

Mémoire

Auteur : Vendrame, Mélanie

Promoteur(s) : Parmentier, Eric

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie

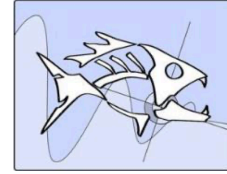
Année académique : 2023-2024

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/20560>

Avertissement à l'attention des usagers :

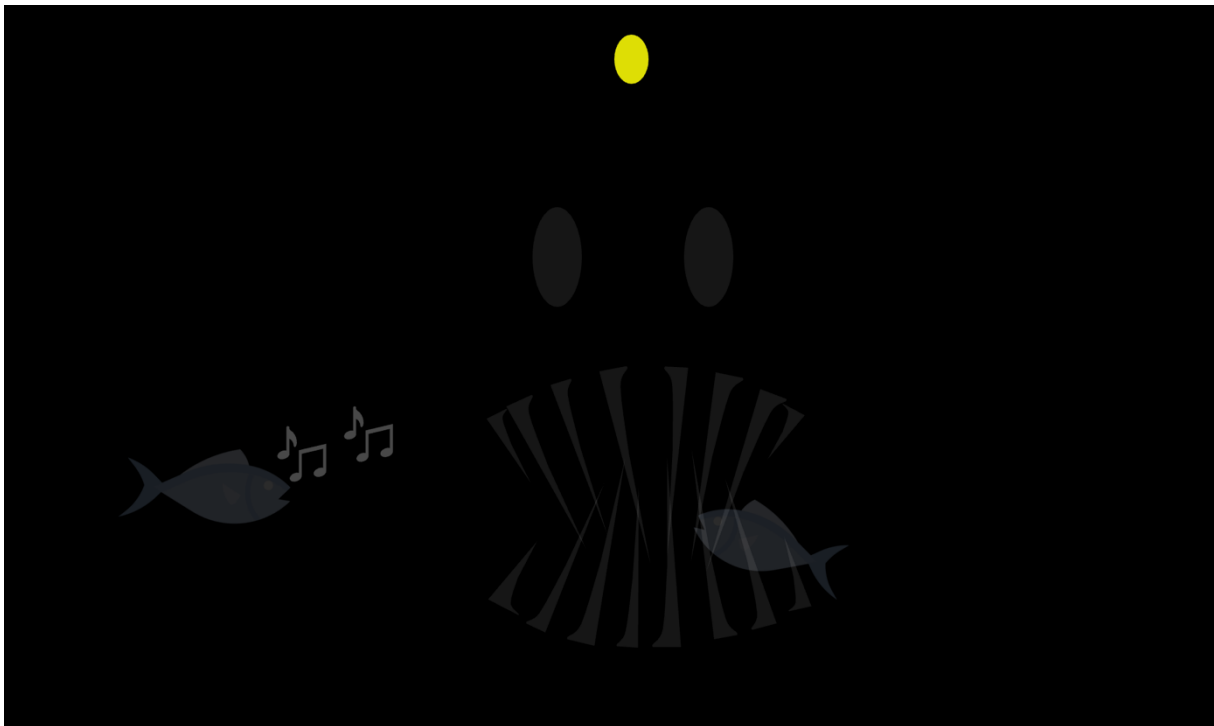
Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.



Université de Liège, Faculté des Sciences
Département Biologie, Écologie et Évolution
Unité de Recherches FOCUS
Laboratoire de Morphologie Fonctionnelle et Évolutive

Étude préliminaire de la biophonie de la zone rariphotique de la côte nord de Moorea (Polynésie française)



Mémoire de fin d'études présenté par **Mélanie Vendrame** en vue de
l'obtention du titre de Master en Biologie des Organismes et Écologie

Promoteur : Pr. Éric Parmentier

Encadrant : Dr. Xavier Raïck

Année académique : 2023 – 2024

Juin 2024

Remerciements

Je voudrais premièrement remercier le professeur Éric Parmentier pour l'accueil au sein de son laboratoire. Je le remercie également pour tous ses conseils et le temps qu'il a bien voulu m'accorder durant toutes ces années, lorsque je me sentais perdue ou perdais un peu foi en mes études.

Je remercie également le professeur Sylvie Gobert et Madame Aida Alvera Azcarate pour l'aide qu'elles m'ont apportée concernant le matériel de terrain. Merci également au professeur David Lecchini, Jules Schligler, Frank Lerouvreur et Guillaume Iwankow pour leur aide logistique lors des déploiements du matériel.

Je tiens ensuite à remercier chaleureusement Xavier Raick, pour sa confiance malgré ma seconde session, cela m'a fort touchée. Je voudrais également le remercier pour sa patience, sa disponibilité (à toute heure du jour et de la nuit, et même en vacances), sa pédagogie et sa gentillesse. Il a été un exemple à suivre, que je ne voulais pas risquer de décevoir.

Il est évident de remercier ma famille, pour ses encouragements, toute ma vie en général. Je ne saurais jamais assez les remercier de m'avoir donné cette vie et permis de réaliser mes rêves. Je ne saurais également jamais vous dire à quel point je vous aime.

J'aimerais remercier Julien, pour son soutien durant ces nombreux blocus, et simplement durant ces longues, et à la fois courtes, années. J'avais besoin d'un chêne calme et apaisant comme toi pour m'empêcher d'angoisser sans cesse, même si tu as également le don de m'énerver en te comportant comme un gland... Merci d'être la personne que tu es.

Merci à ma meilleure amie, mes amis, avec qui j'ai affronté les angoisses mais également les joies de la vie estudiantine et de ses guindailles.

Merci à toutes les personnes qui ne sont peut-être plus présentes pour que je les remercie, mais qui ont été source de motivation, de gentillesse et qui m'ont permis, d'une façon ou d'une autre, d'avancer et de devenir celle que je suis aujourd'hui.

À vous tous, merci du fond du cœur.

Résumé

Titre : Étude préliminaire de la biophonie de la zone rariphotique de Moorea (Polynésie française)

Nom de l'étudiant(e) : Mélanie Vendrame

Année académique : 2023 – 2024

Laboratoire : Morphologie Fonctionnelle et Évolutive

Promoteur et encadrant : Pr Éric Parmentier et Dr. Xavier Raïck

Les récifs coralliens tropicaux abritent 25% de la biodiversité marine en recouvrant cependant moins de 0,3% de la surface des océans. Si de nombreuses études ont été menées dans les récifs altiphotiques (*i.e.* la partie du récif allant de la surface jusqu'à 30 – 40 m de profondeur), les recherches sur les récifs mésophotiques (*i.e.* allant de 40 m de profondeur jusqu'à la profondeur à laquelle les coraux hermatypiques ne sont plus retrouvés) de Polynésie française sont plus rares. Quant à la zone rariphotique, située juste en-dessous, elle reste presque entièrement inexplorée. L'acoustique passive représente un moyen peu coûteux et non invasif d'étudier les espèces présentes, parfois dans des zones inaccessibles par l'Homme, aussi bien de jour que de nuit et sur de longues périodes de temps. L'objectif de ce mémoire est donc de décrire de manière préliminaire le paysage acoustique de la zone rariphotique de la côté nord de l'île de Moorea (Polynésie française). Plus spécifiquement, nous avons décrit les trois composantes de cette biophonie (invertébrés benthiques, poissons et cétacés) et analysé la diversité et les patterns nycthémeraux des sons des poissons. Les résultats ont montré une bande haute fréquence (> 2 kHz) très silencieuse et caractérisée par un pic de 6 à 9 kHz, entre 18 h et 18h30, produit par des invertébrés benthiques non identifiés. La bande basse fréquence (< 2 kHz) était caractérisée par une anthropophonie majoritairement diurne et une biophonie composée de sons de poissons et de mysticètes. Nous avons remarqué une diminution du nombre de types de sons de poissons par rapport à ce qui est connu en Polynésie à 20, 60 et 120 m. Il existe des variations dans la diversité acoustique selon la profondeur, mais également des patterns d'abondance pour les sons qui étaient enregistrés à diverses profondeurs. Ce travail représente une première contribution à l'étude de la zone rariphotique, apportant ainsi un peu de lumière sur cette zone encore très peu connue.

Abstract

Title: Preliminary study of the biophony of the rariphotic zone of Moorea (French Polynesia)

Student's name: Mélanie Vendrame

Academic year: 2023 – 2024

Laboratory: Functional and Evolutionary Morphology

Supervisors: Prof. Éric Parmentier and Dr. Xavier Raïck

Tropical coral reefs host 25% of marine biodiversity, yet cover less than 0.3% of the ocean's surface. While numerous studies have been carried out in the altophotic reefs (i.e. the part of the reefs extending from the surface to a depth of 30 - 40 m), research on the mesophotic reefs (i.e. extending from a depth of 40 m to the depth at which hermatypic corals are no longer found) of French Polynesia is rarer. Concerning the rariphotic zone just below, it remains almost entirely unexplored. Passive acoustics represents an inexpensive and non-invasive way of monitoring vocal species, sometimes in areas inaccessible to man, both day and night and over long periods of time. The aim of this thesis is therefore to provide a preliminary description of the soundscape of the rariphotic zone on the north side of Moorea Island (French Polynesia). More specifically, we described the three components of this biophony (benthic invertebrates, fish, and cetaceans) and analysed the diversity and diel patterns of fish sounds. The results showed a very silent high-frequency band (> 2 kHz) characterised by a peak at 6 to 9 kHz, between 6 pm and 6.30 pm, produced by unidentified benthic invertebrates. The low-frequency band (< 2 kHz) was characterised by a predominantly diurnal anthropophony and a biophony composed of fish and mysticete sounds. We also noted a reduction in the number of fish sound types compared with what is known in Polynesia at 20, 60 and 120 m. There were variations in acoustic diversity according to depth, but also patterns of abundance for sounds that were recorded at various depths. This work represents an initial contribution to the study of the biophony of the rariphotic zone, shedding some light on an area that is still largely unknown.

Table des matières

1. INTRODUCTION	1
1.1. RÉCIFS CORALLIENS TROPICAUX	1
1.1.1. GÉNÉRALITÉS	1
1.1.2. SÉPARATIONS VERTICALES DE LA COLONNE D'EAU	1
1.2. LA POLYNÉSIE FRANÇAISE	4
1.2.1. SITUATION	4
1.2.2. LES ZONES MÉSOPHOTIQUE ET RARIPHOTIQUE EN POLYNÉSIE FRANÇAISE	5
1.3. LA BIOPHONIE	6
1.3.1. DÉFINITION	6
1.3.2. BIOPHONIE DES RÉCIFS CORALLIENS	7
1.3.3. UTILISATION DE L'ACOUSTIQUE PASSIVE EN MILIEU MARIN	9
1.4. ÉTUDE DE LA BIOPHONIE EN POLYNÉSIE FRANÇAISE	9
1.5. OBJECTIFS	11
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES	12
2.1. SITUATION GÉOGRAPHIQUE	12
2.2. ANALYSE ACOUSTIQUE	14
2.2.1. CLASSIFICATION DES SONS	15
2.3. ANALYSE STATISTIQUE	16
3. RÉSULTATS	17
3.1. DESCRIPTION GÉNÉRALE DU PAYSAGE ACOUSTIQUE	17
3.2. ANALYSES DES SONS DES POISSONS	20
4. DISCUSSION	26
4.1. DESCRIPTION GÉNÉRALE DU PAYSAGE ACOUSTIQUE	26
4.2. STRATIFICATION SELON LA PROFONDEUR	29

4.3. CYCLES NYCTHÉRAUX	32
5. CONCLUSION	34
6. BIBLIOGRAPHIE	35
7. ANNEXES	I

Table des figures

Figure 1 : Séparations verticales de la colonne d'eau	3
Figure 2 : Carte de Polynésie française	5
Figure 3 : Codes QR de sons produits par différents organismes	8
Figure 4 : Dominance des différents types de sons de poissons selon la profondeur	10
Figure 5 : Nombre de Broadband Transient Sounds (BTS) en fonction de l'heure, à Bora Bora	11
Figure 6 : Localisation du site d'échantillonnage sur la côte nord de Moorea	12
Figure 7 : Image du dispositif d'enregistrement	13
Figure 8 : Spectrogramme du niveau sonore au cours des 10 jours d'enregistrement	14
Figure 9 : Classification des sons de poissons de Polynésie française	15
Figure 10 : Spectrogramme général des résultats	18
Figure 11 : Spectrogramme général de la bande basse-fréquence	19
Figure 12 : Spectrogramme du chorus nocturne	20
Figure 13 : Spectrogrammes des quatre types de sons	21
Figure 14 : Moyenne du nombre de sons AS4 par minute en fonction de l'heure de la journée	22
Figure 15 : Moyenne du nombre de sons FPT6 par minute en fonction de l'heure de la journée	23
Figure 16 : Moyenne du nombre de sons DS2 par minute en fonction de l'heure de la journée	24
Figure 17 : Comparaison des caractéristiques du son AS7-like avec celles du son AS7	25
Figure 18 : Moyenne du nombre de sons AS7-like par minute en fonction de l'heure de la journée	25
Figure 19 : Représentation de la stratification verticale de la colonne d'eau	Erreur ! Signet non défini.

1. Introduction

1.1. Récifs coralliens tropicaux

1.1.1. Généralités

Les récifs coralliens, à eux seuls, comptabilisent 25% de la biodiversité marine mais recouvrent moins de 0.3% de la surface des océans (Spalding et al., 2001). Si l'on additionne l'entièreté des services écosystémiques rendus par les récifs coralliens, tels que la protection des côtes, l'apport de molécules utiles à la pharmacologie ou pour la nourriture (Sheppard et al. 2017), le montant s'élève à plus de 350 000 dollars américains par hectare et par an (de Groot et al. 2012). Les récifs coralliens sont cependant fortement impactés par les activités anthropiques, que ce soit directement (*e.g.*, pêche et modification du littoral par urbanisation) (Glynn et al. 2017; Zhang et al. 2022; Takeuchi and Yamashiro 2023) ou indirectement par des problématiques globales (*e.g.*, réchauffement climatique et acidification des océans) ou à échelle locale (*e.g.*, la pollution sonore et chimique) (Radford et al. 2011; Glynn et al. 2017; Heenehan et al. 2019). C'est dans ce contexte de pressions anthropiques et de perte de la biodiversité, que des chercheurs ont suggéré que certaines parties plus profondes des récifs coralliens pourraient offrir un refuge et constituer un réservoir pour différentes espèces récifales (Bongaerts et al. 2010; Semmler et al. 2017). Comprendre ces écosystèmes moins explorés pourrait donc, au vu de cette théorie, fournir des informations cruciales pour la conservation, offrant potentiellement des zones de résilience pour la biodiversité marine face aux défis actuels.

1.1.2. Séparations verticales de la colonne d'eau

Jusqu'à il y a peu, une confusion existait dans la dénomination « récifs profonds ». D'une part, ce terme était employé pour désigner la partie des récifs tropicaux hermatypiques se trouvant sous la limite de la plongée récréative (c'est-à-dire sous 30 à 40 m de profondeur) (Pyle and Copus 2019), mais également les récifs ahermatypiques des eaux froides des régions tempérées

(situés entre 250 m et 1 200 m de profondeur au Brésil, entre 40 m et plus de 2 000 m au sud-est des Etats-Unis, ou encore entre 90 m et 500 m de profondeur au large de la Norvège (Hovland 2008; Hinderstein et al. 2010; Cordes and Mienis 2023). De nouveaux termes et définitions ont alors été utilisés pour distinguer ces deux types d'écosystèmes (Hinderstein et al. 2010).

La communauté étudiant les récifs hermatypiques tropicaux s'est accordée sur le terme « écosystèmes coralliens mésophotiques » (en anglais, Mesophotic Coral Ecosystems, abrégé MCEs) pour désigner les récifs se trouvant sous la limite de la plongée récréative, soit sous 30 à 40 m de profondeur (Fig. 1). Les MCEs font donc suite au récif altophotique, nommé aussi récif photique (Baldwin et al. 2018). Les MCEs s'étendent jusqu'à la profondeur à laquelle la croissance par photosynthèse des symbiotes associés aux coraux n'est plus possible (Van den Hoek et al. 1978). Cette limite inférieure varie donc en fonction de la localisation et de la clarté de l'eau (Puglise et al. 2009; Turner et al. 2017; Baldwin et al. 2018; Pyle and Copus 2019). Elle était généralement considérée vers 150 m de profondeur jusqu'à la découverte d'un corail scléactiniaire hermatypique en Polynésie française à 172 m de profondeur (Rouzé et al. 2021). Étant donné que des Symbiodiniaceae ont déjà été trouvés bien plus en profondeur (396 m) en association avec des antipathaires (Wagner et al. 2011), il ne semble pas improbable que l'on puisse s'attendre à ce que des scléactiniaires hermatypiques soient trouvés plus en profondeur dans le futur (Rouzé et al. 2021). En s'enfonçant en profondeur, la biomasse des poissons herbivores diminue aux alentours de 30 m suite à la réduction des macroalgues avec la profondeur (Bejarano et al. 2014; Stefanoudis 2019). Au niveau des MCEs, la biomasse est davantage représentée par l'abondance des poissons omnivores. Les MCEs ont été subdivisés en une partie supérieure et une partie inférieure, la limite entre ces deux zones étant établie aux alentours de 60 m à 90 m (Fig. 1) (Slattery et al. 2011; Kahng et al. 2014, 2019).

En dessous de la partie inférieure du récif mésophotique, vient la « zone rariphotique », zone où les assemblages de poissons peuvent être similaires à ceux retrouvés à moindre profondeur mais où il n'y a plus de coraux hermatypiques (Rouzé et al. 2021). La zone rariphotique peut donc se trouver à cheval sur le compartiment océanique dit « photique » et celui dit « aphotique », c'est-à-dire où l'intensité lumineuse est inférieure à 1% de celle de la surface

(Fig. 1). Dans la zone rariphotique des Bermudes, il a été montré que la biomasse des poissons semble être principalement représentée par des poissons ayant un régime alimentaire planctivore (Stefanoudis et al. 2019). Dans cette zone, une modification faunistique importante est remarquée aux alentours de 190 m de profondeur, séparant les poissons de la zone rariphotique supérieure (130 – 190 m) de ceux de la zone rariphotique inférieure (190 – 309 m, Fig. 1) (Semmler et al. 2017; Baldwin et al. 2018; Stefanoudis 2019). Bien que plusieurs études se soient concentrées sur la zone rariphotique, principalement au niveau de l’océan Atlantique nord dans la région des Caraïbes (Wall et al. 2013, 2014; Erbe et al. 2015; McCauley and Cato 2016; Baldwin et al. 2018; Stefanoudis et al. 2019), celle-ci reste encore très peu étudiée vu qu’elle est encore plus difficile d’accès que les MCEs.

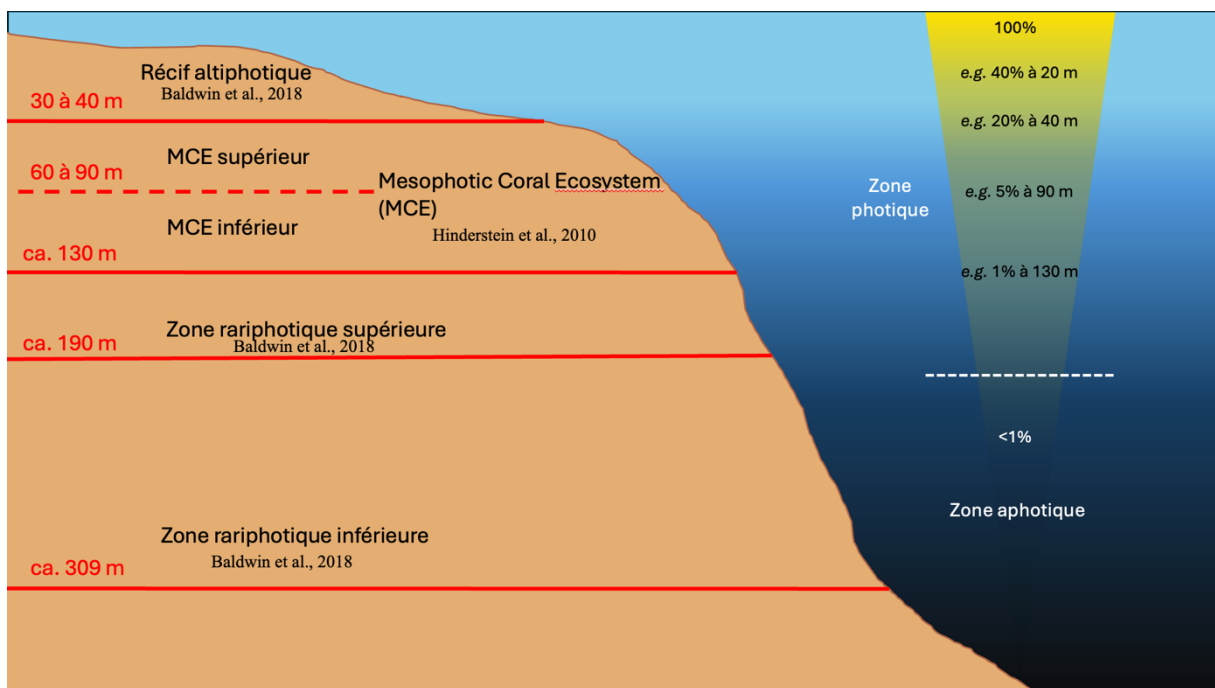


Figure 1: Séparations verticales de la colonne d'eau selon les données de Hinderstein et al. (2010) et Baldwin et al. (2018). À droite est représentée la pénétration lumineuse dans l'eau selon la profondeur, ainsi que les pourcentages d'intensité lumineuse associés.

Dans de nombreux endroits du monde, en passant du récif altophotique vers le récif mésophotique, les scléactiniaires sont peu à peu remplacés par des octocoralliaires (Benayahu et al. 2019), gorgones (Van den Hoek et al. 1978) et antipathaires (Bo et al. 2019). Cependant, ce n'est pas une généralité. Par exemple, en Polynésie française, plusieurs sites possèdent une

couverture en scléactiniaires plus importante entre 40 m et 60 m qu'en zone altiphotique (Pérez-Rosales et al. 2022b, 2022a). Malgré ces différences, il existe des liens entre les communautés ichtyologiques (Colin 1974) et de coraux (Slattery et al. 2011; Kahng et al. 2014; Loya et al. 2016) des récifs altiphotiques et des récifs mésophotiques supérieurs, donnant lieu à des études sur un possible repeuplement des récifs peu profonds détruits par les activités anthropiques, par des larves provenant des MCEs (Puglise et al. 2009; Stefanoudis 2019).

1.2. La Polynésie française

1.2.1. Situation

La Polynésie française est composée de 118 îles volcaniques, situées dans le Pacifique sud, regroupées en cinq archipels : l'archipel des Marquises, l'archipel des Tuamotu, l'archipel des Gambier, l'archipel des Australes et enfin l'archipel de la Société (Fig. 2). En plus d'être le plus grand océan sur Terre, le Pacifique contient également la plus grande superficie de récifs hermatypiques, dont plusieurs particulièrement bien préservés de par leur isolation géographique (Salvat and Wilkinson 2008). À l'exception des Marquises, où les communautés sont dominées par les coraux mais sans accrétion (car le nombre de scléactiniaires y est très faible), la Polynésie française contient de nombreux récifs frangeants, barrières et atolls (Pichon 2019).

Parmi les différents récifs du Pacifique sud, ceux de Polynésie française font partie des mieux étudiés (Spalding et al., 2001). Ces études se sont dans un premier temps réalisées au départ d'explorations telles l'expédition « US Exploring » de 1839 et celle du navire anglais « HMS Challenger » en 1875 (Pichon 2019). Les études se sont poursuivies et c'est en 1971 et 1985 que les stations de recherche CRIOBE et Richard Gump, respectivement, ont été construites sur l'île de Moorea, dans l'archipel de la Société. Moorea est une île haute (par opposition aux atolls), bordée d'un récif barrière interrompu par 12 passes (Spalding et al., 2001), située à environ 50 km de l'île de Tahiti.



Figure 2 : Carte de Polynésie française, dans le Pacifique sud, représentant les 118 îles regroupées en 5 archipels (image de Pichon (2019)).

1.2.2. Les zones mésophotique et rariphotique en Polynésie française

En Polynésie française, les récifs mésophotiques comprennent deux types d'assemblages : (1) des zones sans grands assemblages de scléactiniaires, avec un grand pourcentage de sédiments (nommés « coldspots ») et (2) des zones dites « hotspots » où la couverture de scléactiniaire est aussi, voire plus, importante qu'en zone altiphotique (Pérez-Rosales et al. 2022a). Par exemple, à 40 m, aux endroits où la pente n'est pas recouverte par ces sédiments, des colonies de *Pachyseris speciosa* sont observées (Pichon 2019). Plus en profondeur, le récif fait place à

des assemblages dominés par le genre *Leptoseris* vers 60-90 m de profondeur suivis par des assemblages dominés par le genre *Montipora*, vers 90-120 m (Pérez-Rosales et al. 2022a). Les coldspots, quant à eux, sont caractérisés par un substrat mou ou granuleux, ne permettant pas le développement des scléactiniaires, mais bien celui des gorgones, hydrozoaires, éponges et algues calcaires encroûtantes (Pérez-Rosales et al. 2022a). Vers 90-120 m, on peut donc avoir des assemblages mixtes dominés par le genre *Montipora*, des éponges et des algues calcaires Corallinaceae. Les hotspots ont été déterminés comme étant plus fréquents sur un substrat dur et une pente modérée à raide (30° à 70°) (Pérez-Rosales et al. 2022a). Lors de l'étude des MCEs, il a été remarqué que la diversité alpha de coraux était maximale à 40 m de profondeur, car les communautés altophotiques et mésophotiques s'y superposent (Pérez-Rosales et al. 2022b).

1.3. La biophonie

1.3.1. Définition

La bioacoustique est définie comme la discipline scientifique qui étudie l'émission, la propagation et la réception de sons produits par les espèces animales (Krause 1987). Cette méthode est répandue en milieu terrestre notamment pour étudier des espèces difficiles à observer que ce soit de par leur nature cryptique, leur mode de vie nocturne ou un habitat dans la canopée (Hoefler et al. 2023). Avec l'avancée des technologies acoustiques, cette discipline s'est étendue au milieu marin (Wenz 1962; Lindseth and Lobel 2018). L'étude des sons d'une espèce donnée (bioacoustique) a été suivie par l'utilisation de ces sons en écologie (écologie acoustique), soit l'étude de tous les sons d'un habitat donné, formant un « paysage acoustique » unique à chaque endroit (Krause 1987). Ce paysage acoustique est en fait la somme de trois composantes : la biophonie, la géophonie et l'anthropophonie. La biophonie reprend l'ensemble des sons produits par les animaux, volontairement ou non, tandis que la géophonie regroupe l'ensemble des sons produits par les activités naturelles de la Terre, comme les activités sismiques ou météorologiques (Wenz 1962). L'anthropophonie, quant à elle, est l'ensemble des sons produits par les activités humaines (Wenz 1962).

Les avantages de l'acoustique passive sont qu'il s'agit d'un moyen peu coûteux et non invasif de recenser la biodiversité, parfois dans des zones inaccessibles par l'Homme, aussi bien de jour que de nuit et sur de longues périodes de temps (Lammers and Munger 2016). Les inconvénients sont que seules les espèces vocales sont recensées et que cette technique requiert une analyse informatique conséquente. Dans les récifs coralliens, le monitoring par acoustique passive concerne principalement trois taxons : les invertébrés benthiques, les poissons et les cétacés.

1.3.2. Biophonie des récifs coralliens

Tant les invertébrés benthiques, les poissons et les cétacés sont capables d'émettre des sons sur une très large gamme de fréquence. Cependant, il est généralement admis que la biophonie côtière peut être divisée en une bande dite « basse fréquence » sous 2 kHz et une bande dite « haute fréquence » au-dessus de 2 kHz (Cato 1976). La bande « basse fréquence » contient principalement les sons du trafic maritime, la géophonie (*e.g.* les tremblements de terre et la houle) et les sons des poissons (Wenz 1962). La production de sons chez les poissons est liée à divers comportements, principalement agonistiques et reproducteurs (Amorim et al. 2006; Ladich 2019). Bien que la majorité des types de sons sont émis la nuit (Ruppé et al. 2015; Mooney et al. 2016; Smith et al. 2018), y compris en Polynésie (Campisi 2023; Raick et al. 2023a, 2024a), la bande basse fréquence a un niveau sonore plus élevé en journée (Staaterman et al. 2013), y compris en Polynésie (Raick et al. 2021). Ceci est dû à des sons autour de 400 Hz produits par des Pomacentridae en journée (Staaterman et al. 2013, 2014; Raick et al. 2021). L'étude de Ruppé et al., (2015) montre qu'il existe une distinction claire entre les activités diurnes et nocturnes, avec des recouvrements de fréquences de jour mais des sons davantage stéréotypés de nuit. Ceci amène à une meilleure discrimination des espèces produisant ces sons la nuit.



Figure 3 : De la gauche vers la droite : son de baleine à bosse (*Megaptera novaeangliae*), dauphin bleu (*Stenella coeruleoalba*), tambour noir (*Pogonias cromis*), crevette pistolet (*Alpheidae*). Les différents sons proviennent de la base de données de NOAA [National Oceanic and Atmospheric Administration].

C'est également dans la bande basse fréquence que l'on retrouve la majorité des vocalisations et des chants de mysticètes (Payne and Webb 1971). En Polynésie, une seule espèce de baleine est observée régulièrement, à savoir la baleine à bosse *Megaptera novaeangliae*. Les chants produits par ces baleines sont fortement stéréotypés, répétitifs et complexes (Schulze et al. 2022). Si les femelles peuvent également produire des sons sociaux, seuls les mâles chantent durant les migrations et périodes de reproduction (Au and Hastings 2008; Dunlop et al. 2008).

Par opposition à la bande « basse fréquence », la biophonie de la bande « haute fréquence » (au-dessus de 2 kHz) est dominée par les sons des crevettes pistolet de la famille des Alpheidae (Mooney et al. 2020), très présentes dans les récifs tropicaux jusqu'à 55 m de profondeur (UCDWR 1946; Johnson et al. 1947). Ces crevettes produisent du son en fermant rapidement une de leurs pinces, élargie, qui entraîne l'éclatement d'une bulle de cavitation, produisant un son très large bande dit Broadband Transient Sound (BTS) (Versluis et al. 2000). L'ensemble des BTS des différents individus du récif produit un bruit de fond permanent, aussi bien de jour que de nuit (UCDWR 1946; Johnson et al. 1947; Versluis et al. 2000). Par opposition aux crevettes pistolets, une minorité d'invertébrés sont capables d'émettre des sons dans la bande basse fréquence (e.g. les mantes de mer (Patek and Caldwell 2006)). Finalement, la bande haute fréquence contient également la majorité des émissions sonores des odontocètes (Au and Hastings 2008).

1.3.3. Utilisation de l'acoustique passive en milieu marin

L'utilisation de l'acoustique passive (Passive Acoustic Monitoring ou PAM) permet de déterminer si des espèces vocales sont présentes à un endroit et à un moment précis. Cette technique présente un intérêt non seulement en recherche fondamentale mais aussi dans la conservation (Stimpert et al. 2011). De nos jours, le PAM est utilisé pour évaluer les périodes de reproduction de différentes espèces comme le mérour brun *Epinephelus marginatus* dans des aires marines protégées en Méditerranée (Desiderà et al. 2024). L'acoustique passive permet également de suivre des espèces migratrices (Dunlop et al. 2007), d'établir l'avancée d'espèces envahissantes et leur impact sur les espèces indigènes (Hopkins et al. 2022) et d'étudier la pollution acoustique (Erbe et al. 2018; Tsujii et al. 2018). Le monitoring par acoustique passive permet aussi de déterminer la distribution d'espèces cryptiques (Picciulin et al. 2019) ainsi que l'écosystème dans son ensemble afin d'établir la santé du milieu (Kennedy et al. 2010; Bertucci et al. 2016; Rossi et al. 2016).

1.4. Étude de la biophonie en Polynésie française

Jusqu'à il y a quelques années, les études de la biophonie en Polynésie française concernaient principalement le récif altiphotique (Bertucci et al. 2015, 2016, 2020a; Raick et al. 2021; Minier et al. 2023b, 2023a). Plus récemment, des études ont commencé à s'intéresser aux MCEs (Bertucci et al. 2017; Raick et al. 2023c, 2023a, 2024b).

Les études déjà réalisées se sont concentrées à une profondeur maximale de 120 m et ont notamment comparé les sons des invertébrés benthiques (Raick et al. 2024b) et des communautés ichthyologiques selon la profondeur (Raick et al. 2023c) ou selon la période du jour ou de la nuit (Raick et al. 2023a, 2024a). Une étude récente a comparé les communautés ichthyologiques vivant à 20, 60 et 120 m de profondeur, et démontré que la profondeur impacte les cycles nyctéméraux des espèces et entraîne la production de sons plus stéréotypés (Raick et al. 2023c). Cette étude a également montré que certains sons n'étaient trouvés que dans ces environnements plus profonds et qu'ils étaient également plus stéréotypés que les sons produits

en surface (Raick et al. 2023c). Le son dominant des MCEs ressemble à un son précédemment décrit en Méditerranée par Di Iorio et al. (2018) et nommé « kwa », produit par *Scorpaena spp.* (Fig. 4) (Bolgan et al. 2019). Ce son, nommé AS4 par Raick et al. (2024), est produit en début de nuit et constitue donc une transition entre les sons entendus en journée, à savoir majoritairement des séries de pulsations, et ceux de nuit, où un plus grand pourcentage de sons à fréquence modulée est retrouvé.

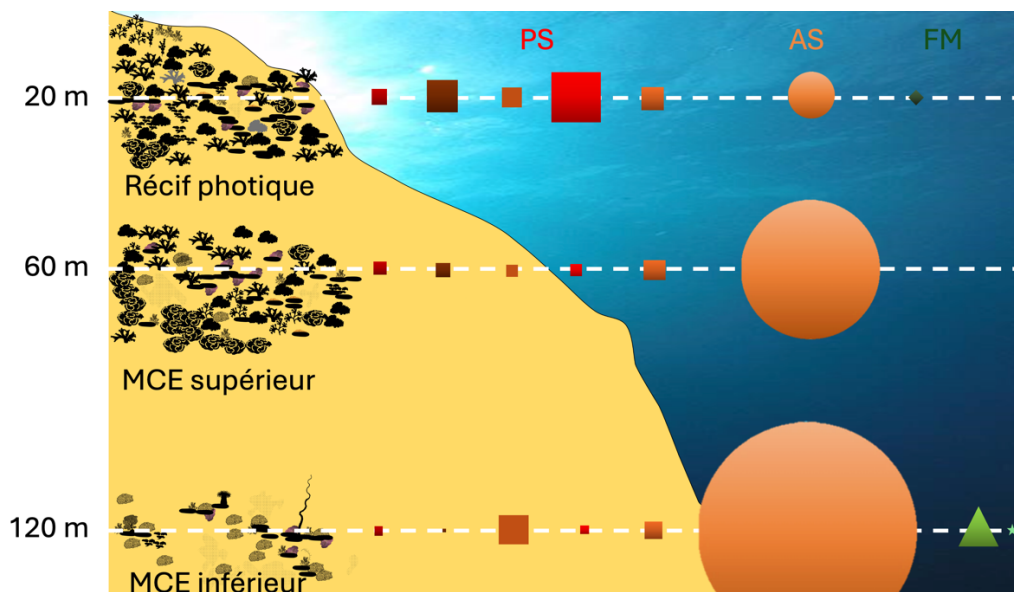


Figure 4 : Dominance des différents types de sons de poissons selon la profondeur, en Polynésie française. Sont représentés les sons à séries de pulsations (en rouge), les sons à séries de pulsations très rapides (ou sons archés, en orange) ainsi que les sons à fréquence modulée (en vert) (adapté de Raick (2024)).

Concernant les invertébrés benthiques, la partie supérieure des MCEs présente des cycles jour/nuit comme ceux classiquement décrits dans le récif altiphotique (e.g., (Staaterman et al. 2013; Raick et al. 2024b)). Cependant, dans la partie inférieure des MCEs, ces variations jour/nuit n'étaient plus retrouvées pareillement (Fig. 5) (Raick et al. 2023c) et un pic d'émission sonore actuellement d'origine inconnue était entendu à une profondeur de 120 m, entre 19 h et 21 h (Fig. 5) (Raick et al. 2024b).

