement des modèles. L'algorithme et les scripts de programmation existant déjà, il m'a fallu les comprendre et légèrement les adapter pour lancer l'entraînement. L'usage de cette technique nécessite des compétences en programmation Python dont je ne disposais pas en amont de la thèse. La démocratisation de l'intelligence artificielle en science rend son utilisation malgré tout de plus en plus aisée. La contrainte majeure de la mise en place d'un nouvel algorithme repose

majoritairement sur la base de données d'image d'entraînement nécessaire avec plusieurs centaines d'images requises par classe (Villon et al. 2018). Ainsi il est préférable de cibler des espèces d'intérêt, ce qui s'accommode bien à une approche par espèces indicatrices dans les suivis environnementaux par caméra (cf. 4.2).

Grâce à l'algorithme construit sur les vivaneaux, je montre que la réduction du temps de traitement à l'aide d'un support d'intelligence artificielle est possible, et que le potentiel est important pour le coût du temps de traitement. La reconnaissance sur image ne se limite également pas au groupe des poissons étudiés dans cette thèse. L'ensemble de la faune visible peut être considéré, avec des applications sur les invertébrés (Huang et al. 2019) ou l'identification d'anomalies comme des déchets humains (Deng et al. 2021).

## 5 - CONCLUSION

L'étude de la biodiversité des poissons à travers différents écosystèmes à l'aide de méthodologies standardisées a permis d'accomplir le premier objectif de la thèse. L'attrait apparent des récifs coralliens a laissé de côté des environnements largement sous-estimés ne serait-ce que pour leur diversité, ou bien pour leur volume de biomasse ainsi que leur capacité à accueillir une faune mobile menacée. Par définition, la biodiversité peut prendre de multiples formes et ne s'arrête pas au nombre d'espèces. Ces formes incluent la variabilité au sein des assemblages (diversité  $\beta$ ), la richesse fonctionnelle, la biomasse, ou la présence d'espèces menacées. Ces formes questionnent le concept des hotspots et apportent des catégories supplémentaires d'oasis et de refuge. Ces statuts gagneraient à être plus reconnus pour également servir de levier pour la conservation de ces environnements qui décorrèlent des zones de forte concentration de la richesse spécifique. L'objectif de la convention internationale sur la biodiversité de protéger 30% des écosystèmes marins d'ici 2030 semble tout indiqué pour inclure ces environnements moins bien connus avec les vastes espaces inter-récifaux ou des sommets de monts sous-marins peu profonds (CBD 2021). Le deuxième objectif a également été rempli grâce à l'utilisation des méthodes d'ADN environnemental et de stéréo-caméras appâtées à travers différents environnements. Les résultats ont majoritairement concordé entre les deux méthodes, avec des interprétations rendues possibles grâce à une complémentarité importante. Ces outils sont très prometteurs et semblent déjà opérationnels pour une utilisation en ingénierie environnementale. Enfin le troisième objectif est également atteint avec l'utilisation complémentaire d'une nouvelle technologie, un algorithme d'apprentissage profond pour la détection et l'identification automatique d'espèces d'intérêt sur des images vidéos. Cette technologie nécessite encore quelques développements, notamment sur la base d'entraînement pour être entièrement automatisée. Le potentiel de l'intelligence artificielle en écologie reste majeur et fera probablement très prochainement parti du quotidien de l'ingénierie récifale sous-marine.

An underwater photograph showing a large school of small, light blue fish swimming in clear, turquoise water. A larger, yellowish fish is visible in the lower-left quadrant. The bottom of the frame is dominated by a dense, textured coral reef structure in shades of orange and brown. The word "Références" is centered in the upper half of the image, enclosed in a white rectangular box.

## Références

Photo recto : Juvéniles de poisson demoiselle au dessus de leur corail acropora. © Florian Baletaud



- Abesamis RA, Langlois T, Birt M, Thillainath E, Bucol AA, Arceo HO, Russ GR (2018) Benthic habitat and fish assemblage structure from shallow to mesophotic depths in a storm-impacted marine protected area. *Coral Reefs* 37:81–97.
- Abesamis RA, Utzurum JAT, Raterta LJJ, Russ GR (2020) Shore-fish assemblage structure in the central Philippines from shallow coral reefs to the mesophotic zone. *Marine Biology* 167.
- Affaires Maritimes (2019) Les prix des produits de la mer au marché municipal de Nouméa.
- Alfonseca M, Cebrian M, Fernandez Anta A, Coviello L, Abeliuk A, Rahwan I (2021) Superintelligence Cannot be Contained: Lessons from Computability Theory. *Journal of Artificial Intelligence Research* 70:65–76.
- Allain V, Kerandel JA, Andréfouët S, Magron F, Clark M, Kirby DS, Muller-Karger FE (2008) Enhanced seamount location database for the western and central Pacific Ocean: Screening and cross-checking of 20 existing datasets. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 55:1035–1047.
- Althaus F, Williams A, Schlacher TA, Kloser RJ, Green MA, Barker BA, Bax NJ, Brodie P, Schlacher-Hoenlinger MA (2009) Impacts of bottom trawling on deep-coral ecosystems of seamounts are long-lasting. *Marine Ecology Progress Series* 397:279–294.
- Alzubaidi L, Zhang J, Humaidi AJ, Al-Dujaili A, Duan Y, Al-Shamma O, Santamaría J, Fadhel MA, Al-Amidie M, Farhan L (2021) Review of deep learning: concepts, CNN architectures, challenges, applications, future directions. Springer International Publishing.
- Amoroso RO, Pitcher CR, Rijnsdorp AD, McConnaughey RA, Parma AM, Suuronen P, Eigaard OR, Bastardie F, Hintzen NT, Althaus F, Baird SJ, Black J, Buhl-Mortensen L, Campbell AB, Catarino R, Collie J, Cowan JH, Durholtz D, Engstrom N, Fairweather TP, Fock HO, Ford R, Gálvez PA, Gerritsen H, Góngora ME, González JA, Hiddink JG, Hughes KM, Intelmann SS, Jenkins C, Jonsson P, Kainge P, Kangas M, Kathena JN, Kavadas S, Leslie RW, Lewise SG, Lundy M, Makin D, Martin J, Mazor T, Gonzalez-Mirelis G, Newman SJ, Papadopoulou N, Posen PE, Rochester W, Russok T, Salal A, Semmens JM, Silvan C, Tsoloso A, Vanellander B, Wakefield CB, Wood BA, Hilborn R, Kaiser MJ, Jennings S (2018) Bottom trawl fishing footprints on the world’s continental shelves. *Proc Natl Acad Sci U S A* 115:E10275–E10282.
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32–46.



- Andradi-Brown DA, Macaya-Solis C, Exton DA, Gress E, Wright G, Rogers AD (2016) Assessing caribbean shallow and mesophotic reef fish communities using Baited-Remote Underwater Video (BRUV) and diver-operated video (DOV) survey techniques. *PLoS ONE* 11.
- 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* 28:691–707.
- Andrews KR, Fernandez-Silva I, Randall JE, Ho H-C (2021) *Etelis boweni* sp. nov., a new cryptic deepwater eteline snapper from the Indo-Pacific (Perciformes: Lutjanidae). *J Fish Biol* 99:335–344.
- Andrews KR, Williams AJ, Fernandez-Silva I, Newman SJ, Copus JM, Wakefield CB, Randall JE, Bowen BW (2016) Phylogeny of deepwater snappers (Genus *Etelis*) reveals a cryptic species pair in the Indo-Pacific and Pleistocene invasion of the Atlantic. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 100:361–371.
- Ault JS, Smith SG, Richards BL, Yau AJ, Langseth BJ, O'Malley JM, Boggs CH, Seki MP, DiNardo GT (2018) Towards fishery-independent biomass estimation for Hawaiian Islands deepwater snappers. *Fisheries Research* 208:321–328.
- Auzende J-M, Grandperrin R, Bouniot E, Henin C, Lafoy Y, Richer de Forges B, van de Beuque S, Virly S (1999) Marine resources of the Economic Zone of New Caledonia. *Oceanologica Acta* 22:557–566.
- Bailey DM, King NJ, Priede IG (2007) Cameras and carcasses: Historical and current methods for using artificial food falls to study deep-water animals. *Marine Ecology Progress Series* 350:179–191.
- Baird AH, Bellwood DR, Connell JH, Cornell H v., Hughes TP, Karlson RH, Rosen BR (2002) Coral Reef Biodiversity and Conservation. *Science* (1979) 296:1026–1028.
- Bakker J, Wangensteen OS, Chapman DD, Boussarie G, Buddo D, Guttridge TL, Hertler H, Mouillot D, Vigliola L, Mariani S (2017) Environmental DNA reveals tropical shark diversity in contrasting levels of anthropogenic impact. *Scientific Reports* 7:16886.
- Baletaud F, Gilbert A, Mouillot D, Come J-M, Vigliola L (2022) Baited video reveal fish diversity in the vast inter-reef habitats of a marine tropical lagoon. *Marine Biodiversity* 52:16.
- Bánki O, Roskov Y, Döring M, Ower G, Vandepitte L, Hobern D, Remsen D, Schalk P, DeWalt RE, Keping M, Miller J, Orrell T, Aalbu R, Adlard R, Adriaenssens EM, Aedo C, Aescht E, Akkari N, Alfenas-Zerbini P, Alonso-

Zarazaga MA, Altenburger K, Alvarez B, Alvarez F, Anderson G, Antić DZ, Antonietto LS, Appeltans W, Arango C, Artois T, Arvanitidis C, Atkinson S, Auffenberg K, Baeyens W, Bailly N, Baker E, Bamber R, Bandesha F, Bank R, Barber A, Barber-James H, Barbosa JP, Barthe J-F, Bartolozzi L, Bartsch I, Beccaloni G, Bellamy CL, Bellan-Santini D, Bellinger PF, Ben-Dov Y, Bernot J, Bezerra TN, Bieler R, Bisby F, Bitner MA, Blasco-Costa I, Bock P, Bouchard P, Bouchet P, Bourgoïn T, Boury-Esnault N, Bouzan R, Boxshall G, Boyko C, Brandão S, Braun H, Bray R, Brock PD, Bronstein O, Bruce N, Bueno-Villegas J, Burckhardt D, Bush L, Böttger-Schnack R, Büscher T, Błażewicz-Paszkowycz M, Cairns S, Calonje M, Carballo JL, Cardoso L, Carrera-Parra L, Castilho RC, Catalano S, Chatrou LW, Chevillotte H, Christiansen KA, Cianferoni F, Cigliano MM, Coleman CO, Collins A, Corbari L, Cordeiro R, CoreoideaSF Team, Cornils A, Costello M, Crosby MR, Cruz-López JA, Culham A, Cárdenas P, Daly M, Daneliya M, Dauvin J-C, Davie P, Davison AJ, de Broyer C, de Prins J, de Prins W, DeSalle R, Decker P, Decock W, Deem LS, Defaye D, Dekker H, Dellapé PM, Dempsey DM, den Heyer J, Deneudt K, Deprez T, Dippenaar SM, Dmitriev DA, Dohrmann M, Doner S, Dorkeld F, Downey R, Ducarme F, Dutilh BE, Díaz M-C, Eades DC, Eibye-Jacobsen D, Eisendle U, Eitel M, el Nagar A, Emig C, Emig CC, Encarnação SC da, Engel MS, Enghoff H, Evans GA, Evenhuis NL, Faber M, Farjon A, Fauchald K, Fautin D, Favret C, Fernández-Rodríguez V, Figueroa D, Fišer C, Forró L, Forstner M, Francis A, Froese R, Fuchs A, Furuya H, Gabelle C, Gao Y, Garcia-Alvarez O, García ML, Gardner M, Garic R, Garnett S, Gasca R, Gattolliat J-L, Gaviria-Melo S, Gerken S, Gibson D, Gibson R, Gielis C, Giribet G, Gittenberger A, Glasby C, Glover AG, Gofas S, Govaerts R, Grabowski M, Granado A de A, Gray A, Grimaldi DA, Gross O, Grun TB, Guerra-García JM, Guglielmone A, Guilbert E, Guimarães S, Gusenleitner J, Gómez-Noguera SE, Haas F, Hadfield KA, Hagborg A, Hajdu E, Harrach B, Harris L, Harrison RL, Hassler M, Hayward BW, Heads SW, Hendrickson RC, Hendrycks E, Henry TJ, Herbert D, Hernandez FA, Hernandez F, Hernández-Crespo JC, Herrera Bachiller A, Hine A, Ho J, Hodda M, Hoeksema B, Hoenemann M, Holovachov O, Holstein J, Hooge M, Hooper J, Hopcroft R, Hopkins H, Horak I, Horton T, Hosoya T, Houart R, Hošek J, Hughes L, Huijbers C, Häuser C, Iniesta LFM, Ivanenko S, Janssen R, Janssens F, Jarms G, Jaume D, Jazdzewski K, Johnson KP, Junglen S, Józwiak P, Kabat A, Kamiński MJ, Kanda K, Kantor Y, Karanovic I, Kathirithamby J, Kelly M, Kim Y-H, King R, Kirk P, Kitching I, Klautau M, Knowles NJ, Koenemann S, Korovchinsky NM, Kotov A, Kouwenberg J, Kovács Z, Krapf A, Krapp-Schickel T, Krishna K, Krishna V, Kristensen RM, Kroh A, Kroupa AS, Krupovic M, Kuhn JH, Kury AB, Kury MS, Kvaček J, Köhler F, Lado C, Lambert AJ, Lambert G, Lazarus D, le Coze F, LeCroy S, Leduc D, Leermakers M, Lefkowitz EJ, Li-Qiang J, Lichtwardt R(+),

Lobanov A, Lohrmann V, Lojen S, Londoño-Mesa M, Longhorn SJ, Lorenz W, Lowry J, Lujan-Toro BE, Lumen R, Lyal C, Lyal CHC, Lyangouzov I, Lörz A-N, Macklin JA, Madin L, Maehr MD, Magill RE, Magnien P, Mah C, Mal N, Mamo B, Mamos T, Manconi R, Marek P, Marshall B, Martin JH, Martin SL, Martínez-Melo A, Maslin B, McFadden C, McKamey S, McMurtry JA, Medvedev S, Mees J, Mendes AC, Merrin K, Mesa NC, Messing C, Migeon A, Miller DR, Mills C, Minelli A, Miskelly A, Mokievsky V, Molodtsova T, Mongiardino Koch N, Mooi R, Morandini A, Moreira da Rocha R, Morrow C, Mushegian AR, Narita JPZ, Nealova L, Nery DG, Neu-Becker U, Neubauer TA, Neubert E, Neuhaus B, Newton A, Ng Kee Lin P, Nguyen A, Nibert ML, Nicolson D, Nijhof A, Nishikawa T, Norenburg J, Novoselova M, Noyes J, O'Hara T, Ochoa R, Oksanen HM, Oosterbroek P, Opresko D, Orton RJ, Osborne R, Osigus H-J, Oswald JD, Ota Y, Otte D, Ouddane B, Ouvrard D, Paleobiology Database contributors, Pape T, Paulay G, Pauly D, Paxton H, Petrusek A, Peña Santiago R, Picton B, Pisera A, Pitkin B, Poore G, Pulawski WJ, Pyle R, Páll-Gergely B, Pérez-García JA, Rainer H, Raz L, Read G, Rees T, Rein JO, Reip H, Reuscher M, Richling I, Rius M, Robertson DL, Robertson T, Robinson G, Robinson GS(†), Rogacheva A, Romani L, Rosenberg G, Rubino L, Ruggiero M, Ríos P, Rützler K, Sabanadzovic S, Salazar-Vallejo S, Sanborn A, Sartori M, Saucède T, Schierwater B, Schilling S, Schmid-Egger C, Schmidt-Rhaesa A, Schneider S, Schoolmeesters P, Schotte M, Schuchert P, Schuh RT, Schönberg C, Scoble M, Segers H, Senna A, Serejo C, Sforzi A, Sharma J, Shear W, Shenkar N, Short M, Siciński J, Siddell SG, Siegel V, Sierwald P, Silva ES, Simmonds P, Simmons E, Simonsen T, Sket B, Smith AD, Smith DB, Smith VS, Smol N, Soulier-Perkins A, South EJ, Souza-Filho JF, Spearman L, Spelda J, Stampar S, Steger J, Steiner A, Stemme T, Sterrer W, Stevenson D, Stiewe MBD, Stjernegaard Jeppesen T, Stoev P, Strand M, Stueber G, Stöhr S, Suzuki N, Suárez-Morales E, Swalla B, Swedo J, Szumik C, Sánchez-Ruiz M, Söderström L, Taiti S, Takiya DM, Tandberg AH, Tang D, Tavakilian G, Taylor J, Tchesunov A, Thessen A, Thomas JD, Thomas P, ThripsWiki, Thuesen E, Thurston M, Thuy B, Timm T, Todaro A, Turiault M, Turon X, Tyler S, Uetz P, Ulmer JM, Uribe-Palomino J, Vacelet J, Vachard D, Vader W, van Dooerslaer K, Vandamme A-M, Vanhoorne B, Vanreusel A, Varsani A, Venekey V, Vinarski M, Vonk R, Vos C, Väinölä R, Walker PJ, Walker-Smith G, Walter TC, Wambiji N, Wartel M, Warwick S, Watling L, Weaver H, Webb J, Welbourn WC, Wesener T, Whipps C, White K, Wieneke U, Wilson GDF, Wilson R, Wirth CC, World Spider Catalog, Yesson C, Yoder M, Yu DSK, Yunakov N, Zahniser J, Zanol J, Zarucchi J, Zeidler W, Zerbini FM, Zhang ZQ, Zhao Z, Ziegler A, Zinetti F, d'Hondt J-L, de Moraes GJ, de Reus M, de Voogd N, ten Hove H, ter Poorten JJ, van Nieukerken EJ, van Soest

