



Esthétique et Biodiversité des écosystèmes sous-marins

Anne-Sophie Tribot

► To cite this version:

Anne-Sophie Tribot. Esthétique et Biodiversité des écosystèmes sous-marins. Sciences de l'environnement. Université de Montpellier, 2017. Français. tel-01665278

HAL Id: tel-01665278

<https://hal.archives-ouvertes.fr/tel-01665278>

Submitted on 15 Dec 2017

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

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

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

**EERGP : Ecologie, Evolution, Ressources Génétiques, Paléobiologie
École doctorale GAIA**

**Unité de recherche
MARBEC, UMR 9190 IRD-CNRS-UM-IFREMER**

**ESTHETIQUE ET BIODIVERSITE
DES ECOSYSTEMES SOUS-MARINS**

**Présentée par Anne-Sophie TRIBOT
Le 27 novembre 2017**

**Sous la direction de
Nicolas MOUQUET et Julie DETER**

Devant le jury composé de

Rapporteur	Anne-Caroline PREVOT-JULLIARD, Directeur de recherche, CNRS
Rapporteur	Sébastien BROSSE, Professeur des Universités, Université Paul Sabatier
Examineur	Marylise COTTET, Chargée de recherche, CNRS
Examineur	Bertrand SCHATZ, Directeur de recherche, CNRS



**UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER**

Esthétique et biodiversité des écosystèmes sous-marins

Mots-clés : Valeur esthétique, perception esthétique, beauté, biodiversité, écologie des communautés, diversité taxonomique, diversité fonctionnelle, poissons de récifs, récifs coralliens, récifs coralligènes, esthétique paysagère.

Résumé

La valeur esthétique des paysages et des espèces est un élément central de la conservation de la biodiversité, puisqu'elle fait intervenir les dimensions affectives et émotionnelles de notre rapport à la nature. Le lien entre biodiversité et perception esthétique demeure cependant peu étudié dans le cadre des services écosystémiques.

Suite à un premier travail de synthèse ayant permis de poser les bases conceptuelles et méthodologiques de l'esthétique des paysages, trois études menées sur des systèmes sous-marins à différentes échelles ont permis de mieux comprendre et de quantifier le lien entre les différentes facettes de la biodiversité et la perception esthétique.

Les résultats ont permis de mettre en évidence que la nature du lien entre biodiversité et préférences esthétique est dépendante de l'échelle de perception : à une échelle multi-spécifique, la biodiversité et la composition en espèces ont un effet positif sur les préférences esthétiques, tandis que les préférences à l'échelle spécifiques sont déconnectées du fonctionnement écologique des écosystèmes.

Ces résultats confirment l'importance de la valeur esthétique dans notre perception de la biodiversité, qui pourrait avoir des conséquences majeures sur la façon dont nous protégeons notre environnement. L'approche fonctionnaliste de l'expérience esthétique est proposée et décrite afin de promouvoir une perception esthétique basée sur la compréhension et la reconnaissance des processus écologiques. Des pistes d'éducation à la biodiversité basée sur une expérience esthétique engagée sont également proposées, afin de reconnecter les besoins écologiques et les préférences esthétiques.

MARBEC (MARine Biodiversity Exploitation and Conservation),
UMR 9190 IRD-CNRS-UM-IFREMER,
Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC 093,
FR-34095 Montpellier Cedex 5, France.

Aesthetics and Biodiversity of marine ecosystems

Keywords: Aesthetic value, aesthetic perception, beauty, biodiversity, community ecology, taxonomic diversity, functional diversity, reef fish, coral reef, coralligenous reef, landscape aesthetics.

Abstract

The aesthetic value of landscapes and species is a central element for the conservation of biodiversity, since it involves the emotional and emotional dimensions of our relationship to nature. However, the links between biodiversity and aesthetic perception remains poorly studied and recognized within the ecosystem services framework.

Following a first critical review, that described the conceptual and methodological bases of landscape aesthetics, three studies on underwater systems at different scales have been computed in order to better understand the link between the different facets of biodiversity and aesthetic perception.

The results revealed that the link between biodiversity and aesthetic preferences is dependent on the scale of perception: at a multi-specific scale, biodiversity and species composition have a positive effect on aesthetic preferences, while preferences at a specific scale are disconnected to the ecological functioning of ecosystems.

These results confirm the importance of aesthetic value in our perception of biodiversity, which could have major consequences in the way we protect our environment. The aesthetic experience based on the understanding of ecological functioning is proposed and described in order to promote an aesthetic perception relevant to ecological processes. Education to biodiversity based on engaged aesthetic is also proposed, in order to reconnect ecological needs and aesthetic preferences.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	6
1 - Contexte général	6
1.1 - La biodiversité en crise : enjeux et perspectives	6
1.2 - La valeur esthétique : un levier de conservation ?	9
1.3 - Esthétique : bases biologiques et influences culturelles.....	12
1.4 - Le cas des espèces animales	19
2 - Contexte de l'étude	21
2.1 - Esthétique des écosystèmes sous-marins	21
2.2 - Reconnecter l'esthétique et la biodiversité	23
MATERIELS ET METHODES	26
1 - Objectifs.....	26
2 - Ecosystèmes étudiés	28
3 - Matériels photographiques.....	29
3.1 - Poissons de récifs coralliens	30
3.2 - Récifs coralligènes Méditerranéens	30
3.3 – Récifs coralliens	31
4 - Mesurer la biodiversité	32
5 - Estimer la valeur esthétique.....	34
6 - Quantifier le lien entre valeur esthétique et biodiversité.....	34
7 - Mesurer l'effet des facteurs socio-culturels sur la perception de la biodiversité	37
RESUME DES RESULTATS.....	39
1 - Profils des échantillons d'observateurs et scores esthétiques	39
2 - Liens entre valeur esthétique et biodiversité	39
3 - Effet des facteurs socio-culturels sur la perception de la biodiversité	42
DISCUSSION	45
1 - Discussion des résultats	45
2 - Perspectives	49
2.1 - Le fonctionnalisme, une approche prometteuse en faveur de la biodiversité	49
2.2 - Education à la biodiversité par l'engagement esthétique	51
CONCLUSIONS	54

REFERENCES	55
LISTE DES PUBLICATIONS ET MANUSCRITS.....	69
ANNEXE A	70
ANNEXE B	103
ANNEXE C	124
ANNEXE D	136

REMERCIEMENTS

Je remercie tout d'abord la Fondation de France pour avoir financé ce projet doctoral, ainsi que Julie Deter et Nicolas Mouquet pour leur encadrement durant ces trois années de thèse. Je remercie également Andromède Océanologie et l'Agence de l'EAU RMC pour leur collaboration tout au long de ce projet, et en particulier Florian Holon et Pierre Boissery pour leur soutien. Je tiens à remercier particulièrement Sébastien Villéger et Thomas Claverie pour leur aide et leur collaboration. Merci également à Julien Renoult, Michel Raymond, Fabrice Hoff et Philippe Huneman d'avoir partagé leurs conseils et avis éclairés sur le projet. Merci aux membres des comités de thèse pour leur participation et leurs précieux conseils : David Mouillot, Dominique Ami, Olivier Musard, Cédric Gaucherel et Bernard Godelle. Je tiens également à remercier Khalid Belkhir, Julien Veyssier et Jimmy Lopez pour leur aide précieuse. Merci également aux stagiaires nous ayant rejoint au cours de cette thèse : Quentin Carabeux, Maurine Hammel et Marine Boursault. Enfin, je remercie tous mes collègues de l'ISEM et de MARBEC pour leur accueil et leur bienveillance.

INTRODUCTION

1 - Contexte général

1.1 - La biodiversité en crise : enjeux et perspectives

Les espèces animales et végétales de la planète vivent actuellement une sixième grande crise d'extinction, due pour la première fois à l'activité destructrice de l'être humain (Barnosky *et al.* 2011). Au XX^{ème} siècle, les taux d'extinction des plantes et vertébrés étaient estimés entre 50 et 560 fois supérieures aux taux d'extinction attendus pour une biodiversité stable (Harrison & Pearce 2000). Ce déclin massif est un indicateur d'une érosion de la biodiversité dont les grandes causes reconnues sont : la réduction, la fragmentation et la destruction des habitats, l'excès de prédation et d'exploitation, l'invasion d'espèces exotiques, et le changement climatique (Ceballos *et al.* 2017). Cette érosion de la biodiversité a des conséquences majeures en termes de bien-être et de survie des populations humaines (Daily 1997; Díaz 2006), autant par la perte irréversible de ressources, du fonctionnement des écosystèmes et des services qui leurs sont associés (Hooper 2005), que par des dimensions esthétiques et culturelles liées à la biodiversité (Ceballos *et al.* 2017).

Malgré la définition de nombreux indicateurs de la biodiversité basés sur les espèces et leurs abondances, leurs interactions ou leur productivité, (Boldt *et al.* 2014), les programmes de conservation de la biodiversité issus de ces indicateurs n'ont pas encore fait leurs preuves à l'échelle globale. Par exemple, les taux d'extinctions de nombreuses populations de vertébrés sont toujours très élevés, dus à une diminution constante de leur taille et de leur surface occupée (Ceballos *et al.* 2017). Bien que la diversité taxonomique puisse être assez élevée dans les aires protégées, la diversité fonctionnelle pour ces mêmes aires reste encore pauvre (Guareschi *et al.* 2015). Par exemple, à l'échelle européenne, la diversité phylogénétique des oiseaux, mammifères et amphibiens est moins bien conservée par les aires protégées qu'une distribution de ces aires au hasard (Zupan *et al.* 2014). L'une des raisons de cet échec pointées par les biologistes de la conservation est la considération quasi systématique de la richesse spécifique comme seul indicateur de la biodiversité pour la mise en place de programmes de conservation, principalement car cette dimension est facile à quantifier et à interpréter (Cadotte *et al.* 2010). Pourtant, la biodiversité est multi-facettes et la nécessité d'intégrer les dimensions fonctionnelles et phylogénétiques aux programmes de conservation est aujourd'hui largement reconnue (Reiss *et al.* 2009).

L'un des arguments majeurs pour la conservation de la biodiversité réside dans la promotion des services écosystémiques, c'est à dire dans le fait que les écosystèmes « en bonne santé » d'un point de vue biodiversité et fonctionnement (c'est-à-dire présentant une forte diversité fonctionnelle, taxonomique et phylogénétique) apportent des services aux populations humaines, aussi bien d'ordres matériels (services de provision et de régulation) qu'immatériels (services culturels) (MEA 2005). Les nombreuses études liant services écosystémiques, biodiversité et fonctionnement des écosystèmes ont largement mis en évidence que les écosystèmes « en bonne santé » fournissent plus de services aux populations humaines (Díaz 2001; Hooper 2005; Cardinale 2012; Srivastava *et al.* 2012; Tilman *et al.* 2014). En effet, la biodiversité est essentielle au maintien et à la stabilité des biens et services écosystémiques face aux perturbations. Par exemple, d'un point de vue des services d'approvisionnement, la diversité génétique augmente significativement le rendement des cultures végétales, et la diversité spécifique augmente la stabilité des pêcheries ou la production de bois (Cardinale 2012). Du point de vue des services de régulation, la diversité fonctionnelle augmente par exemple le stockage du carbone et permet la régulation des ravageurs de culture (Cardinale 2012). A l'inverse, l'altération des écosystèmes via l'extinction des populations ou les invasions biologiques entraîne généralement une altération irréversible des biens et services délivrés par ces écosystèmes (Hooper 2005).

Une autre dimension importante de la conservation concerne les aspects politiques, sociaux et psychologiques qui sont à l'origine des succès ou des échecs des programmes de conservation (Wright *et al.* 2009). Par exemple, la biologie de la restauration qui a pour but de rétablir un écosystème, d'un point de vue de sa santé, de son intégrité et de sa durabilité (S.E.R 2004), à travers la restauration de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes, concerne des champs disciplinaires transversaux tels que la politique, la sociologie, la géographie, l'urbanisme ou l'écologie (Wright *et al.* 2009). L'un des éléments fondamentaux en termes de réussite des programmes de conservation ou de restauration est donc l'acceptation sociale des décisions par la population locale, usagers, institutions et instances décisionnelles (Folke *et al.* 2005), notamment par la gestion participative (Reed 2008). Etant donné que les objectifs écologiques et les attentes sociétales sont rarement concordantes de prime abord, l'éducation à l'environnement demeure également un enjeu majeur dans la gestion de la crise de la biodiversité (Fraser *et al.* 2006). En effet, les mécanismes et les conséquences de l'érosion de la biodiversité se

jouent sur le long terme, via des mécanismes pas toujours instinctifs, qui nécessitent des connaissances et une compréhension approfondies (Swaffield & McWilliam 2013).

L'éducation à l'environnement a fait beaucoup d'efforts en la matière (Smyth 2006), notamment sur les enjeux du changement climatique, cependant les discours parfois alarmistes et négatifs qui lui sont associés peuvent générer un rejet ou une baisse de motivation pour lutter en faveur de l'environnement (ex. Figure 1, (Feinberg & Willer 2017)).



Figure 1 : Exemple de campagnes internationales destinées à choquer l'observateur. a) "Every 60 seconds a species dies out." © Bund, 2011. b) "Stop Climate Change Before it Changes You" © WWF, 2008.

Concernant l'éducation à la biodiversité, les zoos et aquariums font également des efforts considérables en termes de communication et peuvent avoir un effet significatif sur la compréhension de la biodiversité et de la conservation (Moss *et al.* 2017). Ils ne sont cependant pas toujours représentatifs des enjeux et fonctionnements de la biodiversité, et contribuent parfois malgré eux à la construction d'images mentales créant un biais culturel par lequel nous percevons notre environnement (Frynta *et al.* 2010). Par exemple, le fait d'exposer au grand public des espèces attractives plutôt que menacées pourrait conduire à une conservation sélective des espèces attractives au détriment d'autres espèces (Frynta *et al.* 2014). Plusieurs études ont ainsi montré des résultats mitigés quant à l'apport de connaissances réelles de la biodiversité suite à une visite en zoo (Ryan & Saward 2004; Mallapur *et al.* 2008). De plus, il est reconnu que l'apport seul de connaissances théoriques ne suffit pas à créer un engagement

durable en faveur de la protection de l'environnement (Jacobson 2006). Par exemple, le statut de conservation d'une espèce n'est pas toujours un facteur de motivation pour agir en faveur de celle-ci (Colléony *et al.* 2017). Dans le cadre d'une étude menée en Italie, Brambilla *et al.* (2013) ont ainsi démontré que les oiseaux définis comme les plus attractifs bénéficiaient de meilleurs statuts de conservation, indépendamment de la taille de la population. D'autres dimensions jouent donc un rôle dans la motivation à la conservation ou à l'adoption d'un comportement favorable à l'environnement, telles que les croyances ou l'engagement affectif et émotionnel (Polley & O'Connor 2000).

1.2 - La valeur esthétique : un levier de conservation ?

Les facteurs affectifs jouent un rôle fondamental dans la conservation de la biodiversité (Jacobson 2006), puisque nous sommes naturellement plus enclins à protéger et à investir dans la conservation des espèces que nous aimons (Brackney & McAndrew 2001; Bonnet 2002; Brambilla *et al.* 2013). Les émotions ont un effet important sur la mémoire et la motivation en mettant en jeu de multiples zones du cerveau intervenants à différentes étapes du traitement de l'information (LaBar & Cabeza 2006). L'un des enjeux majeurs en conservation de la biodiversité est donc de comprendre quelles sont ces espèces et ces paysages que nous affectionnons, quelles en sont les raisons, et quelles en sont les conséquences d'un point de vue écologique. En particulier, la valeur esthétique étant l'un des principaux facteurs de réponse émotionnelle et affective, c'est cette dimension du rapport de l'Homme à son environnement qui est ici étudiée.

L'expérience esthétique est un phénomène au cours duquel l'observateur, en réponse à un stimulus, ressent des sentiments et des émotions (Chatterjee 2014). C'est donc une opportunité pour renforcer le lien Homme/Nature (Brackney & McAndrew 2001), à condition que celle-ci soit pertinente à la fois du point de vue des attentes de l'observateur et de l'écologie (Gobster *et al.* 2007). Par exemple, la valeur esthétique des paysages est reconnue comme un service écosystémique culturel, qui contribue à la qualité de vie et à la santé en procurant du bien-être, un sentiment de paix et d'harmonie (MEA 2005). Cette facette des services écosystémiques est pourtant généralement moins étudiée que les services de provision de régulation par les études qui lient biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et services écosystémiques (Cardinale 2012). Les liens entre biodiversité et valeur esthétique mériteraient donc d'être plus étudiés, puis mieux intégrés dans les programmes de gestion et de conservation (Swaffield & McWilliam 2013).

La façon dont la biodiversité influence notre perception esthétique des paysages ou des écosystèmes est encore mal identifiée, et s'il paraît nécessaire d'intégrer la valeur esthétique lors de l'étude et de la conservation des écosystèmes, le fait de baser les choix de conservation sur des critères purement esthétiques est difficilement soutenable : par exemple, dans certains cas la perception esthétique d'un paysage n'est pas corrélée à la biodiversité réelle de ce paysage (Dallimer *et al.* 2012) ou à sa fonction en tant qu'écosystème (Parsons & Carlson 2008). A l'inverse, dans d'autres cas la perception esthétique des paysages joue en faveur de la conservation de la biodiversité car celle-ci est alors un facteur positif de valeur esthétique. Par exemple, Lindemann-Matthies *et al.* (2010) ont démontré que la richesse en espèces végétales augmentait significativement la valeur esthétique de prairies. Plus récemment, Southon *et al.* (2017) ont confirmé ce résultat en révélant qu'une augmentation du nombre de plantes d'espèces et de tailles différentes augmentait significativement la valeur esthétique de prairies.

Ces cas de relations positives entre esthétique et biodiversité ont l'avantage de fournir des supports de communication en faveur de la conservation basés sur des dimensions affectives et émotionnelles fortes. En revanche, cette approche peut avoir pour effet de négliger certaines espèces ou certains paysages moins attractifs qui ont pourtant un rôle majeur en termes de fonctionnement des écosystèmes (Parsons & Carlson 2008).

En réponse à ce problème, la biologie de la conservation a proposé de concentrer les efforts de protection et de communication envers les espèces à la fois dites (i) « charismatiques » (ou « porte-drapeau »), c'est-à-dire les espèces attractives ou à forte valeur esthétique, généralement de grande taille (Smith *et al.* 2012) qui facilitent le recueil de fonds et la sensibilisation à la crise de la biodiversité (e.g., Figure 2) (Verissimo *et al.* 2011) ; et (ii) « parapluies », c'est-à-dire les espèces dont la conservation est favorable à la survie de nombreuses autres espèces co-occurentes (Roberge & Angelstam 2004). Cependant, l'utilité de conserver les espèces parapluies et/ou charismatiques pour la conservation d'autres taxa ne fait pas consensus. Tout d'abord, la conservation d'une espèce parapluie seule ne peut protéger l'ensemble des autres espèces co-occurentes (Roberge & Angelstam 2004). De plus, le fait de concentrer les campagnes de communication autour des seules espèces charismatiques réduit le champ de l'attractivité et renforce la méconnaissance du grand public des enjeux globaux de la crise de la biodiversité et des processus à long terme qu'elle engage, notamment de la nécessité des rôles fonctionnels de certaines espèces cryptiques ou non-attractives dans le fonctionnement des écosystèmes.

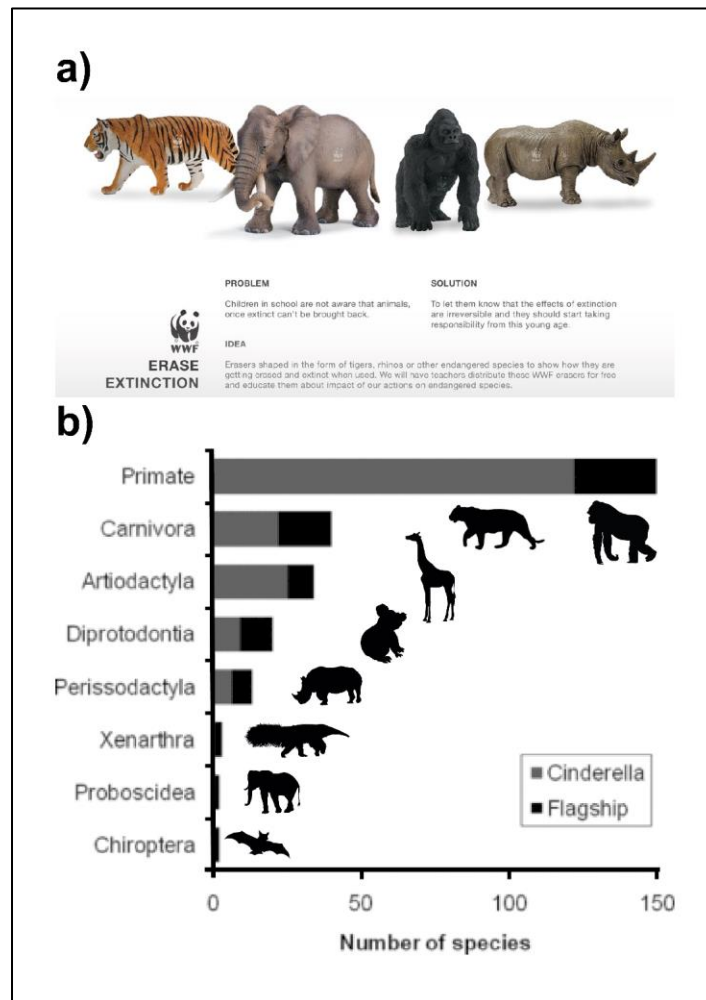


Figure 2 : a) Exemple d'espèces porte-drapeau couramment utilisées pour les campagnes internationales de lutte contre l'extinction des espèces. © WWF-US 2014. b) Fréquences des espèces porte-drapeau et « Cendrillons » (espèces porte-drapeau en danger d'extinction) utilisées par les ONG internationales, classées par ordres taxonomiques (d'après *Smith et al.* 2012).

La valeur esthétique représente donc un levier intéressant pour favoriser l'engagement et les efforts de conservation via l'affectif et l'émotionnel, mais son lien avec la biodiversité nécessite toutefois d'être plus profondément étudié afin de garantir une bonne adéquation entre préférences esthétiques et attentes écologiques (Gobster *et al.* 2007).

1.3 - Esthétique : bases biologiques et influences culturelles

L'Esthétique est relative à la capacité de l'être humain à juger un objet selon diverses perspectives telles que les émotions, l'usage, ou l'expérience (Shimamura & Palmer 2012). A l'origine, l'Esthétique est un champ philosophique qui explore le *beau* par l'étude des sensations et des émotions, notamment à travers l'Art. Le beau est défini comme un ensemble de caractéristiques générant du plaisir à l'observation (Chatterjee 2014).

En philosophie classique, dès le 17^{ème} siècle, la notion de *beauté* est associée à l'harmonie, à la symétrie et à l'ordre, et est donc définie par les caractéristiques intrinsèques de l'objet (Boileau 1674). Le goût pour l'ordre et la symétrie semblent être des caractères anciens de l'histoire de l'humanité puisque certaines formes d'ornementations aux patterns réguliers et répétés ont été datées à 25 000 ans B.P. (Figure 3) (Müller-Beck 1998).



Figure 3 : Broche en ébène décorée de lignes parallèles datées à 25 000 ans B.P (Müller-Beck 1998). Image issue de Sütterlin (2003).

Les neurosciences ont exploré les origines biologiques de la beauté sous différents aspects, dont la réponse émotionnelle est la sensation de plaisir. De nombreuses études ont confirmé que la beauté est souvent associée à la symétrie (Ramachandran & Seckel 2012) qui intervient notamment lors de la sélection sexuelle (Grammer & Thornhill 1994; Møller & Thornhill 1998), aux patterns répétés (Coss 2003), ou aux forts contrastes. Ramachandran et Seckel (2012) ont proposé une liste de « lois universelles de l'Esthétique » (Tableau 1).

Peak shift principle	L'exagération des traits caractéristiques d'un prototype permet au cerveau de mieux reconnaître l'objet observé, et en ressent du plaisir
Grouping and binding	La sensation de plaisir est générée quand le cerveau parvient à regrouper plusieurs éléments en un seul objet ou à discerner un objet de l'arrière-plan
Contrast extraction	Les éléments contrastés sont perçus comme plus esthétiques
Isolating	Un élément caractéristique de l'objet observé est isolé puis amplifié, permettant une attention restreinte et plus efficace sur cette seule source d'information
Problem solving	Lorsque le traitement d'une information visuelle nécessite la résolution d'un puzzle, la résolution du problème génère du plaisir
Symmetry	Les éléments symétriques sont perçus comme plus esthétiques
Bayesian logic of perception	Les scènes ou objets réalistes sont perçus comme plus esthétiques
Metaphor	Le fait de pouvoir lier mentalement deux concepts, événements ou éléments, paraissant déconnectés entre eux procure du plaisir

Tableau 1 : Lois Universelles de l'Esthétique (d'après Ramachandran & Seckel 2012).

Ces règles de beauté peuvent être résumées à travers la « Processing fluency theory of aesthetic pleasure » (Reber 2004) selon laquelle plus l'information d'un stimulus est facilement codée, plus le cerveau ressent du plaisir. Par exemple, les patterns répétés sont perçus comme esthétiques car leur prédictibilité augmente la vitesse à laquelle ils sont analysés par le cerveau. Le traitement de l'information s'inscrit alors dans une stratégie adaptative dont le plaisir est une récompense (Renoult *et al.* 2016). En effet, un traitement efficace de l'information favorise la mémoire et l'apprentissage, optimise la reconnaissance et permet une économie d'énergie (Palm 2013; Renoult 2016). Cette théorie intègre aussi l'influence de facteurs socio-culturels tels que l'expérience, à travers par exemple l'« effet d'exposition », phénomène psychologique selon lequel le cerveau développe une préférence pour les objets qui lui sont familiers (Reber 2004).