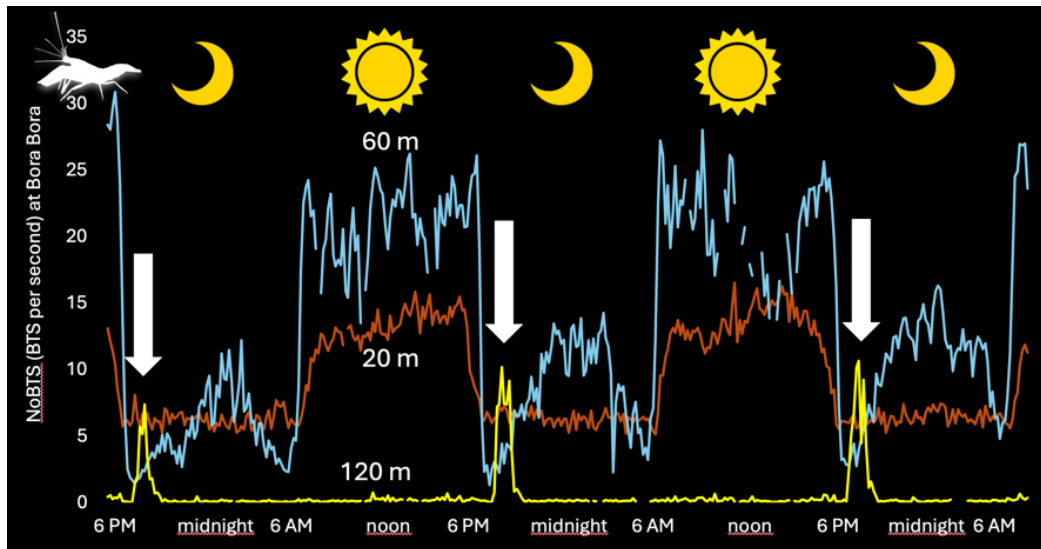


Figure 5 : Nombre de Broadband Transient Sounds (BTS) en fonction de l'heure, à Bora Bora. La courbe rouge représente le nombre de BTS à 20 m de profondeur, et la courbe bleue, à 60 m de profondeur. La courbe jaune représente le nombre de BTS à 120 m de profondeur, laquelle est marquée par un pic sonore entre 19h et 21h. Le soleil représente la journée et la lune, la nuit (image adaptée de Raick et al. (2024b)).

De plus en plus d'études s'intéressent à la bioacoustique des récifs mésophotiques et de la zone rariphotique (Cato 1978; Mann and Jarvis 2004; Rountree et al. 2012) même s'il n'est pas toujours possible de déterminer les espèces présentes à ces profondeurs sur base des données collectées (Wall et al. 2014; Carriço et al. 2019; Bolgan et al. 2020). À ce jour, aucune étude n'a encore été réalisée concernant les paysages acoustiques de la zone rariphotique en Polynésie française.

1.5. Objectifs

L'objectif de ce mémoire est de décrire de manière préliminaire le paysage acoustique de la zone rariphotique de la côté nord de l'île de Moorea (Polynésie française). Plus spécifiquement, nous décrirons les trois composantes de la biophonie (invertébrés benthiques, poissons et cétacés) et nous analyserons la diversité et les patterns nyctéméraux des sons des poissons.

2. Matériel et méthodes

2.1. Situation géographique

Les données acoustiques ont été récoltées pendant dix jours entre le 8 et le 17 juillet 2022, au niveau d'un site de la côte nord de l'île de Moorea située dans l'Archipel de la Société, en Polynésie française (17°32'00.0"S 149°34'00.0"W, Fig.6). Les enregistrements audio ont été réalisés à une profondeur d'environ 300 ± 20 m. L'analyse manuelle s'est concentrée sur une sous-période de 2 jours et 3 nuits, ce qui représente une période de 62 heures. Cette période était identique à celle utilisée dans des études précédentes à 20, 60, et 120 m sur la même île (Raick et al. 2023c, 2023b, 2023a, 2024a, 2024a, 2024b).

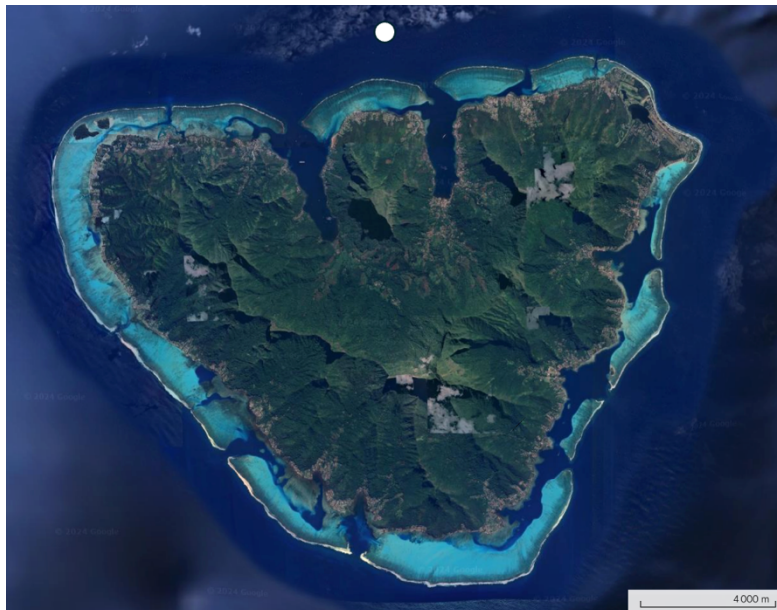


Figure 6 : Localisation du site d'échantillonnage sur la côte nord de Moorea, indiqué par un rond blanc (image de SIO, NOAA, U.S. Navy, NGA, GEBCO 2024 TerraMetrics Landsat / Copernicus Data LDEO-Columbia, NSF, NOAA 2024 Airbus).

Le matériel d'enregistrement était composé d'un enregistreur acoustique autonome SNAP (Loggerhead Instruments ; Sarasota, FL, USA) connecté à un hydrophone HTI96 (High Tech Inc. ; Long Beach, MS, USA) possédant une réponse fréquentielle plate entre 2 Hz et 30 kHz.

L'enregistrement a été réalisé en continu, à une fréquence d'échantillonnage de 44,1 kHz et une résolution de 16 bits.

L'enregistreur était attaché à un relargueur acoustique AR701 (iXblue, Saint-Germain-en-Laye, France) (Fig. 7). Un relargueur acoustique est un dispositif équipé d'un crochet dans sa partie inférieure et d'un hydrophone dans sa partie supérieure. Un lest de 20 kg était tenu par le crochet tandis qu'une bouée profonde capable de résister à la pression ambiante de 29-32 bar était accrochée du côté supérieur. De plus, un bout avec une bouée de sub-surface à 10 m a été ajouté par sécurité. Le système a été récupéré en envoyant un signal acoustique à l'aide d'une télécommande TT701 (iXblue, Saint-Germain-en-Laye, France). Ce signal était réceptionné par l'hydrophone de l'AR701, amenant à un pivotement du point pivot du crochet.

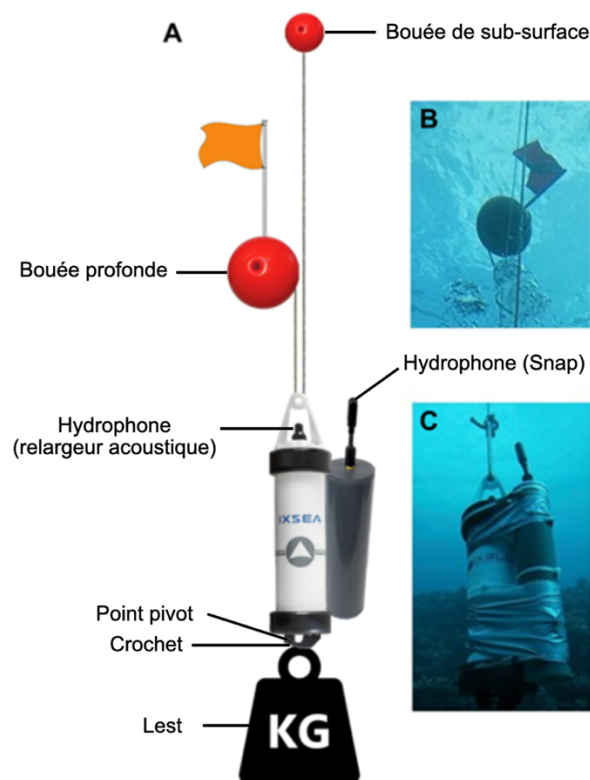


Figure 7 : Dispositif d'enregistrement composé d'un snap (cylindre gris) connecté à un hydrophone et d'un relargueur acoustique comprenant un hydrophone, une batterie et un crochet tenant un lest (A). Le poids est lâché à distance à l'aide d'un signal acoustique entraînant l'ouverture du crochet et la remontée du système en surface. Photographies du dispositif lors de tests en faible profondeur (B) et (C).

2.2. Analyse acoustique

Le paysage acoustique a été exploré dans son ensemble sur base de spectrogrammes réalisés sur MatLab R2014b (The MathWorks, Inc. ; Natick, MA, USA). Un premier spectrogramme a été réalisé sur l'ensemble des fréquences (jusque 22.05 kHz) tandis qu'un deuxième a été réalisé sur les données sous-échantillonnées à 4 kHz, permettant de se concentrer sur la bande sons située sous 2 kHz ce qui correspond à la gamme de fréquence utilisée par les poissons (Cato 1978). Le premier spectrogramme a permis d'identifier les périodes avec des sons d'invertébrés présents tandis que le deuxième a permis d'identifier celles avec les passages de bateaux, chants de baleines et sons de poissons. Durant l'intervalle de 10 jours considéré dans ce travail, la période de 62 h (*i.e.* 2 jours et 3 nuits) durant lesquelles le moins de passages de bateaux et de chants de baleines ont été enregistrés a été utilisée pour l'analyse des sons ichthyologiques.

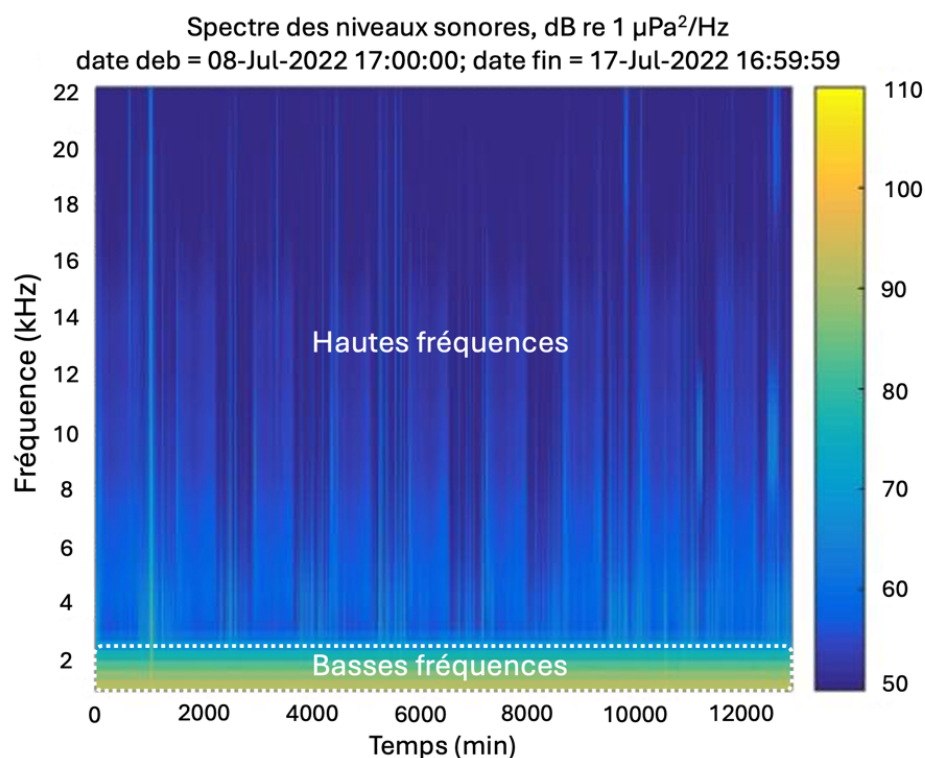


Figure 8 : Spectrogramme du niveau sonore au cours des 10 jours d'enregistrement. Les couleurs chaudes représentent des niveaux sonores plus élevés (ici intégrés sur une bande de 1 Hz, unité : $\text{dB re } 1 \mu\text{Pa}^2 \text{ Hz}^{-1}$). Le spectrogramme peut être divisé en une bande haute-fréquence (*i.e.*, au-dessus de 2 kHz) et une bande basse-fréquence (*i.e.*, sous 2 kHz).

2.2.1. Classification des sons

Les sons des poissons ont été analysés manuellement à l'aide du logiciel RavenPro version 1.5 (Cornell Lab of Ornithology; Ithaca, NY, USA). Lors de cette analyse, un sous-échantillonnage a été effectué de manière à analyser une minute toutes les dix minutes, représentant 6h20 de fichiers audio. Les différents sons ont été classifiés grâce à une clé dichotomique adaptée de celle de Raick et al. (2023c). Cette clé de classification se basait sur plusieurs paramètres acoustiques tels que la fréquence dominante, la période de pulsation, la présence d'harmoniques ou de pseudoharmoniques, ou encore le caractère fréquence modulée du son (*e.g.*, *Upsweeping Sounds* ou *Downsweeping Sounds*). Le programme Avisoft SAS Lab Pro (Avisoft Bioacoustics; Glienicke/Nordbahn, Germany) a permis de caractériser les paramètres acoustiques des quatre sons de poissons les plus entendus, sur base de leurs oscillogrammes. Pour chacun de ces sons, la durée totale du son (ms), la fréquence dominante (Hz), le nombre de pulsations ainsi que leur période de pulsation (ms) ont été analysés.

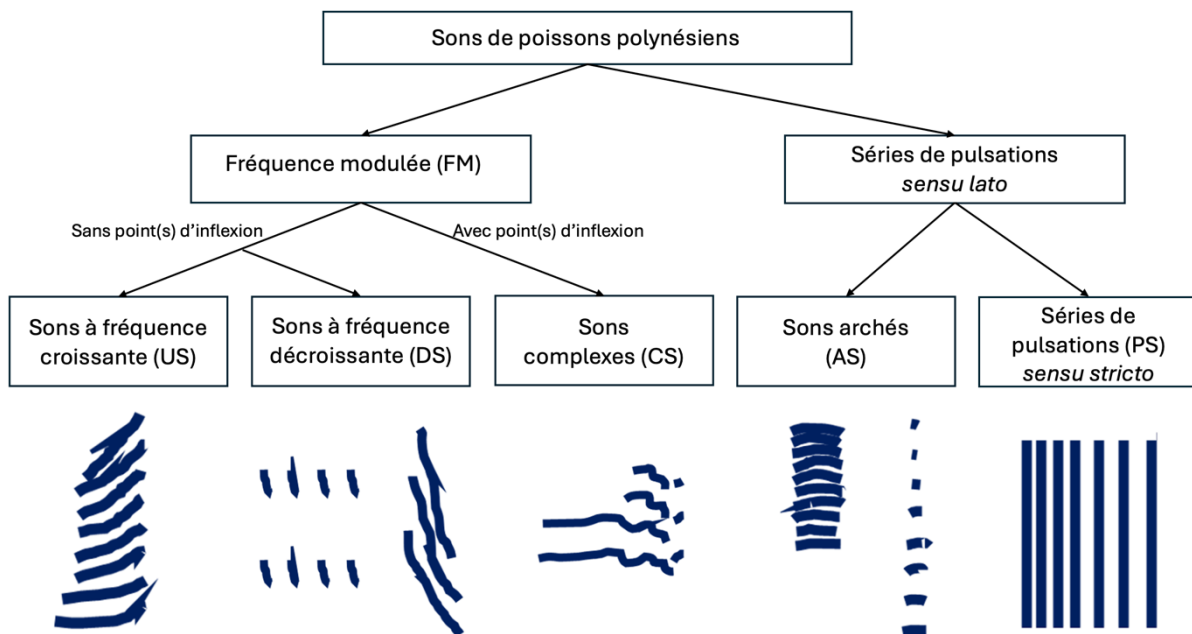


Figure 9 : Classification des sons de poissons de Polynésie française. Adapté de Raick et al. (2023c). Les sons *Upsweeping* sont les sons à fréquences croissante (US), les sons *Downsweeping* sont les sons à fréquence décroissante (DS), les sons complexes (CS) présentent des fréquences modulées croissante et décroissantes, et les sons à pulsations très rapides sont les sons archés (AS).

2.3. Analyse statistique

Outre la description de la biophonie sur base des spectrogrammes et sur base de la description des sons obtenus, le cycle jour/nuit des sons des poissons a été investigué grâce à des modèles additifs généralisés (GAM, de l'anglais *Generalized Additive Model*). Les modèles GAM sont classiquement utilisés pour étudier les cycles d'activités de nombreux taxons (Broitman et al. 2001; Irons et al. 2023; Papale et al. 2023) y compris de la production de sons des poissons (Raick et al. 2024a). Les modèles GAM s'adaptent aux variations des données en utilisant des splines, permettant de coller au mieux aux données récoltées. Le principe de ces modèles est qu'ils subdivisent les données en plusieurs parties pour les modéliser au plus proche de la réalité, et relient ensuite tous ces morceaux afin de former un graphe continu.

Seuls les sons présents tous les jours et d'occurrence journalière minimum de 15 ont été utilisés lors des analyses. L'analyse statistique s'est ainsi portée sur 98,32% des sons de poissons totaux identifiés, soit 7 351 sons. Dans un premier temps, un modèle GAM avec une loi de Poisson a été utilisé pour chaque type de son de poisson. Ensuite, la dispersion des résidus était calculée. Si la valeur était inférieure à 1.5 (Zuur 2012) le modèle était gardé tandis que si elle était supérieure à 1.5, le modèle de Poisson était rejeté et nous réalisions un nouveau modèle avec une régression négative binomiale. Le modèle était alors gardé si la dispersion des résidus nouvellement calculée était en dessous de 1.5 (Raick et al. 2024a). L'ensemble des modèles finaux utilisés dans ce mémoire avaient une valeur de dispersion de résidus sous 1.5. L'ensemble des analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel R version 4.3.0 (R Core Team, Vienna, Austria).

De nouveaux tests statistiques ont ensuite été réalisés sur 4 caractéristiques de 10 sons de poissons de chaque type qui présentaient un bon rapport signal sur bruit, à savoir la durée (s), la fréquence dominante (Hz), le nombre de pulsations ainsi que la période entre chaque pulsations (s) (voir l'[Annexe 3](#) pour le détail des caractéristiques). Ces caractéristiques ont été comparées à celles calculées par Raick et al. (2023c), l'objectif étant de confirmer ou réfuter l'hypothèse de similarité de ces sons. Pour cela, la normalité des données a été observée à l'aide

d'un diagramme Quantile-Quantile. Si la distribution des données ne suivait pas une loi normale, un test de Wilcoxon-Mann-Whitney (Mann-Whitney U test, en anglais) était réalisé pour tester l'homoscédasticité des données. Dans le cas d'une distribution normale des données, l'homoscédasticité de celles-ci était calculée par un test de Fisher. Dans le cas de l'égalité des variances, un test t de Student permettait de mesurer les différences de moyennes des deux groupes de sons selon la profondeur (*i.e.* un groupe reprenait la moyenne des caractéristiques des sons aux profondeurs de 20, 60 et 120 m et l'autre groupe reprenait les caractéristiques des sons à 300 m de profondeur). Dans le cas de réfutation de l'homoscédasticité des variances, un test t de Welch était réalisé. Dans le cas d'une réfutation du test t de Welch, une analyse en composantes principales était réalisée sur la matrice de corrélations. Le seuil de signification des tests réalisés était fixé à 0,05.

3. Résultats

3.1. Description générale du paysage acoustique

Lorsqu'un spectrogramme de 24 h était observé (Fig. 10A), une différence jour/nuit était marquée dans la gamme de fréquence entre 2 et 22,05 kHz par un niveau sonore moyen plus élevé durant la nuit à l'exception des périodes comprenant des passages de bateaux en journée (Fig. 10A). Lors de ces passages de bateaux, le niveau sonore élevé conduisait à un masquage de la majorité des sons. En début de période nocturne, un pic sonore de sons d'une durée de 20 minutes était observé entre 18 h et 18h30 (Fig. 10B). Le paysage acoustique durant cette période était caractérisé par une abondance de sons large bande, s'étendant de 6 à 9 kHz, avec une fréquence dominante à 7,5 kHz (Fig. 10C). Ils sont attribués à des invertébrés benthiques.

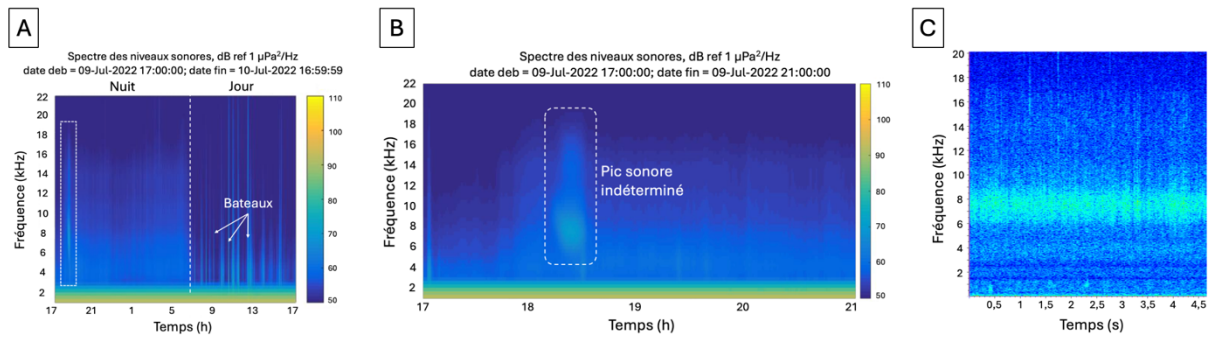


Figure 10 : Spectrogramme s'étendant sur la période du 9 au 10 juillet 2022, montrant, dans un encadré en pointillés blancs, un pic sonore produit par des invertébrés non identifiés, entre 18 h et 19 h (A). Spectrogramme du pic sonore indéterminé, dans un encadré en pointillés blancs, s'étendant sur environ 20 minutes, entre 18 h et 18h30 (B). Spectrogramme sur Raven du pic sonore indéterminé, spectrogramme généré en utilisant une FFT de 2048 points amenant à une résolution fréquentielle de 21,5 Hz (C).

Le spectrogramme de la bande basse fréquence (< 2 kHz) permettait également de différencier les périodes de journée et de nuit (Fig. 11A) et la présence de bateaux. Cette bande permettait, de plus, de détecter les sons produits par les poissons (Fig. 11B) et les sessions de chants de baleine à bosse, *Megaptera novaeangliae* (Fig. 11C). Une session de chant était particulièrement bien visible la nuit du 15 au 16 juillet, permettant d'analyser les différentes unités composant les phrases de ce chant (Fig. 11C, Annexe 7). En plus des chants et des sons sociaux de mégaptères, des sons de balaénoptéridés (genre *Balaenoptera*) ont également été entendus durant la période de 6h20 analysée (11D). Ces sons apparaissaient comme des downsweeps basse-fréquence (principalement entre 220 et 100 Hz) et seraient produits par *Balaenoptera edeni* (communication personnelle, Dr. Denise Risch et Dr. Susan Parks). Ces sons étaient suivis de nombreux échos dus non seulement à la surface et à la réverbération sur le fond mais également à l'importante verticalité du fond à cette profondeur à Moorea (Fig. 11D)

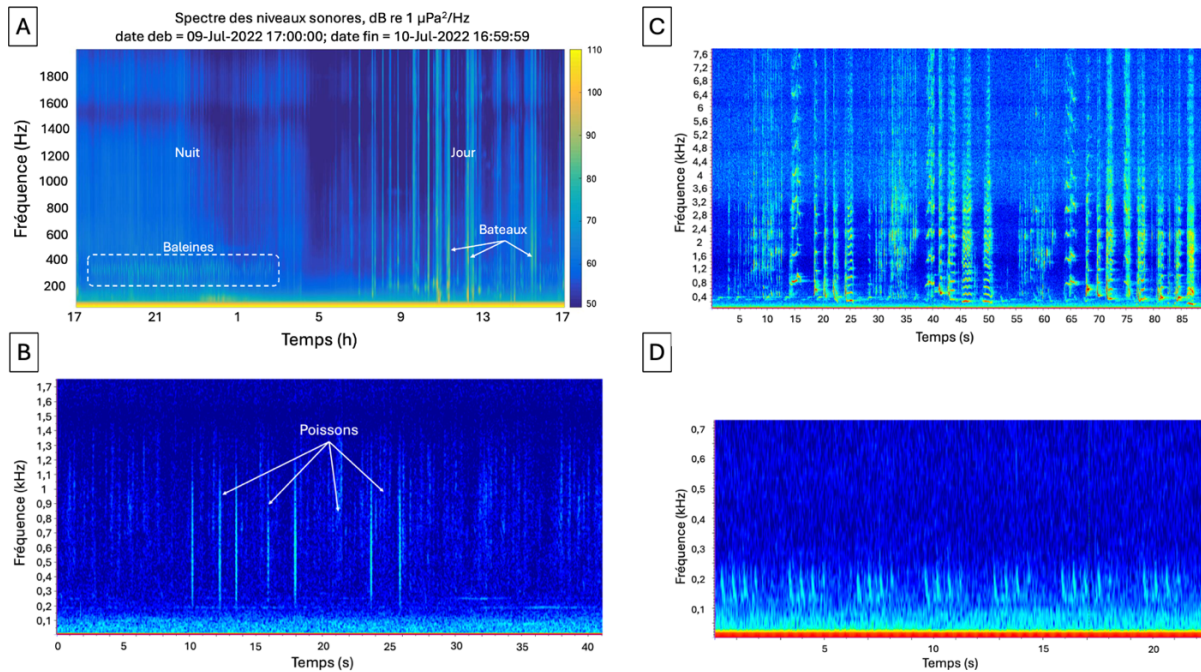


Figure 11 : Spectrogramme général de la bande basse-fréquence montrant une session de chant de baleine à bosse la nuit et des passages de bateau en journée (A). Spectrogramme sur Raven montrant les sons produits par les poissons, spectrogramme généré en utilisant une FFT de 256 points amenant à une résolution fréquentielle de 15,6 Hz (B). Spectrogramme sur Raven montrant quelques phrases du chant de *Megaptera novaeangliae*, spectrogramme généré en utilisant une FFT de 2048 points amenant à une résolution fréquentielle de 21,5 Hz (C). Spectrogramme sur Raven montrant des downsweeps basse fréquence par répétition de quatre produits par *Balaenoptera confederata*, spectrogramme généré en utilisant une FFT de 256 points amenant à une résolution fréquentielle de 15,6 Hz (D).

En plus des sons individualisables de poissons (voir 3.2.), des sons de mégaptères et de balaénoptéridés, un chorus (*i.e.*, ensemble de sons produits simultanément par un grand nombre d'individus, rendant chaque son impossible à individualiser) entre 300 Hz et 2,2 kHz, de fréquence dominante d'environ 850 Hz (Fig. 12) a également été enregistré la nuit du 12 juillet, entre 21 h et 23 h. Il pourrait avoir été produit par des poissons planctivores associés à des comportements alimentaires (Dr. Miles Parsons, communication personnelle).

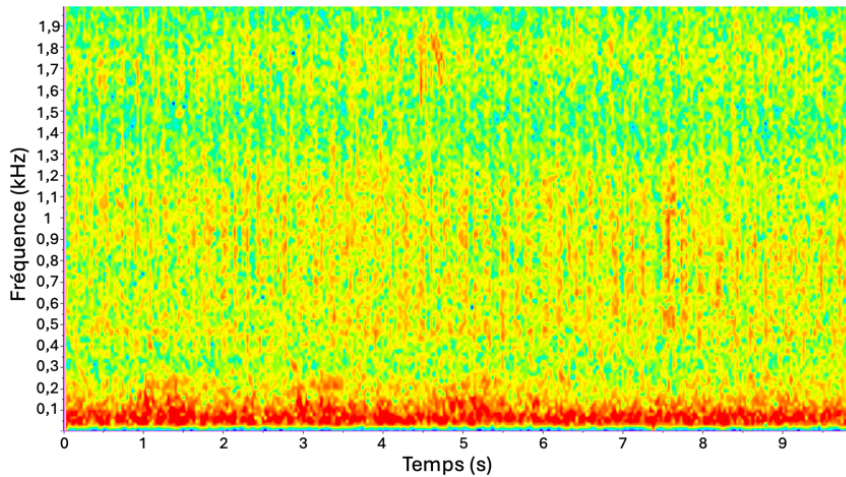


Figure 12 : Spectrogramme sur Raven montrant un chorus nocturne de sons associés aux comportements alimentaires de poissons planctivores durant la nuit du 12 juillet, entre 21 h et 23 h. Le spectrogramme a été généré en utilisant une FFT de 256 points, amenant à une résolution fréquentielle de 15,6 Hz.

3.2. Analyses des sons des poissons

Un total de 7 477 sons de poissons a été enregistré. Ces sons ont été répartis en 16 types différents, allant de séries de pulsations (PS), sons à séries de pulsations trop rapprochées que pour être distinguées à l'oreille (AS) et sons à fréquence modulée (FM), tant upsweeps, downsweeps et sons complexes (c'est-à-dire présentant à la fois un caractère upsweep et downsweep). L'abondance relative de chacun de ces types de sons n'était pas équivalente. En effet, parmi ces 16 sons, seuls quatre types de sons de poissons ont pu servir aux analyses, car ils correspondaient aux critères fixés pour être traités statistiquement (*i.e.*, être présents quotidiennement et minimum 15 fois par jour). Cela représentait 7 351 sons (98,3 %) qui ont pu être utilisés lors des analyses statistiques.

Le son le plus abondant, représentait à lui seul 93,38% ($n = 6\,982$) de tous les sons de poissons détectés sur la période analysée. Sur base des dix sons à bon rapport signal sur bruit précédemment sélectionnés, différentes caractéristiques ont pu être calculées. Ce son était de type AS et avait une durée de 141 ± 35 ms et une fréquence dominante de 928 ± 194 Hz (Fig. 13A). Sur un oscillogramme, il apparaissait comme une série de $10,6 \pm 2,8$ pulsations séparées par une période de pulsation de $13,6 \pm 3,4$ ms. Ce son était statistiquement équivalent au son AS4 décrit par Raick et al. (2023c) (Annexe 2), il a donc été nommé AS4 dans la suite du

document. Sur base du modèle GAM réalisé pour ce son, nous avons remarqué la présence d'un cycle d'activité marqué (valeur $p < 0.0001$. [Annexe 1](#)). Le pic principal d'activité était situé entre 18 h et 21 h et un pic plus petit était situé chaque jour entre 3 et 6 h ([Fig. 14](#)).

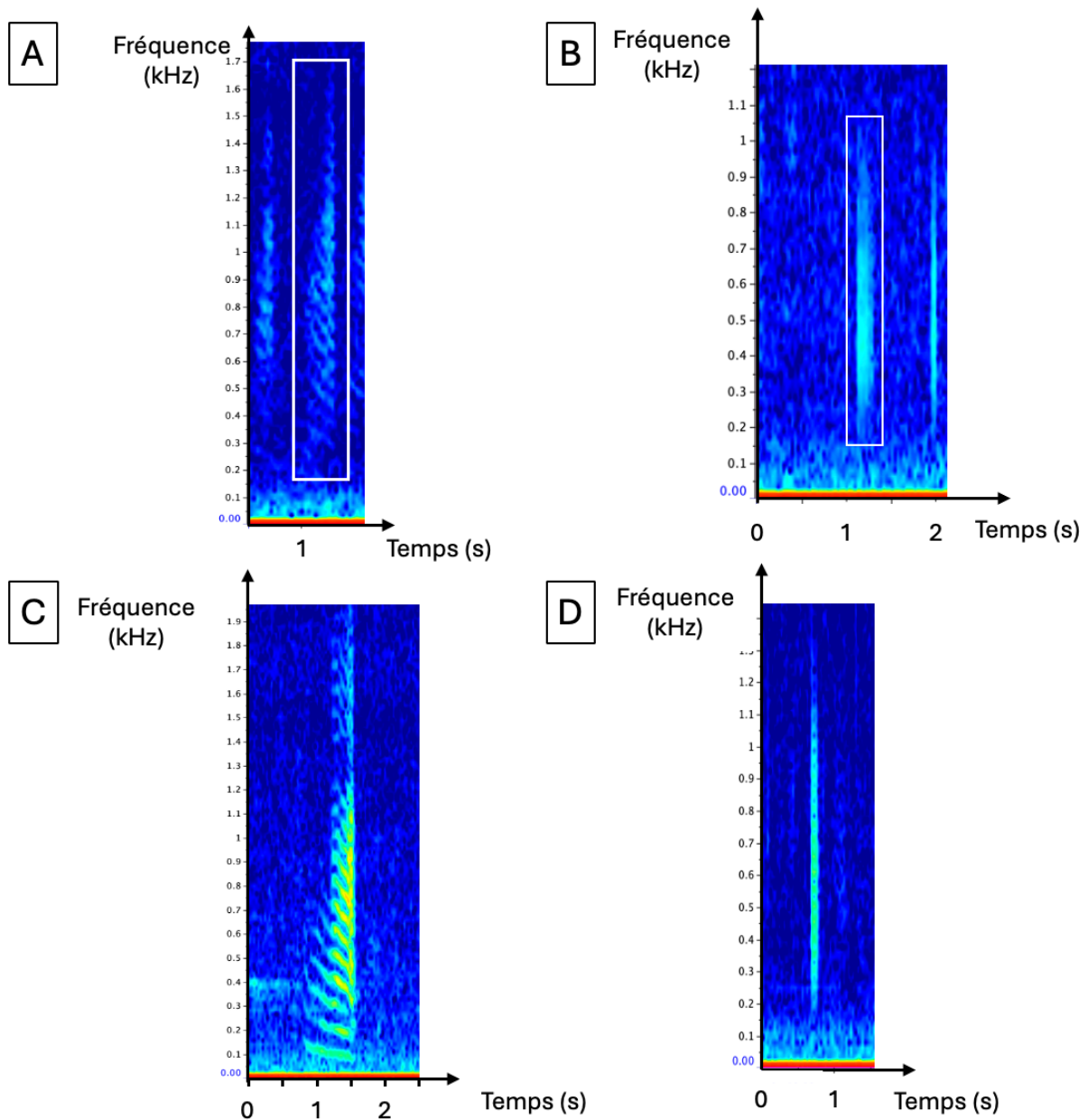


Figure 13 : Spectrogrammes du son AS4 (A), du son FPT6 (B), du son DS2 (C) et du son AS7-like (D). Les spectrogrammes ont été générés en utilisant une FFT de 256 points, amenant à une résolution fréquentielle de 15,6 Hz.

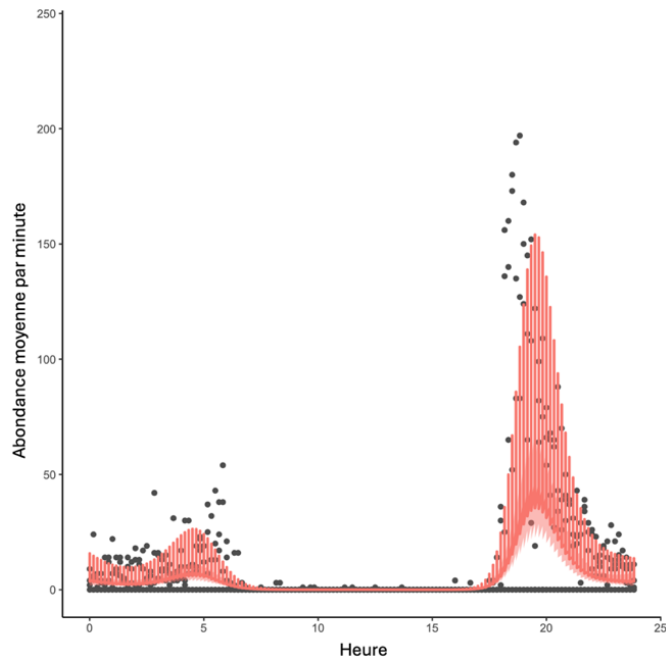


Figure 14 : Moyenne du nombre de sons AS4 par minute en fonction de l'heure de la journée. La courbe reprend les données prédites par le modèle GAM (Annexe 1). Les lignes rouges verticales autour de la courbe représentent un intervalle de confiance de 95%.

Après le son AS4, les trois types de sons les plus abondants avaient respectivement une abondance de 160, 118 et 91 sons sur l'ensemble de la période analysée. Sur base des 10 sons à bon rapport signal sur bruit précédemment sélectionnés, différentes caractéristiques ont pu être calculées. Le deuxième des quatre types de sons les plus abondants était une série de pulsations très rapide (FPT, de l'anglais 'fast pulse train') qui possédait une durée moyenne de $149,5 \pm 66$ ms composée de $4,7 \pm 2,5$ pulsations avec une période de pulsation de 35 ± 9 ms et une fréquence dominante de 516 ± 108 Hz (Fig. 13B). Ce son était équivalent au son FPT6 décrit par Raick et al. (2023c) (Annexe 2), il a donc été nommé FPT6 dans la suite du document. L'abondance maximale de ce type de son était à 18h (Fig.15, valeur $p < 0.0001$, Annexe 1).

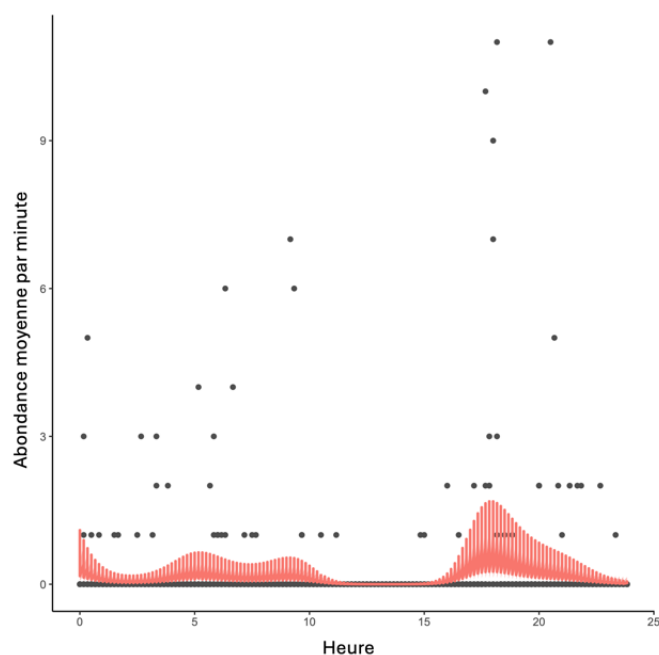


Figure 15 : Moyenne du nombre de sons FPT6 par minute en fonction de l'heure de la journée. La courbe reprend les données prédites par le modèle GAM (Annexe 1). Les lignes rouges verticales autour de la courbe représentent un intervalle de confiance de 95%.

Le troisième son le plus abondant était un son modulé en fréquence dont la fréquence diminuait au cours du temps. Sur base des 10 sons à bon rapport signal sur bruit précédemment sélectionnés, différentes caractéristiques ont pu être calculées. Il était caractérisé par une durée moyenne de 428 ± 230 ms et une fréquence dominante de 690 ± 241 Hz. Sur un spectrogramme, il se présentait comme une suite de pseudo-harmoniques (Fig. 13C) possédant 20 ± 7 pulsations et une période de pulsation de $14,63 \pm 6,90$ ms. Ce son était statistiquement équivalent au son DS2 décrit par Raick et al. (2023c) (Annexe 2), il a donc été nommé DS2 dans la suite du document. Deux périodes présentaient une abondance plus élevée, à savoir majoritairement de 19 h à 21 h mais également de 3 h à 5 h (Fig. 15, valeur $p < 0.0001$, Annexe 1).

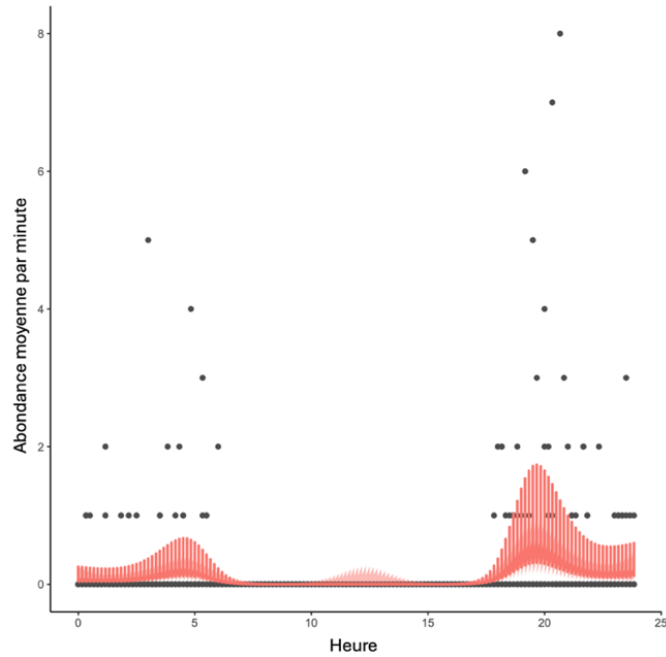


Figure 16 : Moyenne du nombre de sons DS2 par minute en fonction de l'heure de la journée. La courbe reprend les données prédites par le modèle GAM (Annexe 1). Les lignes rouges verticales autour de la courbe représentent un intervalle de confiance de 95%.

Le dernier son le plus abondant était un son présentant des pseudo-harmoniques sur un spectrogramme (Fig. 13D). Sur base des 10 sons à bon rapport signal sur bruit précédemment sélectionnés, différentes caractéristiques ont pu être calculées. Ce son présentait une durée moyenne de $104 \pm 16,5$ ms ainsi qu'une fréquence dominante de 579 ± 35 Hz. Il possédait $3,6 \pm 0,5$ pulsations séparées par une période de 25 ± 4 ms. Après calcul de ses caractéristiques et comparaison avec celles calculées par Raick et al. (2023c) (Annexe 2), il s'est avéré que ce son, bien que ressemblant au son AS7, était statistiquement différent. L'utilisation de graphiques en violons a mis en évidence ces différences, notamment concernant la fréquence dominante des deux sons (valeur $p = 0.003$), celle des nouveaux sons étant le double de celle des sons « AS7 » (Fig. 17). Nous avons donc décidé de le nommer « AS7-like » dans la suite de ce document. Une abondance plus élevée était remarquée entre 17 h et 19 h (Fig. 18, valeur $p < 0.0001$, Annexe 1).

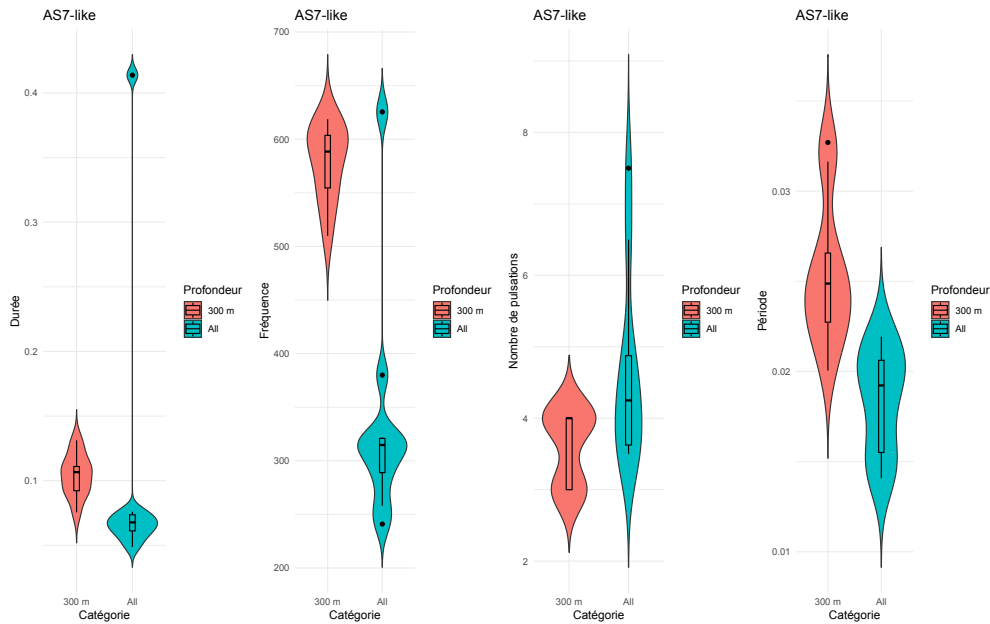


Figure 17 : Comparaison des caractéristiques du son AS7-like avec celles du son AS7 décrit par Raïck et al. (2023c), à l'aide de graphiques en violons. Sont comparés, de gauche à droite, les durées, les fréquences dominantes, les nombres de pulsations, ainsi que les périodes, selon la profondeur. Les graphiques en violons en rouge représentent les données à 300 m de profondeur; alors que ceux en bleu, repris sous la dénomination « All », reprennent les caractéristiques des sons aux trois autres profondeurs, à savoir 20 m, 60 m, et 120 m. Les médianes sont représentées par les lignes épaisses horizontales dans les boîtes à moustaches. La moustache supérieure s'étend de la charnière jusqu'à la valeur la plus élevée située à moins de $1,5 * IQR$ de la charnière, où IQR est l'intervalle interquartile, ou la distance entre le premier et le troisième quartile. La moustache inférieure s'étend de la charnière jusqu'à la valeur la plus basse à moins de $1,5 * IQR$ de la charnière. Les données au-delà de l'extrémité des moustaches sont des valeurs aberrantes et tracées sous forme de points.

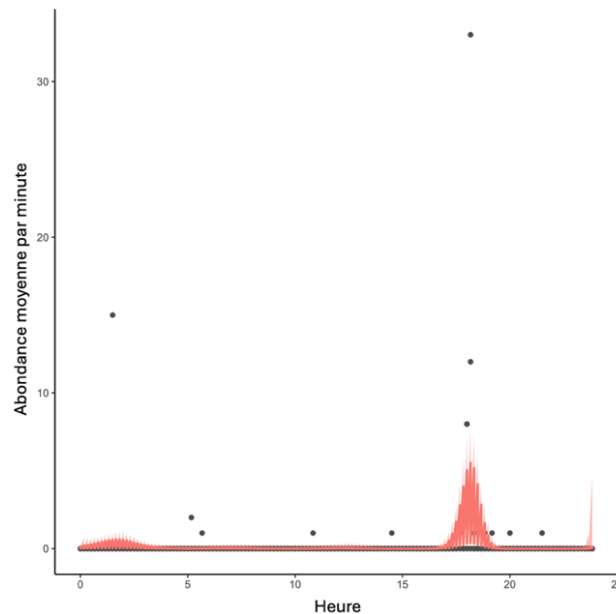


Figure 18 : Moyenne du nombre de sons AS7-like par minute en fonction de l'heure de la journée. La courbe reprend les données prédites par le modèle GAM (Annexe 1). Les lignes rouges verticales autour de la courbe représentent un intervalle de confiance de 95%.

4. Discussion

4.1. Description générale du paysage acoustique

Lors de l'analyse du paysage acoustique enregistré à 300 m de profondeur, un cycle nuit/jour était marqué au niveau de l'activité des poissons et par le passage des bateaux. De plus, chaque jour, entre 18 h et 19 h durant environ 20 minutes, pouvait être entendu un pic sonore large bande (de 6 à 9 kHz) produit par des invertébrés. Ce dernier résultat rejoint les observations faites dans la partie inférieure du récif mésophotique (Raick et al. 2024b). En effet, à 120 m de profondeur, le nombre de sons d'invertébrés augmentait aux alentours de 19 h sur les îles de Bora Bora, Moorea et Tikehau. À Bora Bora, cette augmentation avait lieu de 19 h à 21 h, commençant donc 57 minutes après le coucher du soleil (*i.e.* le soleil se couchait à 18h03). Sur l'île de Moorea, elle était observée de 18h30 à 20h00, soit 37 minutes après le coucher du soleil (*i.e.* l'heure de coucher du soleil était à 17h53) et à Tikehau, entre 18h30 et 21 h, soit 35 minutes après le coucher du soleil (*i.e.* le soleil se couchait à 17h55) (Raick et al. 2024b). Il apparaît donc que les pics d'activité des invertébrés produisant ces sons surviennent un certain laps de temps après le coucher du soleil (35 à 57 min) et seraient donc liés à une diminution de l'intensité lumineuse. Ceci a déjà été observé chez divers taxons comme les téléostéens (Di Iorio et al. 2018; Raick et al. 2023a), les oiseaux (Pérez-Granados et al. 2022), et les mammifères (Comte et al. 2022).

Depuis la surface jusqu'aux environs de 100 m de profondeur, la biophonie au-dessus de 1,5 kHz est dominée par les sons des crevettes pistolets (Everest et al. 1948; Mooney et al. 2020) avec un cycle jour/nuit généralement bien marqué (Johnson et al. 1947; Everest et al. 1948; Lillis and Mooney 2018; Raick et al. 2024b). Aux alentours de 55 m (UCDWR 1946), leur abondance diminue, entraînant un changement de biophonie. En Polynésie, c'est entre 60 m et 120 m que cette transition semble avoir lieu sur les îles de Bora Bora, Mangareva et Moorea (Raick et al. 2024b). D'un point de vue fréquentiel, en Polynésie à 5-20 m de profondeur, la fréquence dominante de ces BTS variait entre 3 et 6 kHz (ce qui correspond au pic causé par les crevettes pistolets), entre 4 et 10,5 kHz à 60 m de profondeur, et enfin, entre 2,9 et 6,4 kHz

à 120 m (Raick et al. 2021, 2024b). Les BTS entendus à 300 m de profondeur possédaient une fréquence dominante variant entre 6 et 9 kHz. Si nous savons que ces BTS ne peuvent être produites par des crevettes pistolets, car la profondeur de 300 m à laquelle nous nous trouvons est trop importante pour leur répartition verticale (UCDWR 1946) et que la fréquence dominante de ces sons est trop élevée pour correspondre aux sons connus des crevettes pistolets, il nous est pour l'instant impossible d'identifier les organismes associés à ces pics sonores. En effet, la forte verticalité des fonds et leur situation largement sous la limite de la plongée ne permettent pas d'explorer facilement ces environnements peu connus, d'autant plus que ces organismes sont généralement cryptiques (Lillis and Mooney 2018).

La bande basse fréquence de la biophonie était quant à elle caractérisée par la présence de nombreux chants de baleines à bosses *Megaptera novaeangliae*. Lors de l'étude réalisée à 120 m par Raick et al. (2024b), des chants de baleines à bosse ont également été entendus sur les îles de Bora Bora et Moorea (échantillonnées en septembre) mais pas dans les autres îles étudiées (échantillonnées fin octobre, novembre, mars et avril). Ceci peut s'expliquer car les baleines à bosses se nourrissent sur les aires d'alimentation en Antarctique de novembre à mai (Andrews-Goff et al. 2018) pour ensuite migrer vers les aires de reproduction de basses latitudes (Chittleborough 1965) étant en Polynésie française principalement entre juillet et octobre (Andrews-Goff et al. 2018). En plus de cette différence temporelle, la présence des mégaptères varie entre les îles, Moorea étant connue pour être une île accueillant les baleines à bosse durant la saison de reproduction (Derville et al. 2019). Notre échantillonnage s'étant déroulé durant le mois de juillet, il est normal d'y notifier la présence de baleines à bosses. L'analyse du chant (ici présenté en annexe) sur une petite période de temps ne semble pas problématique étant donné que les chants des baleines à bosse *M. novaeangliae* sont fortement stéréotypés, répétitifs et complexes (Schulze et al. 2022) et que les individus mâles d'un même groupe ont tous le même chant, durant une même année (Payne and Payne 1985; Au and Hastings 2008; Cholewiak et al. 2013). En effet, dans notre étude nous avons entendu plusieurs mâles reprendre les mêmes unités de chant. La comparaison des chants entre diverses années et régions du monde est cependant compliquée étant donné qu'il a été démontré que les individus de régions différentes possédaient des chants différents (Au and Hastings 2008), et que les chants de *M. novaeangliae* subissent des variations importantes d'une année à l'autre, se renouvelant complètement après 3 - 4 ans (Payne and Payne 1985; Payne 2000; Au and Hastings 2008). Les

mâles chantant principalement durant les migrations et périodes de reproduction (Au and Hastings 2008; Dunlop et al. 2008), certains auteurs émettent l'hypothèse que les chants peuvent donc ainsi être appris d'un groupe à l'autre par transmission horizontale (Garland et al. 2011; Cholewiak et al. 2013). Par exemple, les chants de mégaptères enregistrés sur la côte Est de l'Australie ont été entendus quelques années plus tard dans un autre groupe de baleines de Polynésie française, puis après un nouvel intervalle de 2 - 3 ans, dans un autre groupe encore, situé sur la côte Ouest de l'Équateur, représentant un trajet de ce chant d'environ 14 000 kilomètres Schulze et al. (2022). Une comparaison préliminaire des différentes unités ([Annexe 7](#)) identifiées durant notre étude et celle de Schulze et al. (2022) montrait déjà de fortes divergences.

Outre les chants et les sons sociaux de mégaptères, des downsweeps basse fréquence typiques du genre *Balaenoptera* ont été enregistrés. Ces sons avaient une fréquence initiale proche de 220 Hz et une fréquence finale proche de 100 Hz. Ceci est trop aigu que pour appartenir à *Balaenoptera musculus* dont les fréquences des sons varient jusqu'à 70 Hz (mais majoritairement autour de 20 Hz) (Mellinger and Clark 2003; Leroy et al. 2016). Les mêmes considérations fréquentielles permettent d'écarter d'autres grandes espèces comme *Balaenoptera physalus* qui produit des séries de sons downsweep, compris entre 13 et 100 Hz (Aulich et al. 2019) ainsi que *Balaenoptera borealis* notamment connue pour produire des downsweeps ne dépassant pas les 100 Hz (Rankin and Barlow 2007), ou encore *Balaenoptera omurai*, produisant des sons pulsés allant jusqu'à 50 Hz (Cerchio et al. 2015, 2019). Restent *Balaenoptera bonaerensis*, qui produit des sons downsweeps nommés « bio-duck », composés de plusieurs pulsations, et compris entre 50 Hz et 300 Hz, avec des harmoniques supérieures à 1 kHz (Rossi-Santos et al. 2022), et *Balaenoptera edeni*, qui produit également un son downsweep compris sous 1 kHz (Figueiredo and Simão 2014). *Balaenoptera bonaerensis* est retrouvé de l'Antarctique jusqu'à des latitudes proches de l'équateur (Rossi-Santos et al. 2022) alors que *Balaenoptera edeni* est plus communément retrouvé dans les eaux tropicales et tempérées (Figueiredo and Simão 2014), correspondant aux latitudes de notre aire d'étude. Les sons que nous avons détectés appartiendraient à *Balaenoptera edeni* (communication personnelle, Dr. Denise Risch et Dr. Susan Parks).

4.2. Stratification selon la profondeur

L'enregistrement de plusieurs milliers de sons de poissons nous a permis de comparer la diversité à 300 m à celle calculée à d'autres profondeurs en Polynésie française (Raick et al. 2023c, 2024a). Sur l'île de Moorea, sur la période allant de 17 h à 19 h, ce sont 39 types de sons de poissons qui ont été détectés dans le récif altiphotique, 20 à 27 types dans le récif mésophotique et, au cours de ce travail, 10 types dans la zone rariphotique. Ceci met en avant une diminution globale de la diversité acoustique avec la profondeur. Parallèlement à cette diminution de la diversité apparaît une augmentation de l'abondance sonore avec la profondeur dans la tranche horaire de 17 h à 19 h. Au niveau du récif altiphotique, 93 sons ont été détectés par heure tandis que 77 à 92 sons par heure étaient détectés dans le récif mésophotique (Raick et al. 2023c, 2024a). Dans la zone rariphotique, 361 sons de poissons par heure ont été identifiés durant la même période de temps à Moorea. La même comparaison peut être réalisée sur l'ensemble du cycle de 24 h entre 60 m, 120 m et 300 m (cette analyse n'ayant pas été réalisée à 20 m). Durant un cycle de 62 h, 434 sons par heure ont donc été entendus à 60 m de profondeur, 419 sons par heure à 120 m et enfin 121 sons par heure à 300 m de profondeur. Nous remarquons ainsi que l'abondance sonore journalière diminue avec la profondeur, alors qu'elle augmentait lors de l'analyse de la période crépusculaire. Ceci est dû à la grande abondance de sons pulsés en journée dans le récif altiphotique (*e.g.*, les sons FPT des Pomacentridae) qui ne sont plus retrouvés à plus grande profondeur (Raick et al. 2023c). Ce sont en réalité uniquement les sons retrouvés en profondeur dont l'abondance augmente avec la profondeur. Comme déjà démontré à 60 et 120 m de profondeur (Raick et al. 2024a), l'abondance sonore des sons à séries de pulsations très rapides (AS) et ceux à fréquence modulée (FM) augmente avec l'augmentation de la profondeur ([Annexe 4](#), [Annexe 5](#)). Par exemple, sur l'île de Moorea, les sons de type AS4 présentent une abondance sonore de 4 sons par minute à 60 m de profondeur, 7 sons par minute à 120 m et 28 sons par minute à 300 m d'eau ([Figure 19](#)) ([Annexe 4](#)). Il faut toutefois notifier que ces enregistrements n'ont pas été réalisés en parallèle. Ce son ressemble fortement au son /kwa/ décrit par Di Iorio et al. (2018), identifié comme étant produit par des espèces du genre *Scorpaena* (Scorpaenidae) par Bolgan et al. (2019). La présence d'espèces appartenant au même taxon et la similitude entre les sons permet de raisonnablement supposer que les AS4 de Moorea sont aussi produits par des espèces du genre *Scorpaena* ou d'un genre proche. Davantage d'études sont nécessaires pour mieux

comprendre le contexte comportemental d'émissions de ces sons. Ceci passe notamment par mieux comprendre les patterns lunaires et long-termes de ces sons. En effet, en Méditerranée, des différences saisonnières sont connues dans l'émission des /kwa/ (Di Iorio et al. 2018) suggérant un contexte d'émission en lien avec les activités de reproduction ou de défense d'un territoire.

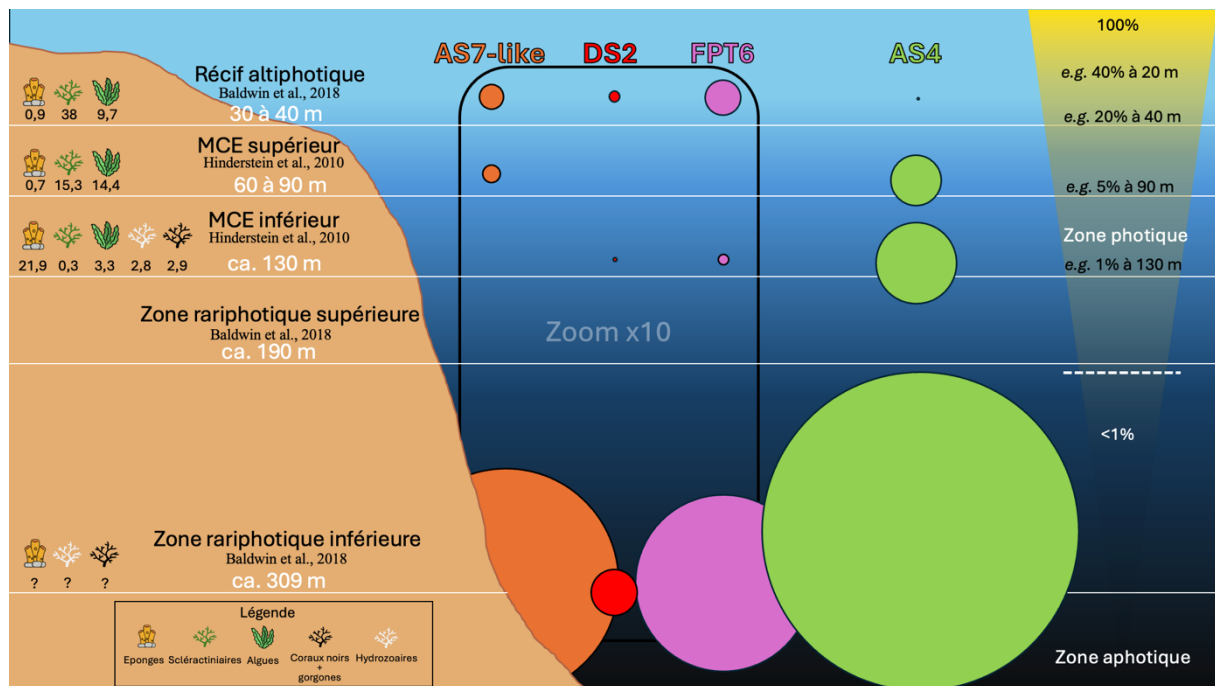


Figure 19 : Représentation de la stratification verticale de la colonne d'eau. À gauche est schématisée la diversité benthique, les valeurs associées correspondant aux pourcentages de recouvrement calculés par Raïck et al. (2024b), à Moorea. Chaque cercle représente proportionnellement l'abondance totale de chaque type de son selon la profondeur, sur l'île de Moorea au cours de diverses études (Raïck et al. 2023c, 2023a, 2024a). Par soucis de visibilité, les cercles représentant les données des sons AS7-like, DS2 et FPT6 ont été agrandis d'un facteur 10. Tout à droite de la figure sont renseignés les pourcentages d'intensité lumineuse selon la profondeur.

Lorsque l'on descend en profondeur, la diminution de l'intensité lumineuse ne permet plus, ou plus de manière aussi optimale, de transmettre d'informations par le biais visuel. Deux phénomènes ainsi répandus pour pallier cette difficulté à communiquer sont la bioluminescence (*i.e.* la capacité qu'ont certaines espèces à émettre de la lumière) (Martini et al. 2019) et la stéréotypisation des sons produits (Ruppé et al. 2015). Il a ainsi été démontré qu'il existe davantage de chevauchements de fréquences des sons durant la journée, les sons n'étant probablement qu'un support au visuel, mais qu'à la nuit tombée, les fréquences dominantes des sons étaient davantage distinctes (Ruppé et al. 2015). Ceci amène les poissons des récifs

mésophotiques à avoir chacun leur propre niche acoustique (Raick et al. 2024a), c'est-à-dire une utilisation par une espèce d'une (1) certaine gamme de fréquences lui étant propres ou (2) un certain moment d'émission propre ou (3) une période de pulsation propre permettant ainsi de distinguer les sons par rapport à ceux d'autres espèces aux alentours (Krause 1993; Bolgan et al. 2022). Nous pourrions, d'une part, supposer que l'abondance sonore de certains types de sons augmente avec la profondeur car un plus grand nombre de spécimens d'un taxon donné sont retrouvés à 300 m de profondeur ou bien en lien avec un partage différent de l'espace acoustique.

Les patterns verticaux observés d'un point de vue acoustique se doivent de refléter des patterns biologiques, même si ceux-ci ne sont pas encore complètement connus. Le changement de couverture benthique est fonction de la profondeur ((Pérez-Rosales et al. 2022b, 2022a), [Annexe 6](#)) avec notamment un remplacement des algues et coraux scléactiniaires par des éponges, coraux noirs et gorgones. Ces types de changements sont associés à des changements de communauté ichthyologique, obligée d'adapter son régime alimentaire au couvert benthique changeant. Par exemple, la biomasse des Acanthuridae herbivores diminue avec la profondeur, vu la perte progressive des scléactiniaires et algues (Bejarano et al. 2014; Stefanoudis 2019). Aux Bermudes, les MCEs, quant à eux, abritent plus de poissons carnivores, invertivores et omnivores comme de nombreux Serranidae (Stefanoudis et al. 2023), et en zone rariphotique, l'abondance relative est principalement occupée par des poissons ayant un régime alimentaire planctivore (Stefanoudis et al. 2019). En Polynésie française, les poissons de la zone rariphotique sont surtout connus d'un point de vue de la pêche avec une dominance de Lutjanidae et Serranidae (Service de la pêche 2024). L'ensemble des espèces non commerciales est quant à lui bien moins connu.

En plus d'une diminution de la biomasse ichthyologique globale avec la profondeur, certaines études ont montré une diminution de l'abondance et de la richesse spécifique globale des poissons. En effet, une abondance globale de 34 poissons par 500 m² a été mesurée dans le récif alti-photique, 24 individus par 500 m² dans le récif mésophotique supérieur, 26 individus par 500 m² dans la zone rariphotique supérieure et enfin, 18 individus par 500 m² dans la zone rariphotique inférieure, aux Bermudes (Stefanoudis et al. 2019). Cette diminution n'est pas sans

rappeler la diminution du nombre de types de sons observés dans notre étude. En Polynésie, des études équivalentes n'ont pas été entreprises. Il est toutefois connu que 1 260 espèces sont retrouvées dans la zone « côtière » dont 13,2% pouvant se retrouver sous 60 m (Siu et al. 2017).

4.3. Cycles nycthéméraux

Plusieurs études ont démontré l'existence d'un cycle journalier et/ou saisonnier (Locascio and Mann 2011; Doya et al. 2014; Staaterman et al. 2014) de la production de sons dans le récif altiphotique ou mésophotique. Plus en profondeur, l'étude de Lin and Kawagucci (2023) menée à plus de 5 000 m au large des Philippines, a aussi mis en évidence la présence de cycles de production de sons en profondeurs abyssales. Ces chercheurs émettent l'hypothèse qu'un des deux chorus détectés à cette profondeur pourrait provenir de l'activité de poissons de la famille des Myctophidae (Lin and Kawagucci 2023). Ces poissons sont connus pour réaliser d'importantes migrations verticales de la surface jusqu'à 1 000 m de profondeur (Catul et al. 2011), et leurs cycles d'activité pourraient ainsi servir de stimulus aux espèces vivant en zones plus profondes et aphotiques, permettant d'avoir un cycle journalier malgré l'absence totale de lumière. Comme les Myctophidae dont il est source de nourriture (Catul et al. 2011), le plancton peut réaliser des migrations journalières et saisonnières en l'absence de lumière (Haren and Compton 2013), laissant supposer que d'autres facteurs peuvent entrer en ligne de compte dans l'établissement des cycles. Haren and Compton (2013) émettent plusieurs hypothèses quant aux mécanismes de migrations réalisées par ce plancton, en absence de lumière. La première hypothèse émet l'idée que l'augmentation sonore liée à l'activité du plancton vivant à moindre profondeur, percevant donc la lumière, agirait comme stimulus pour le plancton vivant en absence de lumière. La deuxième hypothèse émise par ces auteurs associerait l'histoire de vie de ces organismes planctoniques à ces migrations. En effet, ces organismes présenteraient une séparation verticale selon leur stade de développement, les plus jeunes vivant en surface, alors que les plus âgés vivent en eau plus profonde (Żmijewska et al. 2000). Ceci pourrait donc induire un cycle circadien, qui pourrait ensuite être maintenu par des horloges circadiennes associées à divers gènes et protéines (Mihalcescu et al. 2004; Roenneberg and Merrow 2005).

En Polynésie française, ces cycles sont également connus grâce à plusieurs études réalisées au cours des dernières années (Bertucci et al. 2020b; Raick et al. 2023a, 2024a). À 300m, le cycle obtenu pour le son AS4 (Fig. 14) montre un pic d'activité sonore compris entre 18 h et 21 h et un deuxième moins élevé entre 3 h et 6 h. En ce qui concerne l'activité importante des AS4 au crépuscule, elle coïncide avec l'activité des invertébrés observée dans la même tranche horaire. Le cycle obtenu pour le son DS2 présentait les mêmes pics d'activité sonore que ceux identifiés à plus faible profondeur (Raick et al. 2024a), à savoir majoritairement de 19 h à 21 h mais également de 3 h à 5 h (Fig. 16). Les sons ichthyologiques et d'invertébrés enregistrés durant cette étude se situaient tous dans la période allant de 18 h à 19 h (Fig. 10C, 14-16, 18). De plus, tous les sons de poissons présentaient également un pic d'activité sonore aux alentours de 3 h, ce qui est connu concernant les sons de poissons (Parmentier et al. 2010; Raick et al. 2023a, 2024a).

5. Conclusion

Cette étude offre une première description de la biophonie présente en zone rariphotique en Polynésie française. Elle met en évidence la présence de divers taxons (invertébrés, mégaptères, balaénoptéridés, et plusieurs espèces de téléostéens). Une stratification verticale de la communauté ichthyologique a pu être mise en évidence. En effet, ces sons ont permis de démontrer qu'il existe des variations dans la diversité acoustique selon la profondeur, mais également des variations d'abondance de ces communautés de poissons. Enfin, les cycles jour/nuit des sons de poissons étudiés étaient similaires à ceux observés à plus faible profondeur. Ce travail représente un premier apport à la compréhension de cette zone peu connue qu'est la zone rariphotique.

6. Bibliographie

- Amorim MCP, Vasconcelos RO, Marques JF, Almada F (2006) Seasonal variation of sound production in the Lusitanian toadfish *Halobatrachus didactylus*. *J Fish Biol* 69:1892–1899
- Andrews-Goff V, Bestley S, Gales NJ, Laverick SM, Paton D, Polanowski AM, Schmitt NT, Double MC (2018) Humpback whale migrations to Antarctic summer foraging grounds through the southwest Pacific Ocean. *Sci Rep* 8:12333
- Au WWL, Hastings MC (2008) *Principles of Marine Bioacoustics*. Springer US, New York, NY
- Aulich MG, McCauley RD, Saunders BJ, Parsons MJG (2019) Fin whale (*Balaenoptera physalus*) migration in Australian waters using passive acoustic monitoring. *Sci Rep* 9:8840
- Baldwin CC, Tornabene L, Robertson DR (2018) Below the Mesophotic. *Sci Rep* 8:4920
- Bejarano I, Appeldoorn R, Nemeth M (2014) Fishes associated with mesophotic coral ecosystems in La Parguera, Puerto Rico. *Coral Reefs* 33:313–328
- Benayahu Y, Bridge TCL, Colin PL, Liberman R, McFadden CS, Pizarro O, Schleyer MH, Shoham E, Reijnen BT, Weis M, Tanaka J (2019) Octocorals of the Indo-Pacific. In: Loya Y., Puglise K.A., Bridge T.C.L. (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Springer International Publishing, Cham, pp 709–728
- Bertucci F, Guerra AS, Sturny V, Blin E, Sang GT, Lecchini D (2020a) A preliminary acoustic evaluation of three sites in the lagoon of Bora Bora, French Polynesia. *Environ Biol Fishes* 103:891–902
- Bertucci F, Maratrat K, Berthe C, Besson M, Guerra AS, Raick X, Lerouvreur F, Lecchini D, Parmentier E (2020b) Local sonic activity reveals potential partitioning in a coral reef fish community. *Oecologia* 193:
- Bertucci F, Parmentier E, Berten L, Brooker RM, Lecchini D (2015) Temporal and Spatial Comparisons of Underwater Sound Signatures of Different Reef Habitats in Moorea Island, French Polynesia. *PLOS ONE* 10:e0135733
- Bertucci F, Parmentier E, Berthe C, Besson M, Hawkins AD, Aubin T, Lecchini D (2017) Snapshot recordings provide a first description of the acoustic signatures of deeper habitats adjacent to coral reefs of Moorea. *PeerJ* 5:e4019
- Bertucci F, Parmentier E, Lecellier G, Hawkins AD, Lecchini D (2016) Acoustic indices provide information on the status of coral reefs: an example from Moorea Island in the South Pacific. *Sci Rep* 6:33326
- Bo M, Montgomery AD, Opresko DM, Wagner D, Bavestrello G (2019) Antipatharians of the Mesophotic Zone: Four Case Studies. In: Loya Y., Puglise K.A., Bridge T.C.L. (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Springer International Publishing, Cham, pp 683–708
- Bolgan M, Di Iorio L, Dailianis T, Catalan IA, Lejeune P, Picciulin M, Parmentier E (2022) Fish acoustic community structure in Neptune seagrass meadows across the Mediterranean basin. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 32:329–347
- Bolgan M, Gervaise C, Di Iorio L, Lossent J, Lejeune P, Raick X, Parmentier E (2020) Fish

biophony in a Mediterranean submarine canyon. *J Acoust Soc Am*

Bolgan M, Soulard J, Di Iorio L, Gervaise C, Lejeune P, Gobert S, Parmentier E (2019) Sea chordophones make the mysterious /Kwa/ sound: identification of the emitter of the dominant fish sound in Mediterranean seagrass meadows. *J Exp Biol* 222:jeb196931

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

Broitman BR, Navarrete SA, Smith F, Gaines SD (2001) Geographic variation of southeastern Pacific intertidal communities. *Mar Ecol Prog Ser* 224:21–34

Campisi J (2023) Partage du paysage acoustique par les poissons de récifs mésophotiques (MCEs) de trois îles de l’archipel des Tuamotu en Polynésie française.

Carriço R, Silva MA, Menezes GM, Fonseca PJ, Amorim MCP (2019) Characterization of the acoustic community of vocal fishes in the Azores. *PeerJ* 7:e7772

Cato DH (1976) Ambient sea noise in waters near Australia. *J Acoust Soc Am* 60:320–328

Cato DH (1978) Marine biological choruses observed in tropical waters near Australia. *J Acoust Soc Am* 64:736–743

Catul V, Gauns M, Karuppasamy PK (2011) A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. *Rev Fish Biol Fish* 21:339–354

Cerchio S, Andrianantenaina B, Lindsay A, Rekdahl M, Andrianarivelo N, Rasoloarijao T (2015) Omura’s whales (*Balaenoptera omurai*) off northwest Madagascar: Ecology, behaviour and conservation needs. *R Soc Open Sci* 2:

Cerchio S, Yamada T, Brownell R (2019) Global Distribution of Omura’s Whales (*Balaenoptera omurai*) and Assessment of Range-Wide Threats. *Front Mar Sci* 6:

Chittleborough RG (1965) Dynamics of two populations of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae* (Borowski). *Mar Freshw Res* 16:33–128

Cholewiak DM, Sousa-Lima RS, Cerchio S (2013) Humpback whale song hierarchical structure: Historical context and discussion of current classification issues. *Mar Mammal Sci* 29:E312–E332

Colin PL (1974) Observation and collection of deep-reef fishes off the coasts of Jamaica and British Honduras (Belize). *Mar Biol* 24:29–38

Comte S, Thomas E, Bengsen AJ, Bennett A, Davis NE, Freney S, Jackson SM, White M, Forsyth DM, Brown D (2022) Seasonal and daily activity of non-native sambar deer in and around high-elevation peatlands, south-eastern Australia. *Wildl Res* 49:659–672

Cordes E, Mienis F (2023) *Cold-Water Coral Reefs of the World*. Springer Cham,

Derville S, Torres L, Albertson R, Andrews O, Baker C, Carzon P, Constantine R, Donoghue M, Dutheil C, Gannier A, Oremus M, Poole M, Robbins J, Garrigue C (2019) Whales in warming water: Assessing breeding habitat diversity and adaptability in Oceania’s changing climate. *Glob Change Biol* 25:1466–1481

Desiderà E, Mazzoldi C, Navone A, Blandin R, Calò A, Gervaise C, Panzalis P, Trainito E, Guidetti P, Di Iorio L (2024) Linking courtship calls and observed behaviours of *Epinephelus marginatus* in the wild offers new insights into its reproduction and conservation. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 34:e4037

- Di Iorio L, Raick X, Parmentier E, Boissery P, Valentini-Poirier C-A, Gervaise C (2018) ‘Posidonia meadows calling’: a ubiquitous fish sound with monitoring potential. *Remote Sens Ecol Conserv* 4:248–263
- Doya C, Aguzzi J, Pardo M, Matabos M, Company JB, Costa C, Mihaly S, Canals M (2014) Diel behavioral rhythms in sablefish (*Anoplopoma fimbria*) and other benthic species, as recorded by the Deep-sea cabled observatories in Barkley canyon (NEPTUNE-Canada). *J Mar Syst* 130:69–78
- Dunlop RA, Cato DH, Noad MJ (2008) Non-song acoustic communication in migrating humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Mar Mammal Sci* 24:613–629
- Dunlop RA, Noad MJ, Cato DH, Stokes D (2007) The social vocalization repertoire of east Australian migrating humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *J Acoust Soc Am* 122:2893–2905
- Erbe C, Dunlop R, Dolman S (2018) Effects of Noise on Marine Mammals. In: Slabbekoorn H., Dooling R.J., Popper A.N., Fay R.R. (eds) *Effects of Anthropogenic Noise on Animals*. Springer, New York, NY, pp 277–309
- Erbe C, Verma A, McCauley R, Gavrilov A, Parnum I (2015) The marine soundscape of the Perth Canyon. *Prog Oceanogr* 133:
- Everest FA, Young RW, Johnson MW (1948) Acoustical Characteristics of Noise Produced by Snapping Shrimp. *J Acoust Soc Am* 20:137–142
- Figueiredo L, Simão S (2014) Bryde’s Whale (*Balaenoptera edeni*) Vocalizations from Southeast Brazil. *Aquat Mamm* 40:225–231
- Garland EC, Goldizen AW, Rekdahl ML, Constantine R, Garrigue C, Hauser ND, Poole MM, Robbins J, Noad MJ (2011) Dynamic Horizontal Cultural Transmission of Humpback Whale Song at the Ocean Basin Scale. *Curr Biol* 21:687–691
- Glynn PW, Manzello DP, Enochs IC (2017) *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment*. Springer Netherlands, Dordrecht
- de Groot R, Brander L, van der Ploeg S, Costanza R, Bernard F, Braat L, Christie M, Crossman N, Ghermandi A, Hein L, Hussain S, Kumar P, McVittie A, Portela R, Rodriguez LC, ten Brink P, van Beukering P (2012) Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosyst Serv* 1:50–61
- Haren H van, Compton TJ (2013) Diel Vertical Migration in Deep Sea Plankton Is Finely Tuned to Latitudinal and Seasonal Day Length. *PLOS ONE* 8:e64435
- Heenehan H, Stanistreet JE, Corkeron PJ, Bouveret L, Chalifour J, Davis GE, Henriquez A, Kiszka JJ, Kline L, Reed C, Shamir-Reynoso O, Védie F, De Wolf W, Hoetjes P, Van Parijs SM (2019) Caribbean Sea Soundscapes: Monitoring Humpback Whales, Biological Sounds, Geological Events, and Anthropogenic Impacts of Vessel Noise. *Front Mar Sci* 6:
- Hinderstein L, Marr J, Martinez F, Dowgiallo M, Puglise K, Pyle R, Zawada D, Appeldoorn R (2010) Theme section on “Mesophotic Coral Ecosystems: Characterization, Ecology, and Management.” *Coral Reefs* 29:247–251
- Hoefler S, McKnight DT, Allen-Ankins S, Nordberg EJ, Schwazkopf L (2023) Passive acoustic monitoring in terrestrial vertebrates: a review. <https://www.tandfonline.com/doi/epdf/10.1080/09524622.2023.2209052?needAccess=true>

- Hopkins JM, Edwards W, Schwarzkopf L (2022) Invading the soundscape: exploring the effects of invasive species' calls on acoustic signals of native wildlife. *Biol Invasions* 24:3381–3393
- Hovland M (2008) Deep-Water Coral Reefs. Unique Biodiversity Hot-Spots.
- Irons RR, Lee AT, Thomson RL, Erni B (2023) Using generalised additive models to visualise the annual cycle of primary feather moult patterns. *Ostrich* 94:324–332
- Johnson MW, Everest FA, Young RW (1947) The Role of Snapping Shrimp (*Crangon* and *Synalpheus*) in the Production of Underwater Noise in the Sea. *Biol Bull* 93:122–138
- Kahng S, Akkaynak D, Shlesinger T, Hochberg E, Wiedenmann J, Tamir R (2019) Light, Temperature, Photosynthesis, Heterotrophy, and the Lower Depth Limits of Mesophotic Coral Ecosystems.
- Kahng S, Copus J, Wagner D (2014) Recent advances in the ecology of mesophotic coral ecosystems (MCEs). *Curr Opin Environ Sustain* 7:72–81
- Kennedy EV, Holderied MW, Mair JM, Guzman HM, Simpson SD (2010) Spatial patterns in reef-generated noise relate to habitats and communities: Evidence from a Panamanian case study. *J Exp Mar Biol Ecol* 395:85–92
- Krause B (1987) Bioacoustics: Habitat Ambience & Ecological Balance. *Whole Earth Rev No 57*:
- Krause B (1993) The niche hypothesis. 6:6–10
- Ladich F (2019) Ecology of sound communication in fishes. *Fish Fish Oxf Engl* 20:552–563
- Lammers MO, Munger LM (2016) From Shrimp to Whales: Biological Applications of Passive Acoustic Monitoring on a Remote Pacific Coral Reef. In: Au W.W.L., Lammers M.O. (eds) *Listening in the Ocean*. Springer, New York, NY, pp 61–81
- Leroy EC, Samaran F, Bonnel J, Royer J-Y (2016) Seasonal and Diel Vocalization Patterns of Antarctic Blue Whale (*Balaenoptera musculus intermedia*) in the Southern Indian Ocean: A Multi-Year and Multi-Site Study. *PLOS ONE* 11:e0163587
- Lillis A, Mooney TA (2018) Snapping shrimp sound production patterns on Caribbean coral reefs: relationships with celestial cycles and environmental variables. *Coral Reefs* 37:597–607
- Lin T-H, Kawagucci S (2023) Acoustic twilight: A year-long seafloor monitoring unveils phenological patterns in the abyssal soundscape. *Limnol Oceanogr Lett* 9:23–32
- Lindseth A, Lobel P (2018) Underwater Soundscape Monitoring and Fish Bioacoustics: A Review. *Fishes* 3:36
- Locascio J, Mann D (2011) Diel and seasonal timing of black drum (*Pogonias cromis*) sound production. *Fish Bull* 109,:
- Loya Y, Eyal G, Treibitz T, Lesser M, Appeldoorn R (2016) Theme section on mesophotic coral ecosystems: advances in knowledge and future perspectives. *Coral Reefs* 35:1–9
- Mann DA, Jarvis SM (2004) Potential sound production by a deep-sea fish. *J Acoust Soc Am* 115:2331–2333
- Martini S, Kuhnz L, Mallefet J, Haddock SHD (2019) Distribution and quantification of bioluminescence as an ecological trait in the deep sea benthos. *Sci Rep* 9:14654
- McCauley RD, Cato DH (2016) Evening choruses in the Perth Canyon and their potential link

- with Myctophidae fishes. *J Acoust Soc Am* 140:2384–2398
- Mellinger DK, Clark CW (2003) Blue whale (*Balaenoptera musculus*) sounds from the North Atlantic. *J Acoust Soc Am* 114:1108–1119
- Mihalcescu I, Hsing W, Leibler S (2004) Resilient circadian oscillator revealed in individual cyanobacteria. *Nature* 430:81–85
- Minier L, Bertucci F, Raick X, Gairin E, Bischoff H, Waqalevu V, Maueau T, Sturny V, Blin E, Parmentier E, Lecchini D (2023a) Characterization of the different sound sources within the soundscape of coastline reef habitats (Bora Bora, French Polynesia). *Estuar Coast Shelf Sci* 294:108551
- Minier L, Raick X, Gairin E, Maueau T, Sturny V, Blin E, Parmentier E, Bertucci F, Lecchini D (2023b) ‘Habitat-associated soundscape’ hypothesis tested on several coral reefs within a lagoon (Bora-Bora Island, French Polynesia). *Mar Biol* 170:61
- Mooney TA, Di Iorio L, Lammers M, Lin T-H, Nedelec SL, Parsons M, Radford C, Urban E, Stanley J (2020) Listening forward: approaching marine biodiversity assessments using acoustic methods. *R Soc Open Sci* 7:201287
- Mooney TA, Kaplan MB, Izzi A, Lamoni L, Sayigh L (2016) Temporal trends in cusk eel sound production at a proposed US wind farm site. *Aquat Biol* 24:201–210
- NOAA [National Oceanic and Atmospheric Administration]. NOAA Fisheries, NEFSC [Northeast Fisheries Science Center]. Passive Acoustic Research Group (2023b) Humpback whale. <https://www.fisheries.noaa.gov/national/science-data/sounds-ocean-mammals>
- NOAA [National Oceanic and Atmospheric Administration]. NOAA Fisheries, NEFSC [Northeast Fisheries Science Center]. Passive Acoustic Research Group (2023d) Striped Dolphin. <https://www.fisheries.noaa.gov/national/science-data/sounds-ocean-mammals>
- NOAA [National Oceanic and Atmospheric Administration]. NOAA Fisheries, NEFSC [Northeast Fisheries Science Center]. Passive Acoustic Research Group (2023a) Black Drum. <https://www.fisheries.noaa.gov/national/science-data/sounds-ocean-fish-and-invertebrates>
- NOAA [National Oceanic and Atmospheric Administration]. NOAA Fisheries, NEFSC [Northeast Fisheries Science Center]. Passive Acoustic Research Group (2023c) Snapping Shrimps. <https://www.fisheries.noaa.gov/national/science-data/sounds-ocean-fish-and-invertebrates>
- Papale E, Pelagatti M, Pedrazzi G, Buscaino G (2023) Occurrence and patterns of fin whale songs reveal alternative migration strategies in Svalbard Islands, Norway. *Sci Rep* 13:4436
- Parmentier E, Kéver L, Casadevall M, Lecchini D (2010) Diversity and complexity in the acoustic behaviour of *Dacyllus flavicaudus* (Pomacentridae). *Mar Biol* 157:2317–2327
- Patek SN, Caldwell RL (2006) The stomatopod rumble: Low frequency sound production in *Hemisquilla californiensis*. *Mar Freshw Behav Physiol* 39:99–111
- Payne K (2000) The progressively changing songs of humpback whales: A window on the creative process in a wild animal. The origins of music. The MIT Press, Cambridge, MA, US, pp 135–150
- Payne K, Payne R (1985) Large Scale Changes over 19 Years in Songs of Humpback Whales in Bermuda. *Z Für Tierpsychol* 68:89–114

- Payne R, Webb D (1971) Orientation by Means of Long Range Acoustic Signaling in Baleen Whales*. *Ann N Y Acad Sci* 188:110–141
- Pérez-Granados C, Schuchmann K-L, Marques MI (2022) Addicted to the moon: vocal output and diel pattern of vocal activity in two Neotropical nightjars is related to moon phase. *Ethol Ecol Evol* 34:66–81
- Pérez-Rosales G, Hernández-Agreda A, Bongaerts P, Rouzé H, Pichon M, Carlot J, Torda G, Parravicini V, Hédouin L (2022a) Mesophotic depths hide high coral cover communities in French Polynesia. *Sci Total Environ* 844:157049
- Pérez-Rosales G, Pichon M, Rouzé H, Villéger S, Torda G, Bongaerts P, Carlot J, Parravicini V, Hédouin L (2022b) Mesophotic coral ecosystems of French Polynesia are hotspots of alpha and beta generic diversity for scleractinian assemblages. *Divers Distrib* 28:
- Picciulin M, Kéver L, Parmentier E, Bolgan M (2019) Listening to the unseen: Passive acoustic monitoring reveals the presence of a cryptic fish species. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 29:202–210
- Pichon M (2019) French Polynesia. In: Loya Y., Puglise K.A., Bridge T.C.L. (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Springer International Publishing, Cham, pp 425–443
- Puglise K, Hinderstein LM, Marr JCA, Dowgiallo MJ, Martinez FA (2009) *Mesophotic Coral Ecosystems Research Strategy: International Workshop to Prioritize Research and Management Needs for Mesophotic Coral Ecosystems*, Jupiter, Florida, 12-15 July 2008.
- Pyle RL, Copus JM (2019) *Mesophotic Coral Ecosystems: Introduction and Overview*. In: Loya Y., Puglise K.A., Bridge T.C.L. (eds) *Mesophotic Coral Ecosystems*. Springer International Publishing, Cham, pp 3–27
- R Core Team (2024) R.
- Radford CA, Stanley JA, Simpson SD, Jeffs AG (2011) Juvenile coral reef fish use sound to locate habitats. *Coral Reefs* 30:295–305
- Raick X (2024) *Diversity of the biophony of Polynesian photic and mesophotic coral reefs*. PhD thesis, Université de Liège
- Raick X, Campisi J, Under The Pole Consortium, Bertucci F, Lecchini D, Di Iorio L, Parmentier E (2024a) Depth shapes diel cycles and realized acoustic niches of fish sounds. *Submitt Ecol*
- Raick X, Collet P, Under The Pole Consortium, Lecchini D, Bertucci F, Parmentier E (2023a) Diel cycle of two recurrent fish sounds from mesophotic coral reefs. *Sci Mar* 87:e078
- Raick X, Di Iorio L, Gervaise C, Lossent J, Lecchini D, Parmentier É (2021) From the Reef to the Ocean: Revealing the Acoustic Range of the Biophony of a Coral Reef (Moorea Island, French Polynesia). *J Mar Sci Eng* 9:420
- Raick X, Di Iorio L, Lecchini D, Bolgan M, Parmentier E (2023b) “To be, or not to be”: critical assessment of the use of α -acoustic diversity indices to evaluate the richness and abundance of coastal marine fish sounds. *J Ecoacoustics* 7:
- Raick X, Di Iorio L, Lecchini D, Gervaise C, Hédouin L, Under The Pole Consortium, Bardout G, Fauchet J, Ferucci A, Gazzola F, Lagarrigue G, Leblond J, Marivint E, Mittau A, Mollon N, Paulme N, Périé-Bardout E, Pete R, Pujolle S, Siu G, Pérez-Rosales G, Rouzé H, Bertucci F, Parmentier É (2023c) Fish sounds of photic and mesophotic coral reefs: variation with depth

and type of island. *Coral Reefs* 42:285–297

Raick X, Parmentier É, Gervaise C, Lecchini D, Pérez-Rosales G, Rouzé H, Bertucci F, Di Iorio L, Bardout G, Fauchet J, Ferucci A, Gazzola F, Lagarrigue G, Leblond J, Marivint E, Mittau A, Mollon N, Paulme N, Périé-Bardout E, Pete R, Pujolle S, Siu G, Under The Pole Consortium (2024b) Invertebrate sounds from photic to mesophotic coral reefs reveal vertical stratification and diel diversity. *Oecologia*

Rankin S, Barlow J (2007) Vocalizations of the sei whale *balaenoptera borealis* off the hawaiian islands. *Bioacoustics* 16:137–145

Roenneberg T, Merrow M (2005) Circadian clocks - the fall and rise of physiology. *Nat Rev Mol Cell Biol* 6:965–971

Rossi T, Connell SD, Nagelkerken I (2016) Silent oceans: ocean acidification impoverishes natural soundscapes by altering sound production of the world’s noisiest marine invertebrate. *Proc R Soc B Biol Sci* 283:20153046

Rossi-Santos M, Filun D, Soares-Filho W, Paro A, Wedekin L (2022) “Playing the beat”: Occurrence of Bio-duck calls in Santos Basin (Brazil) reveals a complex acoustic behaviour for the Antarctic minke whale (*Balaenoptera bonaerensis*). *PLOS ONE* 17:e0255868

Rountree RA, Juanes F, Goudey CA, Ekstrom KE (2012) Is Biological Sound Production Important in the Deep Sea? 181–183

Rouzé H, Galand P, Medina M, Bongaerts P, Pichon M, Pérez-Rosales G, Torda G, Moya A, Raina J-B, Hédouin L (2021) Symbiotic associations of the deepest recorded photosynthetic scleractinian coral (172 m depth). *ISME J* 15:

Ruppé L, Clément G, Herrel A, Ballesta L, Décamps T, Kéver L, Parmentier E (2015) Environmental constraints drive the partitioning of the soundscape in fishes. *Proc Natl Acad Sci* 112:6092–6097

Salvat B (1980) Death for the Coral Reefs. *Oryx* 15:341–344

Salvat B, Wilkinson C (2008) L’initiative récifs coralliens pour le Pacifique (programme crisp) : bilan des connaissances acquises. *J Société Océan* 126–127:75–94

Schulze JN, Denkinger J, Oña J, Poole MM, Garland EC (2022) Humpback whale song revolutions continue to spread from the central into the eastern South Pacific. *R Soc Open Sci* 9:220158

Semmler RF, Hoot WC, Reaka ML (2017) Are mesophotic coral ecosystems distinct communities and can they serve as refugia for shallow reefs? *Coral Reefs* 36:433–444

Service de la pêche (2024) Les parou ou poissons de profondeurs. *Te Vea Tautai*

Sheppard C, Davy S, Pilling G, Graham N (2017) *The Biology of Coral Reefs*. Oxford University Press,

Siu G, Bacchet P, Bernardi G, Brooks AJ, Carlot J, Causse R, Claudet J, Clua E, Delrieu-Trottin E, Espiau B, Harmelin-Vivien M, Keith P, Lecchini D, Madi Moussa R, Parravicini V, Planes S, Ponsonnet C, Randall JE, Sasal P, Taquet M, Williams JT, Galzin R (2017) Shore fishes of French Polynesia.

Slattery M, Lesser MP, Brazeau D, Stokes MD, Leichter JJ (2011) Connectivity and stability of mesophotic coral reefs. *J Exp Mar Biol Ecol* 408:32–41

- Smith ME, Weller KK, Kynard B, Sato Y, Godinho AL (2018) Mating calls of three prochilodontid fish species from Brazil. *Environ Biol Fishes* 101:327–339
- Spalding M, Ravilious C, Green EP (2001a) World atlas of coral reefs.
- Spalding M, Ravilious C, Green EP (2001b) World atlas of coral reefs.
- Staaterman E, Paris CB, DeFerrari HA, Mann DA, Rice AN, D'Alessandro EK (2014) Celestial patterns in marine soundscapes. *Mar Ecol Prog Ser* 508:17–32
- Staaterman E, Rice AN, Mann DA, Paris CB (2013) Soundscapes from a Tropical Eastern Pacific reef and a Caribbean Sea reef. *Coral Reefs* 32:553–557
- Stefanoudis PV (2019) Low connectivity between shallow, mesophotic and rariphotic zone benthos. *R Soc Open Sci* 6:190958
- Stefanoudis PV, Fassbender N, Samimi-Namin K, Adam P-A, Ebrahim A, Harlay J, Koester A, Samoilys M, Sims H, Swanborn D, Talma S, Winter S, Woodall LC (2023) Trait-based approaches reveal that deep reef ecosystems in the Western Indian Ocean are functionally distinct. *Sci Total Environ* 872:162111
- Stefanoudis PV, Gress E, Pitt JM, Smith SR, Kincaid T, Rivers M, Andradi-Brown DA, Rowlands G, Woodall LC, Rogers AD (2019) Depth-Dependent Structuring of Reef Fish Assemblages From the Shallows to the Rariphotic Zone. *Front Mar Sci* 6:
- Stimpert AK, Au WWL, Parks SE, Hurst T, Wiley DN (2011) Common humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) sound types for passive acoustic monitoring. *J Acoust Soc Am* 129:476–482
- Takeuchi I, Yamashiro H (2023) Coral Reefs of Eastern Asia under Anthropogenic Impacts. Springer International Publishing,
- Tsujii K, Akamatsu T, Okamoto R, Mori K, Mitani Y, Umeda N (2018) Change in singing behavior of humpback whales caused by shipping noise. *PLOS ONE* 13:e0204112
- Turner JA, Babcock RC, Hovey R, Kendrick GA (2017) Deep thinking: a systematic review of mesophotic coral ecosystems. *ICES J Mar Sci* 74:2309–2320
- UCDWR (1946) Underwater noise caused by snapping shrimp.
- Van den Hoek C, Breeman AM, Bak RPM, Van Buurt G (1978) The distribution of algae, corals and gorgonians in relation to depth, light attenuation, water movement and grazing pressure in the fringing coral reef of Curaçao, Netherlands Antilles. *Aquat Bot* 5:1–46
- Versluis M, Schmitz B, Heydt A von der, Lohse D (2000) How Snapping Shrimp Snap: Through Cavitating Bubbles. *Science*
- Wagner D, Pochon X, Irwin L, Toonen RJ, Gates RD (2011) Azooxanthellate? Most Hawaiian black corals contain Symbiodinium. *Proc R Soc B Biol Sci* 278:1323–1328
- Wall C, Simard P, Lembke C, Mann D (2013) Large-scale passive acoustic monitoring of fish sound production on the West Florida Shelf. *Mar Ecol Prog Ser* 484:173–188
- Wall CC, Rountree RA, Pomerleau C, Juanes F (2014) An exploration for deep-sea fish sounds off Vancouver Island from the NEPTUNE Canada ocean observing system. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 83:57–64
- Wenz GM (1962) Acoustic Ambient Noise in the Ocean: Spectra and Sources. *J Acoust Soc*

Am 34:1936–1956

Zhang J, Yeemin T, Hong GH (2022) Coral Reefs of the Western Pacific Ocean in a Changing Anthropocene. Springer International Publishing, Cham

Żmijewska MI, Bielecka L, Grabowska A (2000) Seasonal and diel changes in the vertical distribution in relation to the age structure of *Microcalanus pygmaeus* Sars and *Ctenocalanus citer* Bowman & Heron, (*Pseudocalanidae*, *Copepoda*) from Croker Passage (Antarctic Peninsula). *Oceanologia* No. 42 (1):89–103

Zuur AF (2012) A Beginner's Guide to Generalized Additive Models with R. Highland Statistics Limited,

7. Annexes

Annexe 1 : Résumé des résultats des modèles GAMs. Edf représente la fonction de distribution empirique.

Son	Occurrence	Modèle	Dispersion des résidus	valeur P	R ²	EDF
AS4	6982	NB	0.78	0.0001	0.52	8.61
FPT6	160	Poisson	1.15	0.0001	0.07	8.86
DS2	118	Poisson	0.62	0.0001	0.19	7.15
AS7-like	91	Poisson	0.72	0.0001	0.21	8.89

Annexe 2 : Résumé des résultats des analyses des caractéristiques acoustiques des différents types de sons.

Son	Caractéristique	Test	Valeur du test	DDL	Valeur P
AS4	Durée	Wilcoxon	20	/	0.03
	Fréquence	T	1.05	18	0.31
	Nombre de pulsations	Welch	-1.80	12.09	0.10
	Période de pulsation	Wilcoxon	13	/	0.01
	PC1	Wilcoxon	24	/	0.05
DS2	Durée	Wilcoxon	88	/	0.00
	Fréquence	T	-0.34	18	0.74
	Nombre de pulsations	T	1.39	18	0.18
	Période de pulsation	Wilcoxon	59.5	/	0.50
FPT6	Durée	T	0.57	18	0.58
	Fréquence	T	-1.37	18	0.19
	Nombre de pulsations	Wilcoxon	48	/	0.91
	Période de pulsation	T	-0.36	18	0.72
AS7-like	Durée	Wilcoxon	89	/	0.00
	Fréquence	Wilcoxon	90	/	0.003
	Nombre de pulsations	Wilcoxon	24	/	0.05
	Période de pulsation	T	4.44	18	0.00

	PC1	Wilcoxon	0	/	0.00
--	-----	----------	---	---	------

Annexe 3 : Détail des caractéristiques calculées sur Avisoft pour les différents types de sons.

Type de son	Profondeur	Durée (s)	Fréquence dominante (Hz)	Nombre de pulsations	Période de pulsation (s)
DS2	300 m	0,29	759,81	26	0,01
DS2	300 m	0,28	764,11	29	0,01
DS2	300 m	0,68	939,88	7	0,01
DS2	300 m	0,47	896,30	22	0,02
DS2	300 m	0,63	183,68	14	0,01
DS2	300 m	0,84	335,14	27	0,03
DS2	300 m	0,27	693,18	25	0,01
DS2	300 m	0,48	800,65	21	0,02
DS2	300 m	0,15	732,58	12	0,01
DS2	300 m	0,21	799,28	17	0,01
AS4	300 m	0,11	971,14	10	0,01
AS4	300 m	0,11	1065	8	0,01
AS4	300 m	0,21	885,34	15	0,01
AS4	300 m	0,14	1112	11	0,01
AS4	300 m	0,13	779,92	6	0,02
AS4	300 m	0,11	956,05	8	0,01
AS4	300 m	0,13	1093	11	0,01
AS4	300 m	0,20	952,03	14	0,01

AS4	300 m	0,12	454,85	11	0,01
AS4	300 m	0,15	1010	12	0,01
FPT6	300 m	0,14	444,28	4	0,03
FPT6	300 m	0,11	501,20	3	0,04
FPT6	300 m	0,19	459,34	5	0,04
FPT6	300 m	0,14	462,57	4	0,03
FPT6	300 m	0,17	424,92	5	0,03
FPT6	300 m	0,22	575,52	6	0,04
FPT6	300 m	0,08	344,91	3	0,03
FPT6	300 m	0,08	627,30	2	0,05
FPT6	300 m	0,28	671,69	11	0,03
FPT6	300 m	0,08	644,55	4	0,02
AS7-like	300 m	0,10	542,15	3	0,02
AS7-like	300 m	0,08	597,12	3	0,02
AS7-like	300 m	0,09	603,59	3	0,03
AS7-like	300 m	0,11	611,14	4	0,02
AS7-like	300 m	0,09	618,68	3	0,03
AS7-like	300 m	0,11	548,62	4	0,03
AS7-like	300 m	0,10	509,82	4	0,02
AS7-like	300 m	0,11	603,59	4	0,03
AS7-like	300 m	0,13	579,83	4	0,03
AS7-like	300 m	0,12	572,33	4	0,03

AS4	All	0,18	818	12	0,02
AS4	All	0,18	818	12	0,02
AS4	All	0,18	1049	11	0,02
AS4	All	0,18	1049	11	0,02
AS4	All	0,19	771	13	0,01
AS4	All	0,18	1049	11	0,02
AS4	All	0,17	642	12	0,01
AS4	All	0,19	751	14	0,01
AS4	All	0,19	751	14	0,01
AS4	All	0,19	771	13	0,01
DS2	All	0,11	1088	8	0,01
DS2	All	0,08	250	9,8	0,01
DS2	All	0,09	242	21	0,00
DS2	All	0,20	1255	16,50	0,01
DS2	All	0,1	461	20	0,01
DS2	All	0,13	195	11,51	0,01
DS2	All	0,22	1049	18,63	0,01
DS2	All	0,15	1049	13,13	0,01
DS2	All	0,50	1036	27,25	0,02
DS2	All	0,19	798	12,92	0,02
FPT6	All	0,08	618	4	0,02
FPT6	All	0,18	857	8	0,03

FPT6	All	0,1	696	3	0,03
FPT6	All	0,15	364	3	0,06
FPT6	All	0,11	736	3	0,05
FPT6	All	0,17	798	4	0,05
FPT6	All	0,13	798	3	0,06
FPT6	All	0,11	469	7	0,02
FPT6	All	0,09	258	6	0,02
FPT6	All	0,23	548	6	0,05
AS7-like	All	0,05	380	3,5	0,02
AS7-like	All	0,06	317,5	3,5	0,02
AS7-like	All	0,08	316,5	4	0,02
AS7-like	All	0,07	313	4	0,02
AS7-like	All	0,08	241	4,5	0,02
AS7-like	All	0,07	322	3,5	0,02
AS7-like	All	0,06	625,5	4,5	0,02
AS7-like	All	0,06	299,5	7,5	0,01
AS7-like	All	0,41	258	6,5	0,02
AS7-like	All	0,07	285,5	5	0,02

Annexe 4 : Résumé de l'abondance des différents sons de poissons de Moorea selon la profondeur, sur une période de 2 h, entre 17 h et 19 h.

Son	Profondeur	Total	Moyenne/jour	Sons/min
AS4	20 m	7	2,33	0,19
	60 m	154	51,33	4,28
	120 m	247	82,33	6,86
	300 m	1006	335,33	27,94
FPT6	20 m	11	3,67	0,31
	60 m	0	0	0
	120 m	3	1	0,08
	300 m	54	18	1,5
DS2	20 m	3	1	0,08
	60 m	0	0	0
	120 m	1	0,33	0,03
	300 m	14	4,67	0,39
AS7 et AS7-like	20 m	7	2,33	0,19
	60 m	5	1,67	0,14
	120 m	0	0	0
	300 m	68	22,67	1,89

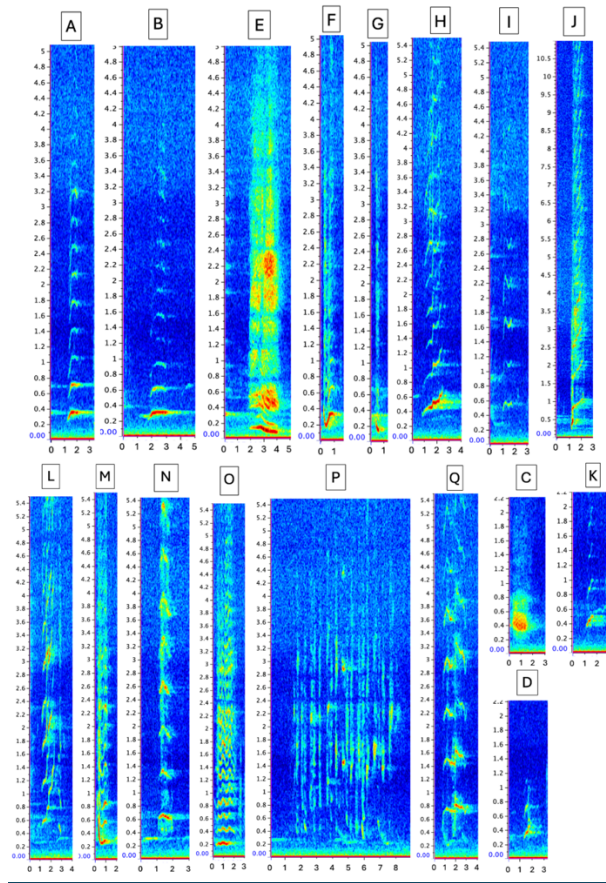
Annexe 5 : Résumé de l'abondance des différents sons de poissons de Polynésie française selon la profondeur, sur une période de 2 h, entre 17 h et 19 h.

Son	Profondeur	Total	Moyenne/jour	Sons/min
AS4	20 m	824	45,78	3,82
	60 m	2463	136,83	11,40
	120 m	3232	215,47	17,96
	300 m	1006	335,33	27,94
FPT6	20 m	75	4,17	0,35
	60 m	17	0,94	0,08
	120 m	94	6,27	0,52
	300 m	54	18	1,5
DS2	20 m	9	0,5	0,04
	60 m	27	1,5	0,13
	120 m	51	3,4	0,28
	300 m	14	4,67	0,39
AS7 et AS7-like	20 m	38	1,05	0,09
	60 m	28	0,78	0,07
	120 m	25	0,83	0,07
	300 m	68	22,67	1,89

Annexe 6 : Pourcentage de couverture benthique de l'île de Moorea selon la profondeur, d'après l'étude réalisée par Raick, Parmentier, et al. (2024).

Profondeur	Éponges	Coraux noirs et gorgones	Hydrozoaires	Scléactiniaires	Algues
20 m	0,9	0	0	38	9,7
60 m	0,7	0	0	15,3	14,4
120 m	21,9	2,9	2,8	0,3	3,3

Annexe 7 : Représentation des 17 unités retrouvées lors de la session de chant de *Megaptera novaeangliae* analysée. L'axe des abscisses indique le temps (ms) et l'axe des ordonnées renseigne sur la fréquence (kHz). Les spectrogrammes ont été générés en utilisant une FFT de 2048 points et une résolution fréquentielle de 21,5 Hz.



Annexe 8 : Détail des modèles GAMs pour les sons les plus abondants.

Son AS4

Family: Negative Binomial(0.516)

Link function: log

Formula:

round(moyenne_abondance) ~ s(Heure_caract) + jour_caract

Parametric coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	
(Intercept)	-0.4314	0.1950	-2.212	0.0269	*
jour_caract[T.12]	1.2328	0.2130	5.789	0.0000000071	***
jour_caract[T.13]	1.1485	0.2133	5.384	0.0000000728	***
jour_caract[T.14]	-0.2374	0.2220	-1.069	0.2850	

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Approximate significance of smooth terms:

	edf	Ref.df	Chi.sq	p-value	
s(Heure_caract)	8.607	8.948	485.4	<2e-16	***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.522 Deviance explained = 69.1%

-REML = 1221.3 Scale est. = 1 n = 576

Dispersion des résidus : 0.7760728

Autocorrélation : 0.6865057

Son DS2

Family: poisson

Link function: log

Formula:

round(moyenne_abondance) ~ s(Heure_caract) + jour_caract

Parametric coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	
(Intercept)	-4.8604	1.1994	-4.052	0.0000507	***
jour_caract[T.12]	1.0217	0.2749	3.717	0.000202	***
jour_caract[T.13]	0.8232	0.2827	2.911	0.003598	**
jour_caract[T.14]	-0.6931	0.4082	-1.698	0.089535	.

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Approximate significance of smooth terms:

	edf	Ref.df	Chi.sq	p-value	
s(Heure_caract)	7.152	7.696	61.28	<2e-16	***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.192 Deviance explained = 39.9%

UBRE = -0.36038 Scale est. = 1 n = 576

Dispersion des résidus : 0.6147775

Autocorrélation : 0.1263761

Son FPT6

Family: poisson

Link function: log

Formula:

round(moyenne_abondance) ~ s(Heure_caract) + jour_caract

Parametric coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	
(Intercept)	-2.3727	0.2641	-8.985	< 2e-16	**
jour_caract[T.12]	0.5878	0.2277	2.581	0.009843	**
jour_caract[T.13]	0.7885	0.2202	3.581	0.000343	***
jour_caract[T.14]	-1.0986	0.3651	-3.009	0.002624	**

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Approximate significance of smooth terms:

	edf	Ref.df	Chi.sq	p-value	
s(Heure_caract)	8.859	8.992	78.31	<2e-16	***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.0703 Deviance explained = 22.5%

UBRE = 0.16611 Scale est. = 1 n = 576

Dispersion des résidus : 1.14736

Autocorrélation : 0.2888909

Son AS7-like

Family: poisson

Link function: log

Formula:

round(moyenne_abondance) ~ s(Heure_caract) + jour_caract

Parametric coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	
(Intercept)	-4.3102	0.5235	-8.233	< 2e-16	***
jour_caract[T.12]	-1.0561	0.2902	-3.639	0.000274	***
jour_caract[T.13]	-0.5705	0.2454	-2.325	0.020053	*
jour_caract[T.14]	-2.7300	0.5959	-4.582	0.00000462	***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Approximate significance of smooth terms:

	edf	Ref.df	Chi.sq	p-value	
s(Heure_caract)	8.891	8.995	166.1	<2e-16	***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R-sq.(adj) = 0.206 Deviance explained = 47.9%

UBRE = -0.24945 Scale est. = 1 n = 576

Dispersion des résidus : 0.7220864

Autocorrélation : 0.1614611