- R, van Tol J, von Konrat M, Łobocka M, ITIS, International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV) (2022) Catalogue of Life Checklist.
- Barletta M, Barletta-Bergan A, Saint-Paul U, Hubold G (2005) The role of salinity in structuring the fish assemblages in a tropical estuary. *Journal of Fish Biology* 66:45–72.
- Barley S, Meekan M, Meeuwig J (2017) Species diversity, abundance, biomass, size and trophic structure of fish on coral reefs in relation to shark abundance. *Marine Ecology Progress Series* 565:163–179.
- Barnett A, AbrantesKá KG, Seymour J, Fitzpatrick R (2012) Residency and spatial use by reef sharks of an isolated seamount and its implications for conservation. *PLoS ONE* 7:1–12.
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, Swartz B, Quental TB, Marshall C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire KC, Mersey B, Ferrer EA (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471:51–57.
- Bar-On YM, Phillips R, Milo R (2018) The biomass distribution on Earth. *Proc Natl Acad Sci U S A* 115:6506–6511.
- Baum JK, Worm B (2009) Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of Animal Ecology* 78:699–714.
- Beentjes KK, Speksnijder AGCL, Schilthuisen M, Hoogeveen M, van der Hoorn BB (2019) The effects of spatial and temporal replicate sampling on eDNA metabarcoding. *PeerJ* 2019.
- Bell JB, Laptikhovskiy V, Barnes DKA, Benedet R, Bridges AE, Glass J, Glass W, Green R, Morley SA, Robertson S, Robson GR, Stanton H, Azzopardi F, Trueman CN, Yates O, Collins MA (2021) Life History and Ecology of Bluenose Warehou (*Hyperoglyphe antarctica*, Centrolophidae) in the Southern Atlantic. *Front Mar Sci* 8.
- Beng KC, Corlett RT (2020) Applications of environmental DNA (eDNA) in ecology and conservation: opportunities, challenges and prospects. *Biodiversity and Conservation* 29:2089–2121.
- Bernard ATF, Götz A (2012) Bait increases the precision in count data from remote underwater video for most subtidal reef fish in the warm-temperate Agulhas bioregion. *Marine Ecology Progress Series* 471:235–252.
- Biggs CR, Yeager LA, Bolser DG, Bonsell C, Dichiera AM, Hou Z, Keyser SR, Khursigara AJ, Lu K, Muth AF, Negrete B, Erisman BE (2020) Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. *Ecosphere* 11.

- Boettiger C, Lang DT, Wainwright PC (2012) Rfishbase: exploring, manipulating and visualizing FishBase data from R. *Journal of Fish Biology* 81:2030–2039.
- Bohmann K, Evans A, Gilbert MTP, Carvalho GR, Creer S, Knapp M, Yu DW, de Bruyn M (2014) Environmental DNA for wildlife biology and biodiversity monitoring. *Trends in Ecology and Evolution* 29:358–367.
- Boldt JL, Williams K, Rooper CN, Towler RH, Gauthier S (2018) Development of stereo camera methodologies to improve pelagic fish biomass estimates and inform ecosystem management in marine waters. *Fisheries Research* 198:66–77.
- Bond T, Partridge JC, Taylor MD, Cooper TF, McLean DL (2018) The influence of depth and a subsea pipeline on fish assemblages and commercially fished species. *PLOS ONE* 13:e0207703.
- Bongaerts P, Ridgway T, Sampayo EM, Hoegh-Guldberg O (2010) Assessing the “deep reef refugia” hypothesis: Focus on Caribbean reefs. *Coral Reefs* 29:309–327.
- Bongaerts P, Smith TB (2019) Beyond the “Deep Reef Refuge” Hypothesis: A Conceptual Framework to Characterize Persistence at Depth. p 881–895
- Bornt KR, McLean DL, Langlois TJ, Harvey ES, Bellchambers LM, Evans SN, Newman SJ (2015) Targeted demersal fish species exhibit variable responses to long-term protection from fishing at the Houtman Abrolhos Islands. *Coral Reefs* 34:1297–1312.
- Boussarie G, Bakker J, Wangensteen OS, Mariani S, Bonnin L, Juhel J-B, Kiszka JJ, Kulbicki M, Manel S, Robbins WD, Vigliola L, Mouillot D (2018) Environmental DNA illuminates the dark diversity of sharks. *Science Advances* 4:eaap9661.
- Boyer F, Mercier C, Bonin A, le Bras Y, Taberlet P, Coissac E (2016) Obitools: A unix-inspired software package for DNA metabarcoding. *Molecular Ecology Resources* 16:176–182.
- Brandl SJ, Rasher DB, Côté IM, Casey JM, Darling ES, Lefcheck JS, Duffy JE (2019) Coral reef ecosystem functioning: eight core processes and the role of biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment* 17:445–454.
- Cadima EL (2003) *Fish Stock Assessment Manual*. FAO, Rome.
- Cairns SD (2015) Stylasteridae (Cnidaria: Hydrozoa: Anthoathecata) of the New Caledonian Region. In: *Tropical Deep-Sea Benthos*. Publications

Scientifiques du Muséum (ed) Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, p 1–362

- Cambra M, Lara-Lizardi F, Peñaherrera-Palma C, Hearn A, Ketchum JT, Zarate P, Chacón C, Suárez-Moncada J, Herrera E, Espinoza M (2021) A first assessment of the distribution and abundance of large pelagic species at Cocos Ridge seamounts (Eastern Tropical Pacific) using drifting pelagic baited remote cameras. *PLoS ONE* 16.
- Capblancq J (1990) Nutrient dynamics and pelagic food web interactions in oligotrophic and eutrophic environments: an overview. *Hydrobiologia* 207:1–14.
- Cappo M, De'ath G, Speare P (2007) Inter-reef vertebrate communities of the Great Barrier Reef Marine Park determined by baited remote underwater video stations. *Marine Ecology Progress Series* 350:209–221.
- Cappo M, Harvey E, Malcolm H, Speare P (2003) Potential of video techniques to monitor diversity, abundance and size of fish in studies of marine protected areas. *Aquatic Protected Areas - what works best and how do we know? World Congress on Aquatic Protected Areas proceedings, Cairns, Australia, August 2002*:455–464.
- Cappo M, Speare P, De'ath G (2004) Comparison of baited remote underwater video stations (BRUVS) and prawn (shrimp) trawls for assessments of fish biodiversity in inter-reefal areas of the Great Barrier Reef Marine Park. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 302:123–152.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace JB, Larigauderie A, Srivastava DS, Naeem S (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59–67.
- Carney RS (1994) Consideration of the oasis analogy for chemosynthetic communities at Gulf of Mexico hydrocarbon vents. *Geo-Marine Letters* 14:149–159.
- CBD (2021) First draft of the post-2020 global biodiversity framework. Convention on Biological Diversity, UN environmental programme, Report CBD/WG2020/3/3:12 pages.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, Garcia A, Pringle RM, Palmer TM (2015) Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1:e1400253–e1400253.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Dirzo R (2017) Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and

- declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114:E6089–E6096.
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84:45–67.
- Chardy P, Chevillon C, Clavier J (1988) Major benthic communities of the south-west lagoon of New Caledonia. *Coral Reefs* 7:69–75.
- Cheal AJ, Emslie MJ, Currey-Randall LM, Heupel MR (2021) Comparability and complementarity of reef fish measures from underwater visual census (UVC) and baited remote underwater video stations (BRUVS). *Journal of Environmental Management* 289.
- Christin S, Hervet É, Lecomte N (2019) Applications for deep learning in ecology. *Methods in Ecology and Evolution* 10:1632–1644.
- Cinner JE, Huchery C, MacNeil MA, Graham NAJ, McClanahan TR, Maina J, Maire E, Kittinger JN, Hicks CC, Mora C, Allison EH, D’Agata S, Hoey A, Feary DA, Crowder L, Williams ID, Kulbicki M, Vigliola L, Wantiez L, Edgar G, Stuart-Smith RD, Sandin SA, Green AL, Hardt MJ, Beger M, Friedlander A, Campbell SJ, Holmes KE, Wilson SK, Brokovich E, Brooks AJ, Cruz-Motta JJ, Booth DJ, Chabanet P, Gough C, Tupper M, Ferse SCA, Sumaila UR, Mouillot D (2016) Bright spots among the world’s coral reefs. *Nature* 535:416–419.
- Cinner JE, McClanahan TR, Daw TM, Graham NAJ, Maina J, Wilson SK, Hughes TP (2009) Linking Social and Ecological Systems to Sustain Coral Reef Fisheries. *Current Biology* 19:206–212.
- Clua E, Legendre P, Vigliola L, Magron F, Kulbicki M, Sarramegna S, Labrosse P, Galzin R (2006) Medium scale approach (MSA) for improved assessment of coral reef fish habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 333:219–230.
- Coghlan AR, McLean DL, Harvey ES, Langlois TJ (2017) Does fish behaviour bias abundance and length information collected by baited underwater video? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 497:143–151.
- Collins RA, Wangensteen OS, O’Gorman EJ, Mariani S, Sims DW, Genner MJ (2018) Persistence of environmental DNA in marine systems. *Communications Biology* 1:1–11.
- Comte L, Cucherousset J, Boulêtreau S, Olden JD (2016) Resource partitioning and functional diversity of worldwide freshwater fish communities. *Ecosphere* 7.



- Conrady CR, Er Ş, Attwood CG, Roberson LA, de Vos L (2022) Automated detection and classification of southern African Roman seabream using mask R-CNN. *Ecological Informatics* 69.
- Costello MJ, Bouchet P, Boxshall G, Fauchald K, Gordon D, Hoeksema BW, Poore GCB, van Soest RWM, Stöhr S, Walter TC, Vanhoorne B, Decock W, Appeltans W (2013) Global Coordination and Standardisation in Marine Biodiversity through the World Register of Marine Species (WoRMS) and Related Databases. *PLoS ONE* 8:e51629.
- Costello MJ, Wilson S, Houlding B (2012) Predicting total global species richness using rates of species description and estimates of taxonomic effort. *Systematic Biology* 61:871–883.
- Courtilot V, Gaudemer Y (1996) Effects of mass extinctions on biodiversity. *Nature* 381:146–148.
- Currey-Randall LM, Cappo M, Simpfendorfer CA, Farabaugh NF, Heupel MR (2020) Optimal soak times for Baited Remote Underwater Video Station surveys of reef-associated elasmobranchs. *PLOS ONE* 15:e0231688.
- Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell H v., Field R, Guegan J-F, Hawkins BA, Kaufman DM, Kerr JT, Oberdorff T, O’Brien E, Turner JRG (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7:1121–1134.
- D’agata S, Mouillot D, Wantiez L, Friedlander AM, Kulbicki M, Vigliola L (2016) Marine reserves lag behind wilderness in the conservation of key functional roles. *Nature Communications* 7:12000.
- Dalzell P, Adams TJH, Polunin NVC (1997) Coastal fisheries in the Pacific Islands. *Oceanographic Literature Review* 44:516.
- Dalzell P, Preston GL (1992) Deep reef slope fishery resources of the South Pacific. South Pacific Commission, Noumea (New Caledonia).
- Danovaro R, Corinaldesi C, Dell’Anno A, Snelgrove PVR (2017) The deep-sea under global change. *Current Biology* 27:R461–R465.
- Danovaro R, Snelgrove PVR, Tyler P (2014) Challenging the paradigms of deep-sea ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 29:465–475.
- David G, Leopold M, Dumas PS, Ferraris J, Herrens Schmidt JB, Fontenelle G (2010) Integrated coastal zone management perspectives to ensure the sustainability of coral reefs in New Caledonia. *Marine Pollution Bulletin* 61:323–334.
- Deiner K, Yamanaka H, Bernatchez L (2021) The future of biodiversity monitoring and conservation utilizing environmental DNA. *Environmental DNA* 3:3–7.

- Don C, DeLong Jr (1973) Defining Biodiversity. *Wildlife society Bulletin* 24:738–749.
- Deng H, Ergu D, Liu F, Ma B, Cai Y (2021) An Embeddable Algorithm for Automatic Garbage Detection Based on Complex Marine Environment. *Sensors* 21:6391.
- Díaz S, Fargione J, Chapin FS, Tilman D (2006) Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLoS Biology* 4:e277.
- Dijkstra EW (1959) A Note on Two Problems in Connexion with Graphs. *Numerische Mathematik* 1:269–271.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science* (1979) 345:401–406.
- Doney SC, Ruckelshaus M, Emmett Duffy J, Barry JP, Chan F, English CA, Galindo HM, Grebmeier JM, Hollowed AB, Knowlton N, Polovina J, Rabalais NN, Sydeman WJ, Talley LD (2012) Climate change impacts on marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science* 4:11–37.
- Dorman SR, Harvey ES, Newman SJ (2012) Bait effects in sampling coral reef fish assemblages with stereo-BRUVs. *PLoS ONE* 7:1–12.
- van Dover CL (2000) *The Ecology of Deep-Sea Hydrothermal Vents*. Princeton University Press.
- Drazen JC, Sutton TT (2017) Dining in the Deep: The Feeding Ecology of Deep-Sea Fishes. *Annual Review of Marine Science* 9:337–366.
- Druffel ERM, Robison BH (1999) Is the Deep Sea on a Diet? *Science* (1979) 284:1139–1140.
- Duffy JE, Lefcheck JS, Stuart-Smith RD, Navarrete SA, Edgar GJ (2016) Biodiversity enhances reef fish biomass and resistance to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:6230–6235.
- Dulvy NK, Simpfendorfer CA, Davidson LNK, Fordham S v., Bräutigam A, Sant G, Welch DJ (2017) Challenges and Priorities in Shark and Ray Conservation. *Current Biology* 27:R565–R572.
- Durant SM, Pettorelli N, Bashir S, Woodroffe R, Wachter T, de Ornellas P, Ransom C, Abaigar T, Abdelgadir M, el Alqamy H, Beddiaf M, Belbachir F, Belbachir-Bazi A, Berbash AA, Beudels-Jamar R, Boitani L, Breitenmoser C, Cano M, Chardonnet P, Collen B, Cornforth WA, Cuzin F, Gerngross P, Haddane B, Hadjeloum M, Jacobson A, Jebali A, Lamarque F, Mallon D, Minkowski K, Monfort S, Ndoassal B, Newby J, Ngakoutou BE, Niagate B, Purchase G, Samaila S, Samna AK, Sillero-