Cette théorie rejoint d'autres en psychologie évolutionniste, qui proposent d'expliquer les préférences esthétiques pour certains paysages par notre interprétation innée de l'information qu'ils contiennent (Kaplan 1989). Par exemple, la théorie de l'habitat est basée sur l'hypothèse que la sélection naturelle favorise les individus qui

explorent et s'établissent dans les environnements favorables à leurs survie et évitent les environnements risqués ou pauvres en ressources (Orians & Hervageen 1992). Cette théorie suggère que le potentiel d'un habitat en termes de survie est positivement corrélé à sa capacité à provoquer des réponses émotionnelles positives (Orians 2016). Selon la théorie de l'origine africaine de l'Homme moderne, *Homo sapiens* aurait émergé en Afrique il y a environ 200 000 ans (McDougall *et al.* 2005). L'Homme moderne ayant évolué dans les savanes jusqu'aux premières migrations (entre environ 55 000 et 75 000 ans B.P., Pagani *et al.* 2015), les caractéristiques de ces habitats devraient donc être considérées comme favorables à la survie et susciter une émotion positive. Bien que la théorie de l'origine africaine de l'Homme moderne soit régulièrement remise en question (e.g. (Bohme *et al.* 2017; Fuss *et al.* 2017), plusieurs études suggèrent toutefois une préférence innée de l'Homme pour les paysages ayant des caractéristiques semblables à ceux des savanes africaines : une strate herbacée basse parsemée d'arbres épars tels que les *acacia tortilis* présentant une canopée basse et large (Figure 4) (Heerwagen & Orians 1993; Coss & Moore 2002; Falk & Balling 2009). Ces caractéristiques sont alors perçues comme un indicateur de conditions environnementales favorables à la survie, notamment car ces arbres offrent des refuges facilement visibles et accessibles (Appleton 1975; Coss & Moore 2002). D'autres caractéristiques ont été proposées, telles que la présence d'une vue dégagée, d'eau à proximité, de proies et de ressources (Appleton 1975).

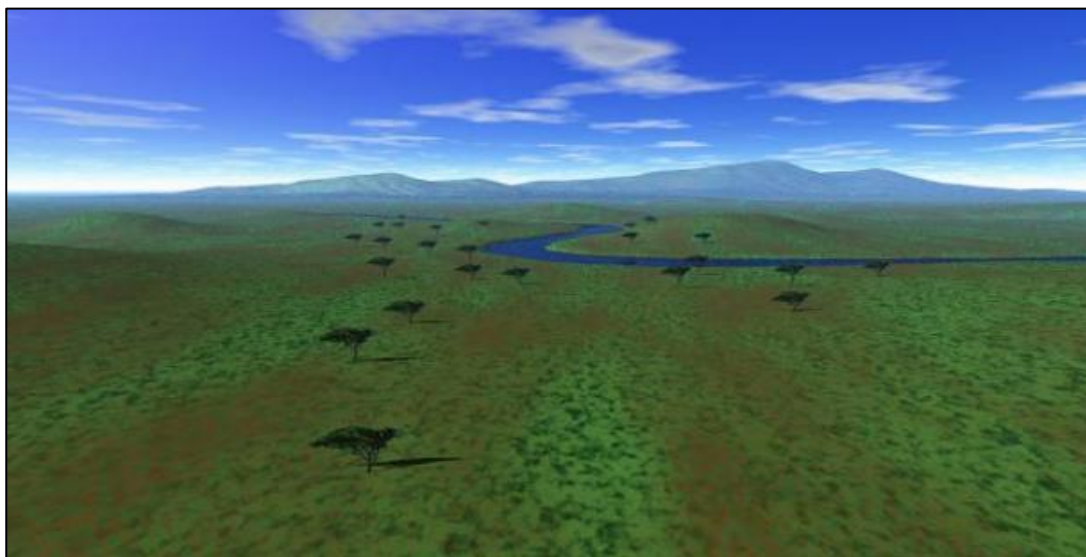


Figure 4 : Paysage virtuel de type savane parsemée d'*Acacia tortilis* ©Erich Synek and Karl Grammer, <http://evolution.anthro.univie.ac.at>

A travers leur théorie du traitement de l'information, R. et S. Kaplan (1989) ont proposé quatre variables prédictives du traitement de l'information contenue dans un paysage, selon des modalités de compréhension ou d'exploration du paysage, de manière présumée ou immédiate :

	Compréhension	Exploration
Immédiate	Cohérence Espace facilement interprété Ordre et éléments répétés	Complexité Richesse, nombreux éléments différents
Présumée	Lisibilité Promesse d'une future cohérence dans l'espace	Mystère Promesse de nouvelles informations

Tableau 2 - Variables prédictives des préférences paysagères (d'après Kaplan & Kaplan 1989)

Selon ce modèle, la cohérence et la lisibilité permettent de comprendre l'environnement, tandis que la complexité et le mystère encouragent son exploration.

Enfin, l'hypothèse de la biophilie, proposée par Kellert et Wilson (1995b) suggère que les êtres humains possèdent un lien et une attirance innés envers la nature, puisque la survie et la reproduction de l'être humain ont toujours été liées à l'environnement naturel. Cette hypothèse ayant été rarement testée expérimentalement (Simaika & Samways 2010), le terme *Biophilie* est aujourd'hui plutôt employé pour désigner le fait que l'être humain est naturellement attiré par les environnements naturels plutôt qu'urbains (Lindemann-Matthies *et al.* 2010) et les bénéfices psychologiques et physiques de l'exposition à la nature (Hartig *et al.* 2014).

De nombreuses études ont démontré les aspects bénéfiques d'une exposition à la nature sur la santé mentale et physique. En 1984, une expérimentation a révélé que les patients d'un hôpital dont la chambre bénéficiait d'une vue sur un environnement naturel montraient une meilleure récupération post-opératoire que ceux avec une vue sur un mur de briques (Ulrich 1984). En 1991, Ulrich et ses collaborateurs ont testé l'effet de l'environnement sur la récupération au stress : les sujets exposés à un

environnement naturel récupéraient plus vite que les sujets exposés à un environnement urbain (Ulrich et al. 1991). Kaplan (1995) a également proposé que les environnements naturels jouent un rôle fondamental de la récupération à la fatigue mentale, et sont donc essentiels au bien-être humain. Les préférences esthétiques pour ces environnements permettant la récupération peuvent donc ici aussi être expliquées d'un point de vue évolutionniste, puisque la sélection naturelle devrait avoir favorisé les individus attirés par les environnements bénéficiant de cette faculté restauratrice (Kaplan 1995). Des études plus récentes ont testé l'effet bénéfique de la biodiversité sur la santé mentale et le bien-être. Dallimer et collaborateurs (2012) ont révélé une relation positive entre le bien-être de visiteurs et la richesse spécifique perçue d'un espace vert. Cox et collaborateurs (Cox et al. 2017) ont révélé que la présence de végétation et d'oiseaux proche du lieu de vie était corrélée positivement à un plus faible risque de dépression, d'anxiété et de stress. Il en est de même pour certains animaux, généralement domestiques ou charismatiques, dont le contact constitue la base de thérapies psychiatriques à travers le développement du lien Homme-Animal (Fine 2010).

L'ensemble de ces théories constituent une base intéressante pour expliquer et prédire les préférences esthétiques, en identifiant les caractéristiques visuelle du paysage qui entrent en jeu lors de l'expérience esthétique (Ode et al. 2008). Cependant, ces caractéristiques ne sont pas invariables. Des études ont comparé les préférences esthétiques de différents groupes sociaux et ont trouvé des effets significatifs de l'âge et du sexe (Lyons 1983), de la nationalité (Yang & Terry 1992), ou des expériences (Müderrisoglu & Gultekin 2013) sur les préférences esthétiques. Par exemple, les préférences esthétiques des individus varient tout au long de leur vie, l'âge adulte étant la période où les goûts sont les plus stables (Figure 5, (Pugach et al. 2017)).

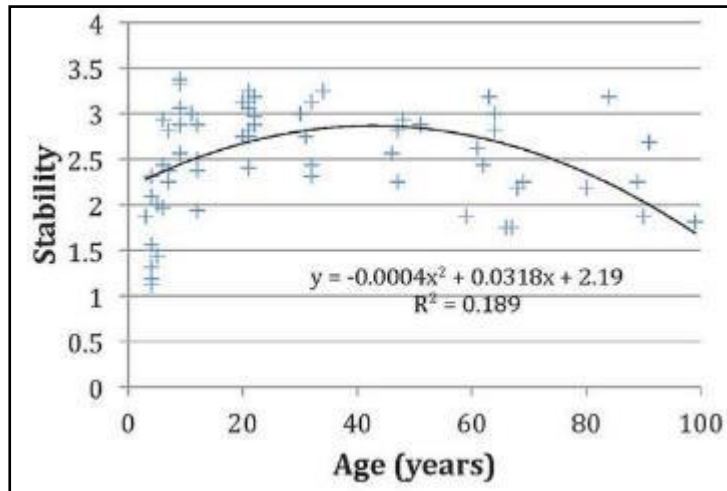


Figure 5 : Stabilité des préférences esthétiques en fonction de l'âge (d'après Pugach *et al.* 2017)

L'expérience esthétique doit donc être interprétée à la fois du point de vue biologique, et du point de vue culturel. La différenciation des origines biologiques et culturelles des préférences esthétiques est relative à deux approches philosophiques différentes : l'approche objectiviste et l'approche subjectiviste. Dans l'approche objectiviste, ou physique, la qualité intrinsèque du paysage réside dans ses attributs physiques, mesurables à l'aide de critères définis. L'approche subjectiviste, ou psychologique, définit la qualité du paysage comme relatif à l'observateur, mesurable à l'aide de méthodes psychologiques (Lothian 1999). Bourassa a proposé un modèle intégratif où les origines biologiques et culturelles des préférences esthétiques interviennent de manière complémentaire (Bourassa 1991). Des études plus récentes en esthétique des paysages intègrent ces deux dimensions en comparant les préférences esthétiques à des indicateurs physiques selon différents groupes sociaux (e.g., (Dramstad *et al.* 2006; Beza 2010; Gruehn 2011; Howley 2011; Kearney & Bradley 2011; Mahidin & Maulan 2012; Frank *et al.* 2013; González-Puente *et al.* 2014; Kalivoda 2014; Patterson *et al.* 2017)).

Enfin, bien que la beauté soit la dimension de l'expérience esthétique la plus étudiée historiquement, les réponses esthétiques sont variées et peuvent être aussi bien positives que négatives. Parmi les plus décrites en philosophie, le laid et le sublime sont des formes d'expérience esthétique qui ont également un effet fondamental dans notre perception de l'environnement. La beauté, le sublime et le laid peuvent être placés sur une échelle de valeurs esthétiques positives et négatives (Brady 2013). La

laideur se définit par des caractéristiques suscitant de la répulsion ou du dégoût (Monroe 1998). Elle est associée par exemple au désordre, à la difformité, à la saleté ou la maladie (Oaten *et al.* 2009; Brady 2013). Le sublime est un cas particulier d'expérience esthétique à la fois positive et négative où l'observateur en admiration se sent vulnérable et dépassé, face à un paysage beau et qui échappe à son contrôle (Carlson 2000). Il est ressenti, par exemple, face aux paysages qui suscitent l'admiration et l'humilité sans pour autant être favorables à notre survie, tels que l'océan, les déserts ou les hautes montagnes (Figure 6).



Figure 6 : *Le Voyageur contemplant une mer de nuages* (1817) de Caspar David Friedrich, Kunsthalle, Hamburg. L'artiste utilise la grandeur de la nature comme une expression du sublime.

Le sublime est une dimension intéressante de l'expérience esthétique puisqu'en forçant l'admiration et l'humilité il peut conduire à une attitude de respect moral vis-à-vis du lieu en question, qui mérite alors le respect (Brady 2013). Tout comme la beauté, le sublime et la laideur peuvent varier culturellement (Brady 2013) et historiquement (Eco 2007).

En résumé, la valeur esthétique est donc influencée par (i) la dimension sensorielle, c'est à dire l'agencement des formes et des couleurs tel qu'évalué par nos sens ; (ii) la dimension émotionnelle, c'est à dire la valeur affective attribuée à l'objet; et (iii) la dimension cognitive, c'est à dire le sens donné à un objet au vu des connaissances, des expériences et de la culture de l'observateur. La dimension sensorielle concerne l'approche objectiviste, tandis que les dimensions émotionnelles et cognitives sont principalement étudiées par l'approche subjectiviste.

1.4 - Le cas des espèces animales

L'observation d'une espèce (en particulier d'un animal) ou d'un paysage n'engage pas la même expérience esthétique, notamment car leurs qualités expressives sont différentes. La qualité expressive, c'est-à-dire la capacité d'exprimer des sentiments, joue en effet un rôle important dans notre perception de l'environnement via sa dimension affective et émotionnelle. Si un paysage peut être indirectement perçu à travers ses qualités expressives, par exemple *une mer déchaînée* ou *une vallée paisible*, les espèces animales ont quant à elles un potentiel d'affinité au genre humain bien supérieur, notamment car ils possèdent des yeux et des expressions faciales. Leurs gestuelles et leurs mouvements nous sont familiers, de sorte que nous pouvons les interpréter comme l'expression de sentiments (Brady 2009). Ainsi la perception des espèces animales est aussi à comprendre à travers de prisme de l'anthropocentrisme. Ceci se traduit notamment par les représentations figuratives de l'animal aux côtés de l'Homme dès le Paléolithique (Lewis-Williams 2002). On observe au Néolithique une hiérarchie de valeurs du monde animal, comprenant entre autres des espèces emblématiques, des espèces d'élevage, du gibier ou des prédateurs.

Certaines espèces sont ainsi plus attractives que d'autres, suivant des dimensions émotionnelles (affection, attractivité, peur, dégoût), ou utilitaires (utile, inutile, nuisible) qui peuvent varier en fonctions de facteurs culturels (Figure 7) (Serpell 2004).

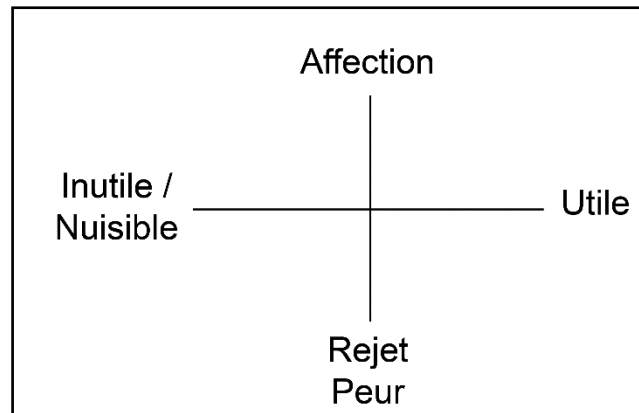


Figure 7 : Principaux déterminants influençant l'attitude humaine envers les animaux. D'après Serpell (2004).

La peur et le dégoût, émotions acquises durant l'enfance, permettent l'évitement d'objets, d'organismes ou de lieux perçus comme dangereux ou vecteurs de pathogènes (Arrindell 2000; Oaten *et al.* 2009; Ptáčková *et al.* 2016). Au contraire l'affection et l'attractivité permettent la mise en œuvre d'un comportement de protection instinctif vis-à-vis de la personne ou de l'organisme en question. Par exemple, les espèces perçues comme « mignonnes » partagent des traits juvéniles faciaux tels qu'une tête large et ronde, un front saillant et haut, des yeux larges, un nez et une bouche réduits (Lorenz 1943). Cet ensemble de caractéristiques est considéré par les éthologues comme le déclencheur d'un comportement instinctif de protection et d'affection vis-à-vis du nourrisson (Glocker *et al.* 2009; Borgi *et al.* 2014). Ainsi le fait d'observer des animaux « mignons » (chiots et chatons par exemple) augmente les performances et l'attention lors de la résolution de tâches nécessitant une forte concentration (Nittono *et al.* 2012). Il semblerait également que l'être humain est une affection innée pour les organismes dont il est le plus proche phylogénétiquement, c'est-à-dire particulièrement pour les primates et plus généralement pour les mammifères (Kellert *et al.* 1982).

Nos préférences innées envers les animaux sont donc restreintes par un certain nombre de caractéristiques, au détriment des autres espèces non attractives. Ce biais d'attractivité est renforcé par le fait que nous vivons de moins en moins d'expériences de nature (Soga & Gaston 2016), et que la gamme d'espèces auxquelles nous sommes exposés à travers les médias à elle aussi tendance à se réduire. Par exemple, une

étude menée sur les films d'animation Disney montre que le nombre d'espèces représentées a significativement diminué (d'environ 50 %) en 70 ans (Prévot-Julliard *et al.* 2015). Ceci pourrait avoir des conséquences sur la façon dont nous fixons les priorités de conservation. Par exemple, les priorités pour bénéficier d'une protection, définies par des enfants lors d'une étude de Ballouard *et al.* (2011), concernait majoritairement des espèces exotiques et charismatiques observées au zoo et à la télévision.

2 - Contexte de l'étude

2.1 - Esthétique des écosystèmes sous-marins

L'ensemble des théories citées précédemment s'appliquent généralement aux milieux terrestres. Bien que les paysages sous-marins soient longtemps restés inconnus et inexplorés -les premières expéditions sous-marines datant des années 1950-, les avancées technologiques modernes permettent aujourd'hui d'expérimenter et de percevoir les paysages sous-marins directement via la plongée ou à travers divers médias, et de vivre des expériences esthétiques au même titre qu'en paysage terrestre (Figure 8).

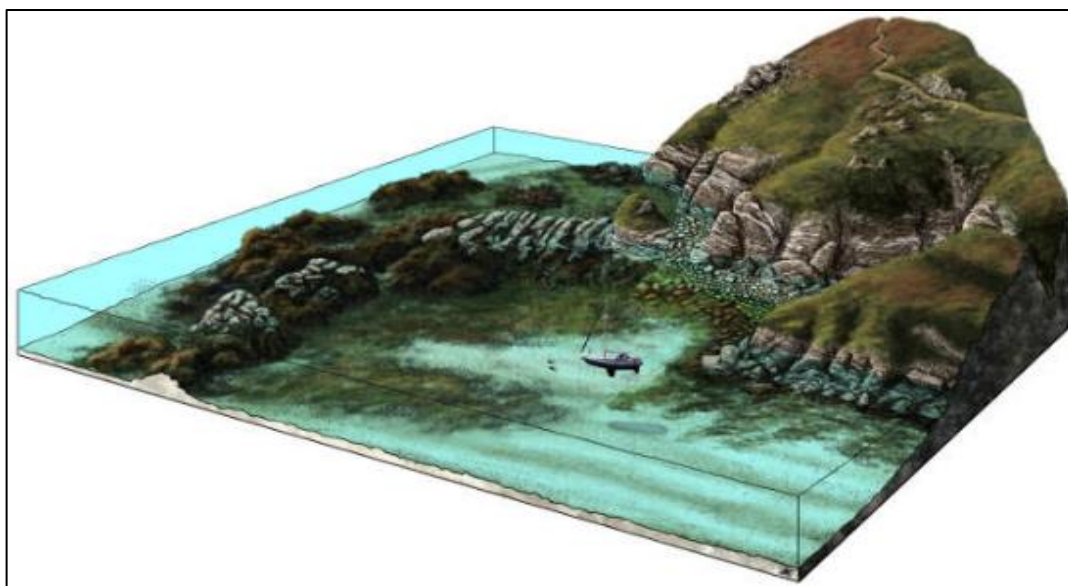


Figure 8 : Bloc diagramme des paysages sous-marins de la roche de Men Coz (Bretagne, France) © Maxime Aubinet, <http://www.aires-marines.fr>

Le développement de la pratique de la plongée sous-marine a largement contribué à la croissance du tourisme en milieu côtier, et les récifs coralliens représentent dans ce contexte des zones particulièrement attractives. Ces milieux offrent aux visiteurs une abondance de couleurs et une biodiversité généralement perçus comme esthétiques, et contribuent au développement touristique et économique de nombreux états insulaires (Neto 2003). Plusieurs études ont mis en évidence un lien entre la « bonne santé » des récifs coralliens et leur appréciation positive par les visiteurs (e.g., (Fenton *et al.* 1998; Dinsdale & Mark Fenton 2006; Haas *et al.* 2015; Grafeld *et al.* 2016). L'hypothèse selon laquelle un paysage en bonne santé est généralement considéré comme plus esthétique s'applique donc parfaitement aux écosystèmes sous-marins. L'origine évolutionniste de cette hypothèse, qui suggère que les préférences esthétiques sont liées aux habitats favorables à la survie, peut poser problème dans les cas des paysages sous-marins, puisque l'Homme n'a exploré ces environnements que très récemment. Une explication probable pourrait être que la façon dont le cerveau code l'information visuelle soit la même en milieu terrestre et en marin. En d'autres termes, les processus cognitifs générant du plaisir à l'observation d'un paysage terrestre en bonne santé, issus de la sélection naturelle, interviennent de la même manière lors l'observation de milieux sous-marins.

Les écosystèmes sous-marins ont été choisis dans le cadre de ce travail pour leur valeur écologique et sociale : ces écosystèmes clés présentent une forte biodiversité, une productivité importante, et fournissent de nombreux biens et services aux populations humaines (Barbier 2017). Par exemple, les poissons fournissent près de 20 % des besoins mondiaux en protéines animales (FAO, 2014). Les écosystèmes sous-marins sont également des environnements où les activités de loisirs, telles que la plongée, attirent des millions de touristes chaque année, et souffrent cependant d'un déclin global dû aux activités humaines (UNEP 2006). L'ensemble des écosystèmes sous-marins est affecté par l'activité humaine, dont 40 % sont fortement impactés par de multiples facteurs de stress dont la pollution, la surpêche et les changements climatiques (Halpern *et al.* 2008). Les récifs rocheux et coralliens, les mangroves et les écosystèmes épipélagiques (0 à -200 m de profondeur) sont les écosystèmes les plus menacés (Halpern *et al.* 2008). Les études ayant pour but une meilleure compréhension de la biodiversité marine demeurent cependant limitées (Tittensor *et al.* 2010), et bien que les populations marines souffrent de déclin majeurs, l'impact réel des aires marines protégées sur la biodiversité marine demeure encore soit méconnu, soit insuffisant (Mouillot *et al.* 2016). Les écosystèmes marins représentent d'importants enjeux humains et écologiques, la compréhension et la conservation de ces écosystèmes est donc aujourd'hui d'une urgente nécessité.

2.2 - Reconnecter l'esthétique et la biodiversité

Comme nous l'avons vu précédemment, qu'elle concerne un paysage (terrestre ou marin), une espèce ou un groupe d'espèces, l'expérience esthétique implique une expérience de nature. Cependant, une étude menée par Soga et Gaston (2016) suggère que la population humaine, en particulier les enfants, interagissent de moins en moins avec la nature, notamment suite à l'urbanisation de la société au cours des dernières décennies. Cette perte d'interactions avec la nature pourrait avoir des conséquences dramatiques sur le bien-être humain et la santé (Soga & Gaston 2016). Au-delà de ses effets néfastes sur la santé, la déconnexion de l'Homme à son environnement naturel pourrait avoir des conséquences délétères en termes de conservation puisque une perte de lien avec la nature induit une réduction des attitudes, émotions et donc comportements positifs envers la nature (Martin *et al.* 2016). Il paraît donc urgent de reconnecter l'Homme à son environnement, et ici encore l'expérience esthétique apparaît comme une opportunité intéressante de renforcer le lien Homme/Nature.

La valeur esthétique des paysages et des espèces est un fort argument de conservation, un levier de communication, un facteur de bien-être humain et une opportunité de reconnecter l'homme à son environnement. La prise en compte des liens entre valeur esthétique et la biodiversité est donc pertinente à la fois du point de vue de la biologie de la conservation et du grand public. Comprendre les origines de ce lien implique la prise en compte d'éléments sociologiques, psychologiques, neurologiques et écologiques. Les recherches en esthétique des paysages progressent en la matière mais les indicateurs issus de l'écologie des communautés pour décrire la biodiversité sont encore rarement utilisés dans ce contexte. En esthétique des paysages, la valeur écologique est généralement estimée indirectement à partir de métriques physiques telles que la diversité ou la richesse des composants paysagers (Fry *et al.* 2009). Plusieurs études récentes ont cependant fait le lien entre la valeur esthétique et la biodiversité, notamment à travers la diversité taxonomique (Hale *et al.* 2005; Lindemann-Matthies *et al.* 2010; Dallimer *et al.* 2012; Lindemann-Matthies & Marty 2013; Cox & Gaston 2015; Haas *et al.* 2015). Les résultats révélés par ces études constituent une avancée intéressante pour mieux comprendre le lien entre perception esthétique et biodiversité, et corroborent généralement l'idée qu'une diversité plus élevée implique une plus grande valeur esthétique (Appleton 1975). La prochaine étape consiste en l'intégration d'indices de biodiversité complémentaires tels que la diversité fonctionnelle et phylogénétique qui jouent un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes (Hooper 2005; Tilman *et al.* 2014). De plus, la

richesse spécifique n'est pas toujours prédictive d'une préférence esthétique, puisque certaines espèces sont visuellement difficiles à différencier, et que notre perception esthétique semble plutôt répondre à des combinaisons de traits tels que la couleur ou la forme (Hula & Flegr 2016; Graves *et al.* 2017).

Les problèmes soulevés par cette inadéquation entre esthétique et écologie ont été détaillés en Annexe A (« Integrating landscape aesthetic value and biodiversity »). Ce travail de review a été mené afin de décrire les principaux fondements conceptuels, les méthodologies récentes et les futures perspectives de l'esthétique des paysages. Nous avons dans un premier temps soulevé le manque de prise en compte de la valeur esthétique, en tant que service culturel, dans les études qui lient biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et services écosystémiques. Réciproquement, nous avons mis en évidence le manque de prise en compte de mesures fines de la biodiversité (basées sur les espèces et leurs abondances) dans les études classiques en esthétique des paysages.

La mise en relation de l'esthétique et de l'écologie des communautés soulève des problèmes méthodologiques et conceptuels que nous avons questionnés afin de promouvoir une meilleure convergence entre esthétique des paysages et écologie. Par exemple, si la biodiversité peut-être facilement estimée quantitativement, les mesures formelles des perceptions humaines basées sur des jugements subjectifs demeure problématique. En effet, les évaluations des préférences esthétiques paysagères sont généralement dépendantes du contexte, et peu transposables d'un système à l'autre (van Zanten *et al.* 2016). Nous avons donc proposé une méthodologie pour estimer quantitativement les préférences esthétiques, basée sur la « randomisation » et sur l'algorithme Elo (détaillé dans la section « Matériels et Méthodes », utilisé tout au long de ce travail de thèse.

La nécessité de mieux intégrer les différentes échelles de perception humaines aux échelles de mesures écologiques ont également été décrites (Figure 9). Bien que l'œil humain soit capable d'interpréter une grande quantité d'information et de vivre une expérience esthétique pendant l'observation d'un paysage, la mesure formelle de la valeur écologique à l'échelle du paysage requiert une grande quantité de données pas toujours disponible. De plus, la façon dont le cerveau humain intègre les informations du paysage lors d'une expérience esthétique nécessite d'être mieux comprise : le cerveau traite-t-il le paysage comme une « somme » de petits composants perçus individuellement ou bien comme une « moyenne » de ces composants perçus plus globalement ? Pour répondre à ces questions, des évaluations parallèles de la perception esthétiques à différentes échelles spatiales et écologiques sont nécessaires.

En résumé, ce travail de review nous a permis de poser les bases conceptuelles et méthodologiques pour l'ensemble des travaux réalisés au cours de cette thèse. Cette review révèle la pertinence de l'utilisation d'indices de biodiversité pour expliquer les préférences esthétiques, et ce à différentes échelles écologiques. La suite du mémoire consiste en la mise en pratique de cette méthodologie.

Enfin, l'approche fonctionnaliste de l'expérience esthétique a été proposée et décrite afin de promouvoir une perception esthétique basée sur la compréhension et la reconnaissance des processus écologiques. Cette approche sera particulièrement développée en section « Discussion ».

MATERIELS ET METHODES

Les trois études réalisées au cours de cette thèse ayant des méthodologies comparables et des résultats complémentaires, les sections « Matériels et Méthodes » et « Résumé des résultats » seront présentés sous la forme d'un article scientifique, c'est-à-dire de manière commune, et ne font pas l'objet de chapitres séparés. Cette présentation a pour but de fluidifier la lecture et de mettre en évidence les liens d'emboîtement entre chacune des études. Cependant, afin de faciliter la lecture, un code couleur correspondant à chaque étude a été ajouté en marge du document. Ainsi, le système étudié sera clairement identifié pour chaque paragraphe :

La première étude portant sur les **poissons de récifs individuels** est identifiée par la couleur bleue.

La deuxième étude sur les **récifs coralligènes** est identifiée par la couleur jaune.

La troisième étude sur les **assemblages de poissons de récifs** est identifiée par la couleur verte.

L'ordre de présentation des matériels et méthodes et des résultats ne suit pas l'ordre chronologique dans lequel les études ont été effectuées, mais correspond à une augmentation croissante de l'échelle étudiée : des espèces aux communautés à petite échelle, jusqu'aux communautés à échelle plus large. Notons que ces études portent sur deux systèmes écologiques comparables mais différents : les récifs coralligènes et les récifs coralliens. Ce choix résulte de la provenance différente des bases de données que nous avons à disposition.

1 - Objectifs

Les études menées au cours de ce travail de thèse ont eu pour but de répondre aux questions suivantes : dans quelle mesure la perception esthétique est-elle une dimension pertinente de la conservation de la biodiversité ? En d'autres termes, la biodiversité, telle que perçue par l'être humain, est-elle un facteur de valeur esthétique ? Si oui, toutes facettes de la biodiversité contribuent-elles équitablement à cette perception esthétique ? Peut-on identifier certains traits fonctionnels ou attributs visuels participant à l'attractivité pour certaines espèces ? Enfin, l'expérience et les connaissances influencent-elles le lien entre perception esthétique et biodiversité ?

Afin de mieux comprendre comment la biodiversité influence la perception esthétique, nous avons mené trois études et mesuré la valeur esthétique et la biodiversité d'éléments paysagers sous-marins à trois niveaux différents (Figure 9) : au niveau de l'espèce, au niveau de la communauté à une échelle fine et de la communauté à une échelle plus large. La première étude consistait à évaluer les préférences esthétiques (ou attractivité) pour des poissons de récif coralliens, évalués individuellement (Annexe B, « Beauty and the beast: confronting species aesthetics to ecological functions »). Les deux études suivantes avaient pour objectif de mesurer le lien entre trois facettes de la biodiversité (diversités taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle) et la valeur esthétique de différents assemblages d'espèces : les communautés benthiques de récifs coralligènes méditerranéens (Annexe C, « Taxonomic and functional diversity increase the aesthetic value of coralligenous reefs »), et des assemblages de poissons de récifs coralliens de l'océan indien (Annexe D, « Does the diversity of a reef fish community affect its aesthetic value? »).

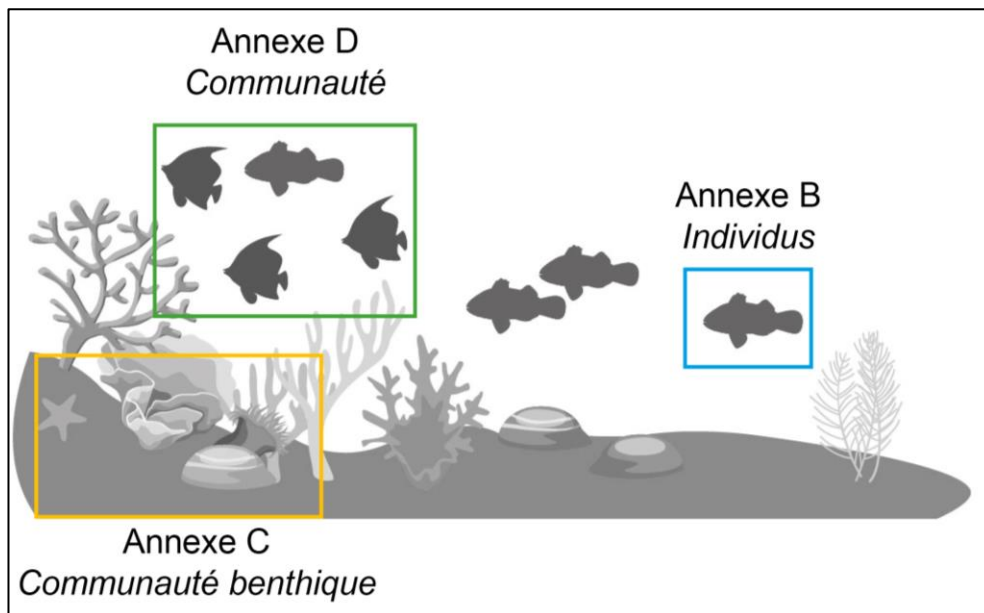


Figure 9 : Schéma des différentes échelles écologiques étudiées.

2 - Ecosystèmes étudiés

Les récifs coralligènes (Figure 10) sont des assemblages emblématiques de Méditerranée se développant entre -20 et -120 m de profondeur. Ils sont formés de concrétions biologiques produites par accumulation d'algues encroûtantes et d'animaux bio-constructeurs tels que les polychètes, bryozoaires et gorgones (Garrahou & Ballesteros 2000), abritant plus de 1700 espèces (Ballesteros 2006). Les récifs coralligènes sont comparables aux récifs coralliens en termes de richesse spécifique, et comptent parmi les écosystèmes les plus diversifiés de Méditerranée (Ballesteros 2006). Ils sont également très appréciés des plongeurs en raison de leur diversité et de leur valeur esthétique (Harmelin 1993; Boudouresque 2004).



Figure 10 : récif coralligène méditerranéen © Laurent Ballesta pour Andromède Océanologie/Agence de l'eau RMC : Campagne RECOR 2011.

Les récifs coralliens (Figure 11) sont des structures formées majoritairement par des coraux scléractiniaires se développant dans les eaux tropicales et subtropicales (Veron 2000). Les récifs coralliens sont l'un des écosystèmes plus importants sur Terre du fait de leur productivité et leur biodiversité, fournissant de nombreux biens et

services aux populations humaines (Moberg & Folke 1999; Bellwood *et al.* 2004). Ces écosystèmes connaissent cependant un déclin global dû aux activités humaines (Bellwood *et al.* 2004). Parmi les espèces dépendantes des récifs coralliens, les poissons forment un groupe riche de plus de 8000 espèces, dont quelques espèces emblématiques appréciées par le grand public (Lieske & Myers 2001), tel que le poisson clown, largement représentées dans les médias (Moberg & Folke 1999), ainsi qu'un grand nombre de poissons colorés appréciés par les plongeurs et les aquariophiles (Rhyne *et al.* 2012).



Figure 11 : récifs coralliens. Source : commons.wikimedia.org

3 - Matériels photographiques

Les liens entre valeur esthétique et biodiversité ont été mesurés à partir de photographies numériques.

3.1 - Poissons de récifs coralliens

Pour évaluer la valeur esthétique des poissons de récif coralliens à l'échelle individuelle, nous avons sélectionné 116 espèces communes de l'Océan indien ouest, représentant 29 des 48 espèces dominantes des récifs coralliens (Lieske & Myers 2001). Les photos ont été collectées sur la base de données fishbase (www.fishbase.org) et sont toutes issues de la collection de Randall (1997). Chaque photo a été standardisée au format 400x600 mm pour 150 dpi, et un fond noir a été systématiquement ajouté. Plusieurs photos ont été utilisées pour les espèces présentant une différenciation sexuelle (e.g., *Thalassoma purpureum*), ontogénique (e.g., *Plectorhinchus vittatus*) ou différentes couleurs (e.g., *Arothron meleagris*). Le set complet représentait ainsi 169 photos.

3.2 - Récifs coralligènes Méditerranéens

Dans le cas des récifs coralligènes, nous avons utilisé 339 quadrats photographiques de 50 cm x 50 cm pris sur 113 stations entre -20 et -90 m de profondeur lors de la campagne RECOR (Andromède Océanologie, 2013) initiée en 2010 par l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse et Andromède Océanologie (www.andromede-ocean.com) (Figure 12).



Figure 12 : Cartographie des 113 stations échantillonnées en mer Méditerranée au cours du programme RECOR.

Le programme consiste notamment au suivi de l'état de santé des récifs coralligène de Méditerranée grâce à l'échantillonnage de 30 quadrats photographiques sur 113 stations. Les 339 quadrats utilisés dans cette étude résultent d'un échantillonnage aléatoire de 3 photos parmi les 30 photos disponibles pour chacune des 113 stations. Chaque photo a été analysée en utilisant 64 points aléatoires générés par le logiciel CPCe 4.1 « coralligenous assemblages version » (Kohler & Gill 2006). Pour chaque photo, le pourcentage de recouvrement sédimentaire et de substrat non colonisé a été mesuré. Les espèces benthiques présentes ont été identifiées grâce aux nomenclatures de Guiry & Guiry (2013) et de Rodriguez-Prieto et al. (2013). Enfin, l'abondance relative de chaque espèce a été estimée selon leur recouvrement (Doxa et al. 2016).

3.3 – Récifs coralliens

Dans le cas des assemblages de poissons de récifs coralliens, 84 photos issues d'un seul site à Mayotte ont été utilisées. Les photos ont été collectées à partir de vidéos enregistrées à Mayotte en novembre 2016 à l'aide de caméras Gopro© placées à 3 m de profondeur pendant 30 minutes (Figure 13).

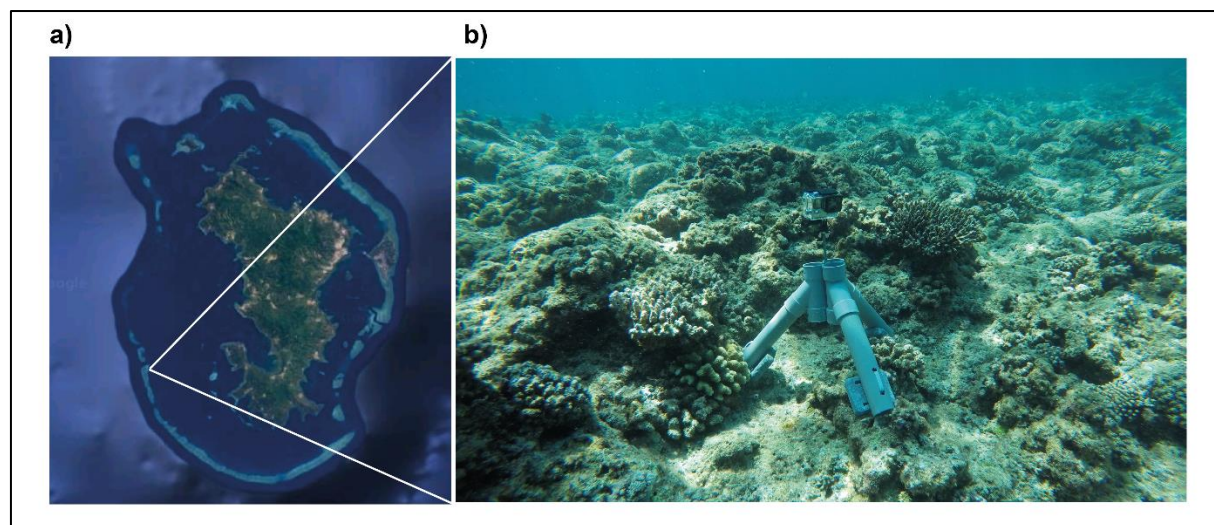


Figure 13 : a) L'île de Mayotte. b) Dispositif de captation vidéo consistant en une caméra Gopro© posée sur un trépied à 3 m de profondeur.

Toutes les photos présentent le même fond et la même luminosité. Les photos ont été sélectionnées de façon à obtenir un gradient de diversité taxonomique et fonctionnelle parmi 69 espèces communes de l'Océan indien ouest, représentant 18 des 48 familles dominantes des récifs coralliens (Lieske & Myers 2001). L'enregistrement vidéo n'ayant pas permis de remplir de manière continue le gradient de diversité, certaines espèces ont été ajoutées manuellement à l'aide du logiciel Photoshop©. Afin d'assurer le réalisme des assemblages ainsi créés, les espèces ajoutées ont toutes été observées au moins une fois sur le site. Le set complet représentait ainsi 84 photos.

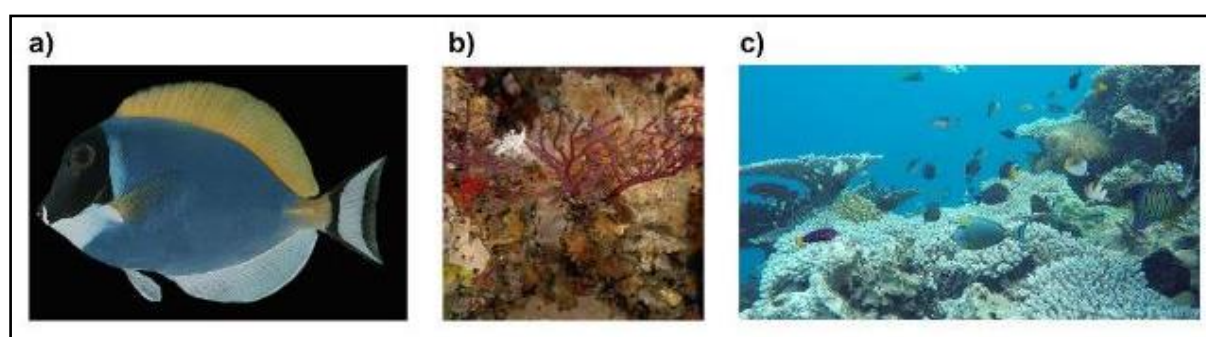


Figure 14 : Exemples de matériels photographiques utilisés. a) Poisson individuel utilisé en Annexe B, b) quadrat photographique utilisé en Annexe C, c) assemblage de poissons coralliens utilisée en Annexe D.

4 - Mesurer la biodiversité

En écologie des communautés, la biodiversité est principalement mesurée à travers trois facettes complémentaires jouant un rôle majeur dans le fonctionnement des écosystèmes et des services écosystémiques : (i) la diversité taxonomique, basée sur la composition en espèces et leurs abondances (Magurran 1988) ; (ii) la diversité phylogénétique, qui représente l'histoire évolutive des espèces (Cavender-Bares *et al.* 2009; Mouquet *et al.* 2012) ; et (iii) la diversité fonctionnelle basée sur les traits fonctionnels des espèces (Díaz 2001).

La diversité taxonomique a été mesurée grâce au nombre d'espèces sur chaque photo. Les indices de Shannon et de Simpson (basée sur les abondances relatives des espèces) ont été calculés et convertis en nombre d'espèces effectifs (Chao *et al.* 2014).

La diversité phylogénétique a été mesurée sur la base des distances phylogénétiques entre espèces. Dans le cas des communautés benthiques coralligènes, les distances phylogénétiques entre espèces ont été estimées à partir des classifications disponibles dans la littérature (Doxa *et al.* 2016), puis calculées pour chaque espèce deux à deux. La diversité phylogénétique a ensuite été calculée en utilisant l'entropie quadratique de Rao selon l'équation $\sum_{i,j=1}^n p_i p_j d_{ij}$ où p_i et p_j sont les abondances relatives des espèces i et j , et d_{ij} les distances phylogénétiques en être espèces, converties en nombre d'espèces effectif (Chao *et al.* 2014).

La diversité fonctionnelle a été mesurée grâce à un ensemble de traits fonctionnels sélectionnés et les abondances relatives des espèces. Dans le cas des communautés benthiques coralligènes, 52 traits ont été sélectionnés dans le but de décrire des facettes complémentaires de ces espèces telles que la morphologie, le mode d'alimentation, le mode de reproduction ou les stratégies de défense (voir Annexe C). Ces traits ont été classés en deux catégories : les traits relatifs à l'écologie des espèces telles que la reproduction, et les traits relatifs aux attributs visuels tels que la forme ou la couleur. Dans le cas des poissons coralliens, nous avons sélectionné six traits décrivant l'écologie des espèces : la taille, le régime alimentaire, la période d'activité (diurne ou nocturne), la position dans la colonne d'eau, et le gréganisme. Bien que ces traits ne soient pas directement reconnus pour avoir un effet direct sur le fonctionnement des écosystèmes, ils sont tous directement liés à l'écologie des espèces et ont donc été considérés comme « traits fonctionnels ».

Les indices de diversité fonctionnelle ont été calculés à partir d'un espace fonctionnel multidimensionnel, construit selon les valeurs de traits de chaque espèce. Sur la base de chaque valeur de traits, une matrice de distance de Gower a été générée. L'information contenue dans cette matrice a été synthétisée par une PCoA, dont le nombre d'axes, ici trois, a été choisi *a posteriori* grâce à un indice de qualité (Villéger *et al.* 2007). Sur la base des positions dans cet espace tridimensionnel et l'abondance relative de chaque espèce, nous avons calculé trois indices complémentaires de diversité fonctionnelle : (i) la richesse fonctionnelle (FRic) qui quantifiera proportion d'espace fonctionnel occupé par une communauté, (ii) l'équitabilité fonctionnelle (FEve) qui quantifie la régularité dans la distribution des abondances des espèces, (iii) la divergence fonctionnelle (FDiv) qui quantifie la distribution des abondances au sein de l'espace occupé, et (iv) la dissimilarité fonctionnelle (FDis) qui quantifie la dissimilarité dans l'occupation de l'espace fonctionnel (Villéger *et al.* 2008).

5 - Estimer la valeur esthétique

Afin de mesurer les préférences esthétiques d'observateurs parmi les différentes photos utilisées, nous avons utilisé des questionnaires en ligne hébergés par la plateforme MBB (Montpellier bio-informatique et biodiversité) du LabEx CeMEB (Centre Méditerranéen de l'Environnement et de la Biodiversité), disponibles en français et en anglais, basés sur des paires aléatoires. Le premier questionnaire, disponible d'avril à mai 2016 avait pour but de mesurer les préférences esthétiques de chaque participant basées sur 15 paires aléatoires parmi les 339 photos de récifs coralligènes. Ce questionnaire a obtenu 1260 participants. Le second questionnaire disponible de mars à juin 2016 ayant pour but de mesurer la valeur esthétique des 169 photos de poissons coralliens individuels a obtenu 8000 participants. Enfin, le questionnaire disponible de mars à juin 2017 ayant pour but de mesurer la valeur esthétique des 84 assemblages de poissons coralliens a obtenu 2137 participants. Ces deux derniers questionnaires étaient basés sur les préférences esthétiques parmi 20 paires aléatoires. Pour chacun des trois questionnaires, l'observateur devait cliquer sur l'image qui lui paraissait la plus belle au sein de chaque paire aléatoire.

A partir des choix de chaque participant, les photos ont été classées en utilisant l'algorithme Elo, qui attribue un score à chaque photo selon des comparaisons par paires (Elo 2008). Les scores attribués étant dépendants du nombre et de l'ordre des matchs entre photos, les scores ont été recalculés en réordonnant aléatoirement l'ensemble des matches joués sur 1000 itérations. Les scores esthétiques ont ensuite été attribués en calculant la moyenne et l'écart-type des 1000 scores ainsi obtenus. Notons que cet ajustement n'a pas été effectué pour le cas des récifs coralligènes. La distribution des scores esthétiques a ensuite été comparée à une distribution aléatoire en utilisant un test de Kolmogorov-Smirnov.

6 - Quantifier le lien entre valeur esthétique et biodiversité

Afin de comparer la diversité fonctionnelle de groupes de poissons plus ou moins attractifs, nous avons comparé la richesse fonctionnelle (FRic) de deux communautés : les poissons plus attractifs, c'est-à-dire les 20 poissons avec les scores esthétiques les plus élevés (correspondant au premier décile de la distribution), et les poissons moins attractifs, c'est-à-dire les 20 poissons avec les scores esthétiques les plus bas (correspondant au dernier décile de la distribution). Afin d'étendre cette analyse à l'ensemble du pool de poissons, nous avons échantillonné des groupes de

différentes tailles en fonction du score esthétique, en commençant par échantillonner les quatre poissons les plus attractifs et les moins attractifs, en ajoutant à chaque fois un poisson jusqu'à obtenir la communauté complète. En parallèle et pour chaque groupe, nous avons également calculé un FRic attendu, en échantillonnant aléatoirement les individus du groupe sur 1000 itérations. Le FRic attendu pour chaque groupe est représenté par la moyenne et l'écart-type de ces 1000 itérations (Figure 15). Nous avons enfin calculé la différence moyenne entre les groupes les plus attractifs et les moins attractifs selon la formule $\frac{\sum_{i,j} \left(\frac{F_i - F_j}{F_i} \right) \times 100}{n}$, où F_i et F_j représentent les valeurs de FRic pour les groupes les plus attractifs et les moins attractifs, respectivement (n groupes).

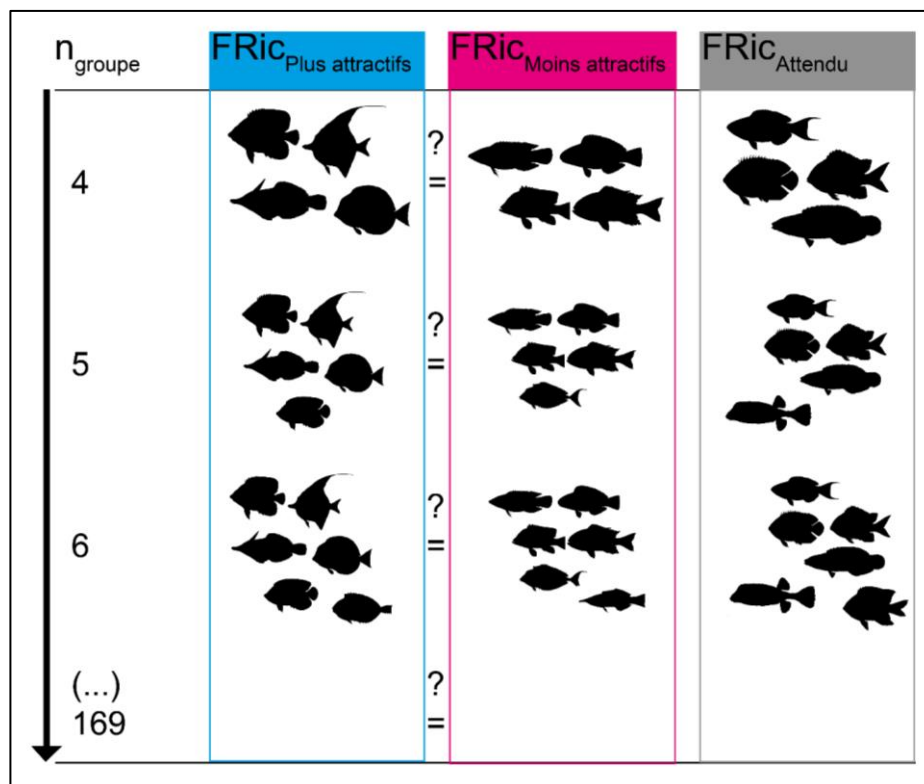


Figure 15 : schéma méthodologique de la construction des groupes afin de comparer la valeur de FRic pour des groupes d'espèces plus ou moins attractives.

Afin de mesurer les liens entre valeur esthétique (scores esthétiques) et biodiversité des récifs coralligènes, nous avons utilisé dans un premier temps des tests

de corrélation de Spearman. Une série de régressions linéaires ont ensuite été appliquées entre les variables dont les corrélations étaient significatives (p -values $< 0,01$). La pertinence et la significativité de ces liens a été mesurée grâce aux valeurs de p -value et r -squared. La normalité des résidus a été testée en utilisant un test de Shapiro. Etant donné que la richesse fonctionnelle (FRic) et la diversité phylogénétique (PD) sont généralement corrélées à la diversité taxonomique (TD), nous avons corrigé cet effet en corrélant les scores esthétiques avec les résidus de modèles linéaires entre TD et FRic et entre TD et PD.

Une série d'analyses a été menée afin d'identifier quels traits fonctionnels avaient le plus d'effet sur la relation entre scores esthétiques et indices de diversité fonctionnelle. Chacun de ces indices a été recalculé en enlevant à chaque fois un trait fonctionnel, puis un test de corrélation a ensuite été effectué entre ces nouveaux indices et le score esthétique. Les nouveaux coefficients de corrélation ont ensuite été soustraits au coefficient original (modèle avec tous les traits) afin de mesurer l'importance du trait enlevé sur la perception esthétique.

Lors de l'étude sur les assemblages de poissons de récifs coralliens, nous avons cherché à identifier séparément les effets de la biodiversité et de la composition en espèces sur les préférences esthétiques. Nous avons testé l'effet de la biodiversité sur les scores esthétiques de chaque photo en utilisant une série de modèles linéaires, en appliquant la même méthode que précédemment. Le nombre d'espèces et les abondances étant corrélés, nous avons corrigé cet effet en corrélant les résidus de modèles linéaires entre l'abondance et le nombre d'espèces, et le score esthétique. De la même manière, comme l'indice de Shannon, l'indice de Simpson, FRic et FDis sont généralement corrélés avec le nombre d'espèces, nous avons corrélé les résidus de modèles linéaires entre Shannon, Simpson, FRic et FDis, avec les scores esthétiques.

Pour estimer la contribution de chaque espèce au score esthétique, nous avons utilisé une série de régressions linéaires par étapes entre les scores esthétiques et la composition en poisson basé sur l'abondance de chaque espèce. Etant donné que la distribution des abondances sur chaque photo n'est pas orthogonale, l'ordre d'entrée de chaque poisson dans les modèles linéaires a été défini en utilisant le Critère d'information d'Akaike (AIC) de chaque poisson, calculé grâce à une série de modèles linéaires où chaque poisson était retiré individuellement. La normalité des résidus de ce modèle a été vérifiée grâce à un test de Shapiro. L'effet de chaque variable explicative (poissons) sur le score esthétique a été estimé grâce aux valeurs de p -value et de t -value. Afin de mesurer comment chacun de ces poissons est apprécié individuellement, nous avons comparé les t -values avec les scores esthétiques individuels calculés en Annexe B.

Enfin, pour évaluer l'effet interactif de la diversité et de la composition sur la valeur esthétique, nous avons utilisé une série de modèles linéaires entre les scores esthétiques et l'interaction entre les indices de diversité après une transformation logarithmique et la composition en espèces basée sur l'abondance. Pour chaque modèle, la p-value, le r-squared, l'erreur standard résiduelle et l'AIC ont été calculés. Pour chaque indice de diversité (en tant que variable explicative), la t-value, la p-value and la somme des carrés ont été calculés.

Afin d'évaluer l'effet de la taille des poissons sur les préférences esthétiques, nous avons mesuré deux variables : (i) le recouvrement en pixel de chaque individus par photo, (ii) la taille relative des espèces par photo (c'est-à-dire la somme des tailles divisé par le nombre d'individus) basée sur la littérature (base de données GASPAR). Cette variable représente une estimation de la taille réelle des espèces dans la nature. Nous avons ensuite effectué des régressions linéaires entre ces variables et les scores esthétiques.

7 - Mesurer l'effet des facteurs socio-culturels sur la perception de la biodiversité

Des informations sur le profil socio-culturel de chaque participant aux différents questionnaires ont été récoltées, tels que l'âge, le sexe, la catégorie socio-professionnelle, le lieu de résidence, ainsi que les connaissances et expériences des écosystèmes sous-marins (Voir Annexes A, B et C, « Materials and Methods »).

Dans le cas des poissons de récifs individuels et des assemblages de poissons, l'effet du profil socio-culturel de l'observateur a été évalué grâce à une ANOVA en testant l'effet de chaque caractéristique de l'observateur sur les préférences esthétiques (i.e. le choix effectué pour chaque paire). Afin de mieux caractériser l'effet du profil socio-culturel sur les préférences esthétiques, nous avons recalculé les scores esthétiques moyens et les écart-types de chaque photo en utilisant les matches jugés par différents types d'observateurs (c.-à-d. plongeurs et non-plongeurs) réordonnés aléatoirement sur 1000 itérations. Nous avons ensuite identifié les différences de préférence en comparant les écart-types de chaque photo. Nous avons enfin analysé les liens entre connaissances et expériences déclarées par les participants et les attentes lors d'une expérience de plongée (telles que déclarées lors du questionnaire, voir Annexe D, « Materials and Methods ») grâce à une Analyse des Correspondances Multiples (ACM).

Dans le cas des récifs coralligènes, l'effet du profil socio-culturel de l'observateur a été évalué grâce à un test de Kolmogorov-Smirnov, comparant la distribution du score esthétique global aux distributions des scores esthétiques obtenus en utilisant les matches jugés par différents profils. Les participants au questionnaire avaient également la possibilité de justifier leurs choix pour les 15 paires jugées, en utilisant un questionnaire fermé à choix multiples (Figure 16). Pour chaque photo choisie, l'observateur devait notamment choisir une à trois couleurs et un à trois groupes d'espèces paraphylétiques ou éléments (parmi les algues vertes, algues rouges, algues brunes, grognonnes et coraux, éponges, étoiles de mer, holothuries, oursins, poissons, rochers, trous ou cavités, autre) ayant influencé son choix.

Quelle(s) couleur(s) rend(ent) cette photo plus esthétique ?

Choisissez 1, 2 ou 3 couleurs, et ordonnez-les : (1=couleur qui participe le plus)

Aucune

1:	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐
2:	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐
3:	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐

Quel(s) élément(s) rend(ent) cette photo plus esthétique ?

Choisissez 1, 2 ou 3 éléments, et ordonnez-les : (1=élément qui participe le plus)

Aucun

1:	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐
2:	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐
3:	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐	☐

Algue rouge, Algue verte, Gorgone ou corail, Éponge encroûtante, Étoile de mer, Holothurie, Oursin, Poisson, Rocher, Trou, cavité, Autre élément

Figure 16 : Questionnaire fermé à choix multiples permettant aux observateurs de justifier leurs choix pour les 15 paires jugées.

Nous avons quantifié l'effet des couleurs dominantes de chaque photo de récif coralligène sur le choix des couleurs préférées. Pour chaque photo, les valeurs de teinte de chaque pixel ont été extraites grâce au package R pixmap (Bivand et al, 2011). Le recouvrement en pourcentage de chaque teinte a été calculé (recouvrements observés), ainsi que la fréquence de couleurs choisies par les observateurs lors du questionnaire (fréquences choisies). Des tests de corrélation de Spearman ont ensuite été appliqués pour chaque couleur, entre les recouvrements observés et les fréquences choisies. Les groupes d'espèces préférés ont été identifiés selon la même méthode en utilisant les recouvrements et les préférences pour chaque groupe paraphylétique (Voir Annexe C, « Material and Methods »).

RESUME DES RESULTATS

1 - Profils des échantillons d'observateurs et scores esthétiques

Le questionnaire sur les poissons individuels a obtenu 8000 participants. Parmi eux plus de 58 % de femmes et seulement une vingtaine de pourcents ne vivant pas sur le territoire métropolitain. La plupart des juges ont un niveau d'étude élevé (65 %) et environ un tiers travaille dans les secteurs de la biologie et l'écologie (28 %). Les scores esthétiques variaient de 1128 à 1964, avec un écart-type de ± 1 (Figure 17a).

Le questionnaire sur les récifs coralligènes a été complété par 1260 personnes, dont 60 % étaient des femmes. Les ingénieurs et cadres ont été surreprésentés (environ 50 %), ainsi que les personnes travaillant dans les secteurs de la biologie et de l'environnement (33 % et 29 % respectivement). Les scores esthétiques variaient de 1083 à 1846 (Figure 17b).

Enfin, le questionnaire sur les assemblages poissons de récifs a été rempli par 2137 observateurs, dont 60 % étaient des femmes. Les ingénieurs et cadres ont représenté 45 % de l'échantillon, et les personnes travaillant dans les secteurs de la biologie et de l'écologie ont représenté 20 % et 22 % de l'échantillon. Les scores esthétiques variaient de 1066 à 1841, avec un écart-type de ± 3 (Figure 17c).

La distribution des scores était significativement différente d'une distribution aléatoire (Kolmogorov-Smirnov p-value > 0.01) dans les trois études.

2 - Liens entre valeur esthétique et biodiversité

Concernant l'étude menée sur les poissons coralliens à échelle individuelle, les poissons les plus attractifs (neuvième décile de la distribution des scores esthétiques, $n = 18$) ont occupé un espace fonctionnel très inférieur (20 % de l'espace total) aux poissons les moins attractifs (premier décile de la distribution des scores esthétiques, $n = 18$, 40 % de l'espace fonctionnel). Les poissons attractifs ont occupé un espace fonctionnel restreint correspondant à des espèces sédentaires, diurnes, vivant par paires ou petits groupes dans la partie basse de la colonne d'eau. Les poissons les moins attractifs étaient quant à eux distribués dans toutes les zones de l'espace fonctionnel, représentant ainsi une plus grande diversité de traits fonctionnels (Voir Annexe B, Figure 2).

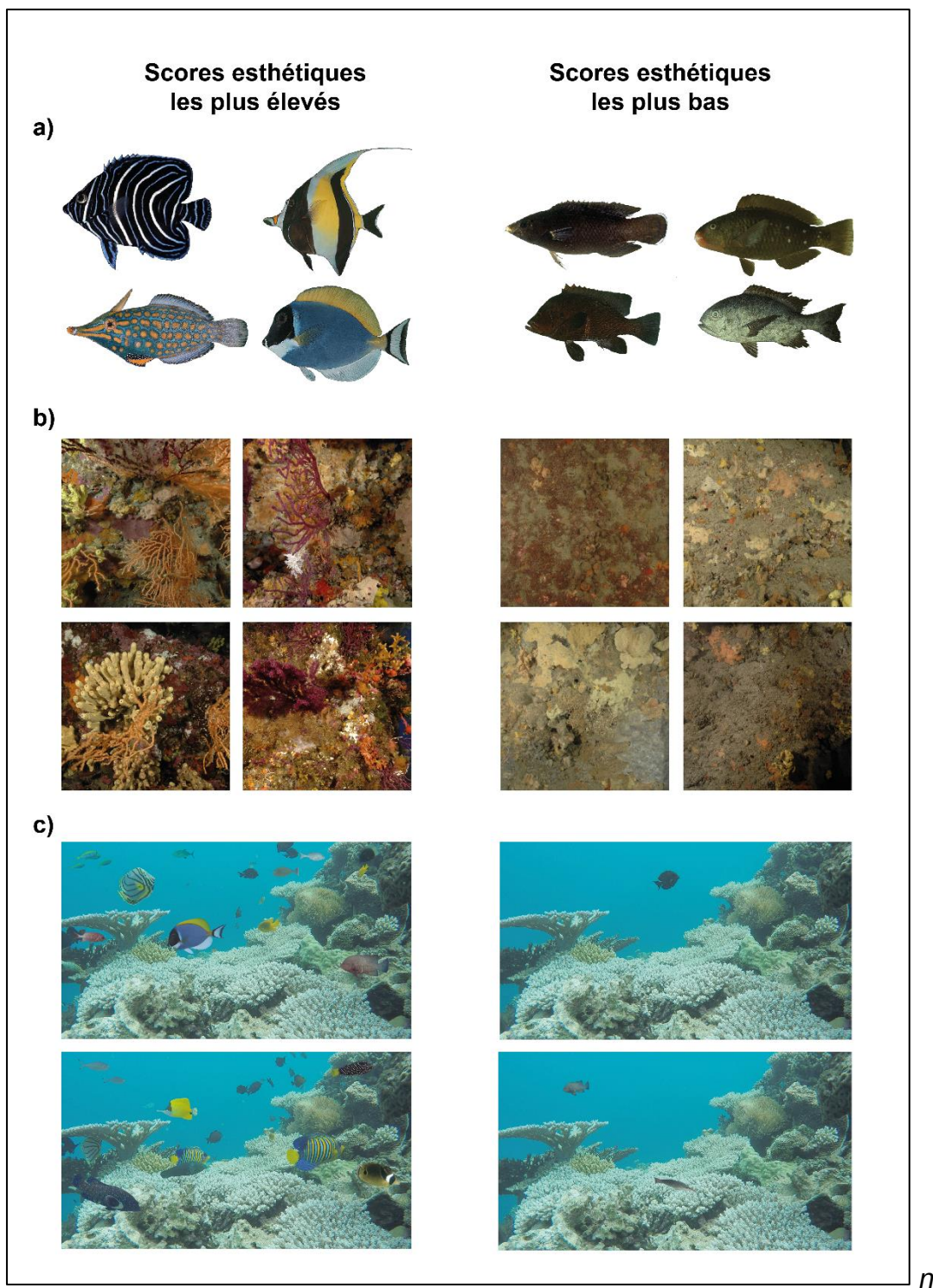


Figure 17 : Exemple de photos à fort score esthétique et à faible score esthétique pour a) les poissons de récifs coralliens évalués individuellement, b) les récifs coralligènes, c) les assemblages de poissons coralliens.

En comparant la richesse fonctionnelle de groupes d'espèces dont le nombre est croissant (4 à 169) en fonction du score esthétique (Figure 18), nous avons trouvé que les poissons moins attractifs avaient une richesse fonctionnelle en moyenne 33 % supérieure aux poissons plus attractifs (Voir Annexe B, Figure 3).

Les membres de la famille des Chaetodontidae ont eu un effet significatif sur les scores esthétiques supérieur aux membres des autres familles ($p\text{-value} = 0.034 \times 10^{-2}$). Les poissons de cette famille sont aussi appelés « poissons papillons » en raison de leur robe aux couleurs lumineuses, ornée de bandes noires ou de taches circulaires (Taquet & Diringer 2007). La présence de couleurs brillantes ou de patterns contrastés sont des paramètres généralement facteurs d'attractivité (Reber 2004).

L'étude sur les récifs coralligènes a révélé des corrélations positives significatives entre les scores esthétiques et (i) la diversité taxonomique TD (nombre d'espèces, indices de Shannon et de Simpson), (ii) la diversité phylogénétique PD et (iii) la richesse fonctionnelle FRic. Les modèles linéaires entre scores esthétiques et indices de diversité ont mis en évidence un lien plus fort entre les scores esthétiques et (i) le nombre d'espèces et (ii) l'indice de Shannon (Voir Annexe C, Figure 2). Les résidus de la relation entre FRic et TD étaient corrélés aux scores esthétiques, ce qui n'était pas le cas pour les résidus de la relation entre PD et TD.

L'analyse de l'effet individuel de chaque trait sur la relation entre score esthétique et diversité fonctionnelle a révélé que la forme des espèces avait le plus d'influence sur la perception esthétique (Annexe C, Table 1b). En particulier, le recouvrement d'espèces à forme érigée était le plus positivement corrélé au score esthétique (Spearman's $\rho = 0.345$), tandis que le recouvrement en espèces de forme encroûtée était négativement corrélée (Spearman's $\rho = -0.116$).

Enfin, l'étude sur les assemblages de poissons de récifs a révélé des relations significatives entre les scores esthétiques et (i) TD, (ii) les indices de Shannon et de Simpson, (iii) la richesse fonctionnelle FRic et (iv) la dissimilarité fonctionnelle FDis. Les modèles quadratiques ont présenté les meilleurs paramètres ($p\text{-value}$ et $r\text{-squared}$). Les meilleurs modèles concernaient le nombre d'espèces avec un plateau à partir de 13 espèces, et le nombre d'individus avec une diminution des scores esthétiques à partir de 20 individus par photo (Voir Annexe D, Figure 4a). Les résidus des relations entre le nombre d'espèces et les autres indices de diversité ont tous été significativement corrélés aux scores esthétiques, excepté FDis (Voir Annexe D, Figure 4b).

Le modèle linéaire faisant le lien entre le score esthétique de chaque assemblage et la composition en espèce a révélé que 12 espèces étaient significatives

(p-values <0.05) et expliquaient 90 % de la variance (*Pygoplites diacanthus*, *Acanthurus leucosternon*, *Acanthurus triostegus*, *Forcipiger longirostris*, *Lutjanus bohar*, *Pomacentrus sulfureus*, *Chaetodon melannotus*, *Abudefduf notatus*, *Zebrasoma scopas*, *Chaetodon trifasciatus*, *Thalassoma hardwicke*, *Gomphosus caeruleus*). Le modèle linéaire entre les t-values de ces espèces et leur score esthétique calculé en Annexe B a montré une relation positive significative (p-value = 0.018, r-squared = 0.457, Voir Annexe D, Figure 5).

Nous avons trouvé un effet d'interaction significatif entre la composition en poissons (basées sur abondances individuelles des 12 poissons ayant eu un effet significatif sur le score esthétique) et le nombre d'individus ainsi que le nombre d'espèces (Annexe D, Table 3). Ceci signifie que l'effet du nombre d'espèces et du nombre d'individus sur le score esthétique varie de la même manière que l'effet de la composition. A l'inverse, les effets de la diversité fonctionnelle et taxonomique varient indépendamment des effets de la composition.

Le recouvrement en pixel des individus a eu un faible mais significatif effet sur les préférences esthétiques (r-squared = 0.127, p-value= 0.444×10^{-7}), alors que la taille relative des individus par photo, telle que citée dans la littérature, n'était pas corrélée aux scores esthétiques (p-value= 0.350).

3 - Effet des facteurs socio-culturels sur la perception de la biodiversité

L'étude menée sur les poissons coralliens à échelle individuelle n'a révélé aucun lien significatif entre les facteurs socio-culturels et les préférences esthétiques, excepté le fait de pratiquer la plongée sous-marine (p-value = 0.009), qui a cependant eu un effet marginal sur les scores esthétiques (sum of squares = 0.004, F-value = 6.763). En comparant les scores esthétiques calculés avec les matches jugés par les plongeurs vs. par les non-plongeurs, ces derniers préféraient les poissons avec des formes plus communes, telles que la forme comprimée (e.g., Pomacentridae), tandis que les plongeurs préféraient des poissons aux formes plus atypiques telles que les globiformes (e.g., Tetraodontidae), anguilliformes (e.g., Muraenidae) et les sagittiformes (e.g., Aulostomidae).

Dans le cas des récifs coralligènes, aucune différence significative n'a été observée entre les scores esthétiques de l'ensemble de l'échantillon et les scores esthétiques calculés pour chaque catégories socio-culturelles (p-values des tests de Kolmogorov-Smirnov < 0.001).

Le pourcentage de recouvrement de chaque couleur par photo (recouvrements observés) était positivement corrélé aux préférences des observateurs (fréquences choisies), telles que déclarées lors du questionnaire (Spearman's $\rho = 0.761$, p -value < 0.05 , Annexe C, Figure 3a). Le violet, le rouge et l'orange ont été les couleurs les plus fréquemment choisies par les observateurs. En observant la bissectrice des recouvrements observés/fréquences choisies, les couleurs rouge et violet ont été plus souvent préférées, tandis que la couleur orange a été moins souvent choisie compte tenu de son recouvrement réel.

De la même manière, les recouvrements observés pour chaque groupe paraphylétique étaient positivement corrélés aux préférences des observateurs (Spearman's $\rho = 0.857$, p -value < 0.05). Les gorgones et coraux, algues rouges, et les éponges ont été les groupes les plus souvent choisis (voir Annexe C, Figure 3b). En observant la bissectrice des recouvrements observés/fréquences choisies, les gorgones et coraux ont été plus souvent préférés, tandis que les éponges et les algues rouges ont été moins souvent choisies compte tenu de leur recouvrement réel.

L'Analyse des Correspondances Multiples entre observateurs ayant participé à l'étude sur les assemblages de poissons de récifs a révélé un lien entre les connaissances, les pratiques et les attentes des observateurs lors d'une sortie en plongée (Figure 18). Notons toutefois que PC1 et PC2 n'expliquaient que 25% de la variance. Les observateurs avec peu de connaissances en écologie et sur les poissons de récif ne pratiquaient généralement pas la plongée ou la pêche, et étaient plus attirés par les poissons colorés et les beaux paysages. A l'inverse, les plongeurs et les pêcheurs avaient en générale de meilleures connaissances, et ont déclaré être plus attirés par les gros prédateurs et les espèces rares. Cependant, l'ANOVA effectuée entre les choix de photo à chaque match et les caractéristiques socio-culturelles de chaque juge n'a révélé aucun effet significatif (p -value = 0.244).

En résumé, la biodiversité a un effet significatif sur les préférences esthétiques dans tous les cas où des communautés ont été évaluées. Parmi les facettes de la biodiversité étudiées, la diversité taxonomique semble avoir le plus fort effet sur les préférences esthétiques, avec un effet de saturation concernant les assemblages de poissons. En revanche, les préférences pour les espèces au niveau individuel ont révélé que les espèces considérées comme les plus attractives représentent une faible gamme de diversité taxonomique et fonctionnelle.

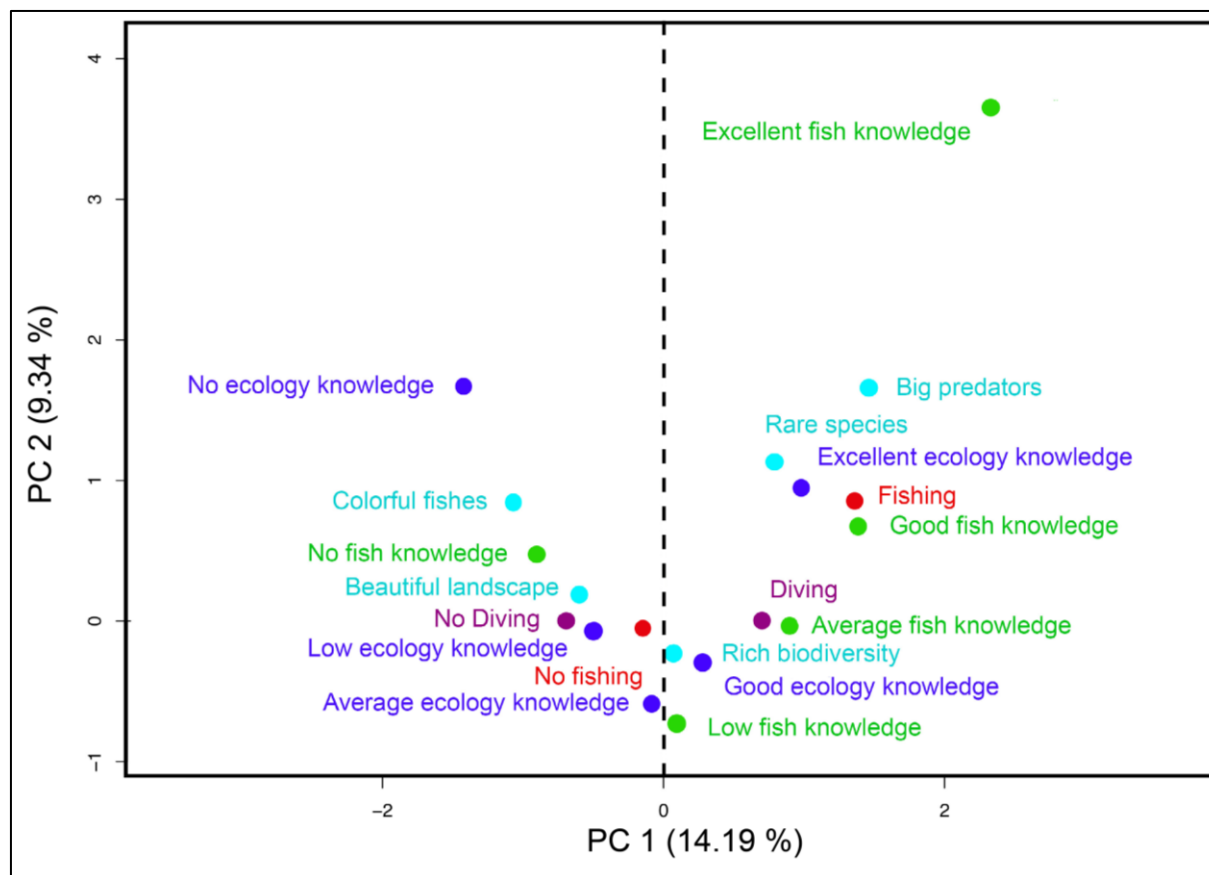


Figure 18 : Analyse des Correspondances Multiples entre les connaissances l'expérience et les attentes des observateurs.

DISCUSSION

1 - Discussion des résultats

Les résultats concernant l'étude de la valeur esthétique à l'échelle spécifique montrent que les préférences esthétiques peuvent aussi être profondément déconnectées du fonctionnement des systèmes écologiques, et suggèrent que la valeur esthétique d'une ou plusieurs espèces attractives n'est pas en lui-même un élément de prise de décision pertinent en faveur de la conservation. Les attributs visuels les plus attractifs sont partagés par des espèces généralement proches écologiquement, suggérant une gamme de préférences esthétiques restreintes. Ce biais taxonomique, bien que déjà connu pour certaines espèces, (Bonnet 2002; Knight 2008), nécessite toutefois d'être mesuré plus globalement afin de promouvoir des efforts de recherche et de conservation tournés vers les espèces moins attractives. Ce biais a des origines évolutives, et est influencé par le contexte culturel (Coss & Moore 1994; Kellert & Wilson 1995a). Comprendre sa nature pourrait aider à reconnecter les préférences esthétiques aux fonctionnements écologiques (Gobster *et al.* 2007) et renforcer les comportements favorables à la conservation de la biodiversité. L'importance de la diversité en espèces sur la perception humaine des paysages est de plus en plus étudiée et comprise, (Wong *et al.* 2015) cependant aucune étude à notre connaissance n'a eu encore pour but de mesurer les relations entre l'attractivité des espèces, le fonctionnement des écosystèmes et la motivation pour la conservation. Cette étape pourrait être cruciale pour le développement de programmes de conservation opérationnels basés sur la perception humaine des écosystèmes. Par exemple, le fait d'augmenter les connaissances du grand public et la compréhension des rôles écologiques pourrait créer une expérience esthétique positive (Monroe *et al.* 2007; Parsons & Carlson 2008), modifiant ainsi les biais cognitifs liés à la culture (LaBar & Cabeza 2006).

En revanche, à l'échelle des communautés, c'est à dire à une échelle de perception proche de celle du paysage, nos résultats montrent que la biodiversité a un effet positif sur la perception de la valeur esthétique. La diversité taxonomique, et dans une moindre mesure la richesse fonctionnelle, ont été les facettes de la biodiversité les plus corrélées aux préférences esthétiques. Ces résultats sont cohérents avec les théories évolutionnistes en esthétique des paysages selon lesquelles les préférences esthétiques humaines sont liées au potentiel de l'habitat en termes de survie, et donc à la biodiversité. En effet, plus la biodiversité d'un écosystème est forte, plus celui-ci

est fonctionnel et propice à la survie car susceptible de fournir une diversité de ressources et d'abris tout en étant résilient aux perturbations. Il est donc cohérent que les paysages à forte biodiversité soient jugés plus propices et donc plus esthétiques. Ainsi, bien que l'être humain expérimente rarement les milieux sous-marins, les informations utilisées pour évaluer le potentiel d'un habitat terrestre peuvent effectivement être transposées aux écosystèmes sous-marins.

Parmi ces informations, l'abondance et le nombre d'espèces semblent être les facteurs les plus importants lors de l'évaluation d'une communauté. Un effet de saturation a été identifié lors de l'étude sur les assemblages de poissons de récifs, suggérant une difficulté du cerveau humain à synthétiser l'information au-delà de treize espèces, ou d'une vingtaine d'individus. Ces résultats correspondent aux modèles traditionnels en esthétiques des paysages selon lesquels une trop forte complexité paysagère réduit la valeur esthétique (Kaplan 1989), l'information étant alors plus difficile à interpréter par le cerveau. Lors de l'étude sur les assemblages de poissons de récifs, après avoir corrigé l'effet du nombre d'espèces sur la diversité taxonomique, seul l'indice de Simpson s'est révélé réellement corrélé aux scores esthétiques. L'indice de Simpson étant plus sensible aux espèces dominantes (Magurran 2004), ce résultat pourrait suggérer que les espèces rares au sein d'une communauté sont de fait moins facilement détectables par l'œil humain. Pourtant les espèces rares ayant des combinaisons de traits distinctes supportent une part importante de la diversité fonctionnelle (Lyons et al. 2005 ; Villéger et al. 2010). Le fait que les espèces rares aient peu d'effet sur la perception esthétique à l'échelle des communautés crée un biais perceptif dans le lien entre esthétique et biodiversité. D'ailleurs, bien que l'œil humain semble sensible à la gamme de diversité de traits visibles dans une communauté (représenté par FRic), la perception humaine ne semble pas répondre aux dimensions fonctionnelles plus fines telles que l'équitabilité (FEve), la divergence (FDiv) ou la dissimilarité (FDis) fonctionnelles.

Nous n'avons pas trouvé d'effet significatif de la diversité phylogénétique. Ce résultat suggère que les groupes d'espèces les plus attractifs (tels que les gorgones et coraux ou les Chaetodontidae) sont proches phylogénétiquement et partagent des attributs similaires.

L'étude menée sur les assemblages de poissons de récif montre que si la diversité taxonomique et la diversité fonctionnelle jouent un rôle significatif sur les préférences esthétiques, le nombre d'espèces et la présence d'espèces attractives sont les facteurs les plus importants. Ces espèces partagent généralement des traits visuels facilement codés par le cerveau tels que des couleurs vives et des patterns répétés. Ces traits pourraient ainsi, de par leur attractivité, soit (i) créer une réponse

esthétique positive immédiate, menant l'observateur à faire son choix rapidement sans analyser la communauté dans son ensemble, soit (ii) amener l'œil humain à passer plus de temps à observer les espèces attractives, et ainsi à négliger l'analyse globale de la scène.

Notons également une tendance qui suggère une préférence esthétique pour les espèces ayant un fort recouvrement de pixel, un recouvrement élevé étant généralement dû à un poisson plus proche de la caméra, alors que la taille relative de chaque individu, telle que citée dans la littérature, n'était pas corrélée aux scores esthétiques. Ainsi, si les individus apparaissant plus gros semblent être plus attractifs, il n'est pas possible de déterminer si cette attractivité est due à une préférence esthétique pour les gros individus ou si le fait de voir des poissons plus proches de la caméra augmente la valeur esthétique du paysage.

En résumé, les préférences esthétiques peuvent être synthétisées par une combinaison entre le nombre d'espèces et la présence d'espèces attractives, la richesse fonctionnelle jouant un rôle moins important. L'attractivité de certaines espèces peut être due à plusieurs paramètres tels que la forme, la couleur et la taille. Ce résultat soulève des perspectives intéressantes en termes de gestion et de conservation, puisqu'il semble que la présence d'un petit nombre d'espèces attractives, permettant de déclencher une réponse esthétique positive, pourraient constituer un levier émotionnel pour la valorisation de l'ensemble de la communauté.

Ces trois études menées à différentes échelles écologiques révèlent que la teneur du lien entre esthétique et biodiversité est relative à l'échelle de perception. La prochaine étape consiste donc à mieux comprendre comment ces échelles de perception sont emboîtées et analysées par l'œil humain. Le cerveau est en effet capable de coder une grande quantité d'information à l'échelle du paysage afin d'émettre un jugement esthétique, cependant la façon dont le cerveau intègre ces informations à l'échelle plus fine demeure encore peu étudiée. L'approche neuro-esthétique pourrait permettre de mieux comprendre la façon dont le cerveau traite la complexité d'un paysage. Par exemple, l'utilisation de la méthode de l'eye-tracking pourrait permettre de comparer l'impact visuel de différents éléments paysagers à différentes échelles, à l'aide de photographies ou de simulations (Dupont *et al.* 2016). Dans cette perspective, des analyses fractales à multi-échelle de paysages complexes révéleraient probablement des patterns intéressants (Gaucherel 2007). De telles analyses nécessiteraient l'évaluation exhaustive biologique de paysages dans leur ensemble, en parallèle d'évaluations esthétiques à différentes échelles spatiales.

Notons qu'en milieu sous-marin, l'évaluation esthétique du paysage à large échelle pose un problème technique, car la visibilité sous l'eau dépasse rarement les trente mètres. Cependant, les avancées technologies en la matière pourraient rapidement permettre de contourner ce problème : par exemple les assemblages en postproduction de photographies sous-marines pour reconstituer un paysage dans son ensemble commencent à faire leurs preuves (Laurent Ballesta, travaux non publiés). La photogrammétrie, classiquement utilisée en archéologie sous-marine, est également en développement pour reconstituer en trois dimensions les paysages sous-marins (Marre 2017) .

L'analyse du lien entre les caractéristiques socio-culturelles et les préférences esthétiques des observateurs ne révèle aucun effet significatif. Les préférences esthétiques présentées ici sont donc convergentes et partagées globalement, quel que soit le profil de l'observateur. Ceci pourrait suggérer que les origines biologiques et évolutives des préférences esthétiques ont ici été dominantes par rapport aux effets culturels et cognitifs. Une analyse plus fine des facteurs socio-culturels, impliquant l'utilisation de questionnaires plus adaptés et d'échantillons contrôlés, pourrait cependant permettre de révéler des effets des connaissances et de l'expérience sur les préférences esthétiques. Par exemple, dans le cas des poissons de récifs, un échantillonnage ciblé des populations mahoraises en comparaison aux populations métropolitaines pourrait permettre une telle analyse. Ceci n'était cependant pas l'objectif principal de la thèse, et la diffusion du questionnaire par internet n'a pu permettre de cibler précisément les observateurs. Quelques tendances ont toutefois pu être observées, telles qu'un effet de la pratique de la plongée sur la valeur esthétique des certaines espèces : les poissons à formes plus atypiques sont généralement mieux appréciés par les plongeurs, tandis que les non-plongeurs préfèrent les formes plus communes. Ceci pourrait traduire un effet d'exposition, c'est-à-dire un phénomène psychologique par lequel la familiarité augmente la valeur esthétique (Reber, 2004). Ainsi, les non-plongeurs étant plus souvent exposés à des formes de poissons « typiques », ces formes sont jugées plus esthétiques car correspondraient mieux à l'image que se fait l'observateur d'un poisson. A l'inverse, les plongeurs sont généralement exposés à des formes de poissons plus diverses au cours de leurs expériences en milieu sous-marins, et auraient donc pu développer un champ de préférences esthétiques plus variées. Nous avons également observé un effet des connaissances et de l'expérience sur les attentes personnelles des observateurs concernant un paysage corallien : les plongeurs et pêcheurs ont généralement plus de connaissances et déclarent préférer les gros prédateurs et les espèces rares.

Les résultats de ces travaux pourraient avoir un intérêt important pour la conservation de la biodiversité et des écosystèmes, puisque l'expérience esthétique est un moteur de motivation sociale pour la conservation, et constitue un levier intéressant de communication et d'éducation à l'environnement. Cependant, afin de mieux reconnecter les préférences esthétiques au fonctionnement des écosystèmes, une meilleure compréhension des phénomènes écologiques par le grand public est requise. L'un des enjeux principaux en termes d'esthétique écologique consiste donc à réconcilier les objectifs fixés par les écologues en termes de conservation, et les attentes sociales en termes d'esthétiques, ces deux paramètres étant basés sur une interprétation subjective de la réalité. L'éducation demeure un enjeu majeur pour une meilleure convergence entre écologie et esthétique, grâce à la valorisation d'une expérience esthétique basée sur la compréhension du fonctionnement écologique. Particulièrement, les zoos, aquariums, et organismes engagés dans la conservation ont un rôle clé à jouer en termes d'éducation à la biodiversité. Les travaux présentés ici suggèrent par exemple que les scénographes de zoos ou d'aquariums pourraient représenter des écosystèmes plus fonctionnels, en utilisant un petit nombre d'espèces emblématiques pour valoriser des communautés diversifiées plus proches de la réalité, sans pour autant altérer la valeur esthétique des scènes présentées. Les campagnes de communication en faveur de la conservation devraient également intégrer la représentation d'une plus grande diversité d'espèces, voire de valoriser la biodiversité à travers des écosystèmes et des processus écologiques plutôt qu'à travers les seules espèces emblématiques.

2 - Perspectives

2.1 - Le fonctionnalisme, une approche prometteuse en faveur de la biodiversité

L'*esthétique écologique* (« *ecological aesthetics* »), proposée par Gobster (2007) a pour but d'explorer les liens entre valeur écologique et valeur esthétique. Elle suggère notamment de coupler l'attractivité de l'être humain pour les environnements naturels avec la compréhension des fonctions et des processus écologiques (Jorgensen 2011). Le concept de *beauté fonctionnelle*, proposé par Parsons et Carlson (2008) soutient qu'un objet dont les propriétés sont reconnues, utilisées et comprises sera plus facilement perçu comme beau. Cette hypothèse place la fonction de l'objet et son contexte au centre de l'appréciation esthétique. Ainsi, une esthétique écologique basée sur la compréhension et la reconnaissance des fonctions d'un paysage ou d'une

espèce pourrait permettre de faire le lien entre perception esthétique et fonctionnement écologique.

Le fait de promouvoir la valeur d'un paysage ou d'une espèce au-delà de ses attributs visuels en mettant en avant ses rôles et fonctions écologiques peut être comparé à l'approche contextuelle proposée en esthétique appliquée à l'art. L'approche contextuelle développée par Redies (2015) suggère que l'expérience esthétique lors de l'appréciation d'une œuvre d'art repose également sur l'intention portée par l'artiste lors de son travail, et de son impact dans l'histoire de l'art. Cette évaluation de l'œuvre par l'observateur repose donc sur ses connaissances du contexte artistique et des œuvres qu'il a auparavant rencontrées. Par exemple, *La Fontaine* de Marcel Duchamp (1917) (Figure 19) consistait en un urinoir renversé. Cet objet ne présentait pas à *priori* de caractéristiques visuelles stimulant une réponse esthétique positive, elle a cependant constitué la première apparition d'un *ready-made* : « Objet usuel promu à la dignité d'objet d'art par le simple choix de l'artiste » (Breton 1938). L'appréciation de l'œuvre est donc ici purement contextuelle, dans le sens où elle a marqué l'histoire de l'art.



Figure 19 : Fontaine (1917) de Marcel Duchamp. 3^{ème} réplique, Galerie Schwarz, Milan.

Cette approche peut être appliquée dans la valorisation des paysages ou des espèces non-attractives, car la compréhension d'un phénomène écologique renforce

l'expérience esthétique (Callicott 2003). Par exemple, les marais et zones humides sont souvent perçus comme non-attractifs en dépit de leur valeur écologique reconnue (Swonke 2000), notamment car ces environnements présentent une certaine complexité dans l'organisation de leurs éléments (Parsons & Carlson 2008). Le fait de reconnaître et de comprendre le fonctionnement de ces écosystèmes permet de mieux interpréter leur complexité et leur importance écologique, et ainsi de les juger plus attractifs (Parsons & Carlson 2008). Comprendre les raisons de l'apparence d'une espèce permet également une redéfinition de l'attractivité. Certains chiroptères sont par exemple souvent jugés comme non-attractifs, mais le fait de comprendre que leur apparence inesthétique résulte d'un processus évolutif permettant le déplacement par écholocation induit la compréhension de sa fonction dans l'écosystème, et donc un jugement plus positif (Parsons & Carlson 2008). Enfin, comprendre le rôle régulateur d'une espèce peut aussi permettre sa valorisation : dans le cadre de notre étude sur les poissons individuels, l'Empereur à gros yeux (*Monotaxis grandoculis*) a été jugé comme peu attractif (classé 161^{ème} sur 169). En tant que prédateur, cette espèce participe pourtant à la régulation des populations de gastéropodes, d'ophiures et d'échinodermes, certains d'entre eux étant des consommateurs de corail. L'empereur à gros yeux, bien que jugé peu attractif, participe donc à la bonne santé des récifs coralliens et son rôle écologique pourrait jouer en faveur d'une meilleure perception esthétique.

La compréhension des fonctionnements écologiques et de la biodiversité est donc une opportunité de renforcer l'expérience esthétique et la motivation pour conserver la diversité biologique, et pointe l'importance de l'éducation dans notre rapport à l'environnement.

2.2 - Education à la biodiversité par l'engagement esthétique

Le modèle de « l'engagement esthétique » (« Aesthetic engagement ») proposé par Berleant (1995) met également l'accent sur le caractère contextuel de l'expérience esthétique, impliquant une participation active de l'observateur lors du processus d'appréciation, par un engagement physique ou perceptif. L'esthétique des paysages s'applique parfaitement à ce modèle, puisque l'expérience esthétique vécue sera d'autant plus forte que l'observateur est « engagé » (psychologiquement ou physiquement) dans le paysage observé.

Par exemple, l'engagement physique et psychologique est particulièrement observé dans le contexte touristique. La valeur esthétique est un élément fondamental du développement touristique, et représente donc un enjeu économique important à l'échelle des territoires. La valeur esthétique d'un paysage, et par extension sa qualité environnementale (Todd 2009) sont une source de plaisir lors d'une visite touristique (Kirillova *et al.* 2014) qui peuvent profondément influencer l'expérience du visiteur et son désir de revenir par la suite (Lee *et al.* 2011). L'expérience esthétique dans un contexte touristique de plein air présente un fort potentiel en termes d'engagement et d'éducation à l'environnement, car les individus sont impliqués dans une expérience de nature qu'ils ont planifiée, et sont généralement à la recherche d'une expérience inhabituelle qui leur procurera un maximum de plaisir (Kirillova *et al.* 2014). Dans ce contexte où l'observateur est engagé et réceptif, l'éducation à la biodiversité, par l'approche fonctionnaliste développée précédemment, peut-être particulièrement efficace pour provoquer une réponse hédoniste basée sur la compréhension des processus écologiques. Cette expérience peut notamment être provoquée par des sorties de terrains encadrées par un(e) guide de nature. Les gestionnaires de sites touristiques auraient ainsi tout intérêt à développer et à proposer les services de guides naturalistes pour promouvoir leurs territoires.

L'engagement esthétique peut également être déclenché par des supports médiatiques interactifs ou vidéoludiques. Par exemple, les jeux vidéo ayant tendance à remplacer les expériences de nature depuis les années quatre-vingt (Pergams & Zaradic 2006; Kesebir & Kesebir 2017), ce support médiatique représente une opportunité à saisir. Les jeux éducatifs peuvent notamment être des supports d'apprentissage scientifique très efficaces. Par exemple, dans le célèbre jeu « Spore » (2008), le joueur incarne une cellule et son développement en un être plus complexe, introduisant ainsi la théorie de l'évolution et le concept d'écologie fonctionnelle. Le jeu « WolfQuest » (2005) initié par le Minnesota Zoo introduit les notions de niche écologique, de cascades trophiques et d'écologie des communautés puisque le joueur incarne une meute de loups gris dans le parc national du Yellowstone. De manière générale, les jeux éducatifs sont des outils en émergence à fort potentiel, à condition d'investir suffisamment de moyens : de nombreux jeux éducatifs conçus avec peu de moyens échouent à proposer une expérience ludique de qualité (Mayo 2009). Le développement d'infrastructures dédiées est donc nécessaire pour améliorer la qualité, la quantité et la visibilité des jeux éducatifs à échelle globale (Mayo 2009). Enfin, le jeu vidéo éducatif peut être intéressant s'il remplace d'autres activités d'intérieur impliquant un média, mais ne devrait pas se supplanter à l'expérience de nature en extérieur.

Un autre exemple de vecteur d'engagement esthétique est celui de l'Art. Bien que l'Art n'ait pas pour vocation première d'être un vecteur d'information, d'opinions ou de sensibilisation, il traduit le point de vue de l'artiste et déclenche une émotion chez l'observateur. Ainsi, les collaborations entre artistes et écologues comptent parmi les méthodes émergentes pour une éducation à l'écologie à travers l'expérience esthétique. Le projet WaterViz (www.waterviz.org) initié en 2015 a par exemple pour objectif de valoriser les sciences hydrologiques, et notamment le processus d'eutrophisation, de manière interactive en faisant appel aux arts visuels et à la musique. L'Art peut également être un vecteur de valorisation des espèces non-attractives ou méconnues. Par exemple, la collection « The Art of Diatoms » de Xavier Cordata (2014-2017) reflète la fascination de l'artiste pour ces organismes unicellulaires que sont les diatomées, en tant que bio-indicateurs de la qualité de l'eau des Everglades. Ces œuvres ont été exposées publiquement à Miami afin d'interpeller le grand public sur le fonctionnement de ces écosystèmes (Figure 20). L'Art peut ainsi être utilisé comme une forme de représentation des données scientifiques, que le grand public peut alors comprendre et s'appropriier, au cours d'une expérience esthétique.



Figure 20 : Diatom Fountain (2017). Xavier Cortada. Miami, USA.

Il existe donc de nombreux canaux pour initier l'éducation à la biodiversité à travers l'expérience esthétique engagée, nous en avons cité quelques exemples. Une convergence entre écologie et perceptions esthétiques serait donc envisageable si

l'approche fonctionnaliste de la valorisation de la biodiversité était plus intégrée aux nombreuses méthodes d'éducation à l'environnement. Notons enfin que malgré la considération de la seule dimension visuelle aux cours de ces travaux, l'expérience esthétique engagée fait intervenir l'ensemble des sens. Ainsi, les autres dimensions de la valeur esthétique, faisant par exemple intervenir l'ouïe, l'odorat ou la kinesthésie, pourraient également permettre d'enrichir notre compréhension du lien entre esthétique et biodiversité. Par exemple, l'étude de la perception esthétique de différents paysages sonores permet de révéler une autre facette du rapport Homme/Nature (e.g. (Hedblom *et al.* 2014)).

CONCLUSIONS

Les études menées au cours de ce travail de thèse ont permis de mettre en évidence que la nature du lien entre biodiversité et préférences esthétique est dépendante de l'échelle de perception : à une échelle multi-spécifique, la biodiversité et la composition en espèces ont un effet positif sur les préférences esthétiques. Bien que les différentes facettes de la biodiversité ne jouent pas équitablement dans cette relation, cette convergence entre écologie et perception esthétique constitue une réelle opportunité pour la valorisation et la conservation de la biodiversité à travers sa beauté. En revanche, les préférences esthétiques à l'échelle des espèces sont généralement déconnectées du fonctionnement écologique des écosystèmes, et ne constituent pas un levier de conservation pertinent. Ce cas de divergence entre esthétique et écologie soulève la nécessité d'une éducation à la biodiversité à travers le fonctionnement écologique des écosystèmes, afin de permettre un élargissement des préférences esthétiques en conformité avec les besoins écologiques.

REFERENCES

1.

Appleton, J. (1975). *The Experience of Landscape*. John Wiley, New York, NY.

2.

Arrindell, W.A. (2000). Phobic dimensions: IV. The structure of animal fears. *Behaviour Research and Therapy* 38, 509-530.

3.

Ballesteros, E. (2006). Mediterranean coralligenous assemblages: a synthesis of present knowledge. In: *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* (ed. Gibson, RN, Atkinson, R. J. A., Gordon J.D.M.). Taylor & Francis Group, pp. 123-195.

4.

Ballouard, J.M., Brischoux, F. & Bonnet, X. (2011). Children Prioritize Virtual Exotic Biodiversity over Local Biodiversity. *PLOS One*, 6, e23152.

5.

Barbier, E.B. (2017). Marine ecosystem services. *Curr Biol*, 27, R507-R510.

6.

Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O., Swartz, B., Quental, T.B. *et al.* (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471, 51-57.

7.

Bellwood, D.R., Hughes, T.P., Folke, C. & Nyström, N. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429, 827-833.

8.

Berleant, A. (1995). *The Aesthetics of Environment*. Temple University Press.

9.

Beza, B.B. (2010). The aesthetic value of a mountain landscape: A study of the Mt. Everest Trek. *Landscape and Urban Planning*, 97, 306-317.

10.

Bohme, M., Spassov, N., Ebner, M., Geraads, D., Hristova, L., Kirscher, U. *et al.* (2017). Messinian age and savannah environment of the possible hominin *Graecopithecus* from Europe. *PLoS One*, 12, e0177347.

11.

Boileau, N. (1674). *L'Art poétique*.

12.

Boldt, J., Martone, R., Samhouri, J., Perry, I., Itoh, S., Chung, I.K. *et al.* (2014). Developing Ecosystem Indicators for Responses to Multiple Stressors. *Oceanography*, 27, 116-133.

13.

Bonnet, X., Shine, R., Lourdais, O. (2002). Taxonomic chauvinism. *TREE*, 17, 1-3.

14.

- Borgi, M., Cogliati-Dezza, I., Brelsford, V., Meints, K. & Cirulli, F. (2014). Baby schema in human and animal faces induces cuteness perception and gaze allocation in children. *Front Psychol*, 5, 411.
15.
- Boudouresque, C.F. (2004). Marine biodiversity in the Mediterranean: status of species, populations and communities. *Scientific Reports of Port-Cros National Park*, 20, 97-146.
16.
- Bourassa, S.C. (1991). *The Aesthetics of Landscape*. Belhaven Press, London, UK.
17.
- Brackney, M. & McAndrew, F.T. (2001). Ecological Worldviews and Receptivity to Different Types of Arguments for Preserving Endangered Species. *The Journal of Environmental Education*, 33, 17-20.
18.
- Brady, E. (2009). Aesthetic appreciation of expressive qualities in animals. *Postgraduate Journal of Aesthetics*, 6, 1-14.
19.
- Brady, E. (2013). *The Sublime in Modern Philosophy: Aesthetics, Ethics, and Nature*. Cambridge University Press, New York.
20.
- Brambilla, M., Gustin, M. & Celada, C. (2013). Species appeal predicts conservation status. *Biological Conservation*, 160, 209-213.
21.
- Breton, A. (1938). *Dictionnaire abrégé du surréalisme*. Galerie des Beaux-Arts, Paris.
22.
- Cadotte, M.W., Jonathan Davies, T., Regetz, J., Kembel, S.W., Cleland, E. & Oakley, T.H. (2010). Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecol Lett*, 13, 96-105.
23.
- Callicott, J.B. (2003). Wetland gloom and wetland glory. *Philosophy & Geography*, 6, 33-45.
24.
- Cardinale, B.J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59-67.
25.
- Carlson, A. (2000). *Aesthetics and the Environment: The Appreciation of Nature, Art and Architecture*. Routledge, London.
26.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V. & Kembel, S.W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol Lett*, 12, 693-715.
27.

- Ceballos, G., Ehrlich, P.R. & Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201704949.
- 28.
- Chao, A., Chiu, C.-H. & Jost, L. (2014). Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 297-324.
- 29.
- Chatterjee, A. (2014). *The Aesthetic Brain: How We Evolved to Desire Beauty and Enjoy Art*. Oxford University Press, New York, NY.
- 30.
- Colléony, A., Clayton, S., Couvet, D., Saint Jalme, M. & Prévot, A.-C. (2017). Human preferences for species conservation: Animal charisma trumps endangered status. *Biological Conservation*, 206, 263-269.
- 31.
- Coss, R.G. (2003). The Role of Evolved Perceptual Biases in Art and Design. In: *Evolutionary Aesthetics*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- 32.
- Coss, R.G. & Moore, M. (1994). Preschool children recognize the utility of differently shaped trees: A cross-cultural evaluation of aesthetics and risk perception. In: *The healing dimensions of people-plant relations: Proceedings of a research symposium* (eds. Francis, M, Lindsey, P & Rice, JS). Center for Design Research University of California, Davis, pp. 407-423.
- 33.
- Coss, R.G. & Moore, M. (2002). Precocious Knowledge of Trees as Antipredator Refuge in Preschool Children: An Examination of Aesthetics, Attributive Judgments, and Relic Sexual Dinichism. *Ecological Psychology*, 14, 181-222.
- 34.
- Cox, D.T. & Gaston, K.J. (2015). Likeability of Garden Birds: Importance of Species Knowledge & Richness in Connecting People to Nature. *PLoS One*, 10, e0141505.
- 35.
- Cox, D.T.C., Shanahan, D.F., Hudson, H.L., Plummer, K.E., Siriwardena, G.M., Fuller, R.A. *et al.* (2017). Doses of Neighborhood Nature: The Benefits for Mental Health of Living with Nature. *BioScience*, biw173.
- 36.
- Daily, G. (1997). *Nature's Services: Societal Dependence On Natural Ecosystems*. Island Press.
- 37.
- Dallimer, M., Irvine, K.N., Skinner, A.M.J., Davies, Z.G., Rouquette, J.R., Maltby, L.L. *et al.* (2012). Biodiversity and the Feel-Good Factor: Understanding Associations between Self-Reported Human Well-being and Species Richness. *BioScience*, 62, 47-55.
- 38.

Díaz, S., Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.*, 16, 646-655.

39.

Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F.S., Tilman, D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol*, 4, e277.

40.

Dinsdale, E.A. & Mark Fenton, D. (2006). Assessing Coral Reef Condition: Eliciting Community Meanings. *Society & Natural Resources*, 19, 239-258.

41.

Doxa, A., Holon, F., Deter, J., Villéger, S., Boissery, P. & Mouquet, N. (2016). Mapping biodiversity in three-dimensions challenges marine conservation strategies: The example of coralligenous assemblages in North-Western Mediterranean Sea. *Ecological Indicators*, 61, 1042-1054.

42.

Dramstad, W.E., Tveit, M.S., Fjellstad, W.J. & Fry, G.L.A. (2006). Relationships between visual landscape preferences and map-based indicators of landscape structure. *Landscape and Urban Planning*, 78, 465-474.

43.

Duchamp, M. (1917). Fontaine, 3ème réplique. Galerie Schwarz, Milan.

44.

Dupont, L., Ooms, K., Antrop, M. & Van Eetvelde, V. (2016). Comparing saliency maps and eye-tracking focus maps: The potential use in visual impact assessment based on landscape photographs. *Landscape and Urban Planning*, 148, 17-26.

45.

Eco, U. (2007). *On Ugliness*.

46.

Elo, A. (2008). *The Rating Of Chessplayers, Past and Present*. Ishi Press.

47.

F.A.O. (2014). The State of World Fisheries and Aquaculture Opportunities and challenges. Rome.

48.

Falk, J.H. & Balling, J.D. (2009). Evolutionary Influence on Human Landscape Preference. *Environment and Behavior*, 42, 479-493.

49.

Feinberg, M. & Willer, R. (2017). Apocalypse Soon?: Dire Messages Reduce Belief in Global Warming by Contradicting Just-World Beliefs. *Psychological Science*, 22, 34-38.

50.

Fenton, D.M., Young, M. & Johnson, V.Y. (1998). Re-presenting the great barrier reef to tourists: Implications for tourist experience and evaluation of coral reef environments. *Leisure Sciences*, 20, 177-192.

51.

- Fine, A. (2010). *Handbook on Animal-Assisted Therapy - (Third Edition)*. Academic Press
52.
- Folke, C., Hahn, T., Olsson, P. & Norberg, J. (2005). Adaptive governance of social-ecological systems. *Annual Review of Environment and Resources*, 30, 441-473.
53.
- Frank, S., Fürst, C., Koschke, L., Witt, A. & Makeschin, F. (2013). Assessment of landscape aesthetics—Validation of a landscape metrics-based assessment by visual estimation of the scenic beauty. *Ecological Indicators*, 32, 222-231.
54.
- Fraser, E.D., Dougill, A.J., Mabee, W.E., Reed, M. & McAlpine, P. (2006). Bottom up and top down: analysis of participatory processes for sustainability indicator identification as a pathway to community empowerment and sustainable environmental management. *J Environ Manage*, 78, 114-127.
55.
- Friedrich, C.D. (1817). *Der Wanderer über dem Nebelmeer*. Kunsthalle, Hambourg.
56.
- Fry, G., Tveit, M.S., Ode, Å. & Velarde, M.D. (2009). The ecology of visual landscapes: Exploring the conceptual common ground of visual and ecological landscape indicators. *Ecological Indicators*, 9, 933-947.
57.
- Frynta, D., Eva Landova, E. & Liskova, S. (2014). Animal Beauty, Cross-Cultural Perceptions. In: *Encyclopedia of Quality of Life and Well-Being Research* (ed. Michalos, AC). Springer Netherlands, pp. 179-185.
58.
- Frynta, D., Liskova, S., Bultmann, S. & Burda, H. (2010). Being attractive brings advantages: the case of parrot species in captivity. *PLoS One*, 5, e12568.
59.
- Fuss, J., Spassov, N., Begun, D.R. & Bohme, M. (2017). Potential hominin affinities of Graecopithecus from the Late Miocene of Europe. *PLoS One*, 12, e0177127.
60.
- Garrabou, J. & Ballesteros, E. (2000). Growth of *Mesophyllum alternans* and *Lithophyllum frondosum* (Corallinales, Rhodophyta) in the northwestern Mediterranean. *European Journal of Phycology*, 35, 1-10.
61.
- Gaucherel, C. (2007). Multiscale heterogeneity map and associated scaling profile for landscape analysis. *Landscape and Urban Planning*, 82, 95-102.
62.
- Glocker, M.L., Langleben, D.D., Ruparel, K., Loughhead, J.W., Valdez, J.N., Griffin, M.D. *et al.* (2009). Baby schema modulates the brain reward system in nulliparous women. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 106, 9115-9119.

63.

Gobster, P.H., Nassauer, J.I., Daniel, T.C. & Fry, G. (2007). The shared landscape: what does aesthetics have to do with ecology? *Landscape Ecology*, 22, 959-972.

64.

González-Puente, M., Campos, M., McCall, M.K. & Muñoz-Rojas, J. (2014). Places beyond maps; integrating spatial map analysis and perception studies to unravel landscape change in a Mediterranean mountain area (NE Spain). *Applied Geography*, 52, 182-190.

65.

Grafeld, S., Oleson, K., Barnes, M., Peng, M., Chan, C. & Weijerman, M. (2016). Divers' willingness to pay for improved coral reef conditions in Guam: An untapped source of funding for management and conservation? *Ecological Economics*, 128, 202-213.

66.

Grammer, K. & Thornhill, R. (1994). Human (*Homo sapiens*) Facial Attractiveness and Sexual Selection: The Role of Symmetry and Averageness. *Journal of Comparative Psychology*, 108, 233-242.

67.

Graves, R.A., Pearson, S.M. & Turner, M.G. (2017). Species richness alone does not predict cultural ecosystem service value. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 114, 3774-3779.

68.

Gruehn, D. (2011). Measurement and modelling of aesthetic landscape value. *The Problems of Landscape Ecology*, XXX, 31 - 37.

69.

Guareschi, S., Bilton, D.T., Velasco, J., Millán, A. & Abellán, P. (2015). How well do protected area networks support taxonomic and functional diversity in non-target taxa? The case of Iberian freshwaters. *Biological Conservation*, 187, 134-144.

70.

Guiry, M.D., Guiry, G.M. (2013). Algaebase :: Listing the World's Algae. Available at: <http://www.algaebase.org/>.

71.

Haas, A.F., Guibert, M., Foerschner, A., Co, T., Calhoun, S., George, E. *et al.* (2015). Can we measure beauty? Computational evaluation of coral reef aesthetics. *PeerJ*, 3, e1390.

72.

Hale, B.W., Steen-Adams, M.M., Predick, K. & Fisher, N. (2005). Ecological conservation through aesthetic landscape planning: a case study of the Lower Wisconsin State Riverway. *Environ Manage*, 35, 381-395.

73.

Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C. *et al.* (2008). A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science (New York, N.Y.)*, 319, 948-952.

74.

Harmelin, J.G. (1993). *Invitation sous l'écume*. Cahiers Parc National Port-Cros.

75.

Harrison, P. & Pearce, F. (2000). *AAAS Atlas of Population and Environment*. American Association for the Advancement of Science and the University of California Press.

76.

Hartig, T., Mitchell, R., de Vries, S. & Frumkin, H. (2014). Nature and health. *Annu Rev Public Health*, 35, 207-228.

77.

Heerwagen, J.H. & Orians, G.H. (1993). Humans, habitats, and aesthetics. In: *The biophilia hypothesis* (ed. Kellert, SR). Island Press / Shearwater Books Washington, D.C., pp. 138–172.

78.

Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A. (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3-35.

79.

Howley, P. (2011). Landscape aesthetics: Assessing the general public's preferences towards rural landscapes. *Ecological Economics*, 72, 161-169.

80.

Hula, M. & Flegr, J. (2016). What flowers do we like? The influence of shape and color on the rating of flower beauty. *PeerJ*, 4, e2106.

81.

Jacobson, S.K., McDuff, M.D., Monroe, M.C. (2006). *Conservation Education and Outreach Techniques*. Oxford University Press.

82.

Jorgensen, A. (2011). Beyond the view: Future directions in landscape aesthetics research. *Landscape and Urban Planning*, 100, 353-355.

83.

Kalivoda, O., Vojar, J., Skřivanová, Z., Zahradník D. (2014). Consensus in landscape preference judgments: the effects of landscape visual aesthetic quality and respondents' characteristics. *J Environ Manage*, 1, 36-44.

84.

Kaplan, R., Kaplan, S. (1989). *The experience of Nature, a psychological perspective*. Cambridge University Press, Cambridge.

85.

Kaplan, S. (1995). The restorative benefits of nature: Toward an integrative framework *Journal of Environmental Psychology*, 15, 169-182.

86.

Kearney, A.R. & Bradley, G.A. (2011). The Effects of Viewer Attributes on Preference for Forest Scenes: Contributions of Attitudes, Knowledge, Demographic Factors, and Stakeholder Group Membership. *Environment & Behavior*, 43, 147-181.

87.

Kellert, S. & Wilson, E. (1995a). *The Biophilia Hypothesis*. Island Press.

88.

Kellert, S.R., Berry, J.K., Yale, U., Fish, U.S. & Wildlife, S. (1982). *Knowledge, affection and basic attitudes toward animals in American society*. U.S. Dept. of the Interior, Fish and Wildlife Service : For sale by the Supt. of Docs., U.S. G.P.O., Washington, D.C.

89.

Kellert, S.R. & Wilson, E.O. (1995b). *The Biophilia Hypothesis*. Island Press.

90.

Kesebir, S. & Kesebir, P. (2017). A Growing Disconnection From Nature Is Evident in Cultural Products. *Perspectives on Psychological Science*, 12, 258-269.

91.

Kirillova, K., Fu, X., Lehto, X. & Cai, L. (2014). What makes a destination beautiful? Dimensions of tourist aesthetic judgment. *Tourism Management*, 42, 282-293.

92.

Knight, A.J. (2008). Bats, snakes and spiders, Oh my! How aesthetic and negativistic attitudes, and other concepts predict support for species protection.

93.

Kohler, K.E. & Gill, S.M. (2006). Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers & Geosciences*, 32, 1259-1269.

94.

LaBar, K.S. & Cabeza, R. (2006). Cognitive neuroscience of emotional memory. *Nat Rev Neurosci*, 7, 54-64.

95.

Lee, S., Jeon, S. & Kim, D. (2011). The impact of tour quality and tourist satisfaction on tourist loyalty: The case of Chinese tourists in Korea. *Tourism Management*, 32, 1115-1124.

96.

Lewis-Williams, D. (2002). *The Mind in the Cave: Consciousness and the Origins of Art*. Thames and Hudson, London.

97.

Lieske, E. & Myers, R. (2001). *Coral Reef Fishes: Indo-Pacific and Caribbean* Princeton University Press.

98.

Lindemann-Matthies, P., Junge, X. & Matthies, D. (2010). The influence of plant diversity on people's perception and aesthetic appreciation of grassland vegetation. *Biological Conservation*, 143, 195-202.

99.

Lindemann-Matthies, P. & Marty, T. (2013). Does ecological gardening increase species richness and aesthetic quality of a garden? *Biological Conservation*, 159, 37-44.

100.

- Lorenz, K. (1943). Die angerborenen Formen möglicher Erfahrung. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 5, 235-409.
101.
- Lothian, A. (1999). Landscape and the philosophy of aesthetics: is landscape quality inherent in the landscape or in the eye of the beholder? *Landscape and Urban Planning*, 44, 177-198.
102.
- Lyons, E. (1983). Demographic Correlates of Landscape Preference. *Environment & Behavior*, 15, 487-511.
103.
- Magurran, A.E. (1988). *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
104.
- Magurran, A.E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing.
105.
- Mahidin, A.M.M. & Maulan, S. (2012). Understanding Children Preferences of Natural Environment as a Start for Environmental Sustainability. *Procedia - Social and Behavioral Sciences*, 38, 324-333.
106.
- Mallapur, A., Waran, N. & Sinha, A. (2008). The captive audience: the educative influence of zoos on their visitors in India. *International Zoo Yearbook*, 42, 214-224.
107.
- Martin, J.L., Maris, V. & Simberloff, D.S. (2016). The need to respect nature and its limits challenges society and conservation science. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 113, 6105-6112.
108.
- Mayo, M.J. (2009). Video Games: A Route to Large-Scale STEM Education? *Science (New York, N.Y.)*, 323, 79-82.
109.
- McDougall, I., Brown, F.H. & Fleagle, J. (2005). Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia. *Nature*, 433, 733-736.
110.
- MEA (2005). *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Island Press, Washington DC.
111.
- Moberg, F. & Folke, C. (1999). Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, 29, 215-233.
112.
- Møller, A.P. & Thornhill, R. (1998). Bilateral Symmetry and Sexual Selection: A Meta-Analysis. *The American Naturalist*, 151, 174-192.
113.
- Monroe, M.C., Andrews, E. & Biedenweg, K. (2007). A Framework for Environmental Education Strategies. *Applied Environmental Education & Communication*, 6, 205-216.
114.

- Monroe, R. (1998). Ugliness. In: *Encyclopedia of Aesthetics in Oxford Art Online* (ed. Kelly, M). Oxford University Press New York.
115.
- Moss, A., Jensen, E. & Gusset, M. (2017). Impact of a global biodiversity education campaign on zoo and aquarium visitors. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15, 243-247.
116.
- Mouillot, D., Parravicini, V., Bellwood, D.R., Leprieur, F., Huang, D., Cowman, P.F. *et al.* (2016). Global marine protected areas do not secure the evolutionary history of tropical corals and fishes. *Nat Commun*, 7, 10359.
117.
- Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C.N., Munoz, F., Bersier, L.F., Chave, J. *et al.* (2012). Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 87, 769-785.
118.
- Müderisoglu, H. & Gultekin, P.G. (2013). Understanding the children's perception and preferences on nature-based outdoor landscape. *Indoor and Built Environment*, 24, 340-354.
119.
- Müller-Beck, H. (1998). *Die Anfänge der Kunst vor 30 000 Jahren*. Theiss Vlg., Stgt.; Auflage: EA.
120.
- Neto, F. (2003). A new approach to sustainable tourism development: Moving beyond environmental protection. *Natural Resources Forum*, 27, 212–222.
121.
- Nittono, H., Fukushima, M., Yano, A. & Moriya, H. (2012). The power of Kawaii: viewing cute images promotes a careful behavior and narrows attentional focus. *PLoS One*, 7, e46362.
122.
- Oaten, M., Stevenson, R.J. & Case, T.I. (2009). Disgust as a disease-avoidance mechanism. *Psychol Bull*, 135, 303-321.
123.
- Ode, Å., Tveit, M.S. & Fry, G. (2008). Capturing Landscape Visual Character Using Indicators: Touching Base with Landscape Aesthetic Theory. *Landscape Research*, 33, 89-117.
124.
- Orians, G.H. (2016). Savanna Hypothesis, The. In: *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science* (eds. Weekes-Shackelford, V, Shackelford, TK & Weekes-Shackelford, VA). Springer International Publishing Cham, pp. 1-8.
125.
- Orians, G.H. & Hervageen, J.H. (1992). Evolved Responses to Landscapes.
126.
- Palm, G. (2013). Neural associative memories and sparse coding. *Neural Netw*, 37, 165-171.
127.
- Parsons, G. & Carlson, A. (2008). *Functional Beauty*. Oxford University Press, Oxford.

128.

Patterson, Z., Darbani, J.M., Rezaei, A., Zacharias, J. & Yazdizadeh, A. (2017). Comparing text-only and virtual reality discrete choice experiments of neighbourhood choice. *Landscape and Urban Planning*, 157, 63-74.

129.

Pergams, O.R. & Zaradic, P.A. (2006). Is love of nature in the US becoming love of electronic media? 16-year downtrend in national park visits explained by watching movies, playing video games, internet use, and oil prices. *J Environ Manage*, 80, 387-393.

130.

Polley, J.A. & O'Connor, M. (2000). Environmental Education and Attitudes *Environment and Behavior. Environment & Behavior*, 32, 711-723.

131.

Prévot-Julliard, A.C., Julliard, R. & Clayton, S. (2015). Historical evidence for nature disconnection in a 70-year time series of Disney animated films.

132.

Ptáčková, J., Landová, E., Lišková, S., Kuběna, A. & Frynta, D. (2016). Are the aesthetic preferences towards snake species already formed in pre-school aged children? *European Journal of Developmental Psychology*, 14, 16-31.

133.

Pugach, C., Leder, H. & Graham, D.J. (2017). How Stable Are Human Aesthetic Preferences Across the Lifespan? *Frontiers in Human Neuroscience*, 11.

134.

Ramachandran, V.S. & Seckel, E. (2012). Neurology of Visual Aesthetics: Indian nymphs, modern art, and sexy beaks. In: *Aesthetic Science: Connecting Minds, Brains, and Experience* (eds. Shimamura, AP & Palmer, SE). Oxford University Press USA.

135.

Randall, J.E. (1997). Randall's tank photos. Collection of 10,000 large-format photos (slides) of dead fishes. Unpublished.

136.

Reber, R., Schwarz, N. & Winkielman, P (2004). Processing fluency and aesthetic pleasure: is beauty in the perceiver's processing experience? *Pers. Soc. Psychol. Rev.*, 8, 364–382.

137.

Redies, C. (2015). Combining universal beauty and cultural context in a unifying model of visual aesthetic experience. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9.

138.

Reed, M.S. (2008). Stakeholder participation for environmental management: A literature review. *Biological Conservation*, 141, 2417-2431.

139.

Reiss, J., Bridle, J.R., Montoya, J.M. & Woodward, G. (2009). Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends Ecol Evol*, 24, 505-514.

140.

Renoult, J.P. (2016). The Evolution of Aesthetics: A Review of Models. In: *Aesthetics and Neuroscience: Scientific and Artistic Perspectives* (eds. Kapoula, Z & Vernet, M). Springer International Publishing Cham, pp. 271-299.

141.

Renoult, J.P., Kelber, A. & Schaefer, H.M. (2016). Colour spaces in ecology and evolution. *Biological Reviews*, in press.

142.

Rhyne, A.L., Tlusty, M.F., Schofield, P.J., Kaufman, L., Morris, J.A., Jr. & Bruckner, A.W. (2012). Revealing the appetite of the marine aquarium fish trade: the volume and biodiversity of fish imported into the United States. *PLoS One*, 7, e35808.

143.

Roberge, J. & Angelstam, P. (2004). Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conservation biology*, 18, 76-85.

144.

Rodriguez-Prieto, C., Ballesteros, E., Boisset, F. & Afonso-Carrillo, J. (2013). *Guía de las macroalgas y fanerógamas marinas del Mediterráneo occidental*. OMEGA, Madrid.

145.

Ryan, C. & Saward, J. (2004). The zoo as ecotourism attraction – visitor reactions, perceptions and management implications: the case of Hamilton Zoo, New Zealand. *Journal of Sustainable Tourism*, 12, 245-266.

146.

Serpell, J.A. (2004). Factors influencing human attitudes to animals and their welfare.

147.

Shimamura, A.P. & Palmer, S.E. (2012). *Aesthetic Science: Connecting Minds, Brains, and Experience*. Oxford University Press, New York.

148.

Simaika, J.P. & Samways, M.J. (2010). Biophilia as a universal ethic for conserving biodiversity. *Conserv Biol*, 24, 903-906.

149.

Smith, R.J., Veríssimo, D., Isaac, N.J.B. & Jones, K.E. (2012). Identifying Cinderella species: uncovering mammals with conservation flagship appeal. *Conservation Letters*, 5, 205-212.

150.

Smyth, J.C. (2006). Environment and education: a view of a changing scene. *Environmental Education Research*, 12, 247-264.

151.

Soga, M. & Gaston, J.K. (2016). Extinction of experience: the loss of human–nature interactions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14, 94-101.

152.

Southon, G.E., Jorgensen, A., Dunnett, N., Hoyle, H. & Evans, K.L. (2017). Biodiverse perennial meadows have aesthetic value and increase residents' perceptions of site quality in urban green-space. *Landscape and Urban Planning*, 158, 105-118.

153.

Srivastava, D.S., Cadotte, M.W., MacDonald, A.A., Marushia, R.G. & Mirotchnick, N. (2012). Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecol Lett*, 15, 637-648.

154.

Sütterlin, C. (2003). From Sign and Schema to Iconic Representation. In: *Evolutionary Aesthetics* (eds. Volland, E & Grammer, K). Springer.

155.

Swaffield, S.R. & McWilliam, W.J. (2013). Landscape aesthetic experience and ecosystem services. In: *Ecosystem services in New Zealand – conditions and trends*. (ed. Dymond, JR). Manaaki Whenua Press Lincoln, New Zealand, pp. 349-362.

156.

Swonke, B. (2000). Visual Preferences and Environmental Protection: Evolutionary aesthetics applied to environmental education. *Environmental Education Research*, 6, 259-267.

157.

Taquet, M. & Diringer, A. (2007). *Poissons de l'océan Indien et de la mer Rouge*. Quae.

158.

Tilman, D., Isbell, F. & Cowles, J.M. (2014). Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471-493.

159.

Tittensor, D.P., Mora, C., Jetz, W., Lotze, H.K., Ricard, D., Berghe, E.V. *et al.* (2010). Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*, 466, 1098-1101.

160.

Todd, C. (2009). Nature, beauty, and tourism. In: *Philosophical issues in tourism* (ed. Tribe, J). Bristol: Channel View Publications., pp. 154–170.

161.

Ulrich, R.S. (1984). View through a window may influence recovery from surgery. *Science (New York, N.Y.)*, 224, 420-421.

162.

UNEP (2006). *Marine and Coastal Ecosystems and Human Well-Being: A Synthesis Report Based on the Findings of the Millennium Ecosystem Assessment*. UNEP, Nairobi, Kenya.

163.

van Zanten, B.T., Zasada, I., Koetse, M.J., Ungaro, F., Häfner, K. & Verburg, P.H. (2016). A comparative approach to assess the contribution of landscape features to aesthetic and recreational values in agricultural landscapes. *Ecosystem Services*, 17, 87-98.

164.

Verissimo, D., MacMillan, D.C. & Smith, R.J. (2011). Toward a systematic approach for identifying conservation flagships. *Conservation Letters*, 4, 1-8.

165.

Veron, J.E.N. (2000). *Corals of the World*. Australian Institute of Marine Science and CRR Ald Pty Ltd.

166.

Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.

167.

Wong, C.P., Jiang, B., Kinzig, A.P., Lee, K.N. & Ouyang, Z. (2015). Linking ecosystem characteristics to final ecosystem services for public policy. *Ecol Lett*, 18, 108-118.

168.

Wright, J., Symstad, E., Bullock, J.M., Engelhardt, K., Jackson, L. & Bernhardt, E. (2009). Restoring biodiversity and ecosystem functioning: will an integrated approach improve results? In: *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing* (eds. Naeem, S, Bunker, DE, Hector, A, Loreau, M & Perrings, C). Oxford University Press New York.

169.

Yang, B.E. & Terry, J.B. (1992). A Cross-Cultural Comparison of Preferences for Landscape Styles and Landscape Elements. *Environment & Behavior*, 24, 471-507.

170.

Zupan, L., Cabeza, M., Maiorano, L., Roquet, C., Devictor, V., Lavergne, S. *et al.* (2014). Spatial mismatch of phylogenetic diversity across three vertebrate groups and protected areas in Europe. *Divers Distrib*, 20, 674-685.

LISTE DES PUBLICATIONS ET MANUSCRITS

- (1) ANNEXE A : Tribot, A.S., Deter, J., Mouquet, N. Integrating the aesthetic value of landscapes and biological diversity. Submitted to *Conservation Letters* in July 2017.
- (2) ANNEXE B : Tribot, A.S., Carabeux, Q., Deter, J., Claverie, T., Villéger, S., Mouquet, N. Beauty and the beast: confronting species aesthetics to ecological functions. *Science Advances*, in review.
- (3) ANNEXE C : Tribot, A.S., Mouquet, N., Villéger, S., Raymond, M., Hoff, F., Boissery, P., Holon, F., Deter, J. Taxonomic and functional diversity increase the aesthetic value of coralligenous reefs. *Scientific Reports*, 6:34229. DOI: 10.1038/srep34229.
- (4) ANNEXE D : Tribot, A.S., Deter, J., Claverie, T., Villéger, S., Mouquet, N. Does the diversity of a reef fish community affect its aesthetic value? *In prep for Conservation Biology*.

ANNEXE A

Integrating the aesthetic value of landscapes and biological diversity

Journal:	<i>Conservation Letters</i>
Manuscript ID	Draft
Manuscript Type:	Reviews
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Tribot, Anne-Sophie; CNRS, MARBEC - UMR 9190 IRD-CNRS-UM-IFREMER Mouquet, Nicolas; CNRS, MARBEC-UMR 9190 IRD-CNRS-UM-IFREMER Deter, Julie; Université de Montpellier, ISEM-UMR 5554 CNRS-UM-IRD; Andromède Océanologie
Keywords:	Aesthetic preferences, Aesthetic value, Biodiversity, Community Ecology, Conservation of ecosystems, Ecological Functioning, Ecosystem Services, Human well-being, Landscape aesthetics, Landscape ecology
Abstract:	As a cultural ecosystem service, the aesthetic value of landscapes contributes to human well-being, but studies linking biodiversity and ecosystem services generally do not account for this particular services. The congruence between the aesthetic perception of landscapes and the direct measure of ecological value remains thus poorly understood. Here, we describe the conceptual background, current methodologies and future challenges of landscape aesthetics. We highlight the methodological gaps between the assessment of landscape aesthetics and biological diversity. Particularly we highlight the challenges associated with integrating the scales of human perception and the scale at which landscape and its biodiversity components are described. To better integrate aesthetic value and biodiversity, we propose to combine the study of aesthetics and the understanding of ecological function at both the species and landscape levels. This approach, based on both the aesthetic experience and the recognition of ecological functioning by the general public, will help to change our culture of nature and promote ecologically oriented conservation policies.

ABSTRACT

As a cultural ecosystem service, the aesthetic value of landscapes contributes to human well-being, but studies linking biodiversity and ecosystem services generally do not account for this particular services. The congruence between the aesthetic perception of landscapes and the direct measure of ecological value remains thus poorly understood. Here, we describe the conceptual background, current methodologies and future challenges of landscape aesthetics. We highlight the methodological gaps between the assessment of landscape aesthetics and biological diversity. Particularly we highlight the challenges associated with integrating the scales of human perception and the scale at which landscape and its biodiversity components are described. To better integrate aesthetic value and biodiversity, we propose to combine the study of aesthetics and the understanding of ecological function at both the species and landscape levels. This approach, based on both the aesthetic experience and the recognition of ecological functioning by the general public, will help to change our culture of nature and promote ecologically oriented conservation policies.

INTRODUCTION

Landscape aesthetic value is considered a cultural ecosystem service that contributes to quality of life, health or vitality by providing inspiration, harmony and peace (MEA 2005). However, the aesthetic value of landscapes has not yet been fully integrated into current attempts to link biodiversity and ecosystem services (ESs); instead, these studies mainly focus on provisioning or regulating services (Silvertown 2015). Even if economic and monetary values are essential to our society, socio-cultural values, such as aesthetic, should also be central in our motivations to preserve natural environments (Silvertown 2015). Aesthetic landscapes can indeed be used as environmental educational tools to motivate public support for ecosystem protection (Daniel *et al.* 2012). Thus, assessing the aesthetic value of landscapes and identifying its attributes is an important academic and policy issue that should be fully integrated into landscape management and ecological conservation (Swaffield & McWilliam 2013).

Biodiversity: the missing element from landscape aesthetics

Aesthetic value can be linked to the physical and ecological properties of landscapes (Swaffield & McWilliam 2013), and to management practices (Scholte *et al.* 2015). Historically, greater emphasis has been placed on general landscape patterns, mostly structural aspects, in relation to human perceptual processes and affective reactions. While the relationship between the aesthetic and "naturalness" of landscapes has been recognized (Gobster *et al.* 2007), the definition of naturalness remains vague (Fry *et al.* 2009), especially because it is related to human perception and not based on clear biophysical assessment of ecological processes.

Instead, the concept of "ecological value" provides a more operational framework to link landscapes attributes with biological diversity and ecosystem properties (de Groot *et al.* 2010). Various metrics have been proposed to measure biodiversity (taxonomic, functional and phylogenetic), and there is a considerable amount of empirical and experimental evidence supporting its relationship with ecosystem functioning (Tilman *et al.* 2014). Efforts have also been made to integrate ESs into this framework, but mainly by focusing on provisioning and regulating services (Cardinale 2012) without considering the social and cultural aspects of the human-nature relationship (Daniel *et al.* 2012; Wong *et al.* 2015). Biodiversity has thus yet to be linked to landscape aesthetics at the same level that it has been linked to ecosystem

functioning and services (Wong *et al.* 2015). For aesthetic value to be considered as a key ES, this connection should be thus emphasized (Daniel *et al.* 2012).

Ecological aesthetics as the potential to provide the framework needed to integrate the different ecological scales into the landscape aesthetics perspective (Fig. 1, Gobster *et al.* 2007). The aim of this review is to provide a brief description of this emerging field and its main concepts, current methodologies and future challenges. In particular, we highlight the methodological gaps between the assessment of landscape aesthetic value and biological diversity and address the importance of promoting an aesthetic of ecological function based on the recognition of both ecological functioning (i.e., the functions of organisms and ecosystems processes) and aesthetic experience.

DEFINING AESTHETICS

Aesthetics has different meanings depending on the discipline in which it is defined. It is related to the human ability to judge objects from many perspectives, i.e., in terms of emotions, practical use, rarity, and experience (Shimamura & Palmer 2012). When this affective response is positive, it generates pleasure, which can particularly be felt through the observation of beauty (defined as a characteristic of the observed object (Chatterjee 2014).

Philosophical basis

In philosophy, aesthetics focuses on perceptions and senses, and Baumgarten introduced the concept in 1750 as "the science of sensory knowledge." In classical aesthetic theory, as expressed, for example, by Boileau (1674), "beauty" is conceived in terms of harmony, symmetry, order and measure. Aesthetics is here defined by the characteristics of the observed object, i.e., from the perspective of the "transmitter". In contrast, Hume (1757) suggests that beauty is not an inherent quality of things but only exists in the mind contemplating them and is modulated by education and human nature. He defines beauty as a projection of the pleasure produced by an object. Similarly, Kant (1790) defines the "aesthetics of reception," which is a judgment based on subjective feelings. These two views are complementary and are the basis of the modern approach that defines aesthetics from the transmitter or receiver point of view (Fig. 1).

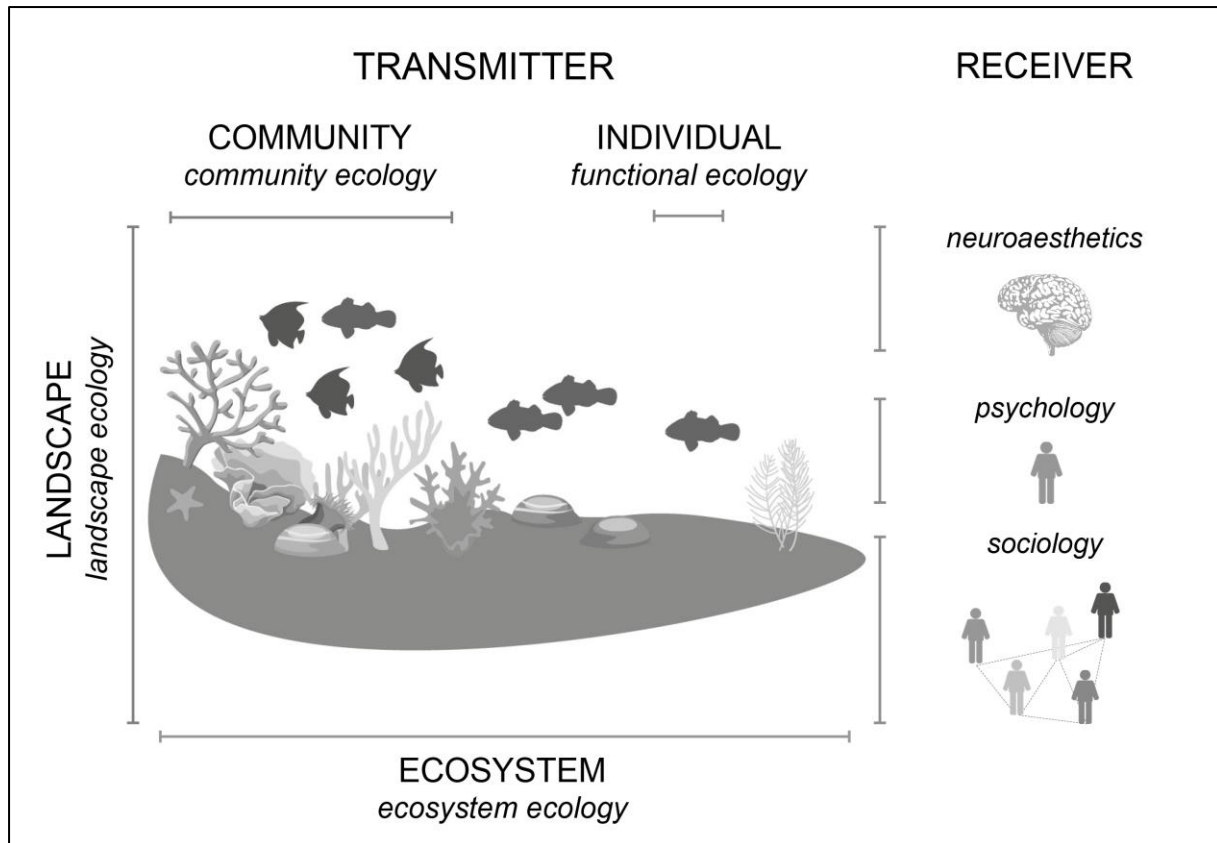


Figure 1: The three levels of “ecological aesthetics”. The different scales of ecological organization including species-level traits; a community composed of several species; an ecosystem, including its biophysical features; and a landscape, which is defined as an area that expresses the interrelationships between anthropic and natural factors. Human perception and aesthetic experience may vary according to these organizational scales and the level at which the human brain integrates information about the landscape. (The vectors used in this figure are from Vecteezy.com and commons.wikipedia.org).

Neuroaesthetics

Neuroaesthetics defines the aesthetic properties of objects (transmitters) that lead to the aesthetic experience in the observer brain (receiver) (Chatterjee 2014). Particularly, the processing fluency theory of aesthetic pleasure (Reber 2004) integrates these properties in a common framework and links pleasure to the fluency with which information flows through the cognitive system; people prefer objects that they can easily perceive (Reber 2004). For example, repeated patterns are considered

aesthetic because their predictability increase the speed at which they can be analyzed by the brain (Fig. 2). This theory also integrates the sociological backgrounds of observers through the "mere exposure effect", a psychological phenomenon by which people develop preferences for familiar things (Reber 2004), further explaining why repetition can lead to aesthetic pleasure.

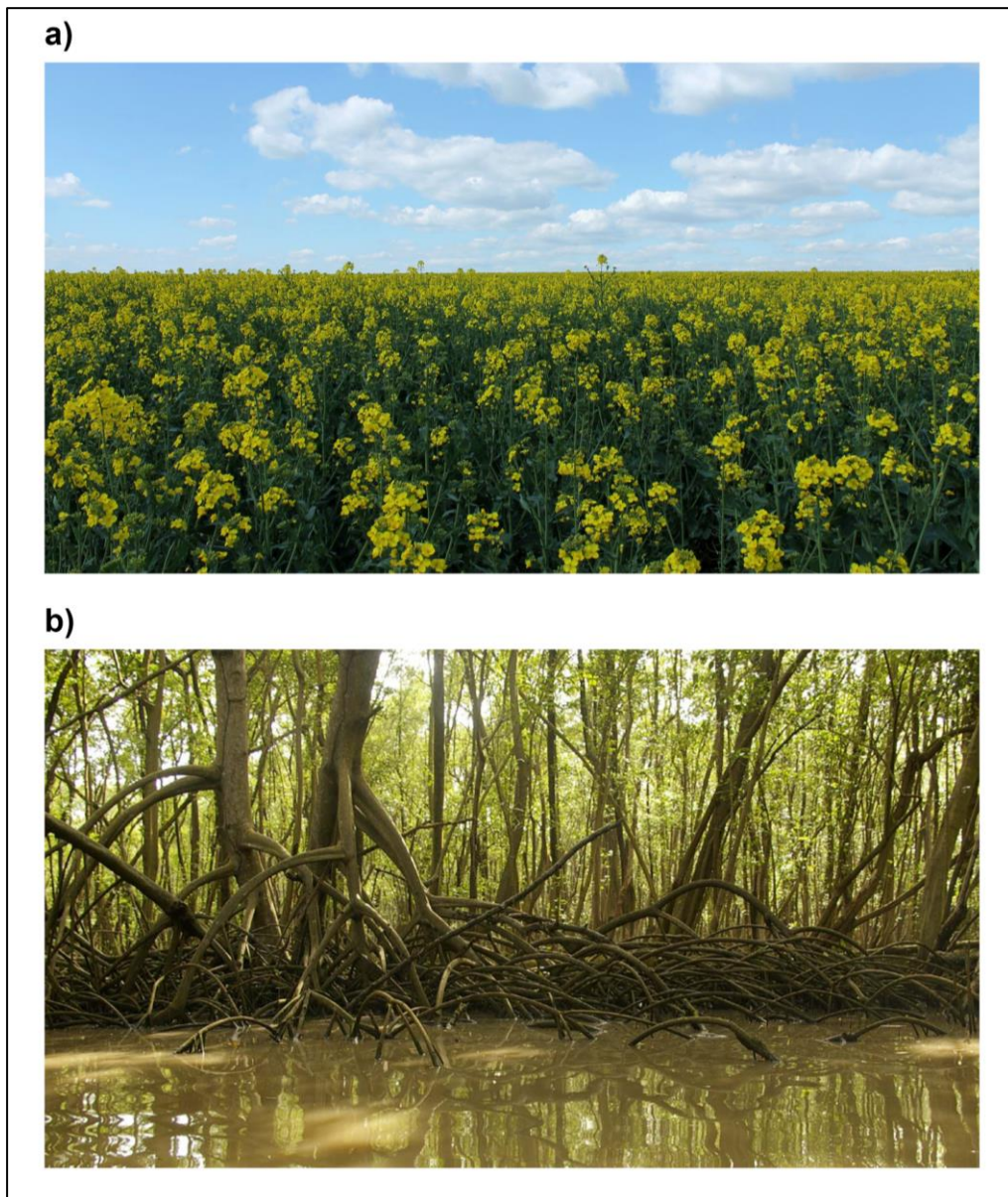


Figure 2: Agricultural vs. natural landscapes. Following the processing fluency theory of aesthetic pleasure (Reber 2004), an agricultural landscape (a) with low biodiversity can be perceived as aesthetic because of its symmetry, contrasting patches and

repeated patterns, but a mangrove landscape with high biodiversity (b) may be perceived as less aesthetic because of its visual complexity and disorder. Photo © (a) Guilhem Long and (b) Johan Housset, www.onf.fr/martinique - ONF Martinique. Evolutionary psychology

In parallel with neuroscience, evolutionary psychology (especially “evolutionary aesthetics”) suggests that aesthetic preferences have emerged through natural selection (Kaplan 1989). For example, the evolution of aesthetic preferences was linked to the evolution of visual characters and sexual attractiveness (Zahavi 1975); the “handicap principle” suggests that only “good quality” individuals (transmitters) can afford to produce costly extravagant signals (sexual characters) and are thus preferred by receivers for mating (Zahavi 1975). Beyond sexual selection, aesthetic preferences may also play a role in survival (Kaplan 1989). Throughout their evolutionary history, humans have been selected to be extremely proficient at gathering and processing information from their environment (Kaplan 1989); landscape aesthetic preferences provide simple and reliable information about environmental quality (Kaplan 1989; Gobster *et al.* 2007).

Landscape aesthetics

Landscape aesthetics is defined as the enjoyment and pleasure felt through the observation of environmental scenery (Swaffield & McWilliam 2013), or according to the ES framework, as the “aesthetic benefits people receive through their senses and interactions with landscapes” (Swaffield & McWilliam 2013). These definitions can be divided into two complementary approaches: (i) the transmitter approach, which is linked to the intrinsic value of a landscape as assessed by the biophysical characteristics that stimulate an aesthetic response (Fry *et al.* 2009), and (ii) the receiver approach, which describes the landscape through the lens of human perception (Daniel *et al.* 2012), i.e., the cognitive processes measured by neuroaesthetics, the psychological interpretation of emotions and the sociological integration of cultural backgrounds (Bourassa 1991; Mūderrisoglu & Gultekin 2013; Chatterjee 2014). These two approaches generally use metrics calculated from visual materials (mainly photos and maps) and supplemented by surveys of the general public experts, or stakeholders. For instance, stakeholder might have stronger preferences for particular landscapes such as forests, as they harbor biodiversity that deserve protection (Nordén *et al.* 2017).

LINKING LANDSCAPE AESTHETICS AND ECOLOGICAL VALUE

What has been done so far?

Landscape aesthetic studies combine mathematical descriptions of landscapes with human perception metrics, and most of these investigations have found a positive correlation between aesthetic preferences and ecological quality or ecological value (Fig. 3, Gobster et al. 2007). For instance, Dramstad et al. (2006) found significant, positive correlations between aesthetic preference and spatial indicators of landscape structure, such as the number of habitat patches. In these studies, measures of ecological value (Fig. 4) is indirect and estimated by physical metrics, such as land cover diversity, patch diversity, and the richness and evenness of landscapes components (Fry et al. 2009). They suppose that landscape structural heterogeneity (SupTable 1) corresponds to high habitat diversity and thus to higher biological diversity (Walz 2011). The concept of “naturalness,” which refers to an “index describing how close a landscape is to a natural state” (Fry et al. 2009), is also used but without a connection to classical metrics of biodiversity and ecosystem functioning (Fig. 4, SupTable 2).

Studies linking the aesthetic perception of landscapes, or more generally cultural values such as well-being or mental health, to ecological value are also emerging (Dallimer et al. 2012; Lindemann-Matthies & Marty 2013; Tribot et al. 2016; Cox et al. 2017; Southon et al. 2017; van Riper et al. 2017). However, most of these studies focus on species richness or species abundance to link ecological value to aesthetic value, yet it is now acknowledged that functional traits rather than species number are better predictors of ecological value (Reiss et al. 2009). Moreover, species richness is not necessarily a significant predictor of aesthetic preference itself, because some species are visually difficult to differentiate, while people seem to better respond to combinations of functional traits (e.g. color, shape) (Hula & Flegr 2016; Graves et al. 2017).

Connecting landscape aesthetics to community ecology and ecosystem functioning thus poses methodological and conceptual challenges that must be addressed to create ecologically oriented landscape aesthetics. In the following sections, we propose possible directions to better assess the links between landscape aesthetics, biodiversity and ecosystem functioning.

a)



b)



Figure 3: Healthy vs. degraded ecosystems. (a) A healthy coralligenous reef with high biodiversity might be perceived as more aesthetic than (b) a degraded coralligenous reef with lower biodiversity (colonized here by filamentous algae). Photos © Laurent Ballesta for Andromède Océanologie.

Landscape aesthetics		Biodiversity & Ecosystem	
Landscape ecology	Ecological value	Biodiversity	Community ecology
	<i>Landscape complexity</i>: Diversity, richness of landscape elements and features (a) <i>Diversity of land cover</i>: Diversity and evenness indices based on the number of different land covers per view (a) <i>Vegetation percent cover</i>: Percentage of landscape covered by vegetation (b), (c) <i>Naturalness</i>: Closeness of the landscape to a preconceived natural state (d)	<i>Taxonomic diversity</i> (TD): Number of species, Abundance, Richness, Evenness within the biotic community <i>Phylogenetic diversity</i> (PD): Phylogenetic distances between each pair of species of the biotic community (g) <i>Functional diversity</i> (FD): Species traits, Functional Richness of the biotic community. Functional Evenness, Number of functional groups. (h), (i)	
Geography	Elements	Ecosystem functioning	Functional ecology
	<i>Man-made elements</i>: e.g. typical houses, roads, industries, etc. (b) <i>Amount of water</i>: No water, river, lake, sea (b)	<i>Indirect measures</i>: Many ecosystem processes are correlated with TD, FD and PD (g), (h) <i>Examples</i>: <i>the nitrogen pools in grasslands' soils and their resistance to drought increase with plant functional richness (h)</i> <i>the recycling of organic matter in aquatic ecosystems increase with insect PD (g)</i> <i>plants productivity increases with mycorrhizal PD (g)</i>	
Psychology	Cultural value	Direct measures : Total biomass, primary production, soil nutrient recycling, fluxes of carbon and nitrogen, etc. (j), (k)	Ecosystem science
	<i>Historical importance</i>: Historical continuity and historical richness, amount and diversity of cultural elements (d) Emotions and feelings <i>Excitement</i>: Feeling of excitement (exaltation) (e) <i>Tranquility</i> : Feeling of tranquility (peacefulness) (f)		

Figure 4: Assessment of landscape aesthetics, biodiversity and ecological functioning. Left Panel: landscape aesthetics are evaluated either indirectly, by measuring landscape characteristics (in landscape ecology and geography), or directly, by the perception of the observer (in geography and psychology). The first metrics are based on mathematical analyses of images and assign ecological value through landscape complexity, land cover diversity (Ode et al. 2008), vegetation cover (Arriaza et al. 2004; Cenzig 2014) or naturalness (Fry et al. 2009). The presence/absence of particular elements in the landscape, such as the occurrence of water or man-made elements, is also used (Arriaza et al. 2004). The second set of metrics are based on human perception (i.e., cognitive and psychological aspects of aesthetic experience), such as cultural value (Fry et al. 2009) and emotions (Beza 2010; de Groot et al. 2010), and are generally assessed by photographic surveys. Right panel: assessment of biodiversity and ecosystem functioning. Biodiversity is mostly estimated by three complementary measures: i) taxonomic diversity, which measures species richness; ii) phylogenetic diversity, which quantifies the evolutionary history of species assemblages (Srivastava et al. 2012); and iii) functional diversity, which reflects the diversity of morphological,

physiological and ecological traits (Díaz 2001; Villéger 2008). These three biodiversity indices have been shown to be related to the functioning of ecosystems and the services they provide to humanity (Srivastava et al. 2012, Tilman et al. 2014). In particular, functional and phylogenetic diversity are known to play key roles in increasing community stability, biomass or nutrient stores (Hooper 2005; Tilman et al. 2014). Ecosystem functioning can thus be assessed by either directly measuring ecosystem processes, such as primary production or soil nutrient recycling, or using functional and phylogenetic diversity as proxies for the efficiency of ecosystem processes. References: see Sup Table 3.

Quantitative assessment of the perception of landscape aesthetics

Integrating the biodiversity metrics used in community ecology (Fig. 4, Sup Table 2) should be a top priority in the assessment of landscape aesthetics. For example, Haas et al (2015) found significant relationship between mean bacterial cell abundance and mean aesthetic value of tropical coral reefs (Fig. 5a, b). In this study, aesthetic value was computed using machine learning algorithms based on 109 features including colorimetric, contrast and brightness values and distributions. Tribot et al. (2016) assessed the taxonomic and functional diversities of benthic biological communities from 338 Mediterranean coralligenous reefs quadrats. In parallel aesthetic scores were obtained for each quadrats using random pairs photo-questionnaire. They found a positive relationship between biodiversity metrics and aesthetic values (e.g. Fig. 5c) and identified the most preferred species groups (corals and gorgonians, red algae, and sponges; Fig. 5d).

Linear regressions were then computed between biodiversity metrics and aesthetic values, and showed positive relationship (e.g. Fig. 5c). They also identified the most preferred species groups in each of the 339 photos using a questionnaire. Corals and gorgonians, red algae, and sponges were the most frequently preferred groups (Fig. 5d). When compared with the bisector of the observed coverages/preferred frequencies in each quadrats, gorgonians and corals was actually the most preferred group (Fig. 5d).

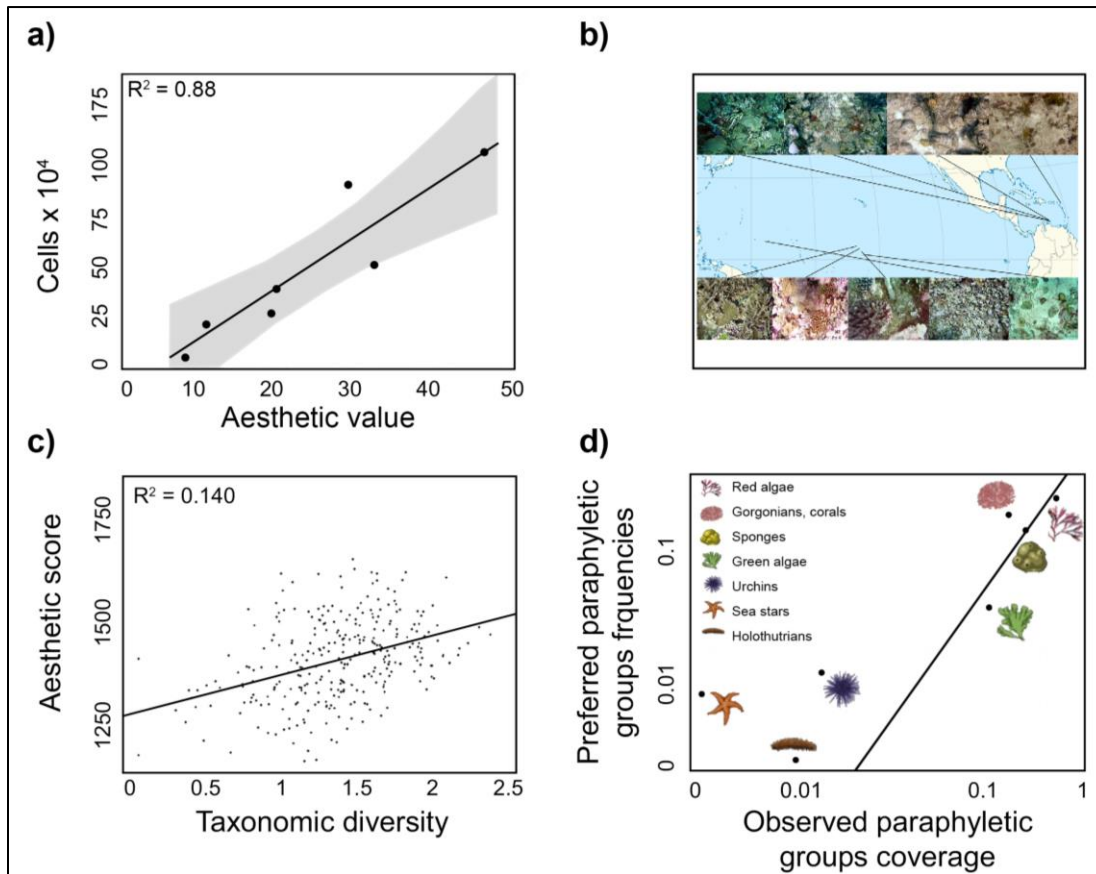


Figure 5: Two examples of relationships between aesthetic value of submarine ecosystems and **(a)** the mean bacterial cell abundance (in **(b)** Pacific tropical and Caribbean coral reefs), **(c)** the taxonomic diversity of Mediterranean coralligenous reefs (measured on 339 Mediterranean coralligenous reefs quadrats by 1260 observers during a photo-questionnaire). **(d)** Relationship between observed coverages and preferred frequencies for different species groups. The vertical axis represents the preferred total frequencies according to observer's declarations (in the questionnaire) and the horizontal axis represents the observed total coverages in quadrats. Black lines represent the bisectors. Figures (a) et (b) modified from Haas et al. (2015) and (c) and (d) from Tribot et al. (2016).

While quantitative measures of biodiversity can be obtained from biodiversity surveys, quantifying subjective human evaluations of landscape beauty is more challenging. Landscape preferences are studied by scientists from many different disciplines, and while they are all - based on a "perception-based approach", they are very heterogeneous (Schaich 2010), and their results are difficult to transpose (van Zanten *et al.* 2016). Among the most common methods to assess landscape

preferences, photographic surveys are generally used by submitting semantic scales to the observers but such scales are, by definition, qualitative and dependent on the background of the researcher. Thus, providing a quantitative measurement of aesthetic preferences is a real challenge, and one promising direction is to rationalize and randomize the evaluation process. To this end, a large collection of photos can be used, of which a small subset of random pairs of photos can be presented to an observer, who only must select which of the two proposed photos he/she prefers. After a large number of photo pairs have been presented (when the pool of observers is large enough), an algorithm called “Elo”, which is traditionally employed in chess matches (Elo 2008), can be used to rank all of the photos (Tribot *et al.* 2016), thus providing a quantitative “aesthetic score” for each photo. These aesthetic scores can then be easily correlated to any other ecological or landscape metric computed at the same spatial scale. After comparing correlations between the observed data and null models generated with random data, it is possible to determine the statistical significance and robustness of the observed relationships. The same protocol could be easily applied using other visual vectors. For example, computer simulations are increasingly used to recreate landscapes images with standardization and control over the visual elements present (Patterson *et al.* 2017).

Public Participation Geographic Information Systems (PPGIS) are also used to understand and characterize landscape preferences by using non-expert spatial information (Brown & Kyttä 2014). A promising way to widely implement this method is the use of social media that can reveal relationships with landscapes, human practices, and value of landscape features (Oteros-Rozas *et al.* 2017). However, such methods still lack of an evaluation framework that can be applied widely to reveal the effectiveness of PPGIS on policy decisions (Brown & Kyttä 2014).

Scaling issues in measuring ecological value

Aesthetic ecology aims to connect humans with ecological phenomena, but the scales at which landscape and ecological attributes are measured might be problematic (Fig. 2). Because human perception can incorporate a large amount of visual information into a single aesthetic judgment, it seems feasible to evaluate the aesthetic value of entire sites using standardized photos, but this is not true in regard to ecological values. The definition of ecosystem is still under debate (Currie 2016), so how can we evaluate the ecological value of a grassland, reef or forest at the scale of human perception? Such an evaluation would need to aggregate data from very different sources (Currie 2016), such as species richness, trophic composition, carbon

storage, and nutrient fluxes (among others), which are often not available at the ecosystem scale. In fact, most ecological value indicators are based on indirect clues such as the presence of a particular set of species, a so-called “umbrella species” (Roberge & Angelstam 2004), or more sophisticated biological indicators that use, e.g., biomass, the number of interactions per species, or productivity (Boldt *et al.* 2014). However, these data are rarely available, and the most parsimonious way of evaluating ecological value remains to evaluate species richness and diversity of ecological traits (Functional diversity, Fig. 4). To this end, using the total phylogenetic distance among species in a particular landscape might also be an interesting direction because phylogenetic diversity estimates the functional space of a community and thus, indirectly, ecosystem functioning (Srivastava *et al.* 2012).

Scaling issues in perception assessment

A challenging issue remains to understand how the human mind integrates visual information when analyzing a landscape (Fig. 2); are preferences related to a combination of different types of information perceived at a fine scale, or are they subjected to large-scale averaging? Additionally, how are biotic components perceived at various levels of organization? Traditionally, landscape aesthetic studies define the scale at which humans perceive a landscape as the “perceptible realm”, which is the result of a combination of different biotic and abiotic processes (Gobster *et al.* 2007). Because this “perceptible realm” is relatively large (an entire landscape), the aesthetic perception of finer scales (e.g., a portion of a landscape or an individual species) has remained relatively unexplored, but recent studies have shown that landscape elements, such as species, are important to our perception of nature. For instance, Hula and Flegr (2016) found that radially symmetrical flowers with low complexity and sharp contours were preferred, while at an intermediate scale, Cox and Gaston (2015) found that urban households preferred garden with high birds species richness rather than garden with high number of individuals from the same bird species. Connecting these studies with neuroaesthetic approaches would aid our understanding of how the human brain processes visual complexity. The way this information is perceived can be addressed by using eye-tracking experiment, for example by comparing the visual impact of different landscape features, based on photographs or computer simulations (Dupont *et al.* 2016). Along this line, multiscale and fractal analyses of biodiversity in complex landscapes might reveal interesting patterns (Gaucherel 2007). Solving these puzzles will necessitate an exhaustive evaluation of the biotic components of entire

landscapes along with a parallel evaluation of human aesthetic perception at different spatial and ecological scales.

Linking the transmitter to the receiver

When accurate measures of landscape aesthetics and ecological values (the “transmitter”) are available, they can be compared with human perception (the “receiver”) and interpreted in evolutionary and sociological contexts. For instance, a positive correlation between landscape aesthetics and ecological values has been interpreted within an evolutionary framework, which states that humans seek beneficial habitats with ecological features and processes that are essential to their survival and well-being (Kaplan 1989). Junker and Buchecker (2008) found that aesthetic preferences for rivers were highly correlated to their eco-morphological quality, i.e., the structural state of the river as a proxy of ecological value. However, aesthetic experiences are sometimes irrelevant to ecological function (Gobster *et al.* 2007). Swamps, for example, present a very high ecological value but also clear risks to humans (i.e., disease agents linked to stagnant waters; and are thus rarely perceived as beautiful. Processes associated with decomposition also provide good examples of the disconnection between human perception and ecological values. Indeed, our aesthetic judgment, which has an evolutionary origin, is mainly driven by short-term survival needs and is not necessarily a function of global ecological cycles (Swonke 2000). For instance, Hagerhall (2000) showed that “well-maintained pastures” (which are not ecologically viable ecosystems) were preferred to “wild nature scenes” because the perception of human influence over a landscape leads to a feeling of safety.

Human aesthetic preferences are partially determined by evolutionary processes but are also influenced by the sociological context including environmental experiences (Bourassa 1991). Bourassa (1991) proposed an integrative model of perception, dealing with biological, cultural and individual dimensions of landscape preference. He particularly pointed out the importance of individual creativity and personal strategies in landscape aesthetics. For instance, knowledge and experience lead to a better understanding of ecological phenomena, including both living and non-living elements (Parsons & Carlson 2008), and enhance the aesthetic experience (Callicott 2003). Thus, the interpretation of the relationship (or the absence of a relationship) between aesthetic preference and ecological value must be viewed through the lens of the cultural dimensions that are involved in the aesthetic experience. For example, Müderrisoglu and Gultekin (2013) showed that the context in which children grow up had a strong effect on their appreciation of landscapes; children from

rural areas preferred rural landscape, whereas children from urban areas preferred human-built locations.

These results highlight that experience with nature and feeling connected to the environment influence the link between aesthetic preferences and biodiversity and demand that ecology, evolutionary biology, and neuroaesthetics, as well as sociology and psychology, to be better integrated when evaluating the aesthetic components of landscapes.

DISCUSSION

Understanding to enjoyment, towards an aesthetics of ecological function

Ecological aesthetics aims to explore the relationship between aesthetic and ecological values (Gobster *et al.* 2007). It is based on human engagement with the natural environment coupled with an understanding of environmental function (Jorgensen 2011). As explained above, a major component of aesthetics is the link between a transmitter approach (a focus on the intrinsic characteristics of objects) and a receiver approach (a focus on objects as perceived by the observer). Neuroscience, as well as psychology and sociology, are the lenses through which we can understand this relationship, and in turn, this understanding will enable the optimization of conservation strategies and landscape management. The concept of “functional beauty,” of which the main tenet can be summarized as that which can be recognized, used and understood is more greatly appreciated, has been used to explain the aesthetic appreciation of art as well as architecture, design and nature (Parsons & Carlson 2008). Similarly, an “aesthetics of ecological function” link the aesthetic pleasure of landscape perception to the comprehension of ecological functioning, based on organism’s functions and ecosystem processes.

Defining the aesthetics of ecological function requires adequate scientific measures of the relationship between landscape aesthetic perception and ecological value. Furthermore, it opens educational opportunities because aesthetic preferences depend on the experiences, knowledge and uses of landscapes by observers (Jorgensen 2011). Understanding the functions of the various perceptible elements within an ecosystem may indeed render it more unified to an observer and thus more aesthetic (Callicott 2003), and the understanding of ecological functioning acquired through education or experience can potentially reinforce or even create this positive relationship (Gobster *et al.* 2007). For instance, while our neurological mechanisms

(processing fluency) make us less likely to appreciate a mangrove because of the chaotic geometry of the aerial roots (Fig. 3), integrating the aesthetics of ecological function compels us to appreciate the importance of these roots, which are an adaptation to a low-oxygen environment, and thus enhances our aesthetic perception of this apparently “messy” landscape (Parsons & Carlson 2008). Given the urgent need to engage society in conservation efforts, this highlights the importance of education in the promotion of a better convergence of aesthetics and ecology (Fig. 6), including improved theoretical knowledge as well as in situ observations and experiences.

Thus, understanding ecological functioning and biodiversity has the potential to reinforce our aesthetic experience (Gobster *et al.* 2007) and our social motivation to conserve biological diversity. In turn, this will lead to the maintenance of ecosystem functioning and, ultimately, to securing ecological services for humanity (Daniel *et al.* 2012). Therefore, linking function and beauty has the potential to create a virtuous circle in a collective, conservation-based aesthetic loop (Fig. 6). A promising example of the positive feedback between aesthetic value and biodiversity has been described by Hale *et al.* (2005), who found that avian species diversity significantly increased in locations that adopted aesthetic landscape planning.

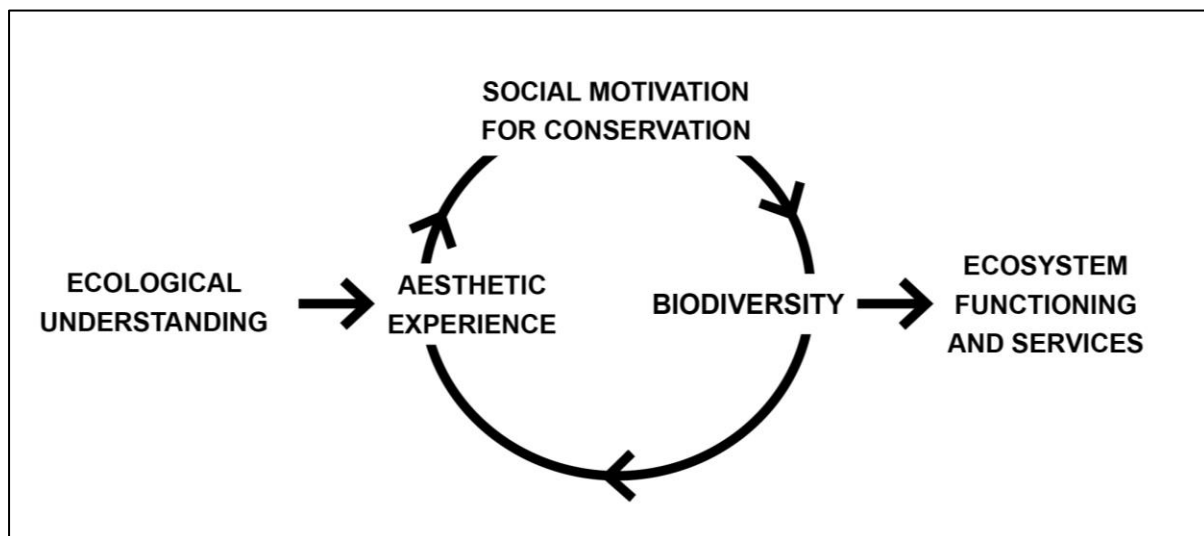


Figure 6: The role of knowledge and experience in the virtuous loop linking aesthetic value, conservation and biodiversity. Knowledge and experience enhance the aesthetic value of landscapes through the recognition of ecological functioning; landscapes perceived as aesthetic are more likely to be protected. Conservation planning increases the biodiversity of ecosystems, and biodiversity improves ecosystem functioning and services and increases the aesthetic experience, which, fed by knowledge and experience, further increases the social motivation for conservation, and so on.

Scaling down to the species level

Separation between function and aesthetics disconnect human aesthetic preferences from ecological sustainability. This is, for example, one of the caveats with zoos, which present a biased representation of nature to the general public (Frynta *et al.* 2010). Despite the use of “beautiful” species by some zoos to intentionally promote conservation programs through public education, it has been shown that their impact on visitor behavior is low because people spend more time observing animals than learning about them (Ryan & Saward 2004). Similarly, flagship umbrella species are intended to promote public awareness and to raise funds for conservation, as well as provide protection for co-occurring species (Roberge & Angelstam 2004). However, the usefulness of umbrella species to protect other taxa assemblages is still debated (Roberge & Angelstam 2004; Kalinkat *et al.* 2017).

Conversely, the least attractive species represent an ‘overlooked diversity’, essential to the functioning of ecosystem, they question our intimate motivation to conserve biodiversity and urge for a better understanding of our emotional connections to nature, based on aesthetic perception. There is thus an increasing need for a renewed conservation policy that integrate neglected biodiversity for its contribution to ecosystem functioning (Cardinale 2012). This need goes beyond the biases of the general public as even researchers publish more studies of beautiful terrestrial mammals than ugly ones (Fleming & Bateman 2016), $N = 331$ species). We are not arguing against zoos (which have strong educational potential) or against the use of emblematic species to promote biodiversity conservation programs; rather, we argue that connecting people with ecological functioning as a way to link our aesthetic preferences with ecological value per se is urgently needed. For instance, zoos could show more realistic natural systems, including those of endangered and ugly species, with an emphasis on the functions of these species, including the unattractive ones. This would be crucial to develop operational conservation programs based on a good understanding of human perception of ecosystems. Increasing public knowledge and understanding the ecological roles of species (Jacobson 2006) could create a positive aesthetic ecological experience (Monroe *et al.* 2007; Parsons & Carlson 2008) that might even trigger emotional learning feedbacks (LaBar & Cabeza 2006) modifying deeply our cultural bias.

CONCLUSION

Aesthetic value of landscapes and biodiversity is directly relevant to the general public and could be at the forefront of conservation biology. Understanding its origins implies to combine elements of sociology, psychology, neurology and ecology. Researches in landscape aesthetic are growing but still lack connection with classical descriptors of community and ecosystem ecology to become fully operational. This integration will need to combine the scales at which human integrate ecological information and the scales at which landscapes components are measured. Human aesthetic judgment is a complex behavior where cultural background plays a central role. Linking our aesthetics with conservation priorities will need to incorporate this complexity and provide elements of education to adapt our perceptions of nature through the lens of ecosystem functions, including species, communities and ecosystem processes. Thus, it is our cultural approach to nature that must be modified to promote ecologically oriented conservation policies, and we believe that aesthetic ecology will provide the necessary scientific and sociological foundation for this paradigm shift to occur.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the Fondation de France and CNRS for financing this project. We also thank Laurent Ballesta (Andromède Océanologie), Guilhem Long and Johan Housset (ONF Martinique) for providing photographic support as well as Andreas F Haas (San Diego State University) and collaborators for providing Figure 5a. Finally, we are grateful to Sébastien Villéger (CNRS) and Julien Renoult (CNRS) for their informed opinions of this work.

REFERENCES

Boileau N. (1674) *L'Art poétique*.

Boldt J., Martone R., Samhuri J. et al. (2014) Developing Ecosystem Indicators for Responses to Multiple Stressors. *Oceanography* 27, 116-133, doi: 10.5670/oceanog.2014.91.

Bourassa S.C. (1991) *The Aesthetics of Landscape*. Belhaven Press, London, UK.

Brown G., Kyttä M. (2014) Key issues and research priorities for public participation GIS (PPGIS): A synthesis based on empirical research. *Applied Geography* 46, 122-136, doi: 10.1016/j.apgeog.2013.11.004.

Callicott J.B. (2003) Wetland gloom and wetland glory. *Philosophy & Geography* 6, 33-45, doi: 10.1080/1090377032000063306.

Cardinale B.J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., Naeem, S. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59-67, doi: 10.1038/nature11148.

Chatterjee A. (2014) *The Aesthetic Brain: How We Evolved to Desire Beauty and Enjoy Art*. Oxford University Press, New York, NY.

Cox D.T., Gaston K.J. (2015) Likeability of Garden Birds: Importance of Species Knowledge & Richness in Connecting People to Nature. *PLoS One* 10, e0141505, doi: 10.1371/journal.pone.0141505.

Cox D.T.C., Shanahan D.F., Hudson H.L. et al. (2017) Doses of Neighborhood Nature: The Benefits for Mental Health of Living with Nature. *BioScience*, biw173, doi: 10.1093/biosci/biw173.

Currie W.S. (2016) Units of nature or processes across scales? The ecosystem concept at age 75. *New Phytologist* 190, 21-34, doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03646.x.

Dallimer M., Irvine K.N., Skinner A.M.J. et al. (2012) Biodiversity and the Feel-Good Factor: Understanding Associations between Self-Reported Human Well-being and Species Richness. *BioScience* 62, 47-55, doi: 10.1525/bio.2012.62.1.9.

Daniel T.C., Muhar A., Arnberger A. et al. (2012) Contributions of cultural services to the ecosystem services agenda. *Proc Natl Acad Sci U S A* 109, 8812-8819, doi: 10.1073/pnas.1114773109.

de Groot R.S., Alkemade R., Braat L., Hein L., Willemen L. (2010) Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecological Complexity* 7, 260-272, doi: 10.1016/j.ecocom.2009.10.006.

Dramstad W.E., Tveit M.S., Fjellstad W.J., Fry G.L.A. (2006) Relationships between visual landscape preferences and map-based indicators of landscape structure. *Landscape and Urban Planning* 78, 465-474, doi: 10.1016/j.landurbplan.2005.12.006.

Dupont L., Ooms K., Antrop M., Van Eetvelde V. (2016) Comparing saliency maps and eye-tracking focus maps: The potential use in visual impact assessment based on

landscape photographs. *Landscape and Urban Planning* 148, 17-26, doi: 10.1016/j.landurbplan.2015.12.007.

Elo A. (2008) *The Rating Of Chessplayers, Past and Present*. Ishi Press.

Fleming P.A., Bateman P.W. (2016) The good, the bad, and the ugly: which Australian terrestrial mammal species attract most research? *Mammal Review* 46, 241-254, doi: 10.1111/mam.12066.

Fry G., Tveit M.S., Ode Å., Velarde M.D. (2009) The ecology of visual landscapes: Exploring the conceptual common ground of visual and ecological landscape indicators. *Ecological Indicators* 9, 933-947, doi: 10.1016/j.ecolind.2008.11.008.

Frynta D., Liskova S., Bultmann S., Burda H. (2010) Being attractive brings advantages: the case of parrot species in captivity. *PLoS One* 5, e12568, doi: 10.1371/journal.pone.0012568.

Gaucherel C. (2007) Multiscale heterogeneity map and associated scaling profile for landscape analysis. *Landscape and Urban Planning* 82, 95-102, doi: 10.1016/j.landurbplan.2007.01.022.

Gobster P.H., Nassauer J.I., Daniel T.C., Fry G. (2007) The shared landscape: what does aesthetics have to do with ecology? *Landscape Ecology* 22, 959-972, doi: 10.1007/s10980-007-9110-x.

Graves R.A., Pearson S.M., Turner M.G. (2017) Species richness alone does not predict cultural ecosystem service value. *Proc Natl Acad Sci U S A* 114, 3774-3779, doi: 10.1073/pnas.1701370114.

Haas A.F., Guibert M., Foerschner A. et al. (2015) Can we measure beauty? Computational evaluation of coral reef aesthetics. *PeerJ* 3, e1390, doi: 10.7717/peerj.1390.

Hagerhall C.M. (2000) Clustering predictors of landscape preference in the traditional swedish cultural landscape: Prospect-refuge, mystery, age and management. *Journal of Environmental Psychology* 20, 83-90, doi: 10.1006/jevp.1999.0150.

Hale B.W., Steen-Adams M.M., Predick K., Fisher N. (2005) Ecological conservation through aesthetic landscape planning: a case study of the Lower Wisconsin State Riverway. *Environ Manage* 35, 381-395, doi: 10.1007/s00267-003-3061-z.

Hula M., Flegr J. (2016) What flowers do we like? The influence of shape and color on the rating of flower beauty. *PeerJ* 4, e2106, doi: 10.7717/peerj.2106.

Hume D. (1757) *Of the Standard of Taste*.

Jacobson S.K., McDuff, M.D., Monroe, M.C. (2006) Conservation Education and Outreach Techniques. Oxford University Press.

Jorgensen A. (2011) Beyond the view: Future directions in landscape aesthetics research. *Landscape and Urban Planning* 100, 353-355, doi: 10.1016/j.landurbplan.2011.02.023.

Junker B., Buchecker M. (2008) Aesthetic preferences versus ecological objectives in river restorations. *Landscape and Urban Planning* 85, 141-154, doi: 10.1016/j.landurbplan.2007.11.002.

Kalinkat G., Cabral J.S., Darwall W. et al. (2017) Flagship umbrella species needed for the conservation of overlooked aquatic biodiversity. *Conserv Biol* 31, 481-485, doi: 10.1111/cobi.12813.

Kant I. (1790) *The Critique of Judgement*.

Kaplan R., Kaplan, S. (1989) *The experience of Nature, a psychological perspective*. Cambridge University Press, Cambridge.

LaBar K.S., Cabeza R. (2006) