

# JCU ePrints

This file is part of the following reference:

**Messmer, Vanessa (2010) *From genes to ecosystems: patterns, processes and consequences of declining biodiversity in coral reef fish communities.* PhD thesis, James Cook University.**

Access to this file is available from:

<http://eprints.jcu.edu.au/15401>

**FROM GENES TO ECOSYSTEMS: PATTERNS, PROCESSES  
AND CONSEQUENCES OF DECLINING BIODIVERSITY IN  
CORAL REEF FISH COMMUNITIES**

Thesis submitted by

Vanessa Messmer, BSc (Hons) QLD

In May 2010

for the degree of Doctor of Philosophy

within the School of Marine and Tropical Biology

James Cook University

and

within the École doctorale Systèmes Intégrés, Environnement et Biodiversité

Specialty: Ecology / Population Genetics

École Pratique des Hautes Études



**DU GÈNE À L'ÉCOSSYSTÈME: TENDANCES, PROCESSUS ET  
CONSÉQUENCES DU DÉCLIN DE LA BIODIVERSITÉ DANS  
LES COMMUNAUTÉS DE POISSONS DES RÉCIFS CORALLIENS**

Thèse soumise par

Vanessa Messmer, BSc (Hons) QLD

en mai 2010

Thèse pour l'obtention du grade de docteur en Écologie

de la School of Marine and Tropical Biology

James Cook University

et

de l'École doctorale Systèmes Intégrés, Environnement et Biodiversité

Spécialité: Écologie / Génétique des Populations

École Pratique des Hautes Études



## STATEMENT OF ACCESS

I, the undersigned, the author of this thesis, understand that James Cook University will make this thesis available for use within the University Library and, via the Australian Digital Theses network, for use elsewhere.

I understand that, as an unpublished work, a thesis has significant protection under the Copyright Act and I do not wish to place any further restriction to access on this work.

---

Signature

---

Date



## STATEMENT ON SOURCES

## DECLARATION

I declare that this thesis is my own work and has been submitted in agreement with a signed cotutelle convention between James Cook University and the École Pratique des Hautes Études (Perpignan, France). Information derived from the published or unpublished work of others has been acknowledged in the text and a list of references is given.

---

Signature

---

Date



## ELECTRONIC COPY

I, the undersigned, the author of this work, declare that the electronic copy of this thesis provided to the James Cook University Library, is an accurate copy of the print thesis submitted, within the limits of the technology available.

---

Signature

---

Date



## STATEMENT OF CONTRIBUTION OF OTHERS

This project was funded by an Ian Potter Fellowship to V Messmer to conduct field work at Lizard Island Research Station, an ARC Discovery grant to GP Jones, BIOCODE to S Planes and Graduate Research Scheme grants to V Messmer. I was supported by an Endeavour International Postgraduate Research Scholarship and a James Cook University Postgraduate Research Scholarship. The French Embassy of Australia and the Mobilité Internationale by the École Pratique des Hautes Études provided funding to travel to France as part of the Cotutelle.



## ACKNOWLEDGEMENTS

I am indebted to and would like to thank many people who have helped and supported me throughout my PhD. These include:

First of all, my great supervisors Geoff Jones, Phil Munday and Serge Planes for their support, guidance and most helpful comments on manuscripts;

My wonderful volunteers in the field, without whom all this work could not have happened: Karen Chong-Seng, Eric Clua, Claude Chauvet, Antoine Teitelbaum, Shawn Smith, Natalie Crawley, Kat Markey, Pablo Saenz, Mary Elisabeth Portwood, Veronique Mocellin, Marie Roman, Colin Wen, Kamal, Spencer Tang-Smith, Jacob Johanson, Harriet Salomonson, Tzo Zen Ang, Mahonia Na Dari and Walindi staff (Martin Giru, Gerard Vima, Joe “mismin” Loga, Blasius, Michael);

Howard Choat, Lynne van Herwerden, Mark Vellend and Monica Gagliano for advice, useful comments on manuscripts and encouragements;

Joachim Claudet and Marcus Sheaves for advice and assistance with statistical analyses;

Lyle Vail, Anne Hoggett, Alex Vail, Marianne and Lance Pearce, Renie and Snowie, Bob and Tania for their friendship and help at Lizard Island;

Mahonia Na Dari and Walindi staff for making work possible in Kimbe Bay, as well as the CRIobe staff for their help in Moorea;

Gordon Bailey, Vince Pullella and Blake Hudson for IT support and fixing frustrating problems;

HPC computing services for the use of super-computers and support;

My numerous housemates over the 4 years Alex Anderson, Hugo Harrison, Clement Fay, Shawn Smith, Rebecca Weeks, Nick Larsen, Loic Thibaut, Tom Holmes, Rene

Abesamis, Marie Roman, Condo Costello, Manue Botte, Pablo Saenz and Suzie Mills for their friendship, support, distraction, great company and fantastic cooking!

My PhD cohort colleagues both in Townsville and Perpignan, in particular Andy Hoey, Naomi Gardiner, Mary Bonin, Danielle Dixson, Jean-Paul Hobbs for many discussions, distractions, encouragements and sharing the ups and downs of a PhD;

Fred Rosa, William Nonog for giving me the energy to go on;

My parents, Martine and Elmar for always believing in me and supporting me throughout the years;

My many wonderful friends scattered around the world, which I need to apologise to for not spending enough time with them or even just writing to over the last few years...

## GENERAL ABSTRACT

---

Halting the global decline in biodiversity is one of the greatest challenges of the 21<sup>st</sup> century. Biodiversity is being lost at every hierarchical level of biological organisation, from ecosystems to communities to species to populations and to genes. Declining diversity at any one of these levels may have serious implications for other levels of biodiversity, either above or below it in the hierarchy. However, the common factors determining local biodiversity and the functional relationships between the different levels of biodiversity are poorly understood. This thesis explores selected relationships between different levels of diversity and the potential consequences of diversity loss for fishes in coral reef ecosystems. Specifically, the four chapters of this thesis addressed the following questions: (1) How does coral habitat diversity and composition affect the diversity, abundance and structure of fish communities? (2) How does a decline in fish diversity affect the productivity of coral reef fish communities? (3) What effect does the loss of fish diversity have on the overall abundance of coral reef fish species? (4) What is the relationship between species diversity and genetic diversity in coral reef fish?

Coral reef health is declining worldwide, with reductions in coral cover, habitat structural complexity and coral species richness commonly reported. While loss of coral cover and habitat structural complexity have been shown to have significant effects on the diversity and abundance of fish communities, the consequences of coral diversity loss on the diversity and composition of reef fish assemblages is largely unknown. **Chapter 2** describes the outcomes of manipulative experiments designed to test how coral diversity and species composition affect local fish diversity, abundance and community structure. Parallel experiments were conducted at 2 geographic locations (Kimbe Bay, PNG and Lizard Is, Australia) differing in regional species composition to identify common local processes. Replicate patch reefs of the same size and coral cover were constructed to provide two comparisons: (1) Patch reefs with three different levels of coral diversity (one, three and six species) tested the effects of coral diversity on reef fish biodiversity. (2) Single-species patch reefs made from each of the six coral species were used to test the effects of coral identity on reef fish biodiversity. Fish were allowed to colonise the patch reefs over a 12-month period, with abundance and diversity recorded at regular intervals. Fish species richness increased with increasing coral

species richness at both locations, although results were only significant for Kimbe Bay. Evenness in fish also tended to increase on patch reefs with higher coral diversity, but overall abundance was little affected by coral species richness. Some single coral treatments also had similar levels of fish diversity and abundance compared to the higher coral diversity treatments. At both geographic locations, the presence of particular coral species, rather than the diversity of coral species per se, appears to be critical in promoting high local fish diversity. Multivariate analyses illustrated that the six coral species used at each location supported very different fish communities, indicating that most coral reef fish species distinguish coral habitat at the level of coral species. Following from this, the medium and high coral diversity treatments were colonised by fish assemblages that represented a combination of the fish communities inhabiting the constituent coral species. These findings highlight the importance of coral species in explaining local reef fish biodiversity, and indicate that the loss of key coral species will have a significant negative impact on reef fish biodiversity.

Biodiversity has been hypothesised to have a positive impact on the productivity of biological assemblages, because niche complementarity and facilitation among the constituent species can result in more efficient use of resources. However, these conclusions are based almost entirely on studies with plant communities, and the relationship between diversity and productivity at higher trophic levels is largely unknown, especially in the marine environment. In **Chapter 3**, a manipulative field experiment designed to test the effects of species richness and species identity on biomass accumulation in a reef fish assemblage at Lizard Island is described. Thirty juveniles belonging to three planktivorous damselfish species (Pomacentridae) were released onto each patch reef according to three different levels of fish species richness (1, 2 and 3 species) and seven combinations of fish species. Accumulation of biomass was recorded after 18 days. Species richness had no effect on the percent increase in biomass (weight) in this assemblage. However, the percent increase in biomass differed among fish species and among the different combinations of species. Patterns of biomass were best explained by species-specific differences in growth, and differences in the intensity of both intra- and interspecific competition. Niche complementarity and facilitation do not appear to be important drivers of productivity within this guild of planktivorous fishes. As a result, overall productivity may be resilient to declining reef fish biodiversity, except for the loss of fast growing fish species.

The overall abundance of individuals in a community may be resilient to declining biodiversity if the loss of some species results in an increase in abundance of surviving species (so-called “density compensation”). However, total density may increase with increasing species richness in unsaturated communities, which can be explained by complementarity, facilitation and / or a sampling effect. **Chapter 4** provides the first experimental test of how changes in fish species richness affect patterns of abundance in a coral reef fish community. Species diversity in recruiting damselfish was manipulated on experimental patch reefs to two, four, six and eight species over a period of 10 weeks. Under a density compensation model, different treatments were predicted to reach the same total densities, and densities of individual species should decline with increasing diversity. These hypotheses were not supported. Overall density increased significantly with increasing species richness and individual species densities exhibited little variation with changing species diversity. The absence of density compensation suggests that these communities do not reach saturation over 10 weeks, despite an upper limit in species richness and in some species, individual species abundances, appears to have been reached. Results suggest that the progressive loss of species in reef fish assemblages due to habitat loss and climate change will lead to an overall decline in the abundance of reef fishes, which in turn may disrupt their role in coral reef ecosystems.

Understanding the relationship between genetic diversity and species diversity is critical for developing contemporary strategies for biodiversity conservation. While concordant large-scale clines in genetic and species diversity have been described for terrestrial organisms, whether or not these parameters co-vary in marine species is largely unknown. In **Chapter 5**, patterns of genetic diversity and composition were examined for 11 reef fish species (from 5 families) sampled at 3 locations across the Pacific Ocean species diversity gradient, from high diversity on the Great Barrier Reef, Australia (~1600 species), intermediate in New Caledonia (~1400 species), to low diversity in French Polynesia (~800 species). The combined genetic diversity for all 11 species paralleled the decline in species diversity from the West to East, with French Polynesia exhibiting lowest total haplotype and nucleotide diversity. Haplotype diversity consistently declined towards French Polynesia in all species and nucleotide diversity declined in the majority of species. Coinciding with reduced genetic diversity, the population of most species in French Polynesia also exhibited significant genetic

differentiation from the Great Barrier Reef and New Caledonia locations. The location and time of species origin, vicariance events, reduced gene flow and increasing isolation, as well as decreasing habitat area from the West to the East Pacific are all likely to have contributed to the positive correlation between genetic and species diversity across the Pacific Ocean, with isolation and habitat area likely to be most influential. The congruence between species and genetic diversity, and the large-scale patterns in species and genetic composition, suggest conservation strategies applied at one level may act as a surrogate for the other.

This thesis is an important step in developing a more comprehensive understanding of the relationships between different levels of biodiversity on coral reefs. The results will be important in predicting the likely impacts that diversity loss at any one level will have on other levels within the ecosystem. The connections between different levels of diversity have been found to be strong in some cases, but not others, and to be causally related in some cases, but not others. The study has highlighted the strong causal link between coral and fish species biodiversity, and a complex relationship between fish species and genetic diversity. In the future, these links will be important components of integrated understanding of the consequences of declining biodiversity in coral reef ecosystems.

## RÉSUMÉ GÉNÉRAL

---

Freiner la baisse mondiale de la biodiversité est l'un des plus grands défis du 21ème siècle. La biodiversité décroît à tous les niveaux hiérarchiques de l'organisation biologique, des écosystèmes aux communautés aux espèces aux populations et aux gènes. Le déclin de la diversité pour l'un de ces niveaux peut avoir de graves conséquences pour les autres strates de la biodiversité, que ce soit au dessus ou en dessous dans la hiérarchie. Cependant, les facteurs communs qui déterminent la biodiversité locale et les relations fonctionnelles entre les différents niveaux de biodiversité sont mal comprises. Ce travail de thèse explore certaines relations entre différents niveaux de diversité et les conséquences potentielles de la perte de diversité chez les poissons dans les écosystèmes de récifs coralliens. Plus précisément, les quatre chapitres de cette thèse ont abordé les questions suivantes: (1) Comment la diversité et la composition des habitats coralliens influent sur la diversité, l'abondance et la structure des communautés de poissons ; (2) Comment un déclin de la diversité des poissons affecte la productivité des communautés de poissons récifaux coralliens ; (3) Quels sont les effets de la perte de diversité de poissons sur l'abondance globale des espèces de poissons récifaux coralliens ; (4) Quelle est la relation entre diversité spécifique et diversité génétique dans le contexte des poissons récifaux?

La santé des récifs coralliens est menacée dans le monde entier, avec des réductions de la couverture corallienne, de la complexité structurale de l'habitat et de la richesse en espèces de coraux qui sont fréquemment rapportées. Bien qu'il ait été largement démontré que la perte de la couverture corallienne et de la complexité structurelle de l'habitat a des effets significatifs sur la diversité et l'abondance des communautés de poissons, les conséquences de l'appauvrissement de la diversité des coraux sur la diversité et la composition des peuplements de poissons des récifs demeurent largement inconnue. Le **chapitre 2** décrit les résultats de manipulations expérimentales visant à tester comment la diversité et la composition corallienne affectent les assemblages locaux de poissons en termes de diversité, d'abondance et de structure des communautés. Des expériences parallèles ont été menées sur 2 sites géographiques (Kimbe Bay, PNG et Lizard Island, Australie) avec des compositions régionales des espèces différentes afin d'identifier des processus locaux en commun. Des répliques de

récifs expérimentaux de même taille et de même couverture corallienne ont été construits pour fournir deux comparaisons: (1) Des récifs de trois différents niveaux de diversité corallienne (un, trois et six espèces) ont testé l'influence de la diversité des coraux sur la biodiversité des poissons récifaux ; (2) Des récifs à espèce unique fabriqués à partir de chacune des six espèces de corail ont été utilisés pour tester la variabilité de la biodiversité des poissons récifaux dans un contexte d'habitat corallien unique. Les poissons ont colonisé les récifs sur une période de 12 mois et l'abondance et la diversité ont été reportées (par comptages visuels) à intervalles réguliers. La richesse spécifique des poissons augmentait avec la richesse spécifique des coraux aux deux endroits, mais les résultats n'étaient significatifs que pour Kimbe Bay. L'uniformité des espèces de poissons avait aussi tendance à augmenter sur les récifs de diversité corallienne plus élevée, mais l'abondance globale a été peu affectée par la richesse spécifique des coraux. Cependant, certains traitements avec une seule espèce de corail avaient des niveaux similaires de diversité de poisson. Dans les deux zones géographiques, la présence de certaines espèces de coraux, plutôt que la diversité de corail en soi, semble être particulièrement importante pour promouvoir une grande diversité locale de poissons. Les analyses multivariées ont montré que les six espèces de coraux utilisés à chaque endroit soutenaient des communautés de poissons très différentes, ce qui indique que les espèces de poissons de récifs coralliens sélectionnent l'habitat corallien principalement au niveau des espèces de coraux. Les traitements avec des diversités de coraux moyennes et hautes ont été colonisés par des assemblages de poissons qui représentent un mélange des communautés de poissons typique des espèces de corail. Ces résultats soulignent l'importance de l'espèce de corail dans l'explication de la biodiversité locale des poissons coralliens, et indiquent que la perte d'espèces de coraux aura un impact négatif significatif sur la biodiversité des poissons de récifs.

La biodiversité a été présumée avoir un impact positif sur la productivité des peuplements biologiques, dans la mesure ou la complémentarité des niches et la facilitation entre espèces qui les composent peuvent conduire à une utilisation plus efficace des ressources. Cependant, ces conclusions sont presque entièrement basées sur des études sur les communautés végétales, et la relation entre la diversité et la productivité dans des niveaux trophiques supérieurs demeure largement inconnue, en particulier dans le milieu marin. Dans le **chapitre 3**, une expérience impliquant des

manipulations du terrain et visant à tester les effets de la richesse spécifique et de l'identité des espèces sur l'accumulation de la biomasse dans un assemblage de poissons de récif à Lizard Island est décrite. Trente juvéniles appartenant à trois espèces de poissons demoiselles planctophages (Pomacentridae) ont été libérés sur chaque récif avec trois niveaux différents de richesse d'espèces de poissons (1, 2 et 3 espèces) et sept combinaisons d'espèces de poissons. L'accumulation de la biomasse a été enregistrée après 18 jours. La richesse spécifique n'a eu aucun effet sur l'augmentation en pourcentage de biomasse (poids) dans cet assemblage. Toutefois, l'augmentation en pourcentage de biomasse différait entre les espèces de poissons et les différentes combinaisons d'espèces. Les tendances de la biomasse s'expliquent principalement par des différences spécifiques en termes de croissance, et des différences dans l'intensité de compétition intra- et interspécifique. La complémentarité de niches et la facilitation ne semblent pas être des moteurs importants de la productivité globale dans cette guilde des poissons planctophages. La productivité totale semble donc résiliente au déclin de la biodiversité des poissons de récif, à l'exception de la perte d'espèces de poissons de croissance rapide.

L'abondance globale d'individus dans une communauté peut être résiliente à la baisse de biodiversité si la perte de certaines espèces se traduit par une augmentation de l'abondance des espèces survivantes (on parle alors de "compensation de densité"). Cependant, la densité totale peut augmenter en même temps qu'une augmentation de la richesse spécifique dans les communautés non saturées, ce qui peut s'expliquer par la complémentarité, la facilitation et / ou un effet d'échantillonnage. Le **chapitre 4** présente le premier test expérimental pour évaluer la façon dont des changements de richesse spécifique de poissons affectent les tendances d'abondance dans une communauté de poissons des récifs coralliens. La diversité spécifique dans les recrues de poissons demoiselles (Pomacentridae) a été manipulé sur des récifs expérimentaux avec 2, 4, 6 et 8 espèces sur une période de 10 semaines. Sous un modèle de compensation de densité, différents traitements ont été simulés afin d'atteindre les mêmes densités totales, alors que la densité des espèces à proprement parler devraient diminuer avec l'accroissement de la diversité. Ces hypothèses n'ont pas été confirmées. La densité globale a augmenté de manière significative avec l'augmentation de la richesse spécifique alors que la densité des espèces affichait peu de variation avec le changement de la diversité spécifique. L'absence de compensation des densités suggère

que les modèles d'abondance dans cette communauté ne sont pas dirigés par de la compétition interspécifique. Les résultats suggèrent que la perte progressive des espèces dans les peuplements de poissons des récifs en raison de la perte d'habitat et le changement climatique entraînera une baisse globale de l'abondance des poissons de récif, ce qui peut perturber leur rôle dans les écosystèmes des récifs coralliens.

Comprendre la relation entre la diversité génétique et la diversité des espèces est essentiel au développement de stratégies contemporaines de conservation de la biodiversité. Bien que des clines concordantes entre la diversité génétique et la diversité spécifique, à grande échelle, ont été décrits pour les organismes terrestres, on ne peut pas dire si ces paramètres co-varient ou non en milieu marin. Dans le **chapitre 5**, les variations de diversité et de composition génétique ont été étudiés pour 11 espèces de poissons coralliens (appartenant à 5 familles) échantillonnés à 3 sites dans l'océan Pacifique le long d'un gradient de diversité spécifique, caractérisé par une grande diversité sur la Grande Barrière de corail, en Australie ( $\sim 1600$  espèces), une diversité intermédiaire en Nouvelle-Calédonie ( $\sim 1400$  espèces), et une faible diversité en Polynésie française ( $\sim 800$  espèces). La diversité génétique combinée pour les 11 espèces suit le déclin de la diversité spécifique de l'Ouest vers l'Est, avec la Polynésie française présentant les plus faibles valeurs en termes de diversité nucléotidique et haplotypique. La diversité haplotypique diminue de façon constante de la Grande Barrière vers la Polynésie française pour toutes les espèces et la diversité nucléotidique a diminué dans la majorité des espèces. Coïncidant avec une diversité génétique réduite, la population en Polynésie française dans la plupart des espèces a également montré une différenciation génétique significative par rapport aux populations de la Grande Barrière de Corail et de la Nouvelle-Calédonie. Le lieu et le moment de l'origine des espèces, des événements de vicariance, de flux de gènes et d'un isolement croissant, ainsi que la diminution des zones d'habitat du Pacifique Ouest à Est sont tous susceptibles d'avoir contribué à la corrélation positive entre la diversité génétique et spécifique à travers l'océan Pacifique, avec l'isolation et la zone d'habitat susceptibles d'être les plus influents. La concordance entre les diversités génétique et spécifique, et les distributions, à grande échelle des compositions spécifique et génétique, suggèrent que des stratégies de conservation visant à maximiser la protection des espèces peut également se traduire par une préservation de la diversité génétique.

Cette thèse est une étape importante dans l'élaboration d'une compréhension plus complète des relations entre les différents niveaux de la biodiversité dans les récifs coralliens. Les résultats sont importants pour prédire l'impact probable que la perte de diversité, à n'importe quel niveau, aura sur d'autres niveaux au sein de l'écosystème. Les connexions entre les différents niveaux de la diversité sont significatives et fortes dans certains cas, mais pas dans d'autres, pour être parfois sous la perspective de relation causale dans certains cas, mais pas dans d'autres. L'étude a mis en évidence le lien solide de causalité entre la biodiversité d'espèces de corail et de poisson, et une relation complexe entre la diversité génétique et spécifique de poissons. À l'avenir, ces liens seront des éléments importants pour la compréhension intégrée des conséquences du déclin de la biodiversité dans les écosystèmes des récifs coralliens.



## TABLE OF CONTENTS

---

|   |           |
|---|-----------|
| <u>1 CHAPTER 1 - GENERAL INTRODUCTION</u>   | <u>1</u>  |
| <u>2 CHAPTER 2</u>  | <u>9</u>  |
| <u>HABITAT BIODIVERSITY AS A DETERMINANT OF LOCAL FISH</u>                        |           |
| <u>COMMUNITY STRUCTURE ON CORAL REEFS</u>   | <u>9</u>  |
| 2.1 ABSTRACT  | 9         |
| 2.2 INTRODUCTION  | 10        |
| 2.3 METHODS   | 13        |
| 2.3.1 Experimental design and protocols   | 13        |
| 2.3.2 Statistical analyses  | 15        |
| 2.4 RESULTS   | 17        |
| 2.4.1 Regional difference in local species composition                            | 17        |
| 2.4.2 Effects of coral species richness on fish species richness and abundance    | 17        |
| 2.4.3 Effects of coral species composition on fish species richness and abundance | 20        |
| 2.4.4 Effects of coral species on composition of fish community                   | 24        |
| 2.5 DISCUSSION  | 30        |
| <u>3 CHAPTER 3</u>  | <u>35</u> |
| <u>EXPERIMENTAL EVALUATION OF DIVERSITY-PRODUCTIVITY</u>                          |           |
| <u>RELATIONSHIPS IN CORAL REEF FISH ASSEMBLAGES</u>                               | <u>35</u> |
| 3.1 ABSTRACT  | 35        |
| 3.2 INTRODUCTION  | 36        |
| 3.3 METHODS   | 39        |
| 3.3.1 Patch reef experiment   | 39        |
| 3.3.2 Interaction observations  | 41        |
| 3.4 RESULTS   | 41        |

|  |           |
|--|-----------|
| 3.4.1 Patch reef experiment (Table 3.2)  | 41        |
| 3.4.2 Interaction observations (Table 3.3)   | 45        |
| <b>3.5 DISCUSSION</b>  | <b>48</b> |
| <b>4 CHAPTER 4:</b>  | <b>53</b> |
| <b>NO EVIDENCE FOR DENSITY COMPENSATION IN PATCH REEF ASSEMBLAGES OF CORAL REEF FISHES</b> <b>53</b>                                   |           |
| 4.1 ABSTRACT   | 53        |
| 4.2 INTRODUCTION   | 54        |
| 4.3 METHODS  | 57        |
| 4.3.1 Study group  | 57        |
| 4.3.2 Experimental design  | 57        |
| 4.3.3 Analyses   | 59        |
| <b>4.4 RESULTS</b>   | <b>60</b> |
| 4.4.1 Diversity-abundance relationships  | 60        |
| 4.4.2 Colonization of reefs over time  | 63        |
| <b>4.5 DISCUSSION</b>  | <b>66</b> |
| <b>5 CHAPTER 5:</b>  | <b>71</b> |
| <b>CONCORDANCE BETWEEN GENETIC AND SPECIES DIVERSITY IN CORAL REEF FISHES ACROSS THE PACIFIC OCEAN BIODIVERSITY GRADIENT</b> <b>71</b> |           |
| 5.1 ABSTRACT   | 71        |
| 5.2 INTRODUCTION   | 72        |
| 5.3 METHODS  | 75        |
| 5.3.1 Study species and locations  | 75        |
| 5.3.2 Laboratory procedures  | 78        |
| 5.3.3 Estimates of genetic diversity   | 78        |
| 5.3.4 Population genetic analyses  | 79        |
| 5.3.5 Historical demography  | 80        |
| <b>5.4 RESULTS</b>   | <b>81</b> |

|       |  |    |
|-------|--|----|
| 5.4.1 | <i>Species-genetic diversity correlation</i> | 81 |
| 5.4.2 | <i>Population genetic differentiation</i>    | 83 |
| 5.4.3 | <i>Historical demography</i>                 | 86 |
| 5.5   | DISCUSSION                                   | 88 |

|   |  |    |
|---|--|----|
| 6 | <u>CHAPTER 6 - GENERAL CONCLUSIONS</u> | 95 |
|---|--|----|

|   |                       |     |
|---|-----------------------|-----|
| 7 | <u>REFERENCE LIST</u> | 101 |
|---|-----------------------|-----|



## LIST OF TABLES

---

|  |    |
|--|----|
| <b>Table 2.1:</b> List of the coral species and number of corals used in each treatment. Abbreviations used in the text and figures are also specified.....  | 15 |
| <b>Table 2.2:</b> Summary of the one-way ANOVA results for means of species richness (Figure 2.3a, 2.3b), Shannon Evenness Index (Figure 2.3c, 2.3d) total abundance (Figure 2.3e, 2.3f) and total abundance excluding apogonids and <i>Chromis viridis</i> (Figure 2.3g, 2.3h), for Lizard Island and Kimbe Bay respectively by level of coral species richness (1, 3 and 6 species)..... | 23 |
| <b>Table 2.3:</b> Summary of one-way ANOVA results for means of species richness (Figure 2.4a, 2.4b), Shannon Evenness Index (Figure 2.4c, 2.4d) total abundance (Figure 2.4e, 2.4f) and total abundance excluding apogonids and <i>Chromis viridis</i> (Figure 2.4g, 2.4h), for Lizard Island and Kimbe Bay respectively by treatment.....  | 23 |
| <b>Table 2.4:</b> Species used in the canonical analysis of principal coordinates that had correlations with either ordination axis exceeding 0.2. Correlations over 0.5 are highlighted in bold.....  | 26 |
| <b>Table 3.1:</b> List of fish species and number of species used in each treatment. Abbreviations used in the text and figures are also specified.....  | 40 |
| <b>Table 3.2:</b> Summary of one-way ANOVA results for mean differences in percent increase in biomass for species combined by diversity level (Figure 3.2a) and treatment (Figure 3.2b), and for each individual species by diversity level (Figure 3.3a to 3.3c).....  | 45 |
| <b>Table 3.3:</b> Summary of one-way ANOVA results for fish observations (Figure 3.4): (a) Mean number of intra-specific aggressions per fish for each species in the single-species treatments. (b-d) Mean number of intra- and inter-specific aggressions per fish for each species in the two-species treatments (in order: AM, AN and MN). (e) Mean number of                          |    |

intra-specific aggressions, inter-specific aggressor and victim for each species in the high diversity treatment. (f) Mean number of overall attacks per fish per treatment..... 47

**Table 4.1:** List of fish species and number of species used in each treatment. Abbreviations used in the text and figures are also specified..... 58

**Table 4.2:** Summary of the one-way ANOVA results of means for total density and average species density including all species and excluding *Chromis viridis* (Figure 4.2), as well as for densities of each individual species (Figure 4.3)..... 63

**Table 5.1:** Life history traits for each species, including reproductive mode (demersal or pelagic spawners) and habitat use..... 76

**Table 5.2:** Number of individuals collected per species from the Great Barrier Reef, Australia (GBR), Noumea in New Caledonia and Moorea in French Polynesia. Sequence lengths are specified for each species. The best fitting evolutionary model and gamma corrections were estimated in jModeltest..... 77

**Table 5.3:** AMOVA  $\Phi_{ST}$  values and pairwise  $\Phi_{ST}$  values. *C.atripectorialis* all and *C. viridis* all include the deeply divergent lineages. *C. atripectorialis* w/out and *C. viridis* w/out do not include the deeply divergent lineages. \*  $p<0.05$ ; \*\*  $p<0.01$ ; \*\*\*  $p<0.00$ ..... 84

**Table 5.4:** Estimated population size theta ( $\Theta=N_e\mu$ ;  $N_e$ : effective population size,  $\mu$ : mutation rate per site per generation) and migration rates M ( $M=m/\mu$ ;  $m$ : immigration rate) between locations based on coalescent analyses in MIGRATE. Population size estimates not quite converging are highlighted in bold, whereas  $\Theta > 1$  are populations with non-converging results. Direction of migration rate estimates between any two populations is indicated by arrows between the 2 location abbreviations: LI = Lizard Island, NC = Noumea, New Caledonia, FP = Moorea, French Polynesia..... 87

## LIST OF FIGURES

---

- Figure 2.1:** Map of the South-West Pacific showing the location of the two experimental sites Schumann Island in Kimbe Bay (Papua New Guinea) and Lizard Island on the Great Barrier Reef (Australia)..... 13
- Figure 2.2:** Canonical analysis of principal coordinates ordination plot (based on Bray-Curtis of log-transformed fish abundances) of fish assemblage data showing differences between sites. Each point represents a separate patch reef..... 18
- Figure 2.3:** Effects of coral species richness on fish species richness and abundance: mean ( $\pm$  SE) fish species richness (a,b), Shannon Evenness Index (c,d) total fish abundance (e,f) and total fish abundance excluding apogonids and *Chromis viridis* (g,h), for each level of coral diversity (low (1 species), medium (3 species), high (6 species)) for Lizard Island and Kimbe Bay respectively (Table 2.2). Letters indicate significantly different treatments identified by Tukey's HSD post hoc-tests..... 19
- Figure 2.4:** Effects of coral species composition on fish species richness and abundance. Mean ( $\pm$  SE) fish species richness (a,b), Shannon Evenness Index (c,d) total fish abundance (e,f) and total fish abundance excluding apogonids and *Chromis viridis* (g,h), for each treatment for Lizard Island and Kimbe Bay respectively (Table 2.2). Letters above the graphs show the results of significantly different treatments identified by Tukey's HSD post hoc-tests..... 22
- Figure 2.5:** Lizard Island – December 08, (i) Canonical analysis of principal coordinates (CAP) ordination plot (Bray-Curtis) of fish assemblage data showing overlap between treatments. Each point represents a separate patch reef; (ii) Multivariate Regression Tree (MRT) constructed on a Bray-Curtis dissimilarity matrix of log-transformed fish abundance data, using treatments as groupings; (iii) species scores for CAP plots..... 28

|  |    |
|--|----|
| <b>Figure 2.6:</b> Kimbe Bay – November 2007, (i) Canonical analysis of principal coordinates (CAP) ordination plot (Bray-Curtis) of fish assemblage data showing treatment effects. Each point represents a separate patch reef; (ii) Multivariate Regression Tree (MRT) constructed on a Bray-Curtis dissimilarity matrix of log-transformed fish abundance data, using treatments as groupings; (iii) species scores for CAP plots.....   | 29 |
| <b>Figure 3.1:</b> Mean percent increase in fish biomass ( $T_2 - T_1$ )/ $T_1$ over 18 days per (a) diversity level and (b) treatment (Table 3.2). Error bars represent SE.....   | 42 |
| <b>Figure 3.2:</b> Scatterplot of the percent increase in biomass per patch reef against density with linear regression line.....  | 43 |
| <b>Figure 3.3:</b> Mean percent increase in fish biomass ( $T_2 - T_1$ )/ $T_1$ for each species over 18 days per diversity level: (a) <i>Pomacentrus amboinensis</i> (b) <i>P. moluccensis</i> and (c) <i>P. nagaensis</i> (Table 3.2). Error bars represent SE. Letters above the graphs show the results of significantly different treatments identified by Tukey's HSD post hoc-tests.....  | 44 |
| <b>Figure 3.4:</b> (a) Mean number of intra-specific aggressions per fish for each species in the single-species treatments. (b-d) Mean number of intra- and inter-specific aggressions per fish for each species in the two-species treatments (in order: AM, AN and MN). (e) Mean number of intra-specific aggressions, inter-specific aggressor and victim for each species in the high diversity treatment. (f) Mean number of overall attacks per fish per treatment (Table 3.3). All error bars represent SE. Letters above the graphs show the results of significantly different treatments identified by Tukey's HSD post hoc-tests. Connecting lines specify which values were compared..... | 46 |
| <b>Figure 4.1:</b> Predicted a) total density and b) average density for species, under three different scenarios: Blue: density compensation; green: no interaction between species; red: facilitation.....   | 57 |

**Figure 4.2:** (a) Overall mean number of individuals per patch reef, (b) overall mean number of individuals excluding *Chromis viridis* per patch reef, (c) overall mean number of individuals per species per patch reef and (d) overall mean number of individuals per species excluding *Chromis viridis* per patch reef characterised by two, four, six and eight damselfish (Table 4.2). Letters above the graph show the results of significantly different treatments identified by Tukey's HSD post hoc-tests..... 61

**Figure 4.3:** Mean population density for each species in the two, four, six and eight damselfish species treatments: (a) *Pomacentrus amboinensis*, (b) *P. bankanensis*, (c) *P.moluccensis*, (d) *Dascyllus aruanus*, (e) *P. nagasakiensis*, (f) *D. reticulatus*..... 62

**Figure 4.4:** (a) mean density per treatment over time. In “ALL b”, *Chromis viridis* is removed. (b) mean species richness per treatment over time. See Table 4.1 for treatment abbreviations..... 64

**Figure 4.5:** Cumulative number of individuals for each species in the “All” treatment..... 65

**Figure 5.1:** Map of the South Pacific Ocean. Sampling locations are indicated by stars: Lizard Island, Great Barrier Reef; Noumea, New Caledonia; Moorea, French Polynesia..... 77

**Figure 5.2:** Sums of nucleotide (blue solid lines) and haplotype diversities (red dotted lines) for all species combined (divergent lineages in both *Chromis* species removed due to potentially different species)..... 81

**Figure 5.3:** Nucleotide and haplotype diversities for each species: a) *C. atripectoralis*, b) *C. viridis*, c) *G. quinquestrigatus* (note difference in scale for nucleotide diversity), d) *P. arcatus*, e) *P. forsteri*, f) *C. citrinellus*, g) *C. lunulatus*, h) *C. trifascialis*, i) *C. vagabundus*, j) *Z. scopas*, k) *Z. veliferum*. Blue solid lines stand for nucleotide diversities, red dotted lines for haplotype diversity..... 82

**Figure 5.4:** Proportions of species displaying highest, medium and lowest values of nucleotide diversity for each location..... 83

**Figure 5.5:** Minimum spanning networks (MSN), haplotype diversity ( $h$ ) and nucleotide diversity ( $p$ ) for a) *Chromis atripectoralis*; b) *Chromis viridis*; c) *Gobiodon quinquestrigatus*; d) *Paracirrhites forsteri*; e) *Paracirrhites arcatus*; f) *Chaetodon citrinellus*; g) *Chaetodon vagabundus*; h) *Chaetodon lunulatus*; i) *Chaetodon trifascialis*; j) *Zebrasoma scopas* and k) *Zebrasoma veliferum*..... 85

**Figure 5.6:** Mismatch distributions, observed distributions (green bars), simulated distributions (blue line). Mismatch distributions for *C. atripectoralis* and *C. viridis* are displayed including and excluding the highly divergent lineages..... 88