- Zubiri C, Soutan AE, Stanley Price MR, Baillie JEM (2012) Forgotten Biodiversity in Desert Ecosystems. *Science* (1979) 336:1379–1380.
- Durant SM, Wacher T, Bashir S, Woodroffe R, de Ornellas P, Ransom C, Newby J, Abáigar T, Abdelgadir M, el Alqamy H, Baillie J, Beddief M, Belbachir F, Belbachir-Bazi A, Berbash AA, Bemadjim NE, Beudels-Jamar R, Boitani L, Breitenmoser C, Cano M, Chardonnet P, Collen B, Cornforth WA, Cuzin F, Gerngross P, Haddane B, Hadjeloum M, Jacobson A, Jebali A, Lamarque F, Mallon D, Minkowski K, Monfort S, Ndoassal B, Niagate B, Purchase G, Samaïla S, Samna AK, Sillero-Zubiri C, Soutan AE, Stanley Price MR, Pettorelli N (2014) Fiddling in biodiversity hotspots while deserts burn? Collapse of the Sahara's megafauna. *Diversity and Distributions* 20:114–122.
- Eduardo LN, Frédou T, Lira AS, Ferreira BP, Bertrand A, Ménard F, Frédou FL (2018) Identifying key habitat and spatial patterns of fish biodiversity in the tropical Brazilian continental shelf. *Continental Shelf Research* 166:108–118.
- Elith J, Leathwick JR, Hastie T (2008) A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77:802–813.
- Ellender BR, Becker A, Weyl OLF, Swartz ER (2012) Underwater video analysis as a non-destructive alternative to electrofishing for sampling imperilled headwater stream fishes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 22:58–65.
- Ellis DM, Demartini EE (1995) Evaluation of video camera technique for indexing abundances of juvenile pink snapper *Pristipomoides filamentosus*, and other Hawaiian insular shelf fishes. *Fishery Bulletin* 93:67–77.
- Emslie MJ, Cheal AJ, MacNeil MA, Miller IR, Sweatman HPA (2018) Reef fish communities are spooked by scuba surveys and may take hours to recover. *PeerJ* 6:e4886.
- van Etten J (2017) R Package gdistance: Distances and Routes on Geographical Grids. *Journal of Statistical Software* 76.
- Evans NT, Li Y, Renshaw MA, Olds BP, Deiner K, Turner CR, Jerde CL, Lodge DM, Lamberti GA, Pfrender ME (2017) Fish community assessment with eDNA metabarcoding: effects of sampling design and bioinformatic filtering. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 74:1362–1374.
- Fan J, Liu X, Wang X, Wang D, Han M (2020) Multi-Background Island Bird Detection Based on Faster R-CNN. *Cybernetics and Systems* 52:26–35.

- Feingold JS (2001) Responses of Three Coral Communities to the 1997-98 El Niño-Southern Oscillation: Galápagos Islands, Ecuador. *Bulletin of Marine Science* 69:61–77.
- Ferretti F, Worm B, Britten GL, Heithaus MR, Lotze HK (2010) Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology Letters* 13:1055–1071.
- Fisher R, O’Leary RA, Low-Choy S, Mengersen K, Knowlton N, Brainard RE, Caley MJ (2015) Species Richness on Coral Reefs and the Pursuit of Convergent Global Estimates. *Current Biology* 25:500–505.
- Fisher RB, Chen-Burger Y-H, Giordano D, Hardman L, Lin F-P (2016) Fish4Knowledge: Collecting and Analyzing Massive Coral Reef Fish Video Data. Fisher RB, Chen-Burger Y-H, Giordano D, Hardman L, Lin F-P (eds) Springer International Publishing, Cham.
- Fitzpatrick BM, Harvey ES, Heyward AJ, Twiggs EJ, Colquhoun J (2012) Habitat Specialization in Tropical Continental Shelf Demersal Fish Assemblages. *PLoS ONE* 7:e39634.
- Floeter SR, Bender MG, Siqueira AC, Cowman PF (2018) Phylogenetic perspectives on reef fish functional traits. *Biological Reviews* 93:131–151.
- de Forges BR, Koslow JA, Pooro GCB (2000) Diversity and endemism of the benthic seamount fauna in the southwest Pacific. *Nature* 405:944–947.
- Frank KT, Petrie B, Choi JS, Leggett WC (2005) Trophic Cascades in a Formerly Cod-Dominated Ecosystem. *Science* (1979) 308:1621–1623.
- Fricke R, Kulbicki M, Wantiez L (2011) Checklist of the fishes of New Caledonia, and their distribution in the Southwest Pacific Ocean (Pisces). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A*:341–463.
- García Molinos J, Halpern BS, Schoeman DS, Brown CJ, Kiessling W, Moore PJ, Pandolfi JM, Poloczanska ES, Richardson AJ, Burrows MT (2016) Climate velocity and the future global redistribution of marine biodiversity. *Nature Climate Change* 6:83–88.
- Gargan LM, Morato T, Pham CK, Finarelli JA, Carlsson JEL, Carlsson J (2017) Development of a sensitive detection method to survey pelagic biodiversity using eDNA and quantitative PCR: a case study of devil ray at seamounts. *Marine Biology* 164:1–9.
- Garlapati D, Charankumar B, Ramu K, Madeswaran P, Ramana Murthy M v. (2019) A review on the applications and recent advances in environmental DNA (eDNA) metagenomics. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology* 18:389–411.

- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220–227.
- Gaygusuz Ö, Gürsoy Ç, Özuluğ M, Tarkan AS, Acıpınar H, Bilge G, Filiz H (2006) Conversions of Total, Fork and Standard Length Measurements Based on 42 Marine and Freshwater Fish Species (from Turkish Waters). *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 6.
- Georgieva MN, Little CTS, Maslennikov V v., Glover AG, Ayupova NR, Herrington RJ (2021) The history of life at hydrothermal vents. *Earth-Science Reviews* 217.
- Girshick R (2015) Fast R-CNN. *Proceedings of the IEEE International Conference on Computer Vision*:1440–1448.
- Girshick R, Donahue J, Darrell T, Malik J (2014) Rich feature hierarchies for accurate object detection and semantic segmentation. *Proceedings of the IEEE Computer Society Conference on Computer Vision and Pattern Recognition*:580–587.
- Gladstone W, Lindfield S, Coleman M, Kelaher B (2012) Optimisation of baited remote underwater video sampling designs for estuarine fish assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 429:28–35.
- Goatley CHR, Brandl SJ (2017) Cryptobenthic reef fishes. *Current Biology* 27:R452–R454.
- Goetze JS, Langlois TJ, Egli DP, Harvey ES (2011) Evidence of artisanal fishing impacts and depth refuge in assemblages of Fijian reef fish. *Coral Reefs* 30:507–517.
- Goldberg CS, Turner CR, Deiner K, Klymus KE, Thomsen PF, Murphy MA, Spear SF, McKee A, Oyler-McCance SJ, Cornman RS, Laramie MB, Mahon AR, Lance RF, Pilliod DS, Strickler KM, Waits LP, Fremier AK, Takahara T, Herder JE, Taberlet P (2016) Critical considerations for the application of environmental DNA methods to detect aquatic species. *Methods in Ecology and Evolution* 7:1299–1307.
- Gomez C, Williams AJ, Nicol SJ, Mellin C, Loeun KL, Bradshaw CJA (2015) Species distribution models of tropical deep-sea snappers. *PLoS ONE* 10:1–17.
- Gonson C, Pelletier D, Gamp E, Preuss B, Jollit I, Ferraris J (2016) Decadal increase in the number of recreational users is concentrated in no-take marine reserves. *Marine Pollution Bulletin* 107:144–154.
- Green AL, Maypa AP, Almany GR, Rhodes KL, Weeks R, Abesamis RA, Gleason MG, Mumby PJ, White AT (2015) Larval dispersal and

- movement patterns of coral reef fishes, and implications for marine reserve network design. *Biological Reviews* 90:1215–1247.
- Griffin RA, Robinson GJ, West A, Gloyne-Phillips IT, Unsworth RKF (2016) Assessing fish and motile fauna around offshore windfarms using stereo baited video. *PLoS ONE* 11:1–15.
- Guareschi S, Bilton DT, Velasco J, Millán A, Abellán P (2015) How well do protected area networks support taxonomic and functional diversity in non-target taxa? The case of Iberian freshwaters. *Biological Conservation* 187:134–144.
- 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:e26735.
- Hall SJ (2002) The continental shelf benthic ecosystem: Current status, agents for change and future prospects. *Environmental Conservation* 29:350–374.
- Halpern BS, Frazier M, Afflerbach J, Lowndes JS, Micheli F, O’Hara C, Scarborough C, Selkoe KA (2019) Recent pace of change in human impact on the world’s ocean. *Scientific Reports* 9:11609.
- Hansen BK, Bekkevold D, Clausen LW, Nielsen EE (2018) The sceptical optimist: challenges and perspectives for the application of environmental DNA in marine fisheries. *Fish and Fisheries* 19:751–768.
- Harris PT, Macmillan-Lawler M, Rupp J, Baker EK (2014) Geomorphology of the oceans. *Marine Geology* 352:4–24.
- Harrison JB, Sunday JM, Rogers SM (2019) Predicting the fate of eDNA in the environment and implications for studying biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286:20191409.
- Harvey ES, Cappo M, Butler JJ, Hall N, Kendrick GA (2007) Bait attraction affects the performance of remote underwater video stations in assessment of demersal fish community structure. *Marine Ecology Progress Series* 350:245–254.
- Harvey ES, Cappo M, Kendrick GA, McLean DL (2013) Coastal fish assemblages reflect geological and oceanographic gradients within an Australian zootone. *PLoS ONE* 8:1–17.
- Harvey MG, Bravo GA, Claramunt S, Cuervo AM, Derryberry GE, Battilana J, Seeholzer GF, McKay JS, O’Meara BC, Faircloth BC, Edwards S v., Pérez-Emán J, Moyle RG, Sheldon FH, Aleixo A, Smith BT, Chesser RT, Silveira LF, Cracraft J, Brumfield RT, Derryberry EP (2020) The

- evolution of a tropical biodiversity hotspot. *Science* (1979) 370:1343–1348.
- Hastie T, Tibshirani R, Friedman J (2009) *The Elements of Statistical Learning*. Springer New York, New York, NY.
- Hatcher BG (1990) Coral reef primary productivity. A hierarchy of pattern and process. *Trends in Ecology & Evolution* 5:149–155.
- Heithaus Michael R, Wirsing AJ, Dill LM (2012) The ecological importance of intact top-predator populations: a synthesis of 15 years of research in a seagrass ecosystem. *Marine and Freshwater Research* 63:1039.
- Hemingson CR, Bellwood DR (2018) Biogeographic patterns in major marine realms: function not taxonomy unites fish assemblages in reef, seagrass and mangrove systems. *Ecography* 41:174–182.
- Henderson C, Olds A, Lee S, Gilby B, Maxwell P, Connolly R, Stevens T (2017) Marine reserves and seascape context shape fish assemblages in seagrass ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 566:135–144.
- Heupel MR, Simpfendorfer CA, Fitzpatrick R (2010) Large-scale movement and reef fidelity of grey reef sharks. *PLoS ONE* 5:1–5.
- Hiddink JG, Jennings S, Sciberras M, Szostek CL, Hughes KM, Ellis N, Rijnsdorp AD, McConnaughey RA, Mazor T, Hilborn R, Collie JS, Pitcher CR, Amoroso RO, Parma AM, Suuronen P, Kaiser MJ (2017) Global analysis of depletion and recovery of seabed biota after bottom trawling disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114:8301–8306.
- Hoekstra JM, Boucher TM, Ricketts TH, Roberts C (2004) Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 8:23–29.
- Holmlund CM, Hammer M (1999) Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological Economics* 29:253–268.
- Hooykaas MJD, Schilthuizen M, Albers CJ, Smeets I (2022) Species identification skills predict in-depth knowledge about species. *PLOS ONE* 17:e0266972.
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) INEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7:1451–1456.
- Huang H, Zhou H, Yang X, Zhang L, Qi L, Zang AY (2019) Faster R-CNN for marine organisms detection and recognition using data augmentation. *Neurocomputing* 337:372–384.

- Hughes TP, Barnes ML, Bellwood DR, Cinner JE, Cumming GS, Jackson JBC, Kleypas J, van de Leemput IA, Lough JM, Morrison TH, Palumbi SR, van Nes EH, Scheffer M (2017) Coral reefs in the Anthropocene. *Nature* 546:82–90.
- Hughes TP, Bellwood DR, Connolly SR (2002) Biodiversity hotspots, centres of endemism, and the conservation of coral reefs. *Ecology Letters* 5:775–784.
- Ierodiaconou D, Schimel ACG, Kennedy D, Monk J, Gaylard G, Young M, Diesing M, Rattray A (2018) Combining pixel and object based image analysis of ultra-high resolution multibeam bathymetry and backscatter for habitat mapping in shallow marine waters. *Marine Geophysical Research* 39:271–288.
- Jalal A, Salman A, Mian A, Shortis M, Shafait F (2020) Fish detection and species classification in underwater environments using deep learning with temporal information. *Ecological Informatics* 57.
- Januchowski-Hartley FA, Vigliola L, Maire E, Kulbicki M, Mouillot D (2020) Low fuel cost and rising fish price threaten coral reef wilderness. *Conservation Letters* 13:1–9.
- Jensen MR, Sigsgaard EE, Ávila M de P, Agersnap S, Brenner-Larsen W, Sengupta ME, Xing Y, Krag MA, Knudsen SW, Carl H, Møller PR, Thomsen PF (2022) Short-term temporal variation of coastal marine eDNA. *Environmental DNA*.
- Juhel J-B, Vigliola L, Mouillot D, Kulbicki M, Letessier TB, Meeuwig JJ, Wantiez L (2018) Reef accessibility impairs the protection of sharks. *Journal of Applied Ecology* 55:673–683.
- Kaennel M (1998) Biodiversity: A Diversity in Definition. In: *Forestry Science*. p 71–81
- Kalogeiton V, Ferrari V, Schmid C (2016) Analysing Domain Shift Factors between Videos and Images for Object Detection. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 38:2327–2334.
- Kaplan A, Haenlein M (2019) Siri, Siri, in my hand: Who’s the fairest in the land? On the interpretations, illustrations, and implications of artificial intelligence. *Business Horizons* 62:15–25.
- Kareiva P, Marvier M (2003) Conserving Biodiversity Coldspots: Recent calls to direct conservation funding to the world’s biodiversity hotspots may be bad investment advice. 91:344–351.
- Keith DA, Ferrer-paris JR, Nicholson E, Kingsford RT (2020) IUCN Global Ecosystem Typology 2.0: descriptive profiles for biomes and ecosystem



- functional groups. Keith DA, Ferrer-Paris JR, Nicholson E, Kingsford RT (eds) IUCN, International Union for Conservation of Nature.
- Kenk VC, Wilson BR (1985) A new mussel (*Bivalvia*, *Mytilidae*) from hydrothermal vents in the Galapagos Rift zone. *Malacologia* 26:253–271.
- Keppel G, van Niel KP, Wardell-Johnson GW, Yates CJ, Byrne M, Mucina L, Schut AGT, Hopper SD, Franklin SE (2012) Refugia: Identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 21:393–404.
- Kindsvater HK, Dulvy NK, Horswill C, Juan-Jordá MJ, Mangel M, Matthiopoulos J (2018) Overcoming the Data Crisis in Biodiversity Conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 33:676–688.
- Klein CJ, Brown CJ, Halpern BS, Segan DB, McGowan J, Beger M, Watson JEM (2015) Shortfalls in the global protected area network at representing marine biodiversity. *Scientific Reports* 5:1–7.
- Knowlton N, Brainard RE, Fisher R, Moews M, Plaisance L, Caley MJ (2010) Coral Reef Biodiversity. In: *Life in the World's Oceans*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK, p 65–78
- Krizhevsky A, Sutskever I, Hinton GE (2012) ImageNet Classification with Deep Convolutional Neural Networks. *Adv Neural Inf Process Syst* 25.
- Kulbicki M (1991) Comparaisons entre empoisonnements à la roténone et comptages en plongée pour l'estimation de la densité et la biomasse de peuplements de poissons coralliens = Comparisons between rotenone poisonings and visual counts for density and biomass estimates of coral reef fish populations. In: *Comptes rendus du congrès de l'International Society for Reef Studies (Nouméa, 14-18 novembre 1990)*. Université Française du Pacifique, Papeete, p 105–112
- Kulbicki M (1998) How the acquired behaviour of commercial reef fishes may influence the results obtained from visual censuses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 222:11–30.
- Kulbicki M, Mou-Tham G, Thollot P, Wantiez L (1993) Length-weight relationships of fish from the lagoon of New Caledonia. *Naga, the ICLARM Quarterly* 16:26–30.
- Kulbicki M, Parravicini V, Bellwood DR, Arias-González E, Chabanet P, Floeter SR, Friedlander A, McPherson J, Myers RE, Vigliola L, Mouillot D (2013) Global biogeography of reef fishes: A hierarchical quantitative delineation of regions. *PLoS ONE* 8.

- Kvile KØ, Taranto GH, Pitcher TJ, Morato T (2014) A global assessment of seamount ecosystems knowledge using an ecosystem evaluation framework. *Biological Conservation* 173:108–120.
- Langlois T, Goetze J, Bond T, Monk J, Abesamis RA, Asher J, Barrett N, Bernard ATF, Bouchet PJ, Birt MJ, Cappo M, Currey-Randall LM, Driessen D, Fairclough D v., Fullwood LAF, Gibbons BA, Harasti D, Heupel MR, Hicks J, Holmes TH, Huveneers C, Ierodiaconou D, Jordan A, Knott NA, Lindfield S, Malcolm HA, McLean D, Meekan M, Miller D, Mitchell PJ, Newman SJ, Radford B, Rolim FA, Saunders BJ, Stowar M, Smith ANH, Travers MJ, Wakefield CB, Whitmarsh SK, Williams J, Harvey ES (2020) A field and video annotation guide for baited remote underwater stereo-video surveys of demersal fish assemblages. *Methods in Ecology and Evolution* 11:1401–1409.
- Langlois TJ, Anderson MJ, Babcock RC (2005) Reef-associated predators influence adjacent soft-sediment communities. *Ecology* 86:1508–1519.
- Langlois TJ, Fitzpatrick BR, Fairclough D v., Wakefield CB, Hesp SA, McLean DL, Harvey ES, Meeuwig JJ (2012) Similarities between Line Fishing and Baited Stereo-Video Estimations of Length-Frequency: Novel Application of Kernel Density Estimates. *PLoS ONE* 7:1–9.
- Langlois TJ, Harvey ES, Fitzpatrick B, Meeuwig JJ, Shedrawi G, Watson DL (2010) Cost-efficient sampling of fish assemblages: Comparison of baited video stations and diver video transects. *Aquatic Biology* 9:155–168.
- Langlois TJ, Newman SJ, Cappo M, Harvey ES, Rome BM, Skepper CL, Wakefield CB (2015) Length selectivity of commercial fish traps assessed from in situ comparisons with stereo-video: Is there evidence of sampling bias? *Fisheries Research* 161:145–155.
- Langsdorf S, Löscke S, Möller V, Okem A (2022) *Climate Change 2022 Impacts, Adaptation and Vulnerability Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.*
- Langseth B, Syslo J, Yau A, Kapur M, Brodziak J (2018) Stock assessment for the main Hawaiian Islands Deep 7 bottomfish complex in 2018, with catch projections through 2022. NOAA Tech Memo NMFS-PIFSC-69:217.
- Larsen BB, Miller EC, Rhodes MK, Wiens JJ (2017) Inordinate Fondness Multiplied and Redistributed: the Number of Species on Earth and the New Pie of Life. *The Quarterly Review of Biology* 92:229–265.

- Lavelle JW, Mohn C (2010) Motion, Commotion, and Biophysical Connections at Deep Ocean Seamounts. *Source: Oceanography* 23:90–103.
- LeCun Y, Bengio Y, Hinton G (2015) Deep learning. *Nature* 521:436–444.
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical ecology: second English edition.*
- Leinonen R, Akhtar R, Birney E, Bower L, Cerdeno-Tarraga A, Cheng Y, Cleland I, Faruque N, Goodgame N, Gibson R, Hoad G, Jang M, Pakseresht N, Plaister S, Radhakrishnan R, Reddy K, Sobhany S, ten Hoopen P, Vaughan R, Zalunin V, Cochrane G (2011) The European Nucleotide Archive. *Nucleic Acids Research* 39:D28–D31.
- Leitner AB, Durden JM, Smith CR, Klingberg ED, Drazen JC (2021) Synphobranchid eel swarms on abyssal seamounts: Largest aggregation of fishes ever observed at abyssal depths. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 167:103423.
- Leitner AB, Neuheimer AB, Drazen JC (2020) Evidence for long-term seamount-induced chlorophyll enhancements. *Scientific Reports* 10:1–10.
- de Leo FC, Smith CR, Rowden AA, Bowden DA, Clark MR (2010) Submarine canyons: hotspots of benthic biomass and productivity in the deep sea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277:2783–2792.
- Letessier TB, Juhel JB, Vigliola L, Meeuwig JJ (2015) Low-cost small action cameras in stereo generates accurate underwater measurements of fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 466:120–126.
- Letessier TB, Mouillot D, Bouchet PJ, Vigliola L, Fernandes MC, Thompson C, Boussarie G, Turner J, Juhel J-B, Maire E, Caley MJ, Koldewey HJ, Friedlander A, Sala E, Meeuwig JJ (2019) Remote reefs and seamounts are the last refuges for marine predators across the Indo-Pacific. *PLOS Biology* 17:e3000366.
- Lin T-Y, Maire M, Belongie S, Hays J, Perona P, Ramanan D, Dollár P, Zitnick CL (2014) Microsoft COCO: Common Objects in Context. p 740–755
- Lindfield SJ, Harvey ES, Halford AR, McIlwain JL (2016) Mesophotic depths as refuge areas for fishery-targeted species on coral reefs. *Coral Reefs* 35:125–137.
- Lindfield SJ, McIlwain JL, Harvey ES (2014) Depth Refuge and the Impacts of SCUBA Spearfishing on Coral Reef Fishes. *PLoS ONE* 9:92628.
- Littler MM, Littler DS, Dennis Hanisak M (1991) Deep-water rhodolith distribution, productivity, and growth history at sites of formation and

- subsequent degradation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 150:163–182.
- Locey KJ, Lennon JT (2016) Scaling laws predict global microbial diversity. *Proc Natl Acad Sci U S A* 113:5970–5975.
- Loeun K, Williams A, Mellin C, Bradshaw C, Allain V, Ducrocq M, Nicol S (2012) Eléments pour la gestion durable des stocks de vivaneaux profonds de Nouvelle-Calédonie. Programme ZONECO:90.
- Loeun KL, Goldstien S, Gleeson D, Nicol SJ, Bradshaw CJA (2014) Limited genetic structure among broad-scale regions for two commercially harvested, tropical deep-water snappers in New Caledonia. *Fisheries Science* 80:13–19.
- Lopez-Marcano S, Brown CJ, Sievers M, Connolly RM (2021) The slow rise of technology: Computer vision techniques in fish population connectivity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 31:210–217.
- Lotze HK, Tittensor DP, Bryndum-Buchholz A, Eddy TD, Cheung WWL, Galbraith ED, Barange M, Barrier N, Bianchi D, Blanchard JL, Bopp L, Büchner M, Bulman CM, Carozza DA, Christensen V, Coll M, Dunne JP, Fulton EA, Jennings S, Jones MC, Mackinson S, Maury O, Niiranen S, Oliveros-Ramos R, Roy T, Fernandes JA, Schewe J, Shin YJ, Silva TAM, Steenbeek J, Stock CA, Verley P, Volkholz J, Walker ND, Worm B (2019) Global ensemble projections reveal trophic amplification of ocean biomass declines with climate change. *Proc Natl Acad Sci U S A* 116:12907–12912.
- Lowry M, Folpp H, Gregson M, Suthers I (2012) Comparison of baited remote underwater video (BRUV) and underwater visual census (UVC) for assessment of artificial reefs in estuaries. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 416–417:243–253.
- MacNeil MA, Chapman DD, Heupel M, Simpfendorfer CA, Heithaus M, Meekan M, Harvey E, Goetze J, Kiszka J, Bond ME, Currey-Randall LM, Speed CW, Sherman CS, Rees MJ, Udyawer V, Flowers KI, Clementi G, Valentin-Albanese J, Gorham T, Adam MS, Ali K, Pina-Amargós F, Angulo-Valdés JA, Asher J, Barcia LG, Beaufort O, Benjamin C, Bernard ATF, Berumen ML, Bierwagen S, Bonnema E, Bown RMK, Bradley D, Brooks E, Brown JJ, Buddo D, Burke P, Cáceres C, Cardeñosa D, Carrier JC, Caselle JE, Charloo V, Claverie T, Clua E, Cochran JEM, Cook N, Cramp J, D’Alberto B, de Graaf M, Dornhege M, Estep A, Fanovich L, Farabough NF, Fernando D, Flam AL, Floros C, Fourqurean V, Garla R, Gastrich K, George L, Graham R, Guttridge T, Hardenstine RS, Heck S, Henderson AC, Hertler H, Hueter R, Johnson M, Jupiter S, Kasana D,

- Kessel ST, Kiilu B, Kirata T, Kuguru B, Kyne F, Langlois T, Lédée EJI, Lindfield S, Luna-Acosta A, Maggs J, Manjaji-Matsumoto BM, Marshall A, Matich P, McCombs E, McLean D, Meggs L, Moore S, Mukherji S, Murray R, Kaimuddin M, Newman SJ, Nogués J, Obota C, O'Shea O, Osuka K, Papastamatiou YP, Perera N, Peterson B, Ponzio A, Prasetyo A, Quamar LMS, Quinlan J, Ruiz-Abierno A, Sala E, Samoilyis M, Schärer-Umpierre M, Schlaff A, Simpson N, Smith ANH, Sparks L, Tanna A, Torres R, Travers MJ, van Zinnicq Bergmann M, Vigliola L, Ward J, Watts AM, Wen C, Whitman E, Wirsing AJ, Wothke A, Zarza-González E, Cinner JE (2020) Global status and conservation potential of reef sharks. *Nature* 583:801–806.
- Mahé F, Rognes T, Quince C, de Vargas C, Dunthorn M (2015) Swarm v2: highly-scalable and high-resolution amplicon clustering. *PeerJ* 3:e1420.
- Maire E, Cinner J, Velez L, Huchery C, Mora C, Dagata S, Vigliola L, Wantiez L, Kulbicki M, Mouillot D (2016) How accessible are coral reefs to people? A global assessment based on travel time. *Ecology Letters* 19:351–360.
- Malcolm HA, Schultz AL, Sachs P, Johnstone N, Jordan A (2015) Decadal changes in the abundance and length of snapper (*Chrysophrys auratus*) in subtropical marine sanctuaries. *PLoS ONE* 10.
- Mandal R, Connolly RM, Schlacher TA, Stantic B (2018) Assessing fish abundance from underwater video using deep neural networks. In: *2018 International Joint Conference on Neural Networks (IJCNN)*. IEEE, p 1–6
- Mannocci L, Villon S, Chaumont M, Guellati N, Mouquet N, Iovan C, Vigliola L, Mouillot D (2022) Leveraging social media and deep learning to detect rare megafauna in video surveys. *Conservation Biology* 36:1–11.
- Marchese C (2015) Biodiversity hotspots: A shortcut for a more complicated concept. *Global Ecology and Conservation* 3:297–309.
- Marques V, Castagné P, Polanco A, Borrero-Pérez GH, Hocdé R, Guérin PÉ, Juhel JB, Velez L, Loiseau N, Letessier TB, Bessudo S, Valentini A, Dejean T, Mouillot D, Pellissier L, Villéger S (2021) Use of environmental DNA in assessment of fish functional and phylogenetic diversity. *Conservation Biology* 35:1944–1956.
- Marques V, Guérin PÉ, Rocle M, Valentini A, Manel S, Mouillot D, Dejean T (2020) Blind assessment of vertebrate taxonomic diversity across spatial scales by clustering environmental DNA metabarcoding sequences. *Ecography* 43:1779–1790.

- Martin M (2011) Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet J* 17:10.
- Mathon L, Marques V, Mouillot D, Albouy C, Andrello M, Baletaud F, Borrero-Pérez GH, Dejean T, Edgar GJ, Grondin J, Guerin P-E, Hocdé R, Juhel J-B, Kadarusman, Maire E, Mariani G, McLean M, Polanco F. A, Pouyaud L, Stuart-Smith RD, Sugeha HY, Valentini A, Vigliola L, Vimono IB, Pellissier L, Manel S (2022) Cross-ocean patterns and processes in fish biodiversity on coral reefs through the lens of eDNA metabarcoding. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289.
- McCauley DJ, Pinsky ML, Palumbi SR, Estes JA, Joyce FH, Warner RR (2015) Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science* (1979) 347:1255641–1255641.
- McClanahan TR, Graham NAJ, MacNeil MA, Muthiga NA, Cinner JE, Bruggemann JH, Wilson SK (2011) Critical thresholds and tangible targets for ecosystem-based management of coral reef fisheries. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108:17230–17233.
- McClenaghan B, Fahner N, Cote D, Chawarski J, McCarthy A, Rajabi H, Singer G, Hajibabaei M (2020) Harnessing the power of eDNA metabarcoding for the detection of deep-sea fishes. *PLoS ONE* 15:e0236540.
- McMahon KW, Berumen ML, Thorrold SR (2012) Linking habitat mosaics and connectivity in a coral reef seascape. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:15372–15376.
- McNeil M, Finn J, Nothdurft LD, Pearse AR, Webster JM, Roland Pitcher C (2021) Inter-reef Halimeda algal habitats within the Great Barrier Reef support a distinct biotic community and high biodiversity. *Nature Ecology & Evolution* 5:647–655.
- Mcneil MA (2016) New constraints on the spatial distribution and morphology of the Halimeda bioherms of the Great Barrier Reef , Australia. *Coral Reefs* 35:1343–1355.
- Mittermeier RA, Turner WR, Larsen FW, Brooks TM, Gascon C (2011) Biodiversity Hotspots. Zochos FE, Habel JC (eds) Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Miya M, Sato Y, Fukunaga T, Sado T, Poulsen JY, Sato K, Minamoto T, Yamamoto S, Yamanaka H, Araki H, Kondoh M, Iwasaki W (2015) MiFish, a set of universal PCR primers for metabarcoding environmental DNA from fishes: detection of more than 230 subtropical marine species. *R Soc Open Sci* 2:150088.

- Momigliano P, Jokinen H, Fraimout A, Florin A-B, Norkko A, Merilä J (2017) Extraordinarily rapid speciation in a marine fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114:6074–6079.
- Moore CH, Drazen JC, Kelley CD, Misa WFXE (2013) Deepwater marine protected areas of the main Hawaiian Islands: Establishing baselines for commercially valuable bottomfish populations. *Marine Ecology Progress Series* 476:167–183.
- Morato T, Hoyle SD, Allain V, Nicol SJ (2010) Seamounts are hotspots of pelagic biodiversity in the open ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:9707–9711.
- Morato T, Watson R, Pitcher TJ, Pauly D (2006) Fishing down the deep. *Fish and Fisheries* 7:24–34.
- Mouillot D, Villegier S, Parravicini V, Kulbicki M, Arias-Gonzalez JE, Bender M, Chabanet P, Floeter SR, Friedlander A, Vigliola L, Bellwood DR (2014) Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:13757–13762.
- Moura RL, Abieri ML, Castro GM, Carlos-Júnior LA, Chiroque-Solano PM, Fernandes NC, Teixeira CD, Ribeiro F v., Salomon PS, Freitas MO, Gonçalves JT, Neves LM, Hackradt CW, Felix-Hackradt F, Rolim FA, Motta FS, Gadig OBF, Pereira-Filho GH, Bastos AC (2021) Tropical rhodolith beds are a major and belittled reef fish habitat. *Scientific Reports* 11.
- Moutopoulos DK, Stergiou KI (2002) Length-weight and length-length relationships of fish species from the Aegean Sea (Greece). *Journal of Applied Ichthyology* 18:200–203.
- Mumby PJ, Hastings A (2008) The impact of ecosystem connectivity on coral reef resilience. *Journal of Applied Ecology* 45:854–862.
- Murgia M, Fiamma M, Barac A, Deligios M, Mazzarello V, Paglietti B, Cappuccinelli P, Al-Qahtani A, Squartini A, Rubino S, Al-Ahdal MN (2019) Biodiversity of fungi in hot desert sands. *Microbiologyopen* 8:e00595.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Myers R a, Baum JK, Shepherd TD, Powers SP, Peterson CH (2007) Cascading Effects of the Loss of Apex Predatory Sharks from a Coastal Ocean. *Science* (1979) 315:1846–1850.

- Newman SJ, Williams AJ, Wakefield CB, Nicol SJ, Taylor BM, O'Malley JM (2016) Review of the life history characteristics, ecology and fisheries for deep-water tropical demersal fish in the Indo-Pacific region. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 26:537–562.
- Nyström M, Folke C, Moberg F (2000) Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology & Evolution* 15:413–417.
- Ogram A, Sayler GS, Barkay T (1987) The extraction and purification of microbial DNA from sediments. *Journal of Microbiological Methods* 7:57–66.
- Osgood GJ, McCord ME, Baum JK (2019) Using baited remote underwater videos (BRUVs) to characterize chondrichthyan communities in a global biodiversity hotspot. *PLOS ONE* 14:e0225859.
- Palomares MLD, Froese R, Derrick B, Meeuwig JJ, Noël SL, Tsui G, Woroniak J, Zeller D, Pauly D (2020) Fishery biomass trends of exploited fish populations in marine ecoregions, climatic zones and ocean basins. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 243.
- Pante E, France SC, Gey D, Cruaud C, Samadi S (2015) An inter-ocean comparison of coral endemism on seamounts: The case of *Chrysogorgia*. *Journal of Biogeography* 42:1907–1918.
- Parravicini V, Kulbicki M, Bellwood DR, Friedlander AM, Arias-Gonzalez JE, Chabanet P, Floeter SR, Myers R, Vigliola L, D'Agata S, Mouillot D (2013) Global patterns and predictors of tropical reef fish species richness. *Ecography* 36:1254–1262.
- Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R., Torres Jr F. (1998) Fishing down the food webs. *Science* 279:860–863.
- Pauly D, Zeller D (2016) Catch reconstructions reveal that global marine fisheries catches are higher than reported and declining. *Nat Commun* 7:10244.
- Payne JL, Bush AM, Heim NA, Knope ML, McCauley DJ (2016) Ecological selectivity of the emerging mass extinction in the oceans. *Science* (1979) 353:1284–1286.
- Payri CE, Allain V, Aucan J, David C, David V, Dutheil C, Loubersac L, Menkes C, Pelletier B, Pestana G (2019) New Caledonia. In: *World Seas: An Environmental Evaluation*. Elsevier, p 593–618
- Pearson R, Stevens T (2015) Distinct cross-shelf gradient in mesophotic reef fish assemblages in subtropical eastern Australia. *Marine Ecology Progress Series* 532:185–196.



- Pecl GT, Araújo MB, Bell JD, Blanchard J, Bonebrake TC, Chen IC, Clark TD, Colwell RK, Danielsen F, Evengård B, Falconi L, Ferrier S, Frusher S, Garcia RA, Griffis RB, Hobday AJ, Janion-Scheepers C, Jarzyna MA, Jennings S, Lenoir J, Linnetved HI, Martin VY, McCormack PC, McDonald J, Mitchell NJ, Mustonen T, Pandolfi JM, Pettorelli N, Popova E, Robinson SA, Scheffers BR, Shaw JD, Sorte CJB, Strugnell JM, Sunday JM, Tuanmu MN, Vergés A, Villanueva C, Wernberg T, Wapstra E, Williams SE (2017) Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* (1979) 355.
- Pelletier B (2007) Geology of the New Caledonia region and its implications for the study of the New Caledonian biodiversity. In: *Compendium of marine species from New Caledonia : second edition*. IRD, Nouméa, p 19–32
- Pettorelli N, Owen HJF, Duncan C (2016) How do we want Satellite Remote Sensing to support biodiversity conservation globally? *Methods in Ecology and Evolution* 7:656–665.
- Pimm SL, Raven P (2000) Biodiversity. Extinction by numbers. *Nature* 403:843–845.
- Pittman SJ, Monaco ME, Friedlander AM, Legare B, Nemeth RS, Kendall MS, Poti M, Clark RD, Wedding LM, Caldow C (2014) Fish with chips: Tracking reef fish movements to evaluate size and connectivity of Caribbean marine protected areas. *PLoS ONE* 9.
- Plaisance L, Caley MJ, Brainard RE, Knowlton N (2011) The diversity of coral reefs: What are we missing? *PLoS ONE* 6.
- van der Plas F (2019) Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews* 94:brv.12499.
- Polanco Fernández A, Marques V, Fopp F, Juhel J, Borrero-Pérez GH, Cheutin M, Dejean T, González Corredor JD, Acosta-Chaparro A, Hocdé R, Eme D, Maire E, Spescha M, Valentini A, Manel S, Mouillot D, Albouy C, Pellissier L (2021) Comparing environmental DNA metabarcoding and underwater visual census to monitor tropical reef fishes. *Environmental DNA* 3:142–156.
- Porteiro FM, Gomes-Pereira JN, Pham CK, Tempera F, Santos RS (2013) Distribution and habitat association of benthic fish on the Condor seamount (NE Atlantic, Azores) from in situ observations. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 98:114–128.
- Preez C du, Curtis JMR, Clarke ME (2016) The structure and distribution of benthic communities on a shallow seamount (Cobb Seamount, Northeast Pacific Ocean). *PLoS ONE* 11.

- Price A (2002) Simultaneous “hotspots” and “coldspots” of marine biodiversity and implications for global conservation. *Marine Ecology Progress Series* 241:23–27.
- Priede IG, Bergstad OA, Miller PI, Vecchione M, Gebruk A, Falkenhaus T, Billett DSM, Craig J, Dale AC, Shields MA, Tilstone GH, Sutton TT, Gooday AJ, Inall ME, Jones DOB, Martinez-Vicente V, Menezes GM, Niedzielski T, Sigurdsson T, Rothe N, Rogacheva A, Alt CHS, Brand T, Abell R, Brierley AS, Cousins NJ, Crockard D, Hoelzel AR, Høines Å, Letessier TB, Read JF, Shimmield T, Cox MJ, Galbraith JK, Gordon JDM, Horton T, Neat F, Lorance P (2013) Does Presence of a Mid-Ocean Ridge Enhance Biomass and Biodiversity? *PLoS ONE* 8.
- Prioul F, Laplante J-F, Chavance P, Fabry L (2021) Bilan statistique annuel de la pêche côtière professionnelle de Nouvelle-Calédonie. Nouméa.
- Purvis A, Hector A (2000) Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405:212–219.
- R Core Team (2021) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramdani M, Elkhiafi N, Flower RJ (2009) Lakes of Africa: North of Sahara. *Encyclopedia of Inland Waters*:544–554.
- Reaka ML, Rodgers PJ, Kudla AU (2008) Patterns of biodiversity and endemism on Indo-West Pacific coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:11474–11481.
- Reis-Filho JA, Schmid K, Harvey ES, Giarrizzo T (2019) Coastal fish assemblages reflect marine habitat connectivity and ontogenetic shifts in an estuary-bay-continental shelf gradient. *Marine Environmental Research* 148:57–66.
- Ren S, He K, Girshick R, Sun J (2015) Faster R-CNN: Towards Real-Time Object Detection with Region Proposal Networks. In: *Advances in Neural Information Processing Systems*. Cortes C, Lawrence N, Lee D, Sugiyama M, Garnett R (eds) Curran Associates, Inc.
- Richards BL, Smith SG, Ault JS, Dinardo GT, Kobayashi D, Domokos R, Anderson J, Taylor J, Misa W, Giuseffi L, Rollo A, Merritt D, Drazen JC, Clarke ME, Tam C (2016) Design and implementation of a bottomfish fishery-independent survey in the Main Hawaiian Islands. NOAA Technical Memorandum NMFS-PIFSC 53:66.
- Richardson LE, Graham NAJ, Hoey AS (2017a) Cross-scale habitat structure driven by coral species composition on tropical reefs. *Scientific Reports* 7:7557.

- Richardson LE, Graham NAJ, Pratchett MS, Hoey AS (2017b) Structural complexity mediates functional structure of reef fish assemblages among coral habitats. *Environmental Biology of Fishes* 100:193–207.
- Ripple WJ, Wolf C, Newsome TM, Betts MG, Ceballos G, Courchamp F, Hayward MW, van Valkenburgh B, Wallach AD, Worm B (2019) Are we eating the world's megafauna to extinction? *Conservation Letters*:1–10.
- Roberts CM, McClean CJ, Veron JEN, Hawkins JP, Allen GR, McAllister DE, Mittermeier CG, Schueler FW, Spalding M, Wells F, Vynne C, Werner TB (2002) Marine Biodiversity Hotspots and Conservation Priorities for Tropical Reefs. *Science* (1979) 295:1280–1284.
- Rocha LA, Bowen BW (2008) Speciation in coral-reef fishes. *Journal of Fish Biology* 72:1101–1121.
- Rogers A, Blanchard JL, Mumby PJ (2014) Vulnerability of coral reef fisheries to a loss of structural complexity. *Current Biology* 24:1000–1005.
- Rogers AD (2018) The Biology of Seamounts: 25 Years on. In: *Advances in Marine Biology*. p 137–224
- Rognes T, Flouri T, Nichols B, Quince C, Mahé F (2016) VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics. *PeerJ* 4:e2584.
- le Roux JJ, Hui C, Castillo ML, Iriondo JM, Keet JH, Khapugin AA, Médail F, Rejmánek M, Theron G, Yannelli FA, Hirsch H (2019) Recent Anthropogenic Plant Extinctions Differ in Biodiversity Hotspots and Coldspots. *Current Biology* 29:2912–2918.e2.
- Rowden AA, Dower JF, Schlacher TA, Consalvey M, Clark MR (2010a) Paradigms in seamount ecology: Fact, fiction and future. *Marine Ecology* 31:226–241.
- Rowden AA, Schlacher TA, Williams A, Clark MR, Stewart R, Althaus F, Bowden DA, Consalvey M, Robinson W, Dowdney J (2010b) A test of the seamount oasis hypothesis: Seamounts support higher epibenthic megafaunal biomass than adjacent slopes. *Marine Ecology* 31:95–106.
- Ruppert JLW, Travers MJ, Smith LL, Fortin MJ, Meekan MG (2013) Caught in the Middle: Combined Impacts of Shark Removal and Coral Loss on the Fish Communities of Coral Reefs. *PLoS ONE* 8:1–9.
- Russell DJ, McDougall AJ (2005) Movement and juvenile recruitment of mangrove jack, *Lutjanus argentimaculatus* (Forsskål), in northern Australia. *Marine and Freshwater Research* 56:465.
- Sainte-Marie B, Hargrave BT (1987) Estimation of scavenger abundance and distance of attraction to bait. *Marine Biology* 94:431–443.

- Salman A, Jalal A, Shafait F, Mian A, Shortis M, Seager J, Harvey E (2016) Fish species classification in unconstrained underwater environments based on deep learning. *Limnology and Oceanography: Methods* 14:570–585.
- Salmerón F, Báez J, Macías D, Fernandez-Peralta L, Ramos A (2015) Rapid fish stock depletion in previously unexploited seamounts: the case of *Beryx splendens* from the Sierra Leone Rise (Gulf of Guinea). *African Journal of Marine Science* 37:405–409.
- Samadi S, Bottan L, Macpherson E, de Forges BR, Boisselier MC (2006) Seamount endemism questioned by the geographic distribution and population genetic structure of marine invertebrates. *Marine Biology* 149:1463–1475.
- Sambrook K, Hoey AS, Andréfouët S, Cumming GS, Duce S, Bonin MC (2019) Beyond the reef: The widespread use of non-reef habitats by coral reef fishes. *Fish and Fisheries* 20:903–920.
- Schmid K, Reis-Filho JA, Harvey E, Giarrizzo T (2017) Baited remote underwater video as a promising nondestructive tool to assess fish assemblages in clearwater Amazonian rivers: testing the effect of bait and habitat type. *Hydrobiologia* 784:93–109.
- Schneider S, Taylor GW, Kremer S (2018) Deep Learning Object Detection Methods for Ecological Camera Trap Data. In: *2018 15th Conference on Computer and Robot Vision (CRV)*. IEEE, p 321–328
- Schnell IB, Bohmann K, Gilbert MTP (2015) Tag jumps illuminated - reducing sequence-to-sample misidentifications in metabarcoding studies. *Molecular Ecology Resources* 15:1289–1303.
- Schobernd ZH, Bacheler NM, Conn PB (2014) Examining the utility of alternative video monitoring metrics for indexing reef fish abundance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 71:464–471.
- Schramm KD, Harvey ES, Goetze JS, Travers MJ, Warnock B, Saunders BJ (2020a) A comparison of stereo-BRUV, diver operated and remote stereo-video transects for assessing reef fish assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 524:151273.
- Schramm KD, Marnane MJ, Elsdon TS, Jones C, Saunders BJ, Goetze JS, Driessen D, Fullwood LAF, Harvey ES (2020b) A comparison of stereo-BRUVs and stereo-ROV techniques for sampling shallow water fish communities on and off pipelines. *Marine Environmental Research* 162:105198.
- Schramm KD, Marnane MJ, Elsdon TS, Jones CM, Saunders BJ, Newman SJ, Harvey ES (2021) Fish associations with shallow water subsea pipelines

- compared to surrounding reef and soft sediment habitats. *Scientific Reports* 11:1–15.
- Sedell JR, Reeves GH, Hauer FR, Stanford JA, Hawkins CP (1990) Role of refugia in recovery from disturbances: Modern fragmented and disconnected river systems. *Environmental Management* 14:711–724.
- Sekachev B, Manovich N, Zhavoronkov A (2019) Computer Vision Annotation Tool. Zenodo.
- Sheaves M, Bradley M, Herrera C, Mattone C, Lennard C, Sheaves J, Konovalov DA (2020) Optimizing video sampling for juvenile fish surveys: Using deep learning and evaluation of assumptions to produce critical fisheries parameters. *Fish and Fisheries* 21:1259–1276.
- Shin KJ (2016) Robot Fish Tracking Control using an Optical Flow Object-detecting Algorithm. *IEIE Transactions on Smart Processing and Computing* 5:375–382.
- Shom-IRD (2021) MNT bathymétrique de façade de la Nouvelle-Calédonie (projet TSUCAL).
- Sih T, Daniell J, Bridge T, Beaman R, Cappo M, Kingsford M (2019) Deep-Reef Fish Communities of the Great Barrier Reef Shelf-Break: Trophic Structure and Habitat Associations. *Diversity (Basel)* 11:26.
- Smith TB, Kark S, Schneider CJ, Wayne RK, Moritz C (2001) Biodiversity hotspots and beyond: the need for preserving environmental transitions. *Trends in Ecology & Evolution* 16:431.
- Soulé ME (1985) What is Conservation Biology? *BioScience* 35:727–734.
- Spalding M, Burke L, Wood SA, Ashpole J, Hutchison J, zu Ermgassen P (2017) Mapping the global value and distribution of coral reef tourism. *Marine Policy* 82:104–113.
- Stat M, Huggett MJ, Bernasconi R, DiBattista JD, Berry TE, Newman SJ, Harvey ES, Bunce M (2017) Ecosystem biomonitoring with eDNA: metabarcoding across the tree of life in a tropical marine environment. *Scientific Reports* 7:12240.
- Stat M, John J, DiBattista JD, Newman SJ, Bunce M, Harvey ES (2019) Combined use of eDNA metabarcoding and video surveillance for the assessment of fish biodiversity. *Conservation Biology* 33:196–205.
- Staudigel H, Koppers A, Lavelle JW, Pitcher T, Shank T (2010) Defining the Word “Seamount.” *Oceanography* 23:20–21.
- Stekhoven DJ, Buhlmann P (2012) MissForest: non-parametric missing value imputation for mixed-type data. *Bioinformatics* 28:112–118.

- Stuart-Smith RD, Bates AE, Lefcheck JS, Duffy JE, Baker SC, Thomson RJ, Stuart-Smith JF, Hill NA, Kininmonth SJ, Airoidi L, Becerro MA, Campbell SJ, Dawson TP, Navarrete SA, Soler GA, Strain EMA, Willis TJ, Edgar GJ (2013) Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature* 501:539–542.
- Taberlet P, Bonin A, Zinger L, Coissac E (2018) *Environmental DNA*. Oxford University Press.
- Taberlet P, Coissac E, Hajibabaei M, Rieseberg LH (2012) *Environmental DNA*. *Molecular Ecology* 21:1789–1793.
- Taylor RB, Willis TJ (1998) Relationships amongst length, weight and growth of north-eastern New Zealand reef fishes. *Marine and Freshwater Research* 49:255–260.
- Thibault M, Houlbrequé F, Duprey NN, Choisnard N, Gillikin DP, Meunier V, Benzoni F, Ravache A, Lorrain A (2022) Seabird-Derived Nutrients Supply Modulates the Trophic Strategies of Mixotrophic Corals. *Front Mar Sci* 8.
- Thomsen PF, Willerslev E (2015) *Environmental DNA - An emerging tool in conservation for monitoring past and present biodiversity*. *Biological Conservation* 183.
- Thrush SF, Dayton PK (2002) Disturbance to Marine Benthic Habitats by Trawling and Dredging: Implications for Marine Biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:449–473.
- Tillin H, Hiddink J, Jennings S, Kaiser M (2006) Chronic bottom trawling alters the functional composition of benthic invertebrate communities on a sea-basin scale. *Marine Ecology Progress Series* 318:31–45.
- Tittensor DP, Mora C, Jetz W, Lotze HK, Ricard D, Berghe E vanden, Worm B (2010) Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature* 466:1098–1101.
- Tribot A-S, Carabeux Q, Deter J, Claverie T, Villéger S, Mouquet N (2018) Confronting species aesthetics with ecological functions in coral reef fish. *Scientific Reports* 8:11733.
- Tseng C-H, Kuo Y-F (2020) Detecting and counting harvested fish and identifying fish types in electronic monitoring system videos using deep convolutional neural networks. *ICES Journal of Marine Science* 77:1367–1378.
- Valentini A, Taberlet P, Miaud C, Civade R, Herder J, Thomsen PF, Bellemain E, Besnard A, Coissac E, Boyer F, Gaboriaud C, Jean P, Poulet N, Roset N, Copp GH, Geniez P, Pont D, Argillier C, Baudoin J-M, Peroux T, Crivelli

- AJ, Olivier A, Acqueberge M, le Brun M, Møller PR, Willerslev E, Dejean T (2016) Next-generation monitoring of aquatic biodiversity using environmental DNA metabarcoding. *Molecular Ecology* 25:929–942.
- Vandepitte L, Vanhoorne B, Decock W, Vranken S, Lanssens T, Dekeyzer S, Verfaillie K, Horton T, Kroh A, Hernandez F, Mees J (2018) A decade of the World Register of Marine Species – General insights and experiences from the Data Management Team: Where are we, what have we learned and how can we continue? *PLOS ONE* 13:e0194599.
- Vellend M, Cornwell WK, Magnuson-Ford K, Mooers AØ (2011) Measuring phylogenetic biodiversity. In: *Biological Diversity: frontiers in measurement and assessment*. p 194–207
- Veron JEN, Devantier LM, Turak E, Green AL, Kininmonth S, Stafford-Smith M, Peterson N (2009) Delineating the Coral Triangle. *Galaxea, Journal of Coral Reef Studies* 11:91–100.
- Villéger S, Brosse S, Mouchet M, Mouillot D, Vanni MJ (2017) Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences* 79:783–801.
- Villon S, Chaumont M, Subsol G, Villéger S, Claverie T, Mouillot D (2016) Coral Reef Fish Detection and Recognition in Underwater Videos by Supervised Machine Learning: Comparison Between Deep Learning and HOG+SVM Methods. p 160–171
- Villon S, Iovan C, Mangeas M, Claverie T, Mouillot D, Villéger S, Vigliola L (2021) Automatic underwater fish species classification with limited data using few-shot learning. *Ecological Informatics* 63:101320.
- Villon S, Mouillot D, Chaumont M, Darling ES, Subsol G, Claverie T, Villéger S (2018) A Deep learning method for accurate and fast identification of coral reef fishes in underwater images. *Ecological Informatics* 48:238–244.
- Villon S, Mouillot D, Chaumont M, Subsol G, Claverie T, Villéger S (2020) A new method to control error rates in automated species identification with deep learning algorithms. *Scientific Reports* 10:10972.
- Virly S (1997) Les pêches profondes réalisées dans la zone économique de nouvelle-calédonie : synthèse des données de 1970 à 1995. Programme ZONECO.
- Wakefield CB, Williams AJ, Fisher EA, Hall NG, Hesp SA, Halafihi T, Kaltavara J, Vourey E, Taylor BM, O'Malley JM, Nicol SJ, Wise BS, Newman SJ (2020) Variations in life history characteristics of the deep-water giant ruby snapper (*Etelis* sp.) between the Indian and Pacific Oceans and application of a data-poor assessment. *Fisheries Research* 230:105651.

- Wall DH (2007) Global change tipping points: Above- and below-ground biotic interactions in a low diversity ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362:2291–2306.
- Wang S, Yan Z, Hänfling B, Zheng X, Wang P, Fan J, Li J (2021) Methodology of fish eDNA and its applications in ecology and environment. *Science of the Total Environment* 755.
- Watson DL, Harvey ES, Fitzpatrick BM, Langlois TJ, Shedrawi G (2010) Assessing reef fish assemblage structure: How do different stereo-video techniques compare? *Marine Biology* 157:1237–1250.
- Wellington CM, Harvey ES, Wakefield CB, Langlois TJ, Williams A, White WT, Newman SJ (2018) Peak in biomass driven by larger-bodied meso-predators in demersal fish communities between shelf and slope habitats at the head of a submarine canyon in the south-eastern Indian Ocean. *Continental Shelf Research* 167:55–64.
- Werner AD, Sharp HK, Galvis SC, Post VEA, Sinclair P (2017) Hydrogeology and management of freshwater lenses on atoll islands: Review of current knowledge and research needs. *Journal of Hydrology* 551:819–844.
- West KM, Stat M, Harvey ES, Skepper CL, DiBattista JD, Richards ZT, Travers MJ, Newman SJ, Bunce M (2020) EDNA metabarcoding survey reveals fine-scale coral reef community variation across a remote, tropical island ecosystem. *Molecular Ecology* 29:1069–1086.
- Whitford WG (1997) Desertification and animal biodiversity in the desert grasslands of North America. *Journal of Arid Environments* 37:709–720.
- Whitmarsh SK, Fairweather PG, Huveneers C (2017) What is Big BRUVver up to? Methods and uses of baited underwater video. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 27:53–73.
- Williams A, Schlacher TA, Rowden AA, Althaus F, Clark MR, Bowden DA, Stewart R, Bax NJ, Consalvey M, Kloser RJ (2010) Seamount megabenthic assemblages fail to recover from trawling impacts. *Marine Ecology* 31:183–199.
- Williams AJ, Nicol SJ, Bentley N, Starr PJ, Newman SJ, McCoy MA, Kinch J, Williams PG, Magron F, Pilling GM, Bertram I, Batty M (2012) International workshop on developing strategies for monitoring data-limited deepwater demersal line fisheries in the Pacific Ocean. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22:527–531.
- Williams JJ, Papastamatiou YP, Caselle JE, Bradley D, Jacoby DMP (2018) Mobile marine predators: An understudied source of nutrients to coral



- reefs in an unfished atoll. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285.
- Willis TJ (2001) Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *Journal of Fish Biology* 59:1408–1411.
- Woolley SNC, Tittensor DP, Dunstan PK, Guillera-Arroita G, Lahoz-Monfort JJ, Wintle BA, Worm B, O’Hara TD (2016) Deep-sea diversity patterns are shaped by energy availability. *Nature* 533:393–396.
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, Sala E, Selkoe KA, Stachowicz JJ, Watson R (2006) Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* (1979) 314:787–790.
- Xu W, Matzner S (2018) Underwater Fish Detection Using Deep Learning for Water Power Applications. In: *2018 International Conference on Computational Science and Computational Intelligence (CSCI)*. IEEE, p 313–318
- Yamamoto S, Masuda R, Sato Y, Sado T, Araki H, Kondoh M, Minamoto T, Miya M (2017) Environmental DNA metabarcoding reveals local fish communities in a species-rich coastal sea. *Scientific Reports* 7:1–12.
- Yesson C, Clark MR, Taylor ML, Rogers AD (2011) The global distribution of seamounts based on 30 arc seconds bathymetry data. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 58:442–453.
- Zarco-Perello S, Enríquez S (2019) Remote underwater video reveals higher fish diversity and abundance in seagrass meadows, and habitat differences in trophic interactions. *Scientific Reports* 9:1–11.
- Zeppilli D, Bongiorno L, Santos RS, Vanreusel A (2014) Changes in nematode communities in different physiographic sites of the Condor Seamount (North-East Atlantic Ocean) and adjacent sediments. *PLoS ONE* 9.
- Zhang R, Li S, Ji G, Zhao X, Li J, Pan M (2021) Survey on Deep Learning-Based Marine Object Detection. *Journal of Advanced Transportation* 2021:1–18.
- Zhao R, Li C, Ye S, Fang X (2019) Butterfly recognition based on Faster R-CNN. In: *Journal of Physics: Conference Series*. Institute of Physics Publishing
- Zhou Z-H (2012) Ensemble methods: foundations and algorithms. CRC press.
- Zintzen V, Anderson MJ, Roberts CD, Harvey ES, Stewart AL, Struthers CD (2012) Diversity and Composition of Demersal Fishes along a Depth

Gradient Assessed by Baited Remote Underwater Stereo-Video. PLoS ONE 7:e48522.







## Annexes











Photo recto : Photo sous-marine d'une tortue verte dans le lagon de Nouméa. © Florian Baletaud



**Annexe 1** : Tableau des espèces de vivaneaux répertoriées en Nouvelle-Calédonie. Le groupe correspond à la résolution la plus intégratrice pour les trois provinces de Nouvelle-Calédonie. Photos obtenues à partir de la base de données [Fishbase](https://www.fishbase.org/) ou autrement indiqué.

Espèce	Nom commun	Groupe	Photo
<i>Pristipomoides filamentosus</i>	Vivaneau rose	Vivaneaux blancs	
<i>Pristipomoides flavipinnis</i>	Vivaneau jaune	Vivaneaux blancs	
<i>Pristipomoides multidentis</i>	Vivaneau poulet	Vivaneaux blancs	
<i>Pristipomoides zonatus</i>	Vivaneau rayé	Vivaneaux blancs	
<i>Pristipomoides argyrogrammicus</i>	Vivanette/ Vivaneau à réseau d'argent	Vivaneaux blancs	
<i>Pristipomoides auricilla</i>	Vivaneau à tâches jaunes	Vivaneaux blancs	

Espèce	Nom commun	Groupe	Photo
<i>Pristipomoides sieboldii</i>	Vivaneau lavande	Vivaneaux blancs	
<i>Parapristipomoides squamimaxillaris</i>	Vivaneau à queue jaune/ Vivaneau écailleux	Vivaneaux blancs	
<i>Aphareus rutilans</i>	Lantanier	Vivaneaux blancs	
<i>Etelis carbunculus</i>	Chien rouge	Vivaneaux rouges	 <i>Andrews et al (2016)</i>
<i>Etelis boweni.</i>	Chien rouge	Vivaneaux rouges	 <i>Andrews et al (2016)</i>
<i>Etelis coruscans</i>	Vivaneau flamme	Vivaneaux rouges	
<i>Etelis radiosus</i>	Vivaneau pâle	Vivaneaux rouges	

Espèce	Nom commun	Groupe	Photo
			<i>Fishes of National Park of American Samoa</i>
<i>Randallichthys filamentosus</i>	Vivaneau de Randall	Vivaneaux blancs	

## **Annexe 2 : Protocole de comptage des vidéos issues des S-BRUVS partagé avec l'ensemble des acteurs ayant participé au traitement des vidéos récoltées durant la thèse**

# Protocole traitement vidéo EventMeasure

## 1. Préambule

Pour traiter des vidéos BRUVS, vous avez besoin de :

- Disque externe avec stations vidéos BRUVS
- Clé USB EventMeasure
- Logiciel EventMeasure

Le dossier reçu et structuré qui contient ce guide dispose des dossiers et fichiers requis pour l'utilisation d'Event.

### **ATTENTION :**

S'assurer que les vidéos sont converties avec le bon format (.MP4, .AVI), à la bonne résolution (1920x1080 ou 1440x1080) et font une durée satisfaisante (60mns, 120mns). Une conversion dans un mauvais format peut obliger à traiter deux fois.

Sur le disque externe, les vidéos sont disponibles dans les dossiers de chaque station. Un dossier type contient les vidéos de droites et de gauche d'une station. Les vidéos de gauche et de droite doivent se retrouver dans ce même répertoire.

Si les vidéos de gauche et droite sont dans des sous-dossiers (e.g. LEFT, RIGHT), il faut les déplacer/remonter dans le dossier de la station. Il est pratique de renommer les vidéos avec un « R » en préfixe pour les vidéos de droite et un « L » pour les vidéos de gauches (eg. RStationxx01.mp4, Rstationxx02.mp4...). Ainsi les vidéos resteront classées dans l'ordre (eg. videoStation25\_1R, videoStation25\_2R, videoStation25\_3R, videoStation25\_1L, videoStation25\_2L, videoStation25\_3L, SM00101\_Left, FB0010101\_left).

## 2. Tableau d'avancement du traitement vidéo

Un tableau Excel regroupe la liste des vidéos à traiter. Il est mis à disposition et doit être impérativement complété au fur et à mesure du traitement vidéo :

<https://docs.google.com/spreadsheets/d/1GTzxlSDa39c87ORScksn4Q7XOyaq7bu5tejy30FQhr8/edit?usp=sharing>

- Les colonnes de **A à T** sont réservées à l'opérateur des métadonnées de chaque vidéo.
  - Ces colonnes permettront d'informer l'opérateur MaxN et taille des vidéos à traiter ou non.
  - Si une vidéo ne dispose pas de ses métadonnées, contacter le responsable des vidéos
  - Elles ne doivent **PAS** être modifiées par tout autre personne non désignée par la colonne K « Operateur\_MetaDonnee »
- Les colonnes **U à AB** sont à remplir par l'opérateur MaxN
  - Elles regroupent les informations relatives au comptage et à son avancement.



- Ex : Colonne Y : Frame\_Seabed = numéro de frame du point « Seabed » (cf. 5)
- Prendre exemple sur les vidéos déjà traitées

- Les colonnes **AC à AI** sont à remplir par l'opérateur Taille

- Les colonnes **AJ à AM** indique la localisation des fichiers eMOBs. La dernière colonne « Temps de traitement » est intéressante si il est possible de mesurer le temps utilisé pour le traitement de chaque vidéo

## 1. Configuration d'EventMeasure

- Installer/mettre à jour EventMeasure (ATTENTION : Ne pas brancher la clé USB EventMeasure) :

- Aller sur <https://www.seagis.com.au/download.php>.
- Télécharger la dernière version de EventMeasure (64 bit Windows Only pour ordinateurs récents)
- (**ATTENTION** : en cas de mise à jour, désinstaller en premier l'ancienne version du logiciel)
- Lancer l'exécutable et installer le logiciel

En cas de doute sur la version 32 ou 64 bits pour Windows 10 : Allez dans Paramètres -> Système -> Informations système Chercher la ligne « Type de système »

Pour les versions antérieures à Windows 10, en cas d'erreur au lancement, se référer au lien suivant :

[https://www.seagis.com.au/old\\_windows.html](https://www.seagis.com.au/old_windows.html)

Un package supplémentaire peut avoir besoin d'être installé.

- Brancher la clé USB de licence EventMeasure

- Ouvrir EventMeasure

**Si pas de clé USB EventMeasure** mais une licence digitale :

- Ouvrir EventMeasure. Un message d'erreur apparait avec la dernière phrase : « *Do you have a supplied key information to enter ?* ». Cliquer sur « oui »

- Rentrer le code de la clé numérique

## 2. Créer et sauvegarder un fichier de données EventMeasure « EMObs »

- Créer un nouveau fichier de mesure : *Measurement* -> *New measurement file*

- Déclarer le fichier contenant la liste des espèces :

- *Measurement* -> *Attributes* -> *Edit/Load species files*
- Double-clic sur *Species file* et sélectionner le fichier *Species\_file\_NewCaledonia\_Fricke2011XFishbase\_09-20\_cleaned.txt*
- Le fichier espèce sera enregistré et n'aura pas besoin d'être déclaré à chaque fois (vérifier cependant de temps à autre que le bon fichier est chargé avant de commencer à compter).

Le *species file* se trouve dans le dossier « *Species\_file* » du dossier EventMeasure attribué.

- Entrer les informations de la Station :

- *Measurement -> Information fields -> Edit field value...*

*Pour rentrer des valeurs sur un « field » donné, il faut cliquer 2 fois sur le field, puis saisir :*

- *OpCode* : Cliquer 2 fois puis saisir le nom de la station. C'est ce nom qui sortira à l'export (ne pas mettre d'espace, d'accent, de signes spéciaux. Remettre le même nom qui définit la station (ex: Station08, SM00101, FB0010101)
- *Tape Reader* : Saisir les initiales de l'opérateur (ex: JB)
- *Depth* : profondeur (facultatif)
- Click sur "close dialog"

REMARQUE : il est possible de rentrer des « fields » personnalisés. Pour cela, faire *Measurement -> Information fields -> Edit field name pour nommer les champs libres, puis Measurement -> Information fields -> Edit field value pour remplir ces champs avec des valeurs*

- Déclarer le répertoire contenant les vidéos de la station :

- *Picture -> Set picture directory*
- Sélectionner le dossier contenant les vidéos de la station

### **Rappels :**

- Les vidéos sont en général sur un disque dur
- Les vidéos de gauche et de droite doivent être dans le même répertoire
- Il est pratique de renommer les vidéos avec un « R » en préfixe pour les vidéos de droite et un « L » pour les vidéos de gauches (eg. RStationxx01.mp4, Rstationxx02.mp4...) . Ainsi les vidéos resteront classées dans l'ordre.

- Charger la vidéo ou la séquence de vidéos de gauche :

- *Picture -> Define movie sequence -> Add file(s)*
- Sélectionner la vidéo s'il n'y a qu'une vidéo à gauche, ou sélectionner toutes les vidéos de la séquence de vidéo gauche si séquence (cliquer 1ere vidéo, touche Maj, click dernière vidéo) -> OK
- *Picture -> Load picture...* et sélectionner la vidéo de gauche ou la première vidéo de la séquence de vidéo gauche (ex: StationXXL ou LStationXX\_01)

En général, le tableau de *movie sequence* s'ouvre tout seul si on charge la première sans avoir défini la séquence. Néanmoins, lorsqu'on ouvre un ancien eMOBS existant, il est possible de devoir re-déclarer les vidéos.

- Sauvegarder le fichier .EMObs :

- *Measurement -> Save*

- Sélectionner le répertoire « eMOBS\_files/MaxN »
- Donner le nom de station (La station correspond au nom du dossier de la station, ex : Station25, SM00101, FB0010101)
- Enregistrer

Un fichier .EMObs a été créé dans le répertoire des eMOBS/MaxN. C'est dans ce fichier que les mesures seront consignées. Il faudra régulièrement sauvegarder ce fichier en faisant Measurement->Save->Enregistrer (sans changer le nom du fichier) afin que les données en cours de collecte ne soient pas perdues si le logiciel plante. Par défaut, le logiciel sauvegarde automatiquement toutes les quelques minutes un fichier StationWW.EMObs\_AUTO. Ce fichier peut être utilisé pour une restauration si le programme plante et que vous n'avez pas sauvegardé. NE PAS OUBLIER DE SAUVEGARDER LE FICHIER LORSQUE TOUTES LES DONNEES ONT ETE COLLECTEES (afin de ne pas se mélanger les pinceaux avec les fichiers « auto »).

## 1. Traitement de la vidéo gauche - pointage pour abondance MaxN

Par convention, on utilise la vidéo de gauche pour relever les espèces/abondances (MaxN). La vidéo de droite est utilisée pour mesurer les tailles et sert d'assurance en cas de problème avec la vidéo de gauche. Il est néanmoins possible d'inverser, mais plus compliqué au traitement (pour la taille, il faudra cliquer la vidéo de gauche en premier toujours, et elle se trouvera sur l'écran de droite si inversion...).

**PRINCIPE :** Il va falloir lire toute la vidéo et placer des points sur « tous » les poissons. Comme c'est impossible, on met un point sur une espèce la première fois où on la voit. Si elle apparaît à nouveau plus tard dans la vidéo mais que le nombre d'individus est le même, inutile de cliquer à nouveau. Par contre, s'il y a plus d'individus, alors mettre un nouveau point. Il peut également être intéressant de mettre un point sur une espèce à nouveau si le ou les individus sont bien placés pour la mesure de taille (au centre de l'image et près de la caméra). Dans ce cas, ne pas hésiter à rajouter des points même s'il n'y a pas plus d'individus.

- Pour visionner la vidéo :

- Cliquer sur « play movie » (mode lecture) jusqu'à l'endroit souhaité
- Cliquer sur « close player and update position » (Cela quitte le mode lecture)
- Ajouter tous les points de la vidéo (voir ci-dessous)
- Si séquence de vidéos, alors traiter la première vidéo, puis charger la suivante (Picture – Load picture OU à partir de la dernière image de première vidéo, cliquer sur la flèche droite à côté de « Play movie » pour charger automatiquement la prochaine vidéo de la séquence), la traiter, etc jusqu'à que toutes les vidéos de la séquence soient traitées.

- Placer un point :

- Être hors mode lecteur
- *Clic droit* sur l'endroit de l'image où il y a la cible puis cliquer sur *Add point*
- Pour **modifier un point**, clic droit sur le point et *Edit attributes...*

- Point « Synchro » :

Placer un point au moment de la **synchronisation** (clap de mains ou clap avec carton) ; ne rien saisir dans les cases des attributs du point sauf "**Synchro**" dans la case "Comment"

- Point « Seabed » :

- Placer un point au moment où le BRUVS touche le fond. Ne rien saisir dans les cases d'attributs sauf "**Seabed**" dans la case "Comment"
- Sur l'image contenant le point "**Seabed**" faire clic droit sur l'image et cliquer: *Period definitions-> Add new period start -> Enter new period name* : "**OneHour**" (ou autre durée en fonction stratégie échantillonnage). Lorsque la vidéo sera lue, deux temps seront affichés, le temps de la vidéo (zéro au début de la vidéo), et le temps de la période (zéro au début de la période). Si séquence de plusieurs vidéos, alors le temps vidéo et le temps période utiliseront toujours comme référence la première frame de la première vidéo et la frame du seabed respectivement.

- Points « poissons » :

- S'il y a **plusieurs poissons de la même espèce**, on peut placer un point sur un individu et saisir le nombre de poissons présents dans l'attribut "Number". On peut également faire plusieurs points, cad 1 point par individu avec "Number"= 1. Dans les deux cas, EventMeasure calculera la MaxN correctement (à condition, bien sur que tous les points soient sur la même image).
- Pour les **petits poissons très nombreux**, utiliser la méthode **1point, number=x**
- Pour les **gros poissons pas trop nombreux** (ex:requins), utiliser la méthode **x points, number=1**. Pour cela le click droit « **add point, identical to last** » est très pratique.
- Si un poisson nécessite une **identification**, ne pas mettre de nom d'espèce/ordre/famille mais "**ID**" dans la case « comment ». Un taxonomiste pourra vous aider en revenant sur ces points « ID » (Pensez à prendre une capture d'écran ! Se référer à l'astuce « Protocole sauvegarde image »).
- Si un poisson est identifiable mais que **l'identification est incertaine**, mettre les noms d'espèces/genre/famille mais ajouter "**ID**" dans la case "comment"
- Pour les requins ou poissons où l'on souhaite différencier le sexe et le stade de croissance (adulte/juvenile): "Stage"= M/F/AD/J dans l'encart de création de point
- Si une espèce n'est pas présente dans le fichier *Species file*. Mettre en commentaire le nom de l'espèce. Contacter le responsable vidéo. Il mettra à jour le fichier qui sera réenvoyé. Il faudra le redéclarer et l'espèce sera disponible dans la liste EventMeasure.

- Point « End » :

- Lorsque la période indiquera **60 min** (ou autre durée en fonction de la stratégie échantillonnage), faire un nouveau point : "**End**" à l'instar du point "**Seabed**"

Fin traitement :

Lorsque la vidéo ou toutes les séquences vidéo d'une station ont été traitées, ENREGISTRER le fichier EMObs (toujours dans le répertoire « MaxN »). Ce fichier pourra être utilisé pour l'export des données abondance (MaxN) et points, et réouvert (ou copié/renommé/réouvert) pour mesurer les tailles.

Penser à sauvegarder régulièrement le fichier EMObs !

Ne pas oublier de mettre à jour le tableau d'avancement de traitement des vidéos

### **Quelques astuces :**

- Cliquer sur "Toggle view" agrandit l'image (pour traitement 1 vidéo) ou passe en affichage réduit (traitement 2 vidéos simultanées)
- Appuyer sur la touche "**espace**" du clavier **lance le lecteur de vidéo**. En mode lecteur, "espace" fait un **arrêt sur image**. Appuyer une fois sur "**entrée**" **fait quitter le lecteur** et met l'image au moment de l'arrêt (équivalent close player and update position).
- En mode lecture, appuyer sur les **flèches du clavier** fait **passer d'une frame à l'autre** (pratique pour capter un moment précis).
- En mode lecture, **pour accélérer/ralentir la vitesse de lecture**, jouer avec "**rate**".
- Hors du mode lecture, double cliquer sur une ligne du tableau "**Data**" **ramènera à l'image où ce point a été placé (si la vue est « point », mais idem si la vue est Nmax ou 3D)**.
- **MaxN**= nombre maximum d'individus d'une espèce donnée sur une image de la vidéo. **Proxy de l'abondance**
- L'opérateur peut traiter MaxN et taille en simultané. Il faut alors charger les deux images et les synchroniser dès le début

-Pour zoomer sur l'image régler le zoom dans le menu déroulant puis, sur l'image (hors mode lecteur), maintenir appuyer la touche "Ctrl" du clavier en bouger la souris vers l'avant

### ***Protocole sauvegarde image sur EventMeasure:***

- Pour sauvegarder une image : clic droit sur image (hors mode lecture) -> *save as jpeg*
  - Il est recommandé de sauvegarder une image pour chaque nouvelle espèce observée. Préférence pour les images les plus nettes et distinctives. Ne pas hésiter à prendre plusieurs photos.
  - Bien identifier l'image avec un nom de fichier complet :  
NomdeStation\_Site\_NomdeFichierVideo\_Right/Left\_NumerodeFrame\_Espece/titrePhoto.jpg
- Ex : SM00207\_Nepoui\_GOPR0097\_left\_59301\_2\_Gymnocranius\_oblongus\_FISHtoID.jpeg

Ces informations sont essentielles pour retrouver l'origine de la photo. « FishToID » permet de rajouter un « Tag » pour cibler les photos des espèces qui ont besoin d'être validées par un expert taxonomiste.

-Si une **séquence particulière** doit être sauvegardée : clic droit sur l'image (hors mode lecture) -> Export Avi... -> choisir la durée de la séquence. Le codec Xvid doit être sélectionné (**ATTENTION** ne fonctionne pas avec des vidéos sous format **MP4**. Il faut ouvrir la vidéo dans un logiciel tiers (Windows Photos ou autre) et retrouver la séquence à extraire).

## 1. Traitement de la vidéo - taille (et autres mesures 3D)

Par défaut EventMeasure ouvre les dernières vidéos. Par conséquent, si les tailles sont traitées dans la foulée des MaxN, alors il ne sera pas utile de déclarer les vidéos gauches. Elles seront déjà déclarées. Dans le cas contraire, il faudra déclarer toutes les vidéos. C'est dans cette situation que l'on se place (on fait les MaxN de toutes les stations, puis on mesure les tailles en réouvrant les EMObs plus tard).

- Créer un répertoire « eMOBs\_Taille », copier le fichier StationXX.EMObs du répertoire « eMOBs\_MaxN », le coller dans le répertoire « eMOBs\_Taille », et renommer le fichier StationXX\_Taille.EMObs. Ceci n'est pas obligatoire (on peut travailler directement sur le fichier StationXX.EMObs), mais ça facilite le classement des fichiers.

- Ouvrir le fichier StationXX\_Taille.EMObs de la station à traiter

- (re)ouvrir les vidéos de gauche :

- Double clic sur le point « Synchro » fait auparavant pour charger la vidéo de gauche au point de synchronisation

Si les chemins des répertoires de données ont changé (disque externe, NAS...), déclarer les vidéos gauches sur lesquelles MaxN a été mesuré comme en section 5 puis aller à l'image de synchronisation de la caméra gauche.

- Déclarer les vidéos de droite :

- Mettre l'affichage de l'image en mode réduit : (re)clicquer sur "**Toggle view**"
- S'assurer que la case "**Lock**" est décochée (à côté de "play movie")
- *Picture* -> *Define movie sequence* -> *Add file(s)*
- Sélectionner la vidéo de droite, ou sélectionner toutes les vidéos de la séquence de vidéo droite si séquence (cliquer 1ere vidéo, touche Maj, click dernière vidéo) -> OK
- *Stereo* -> *Picture* -> *Load picture*

- Sélectionner la vidéo de droite ou la première vidéo de la séquence de vidéo droite (ex: StationXXR ou RStationXX\_01)

- Synchroniser les vidéos

- La vidéo de gauche est placée au point de synchronisation.
- Se mettre en mode lecture sur vidéo de droite et se placer au point de synchronisation, puis fermer le mode lecture avec *close and update position*.
- Jouer avec les flèches directionnelles avec les deux images pour s'assurer de la bonne synchronisation (1-2 frames en arrière, 1-2 frames en avant, retour à frame de synchro)
- **NOTER LE NUMERO DE FRAME DE LA SYNCHRO GAUCHE ET DROITE DANS FICHIER D'AVANCEMENT DU TRAITEMENT VIDEO.** Cela sera utile pour y revenir en utilisant la fonction « jump to frame » dispo avec un click droit.
- Cocher la case "Lock" (à côté de *play movie*). Les vidéos sont maintenant synchronisées.

- Déclarer les fichiers calibration des caméras de la station

- *Stereo -> Camera -> Left ->Load camera file...* et sélectionner le fichier de calibration (\*.Cam) correspondant au rig et à la caméra utilisés lors de l'enregistrement. **Attention** à utiliser les fichiers de calibration correspondant au déploiement. Un mauvais fichier de calibration faussera toutes les mesures de taille effectuées.
- *Stereo -> Camera -> Right->Load camera file...* idem pour la caméra de droite

<p>Se référer au tableau d'avancement/meta-donnée des stations vidéo. Un dossier de fichiers calibration est généralement présent dans le même répertoire contenant le dossier eMOBS_MaxN</p>
---

- Définir les règles de mesure pour une précision acceptable (on le fait une fois pour toute pour un ordi ; les règles sont mémorisées pour toutes les stations)

- *Stereo -> Length/3D rules*
- *Use length rules* : cliquer deux fois dessus et remplacer « *False* » par « *True* » en saisissant « T » puis entrée
- *Apply RMS Rule* : saisir « *TRUE* » ; Maximum RMS : 20 mm (la valeur par défaut est ok)
- *Apply precision to length ratio* : saisir « *True* » ; maximum precision to length ration : 10% (la valeur par défaut est ok)
- Close dialog

- Conduite à tenir si une fenêtre de warning « règles de mesure non respectées » apparaît lorsqu'une taille est mesurée

- Si précision >10% → refuser la mesure et recommencer (si nécessaire ailleurs sur la vidéo)
- Si RMS >20 mm → la mesure est suspecte ; recommencer et essayer d'améliorer. Si pas d'amélioration possible mais que la précision <10%, garder la mesure. Si le RMS et/ou la précision sont systématiquement élevés, vérifier la synchronisation et vérifier les fichiers de calibration.

- Si malgré tous les efforts, il est impossible d'avoir une bonne précision, mais si 1) on ne peut mesurer cette espèce nulle part ailleurs dans la vidéo et 2) la taille estimée semble raisonnable pour l'espèce et l'individu que vous voyez, alors garder la mesure (mieux vaut une mesure raisonnable et peut être imprécise que pas de mesure du tout).

- Pour mesurer une taille :

- Clic gauche sur le bout du museau puis la queue du poisson sur la vidéo de gauche puis dans le même ordre sur les points correspondants sur la vidéo de droite.
- Mesurer la taille à la fourche (ou préciser dans commentaires si une autre taille est mesurée)
- Les mesures s'affichent dans la catégorie « 3D Measurements » du menu déroulant du tableau de donnée EventMeasure

- Protocole de mesure :

- Afficher la liste des « MaxN » du tableau de donnée EventMeasure
- Cliquer sur une espèce. Cela amène les vidéos à l'endroit où il y a le maximum d'individus pour cette espèce
- Afficher la liste des « 3D Measurements » du tableau de donnée EventMeasure
- Si moins de 10 individus ( $\text{MaxN} \leq 10$ ), alors essayer de mesurer tous les individus. Appuyer sur lecture afin que chaque individu mesuré soit bien placé pour une mesure de taille (poisson de profil, au centre de l'image, près de la caméra). N'accepter une mesure que si précision  $< 10\%$  (sauf si pas possible, taille raisonnable pour l'espèce, et aucune autre mesure de taille plus précise pour d'autres individus ou ailleurs dans la vidéo). Se méfier de la mesure si RMS entre 10 et 20, et la mesure est probablement mauvaise si  $\text{RMS} > 20$  (mesure bonne si  $\text{RMS} < 10$  et précision  $< 10\%$ )
- Si plus de 10 individus, en mesurer 10.
- Pour une première mesure il faudra saisir le nom de l'espèce ; si une autre mesure doit être faite pour cette même espèce, alors sélectionner une mesure de l'espèce (une ligne) dans la vue « 3D measurement », et la nouvelle mesure aura le nom de l'espèce automatiquement (ça fait gagner du temps)
- Si vous arrêtez en cours. A la réouverture du fichier emobs il faudra peut-être vérifier les déclarations des vidéos (et des séquences) et resynchroniser. La fonction jump to frame est très utile pour resynchroniser rapidement.

**NE PAS OUBLIER DE SAUVEGARDER L'EMOBS RÉGULIÈREMENT PUIS LORSQUE TOUTES LES MESURES ONT ÉTÉ FAITES (MEASUREMENT -> SAVE). Le programme plante régulièrement...**

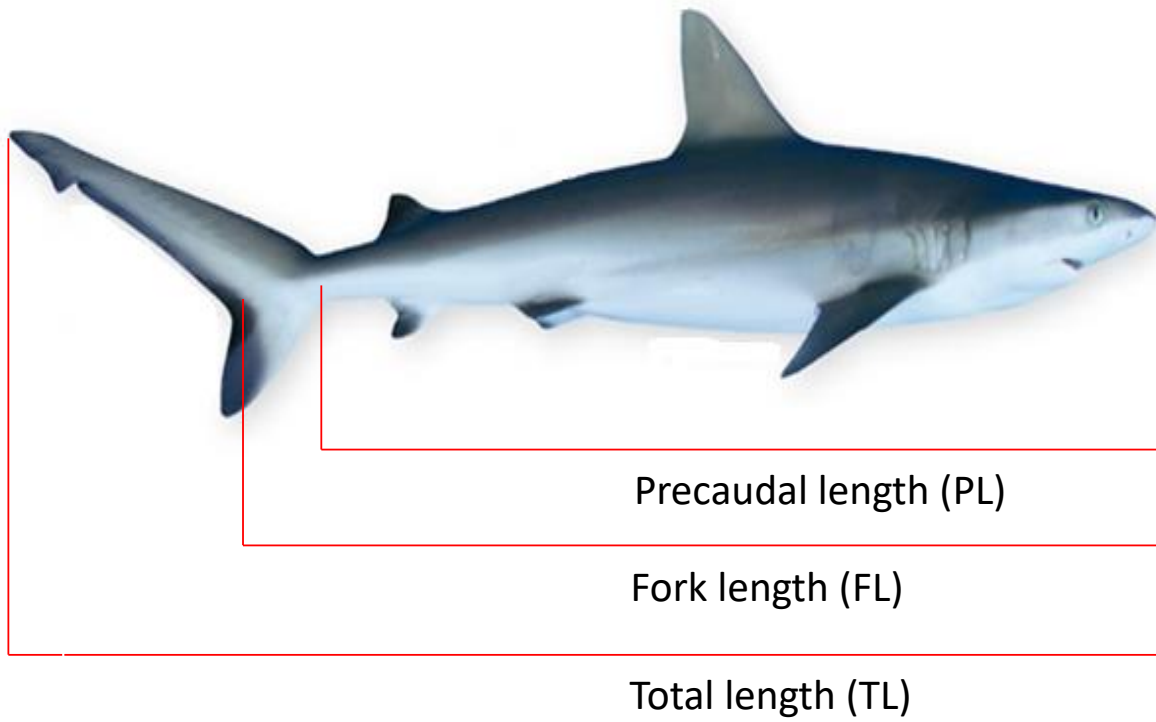
- **Important:**

Mesurer l'individu lorsqu'il est perpendiculaire à l'axe de l'appât. S'il est de travers, la mesure sera biaisée.

Mesurer l'individu quand il a une vitesse réduite. Une vitesse de déplacement importante rendra floue l'image (on mesure quasiment au pixel près).



Mesurer l'individu de préférence quand il est au centre de l'image près de l'appât. La précision des mesures diminue avec l'angle et la distance à la caméra.



**ATTENTION:** toujours avoir un regard critique sur les valeurs données par EventMeasure (taille, précision, RMS)

## 1. Export des données sur excel

- *Program* -> *Batch text file output ...* Input file directory : dossier contenant les fichiers EventMeasure (.EMobs) Output file directory : dossier où vont être enregistrés les fichiers texte (.txt) Ecrire "**True**" pour la donnée qui doit être exportée, écrire "**False**" pour les autres -> *Process*

Cela va générer un fichier texte par station (par fichier emobs). Il est utile d'exporter 3 fois :

- avec MaxN vrai
- avec point vrai
- avec 3D measurement vrai

- *Program* -> *Text file concatenation utility...* Text file directory : sélectionner le dossier contenant les fichiers texte (.txt) précédemment exportés Output file name : écrire le nom du fichier créé -> *Process*

Ce fichier combine tous les fichiers station texte dans un seul fichier. C'est le fichier qui sera analysé. Typiquement on le fait 3 fois (MaxN, 3D pour les tailles, et point).

## 2. Messages d'erreur

*The chosen picture is not in the current picture directory. Choose a picture in : or change the directory*

*ou*

*Unknown still or movie format: G:\BRUV.....avi*

- -> EventMeasure ne trouve pas la vidéo correspondante dans le dossier où il cherche. Spécifier le dossier contenant la vidéo (et vérifier que c'est le bon disque dur) : voir **4**.

*The required information fields have not been entered*

- -> voir **4**.

*Warning, movie sequence definition is invalid*

- -> Picture -> Define movie sequence..., voir **4**.

*Cannot maintain synchronisation, check movie sequence definitions*

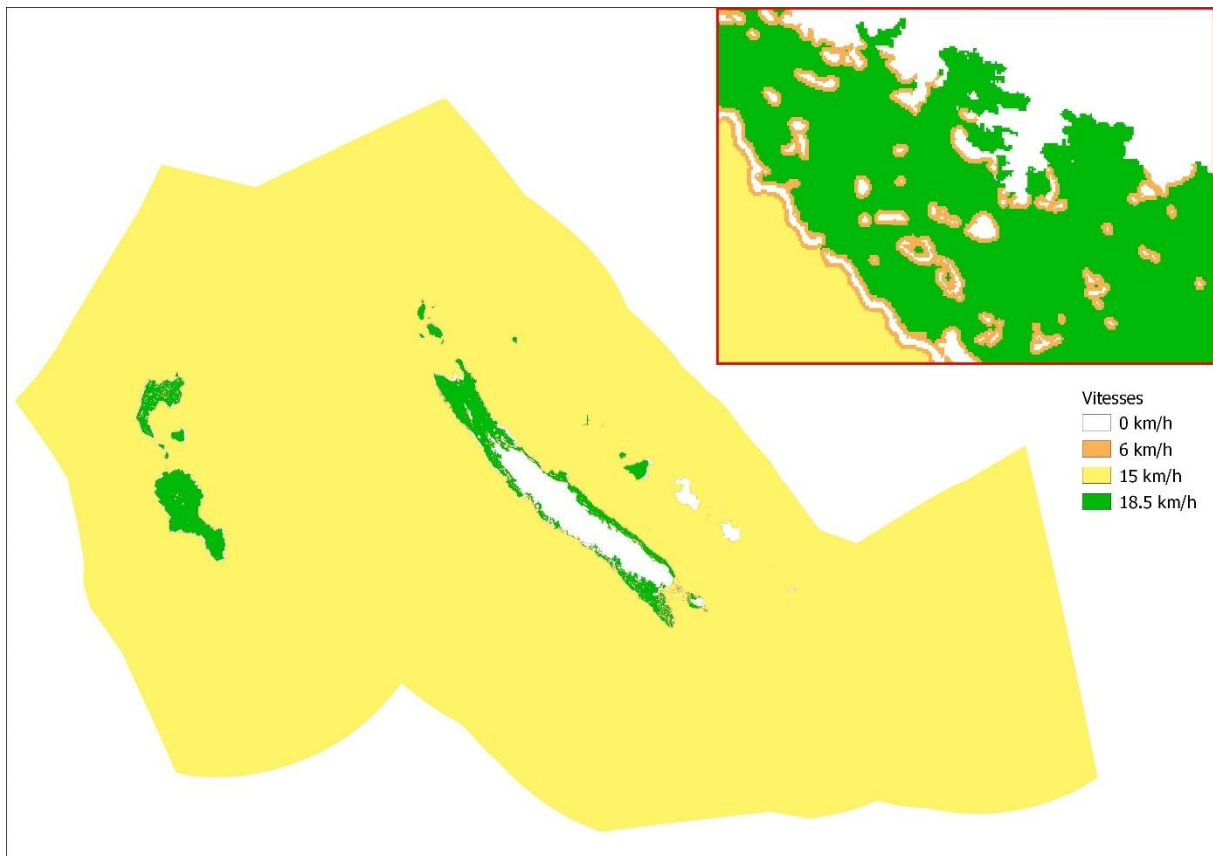
- -> Les séquences adéquates n'ont pas été rentrés, voir **4**. ou **6**.

*WARNING - Picture dimensions do not match camera format*

Cannot compute length

- -> La mesure de taille ne peut pas être effectuée. Vérifier que les fichiers de calibration de caméras sont bien rentrés (voir 6.). La position/éloignement du poisson peut rendre le calcul de taille impossible. Dans ce cas-ci, mesurer l'individu sur une autre image

**Annexe 3 :** Couche de friction construite à l'échelle de la ZEE à 200m de résolution pour calculer le temps de trajet à partir d'embarcations hauturières. Une zone de ralentissement est créée dans les 400 mètres autour des récifs coralliens pour limiter la vitesse.



**Résumé :** La biodiversité est un concept au cœur des enjeux globaux face aux changements causés par l'Homme, avec une possible sixième extinction de masse en cours. Une emphase a toujours été faite sur les régions qualifiées de Hotspot de biodiversité comme les récifs coralliens. Cependant, beaucoup moins d'études ont focalisé sur les environnements d'apparence désertique comme la zone inter-récifale du plateau continental, ou bien difficiles d'accès comme les monts sous-marins. Cette thèse en partenariat CIFRE se consacre à l'utilisation de deux méthodes standardisées : le metabarcoding de l'ADN environnemental (ADNe) et les stéréo-caméras appâtées (S-BRUVS) pour étudier et comparer la diversité des poissons des récifs coralliens avec l'inter-récif, mais aussi avec des environnements profonds incluant des sommets de monts sous-marins et des pentes externes allant jusqu'à 550 mètres de profondeur en Nouvelle Calédonie. Une nouvelle technologie est également utilisée, le traitement automatique par intelligence artificielle (IA) d'images issues de S-BRUVS pour la détection, l'identification et le comptage d'un groupe d'espèces commerciales profondes, les vivaneaux. Les résultats ont montré que la zone inter-récifale disposait d'une diversité répartie selon un gradient côte-large, avec des niveaux de diversité et de biomasse régionaux au moins équivalents à ceux des récifs coralliens. L'inter-récif est environ dix fois plus vaste que les récifs coralliens, partage également une partie de sa faune, mais n'est quasiment pas protégé à l'échelle mondiale. A l'opposé, les niveaux de diversité sur les monts sous-marins étaient très inférieurs à ceux observés dans les récifs coralliens. Cependant les niveaux de biomasse étaient supérieurs sur les monts sous-marins et pentes entre 50m et 250m de fond. La profondeur s'est révélée être le facteur principal régissant la distribution de la biodiversité et de la biomasse. La biomasse des requins était 5 fois plus élevée sur les monts peu profonds (50m) que sur les récifs coralliens. Les monts sous-marins peu profonds peuvent prétendre à un statut d'oasis de biomasse ainsi que de refuge pour une mégafaune qui est en partie associée aux récifs coralliens. Les travaux de cette thèse ont permis de comparer la biodiversité sur des environnements moins connus, et de questionner les notions de hotspot, oasis et refuge à travers des mesures standardisées de leurs biodiversités. Les méthodes utilisées se sont révélées complémentaires pour l'étude comparative de multiples écosystèmes ; elles montrent également un fort potentiel opérationnel. L'algorithme d'apprentissage profond a par exemple démontré sa capacité à identifier et compter les espèces de vivaneaux annonçant une incorporation prochaine des nouvelles technologies en ingénierie sous-marine.

**Mots clés :** poissons, récif corallien, inter-récif, environnements profonds, déserts, écologie, conservation, ingénierie, hotspot, oasis, refuge, Nouvelle-Calédonie

**Abstract:** Biodiversity is a concept at the heart of global issues in the face of human-induced changes, with a possible sixth mass extinction underway. Emphasis has always been made on regions that have been described as biodiversity hotspots, such as coral reefs. However, far fewer studies have focused on desert-like environments such as the inter-reef zone of the continental shelf, or difficult to access areas such as seamounts. This CIFRE PhD focuses on the use of two standardized methods: environmental DNA metabarcoding (eDNA) and baited stereo-cameras (S-BRUVS) to study and compare the diversity of coral reef fishes with the inter-reef, but also with deep environments including seamount summits and deep outer slopes up to 550 meters depth in New Caledonia. A new technology is also used, the automatic processing of images from S-BRUVS for the detection, identification and counting of deep water snappers through artificial intelligence (AI). The results showed that the inter-reef area had a diversity distributed along an inshore-offshore gradient, with levels of diversity and biomass at least equivalent to that of the coral reefs. The inter-reef is about ten times larger than coral reefs, shares some of its fauna with coral reefs, but is left virtually unprotected on a global scale. In contrast, levels of diversity on seamounts were much lower than those observed on coral reefs. However, biomass levels were highest on seamounts and slopes at depths between 50m and 250m. Depth was the primary factor governing the distribution of biodiversity and biomass. Shark biomass was 5 times higher on shallow seamounts (50m) than on coral reefs. Shallow seamounts turn out to be an oasis of biomass and a refuge for megafauna partly associated with coral reefs. The work of this thesis has made it possible to compare biodiversity in lesser-known environments, and to question the notions of hotspot, oasis and refuge through standardized measures of their biodiversity. The methods used have proven to be complementary for the comparative study of multiple ecosystems; they also show strong operational potential. For example, the deep learning algorithm demonstrated its ability to identify and count snapper species, heralding the upcoming incorporation of new technologies in underwater engineering.

**Keywords :** fish, coral reef, inter-reef, deep environments, deserts, ecology, conservation, engineering, hotspot, oasis, refuge, New-Caledonia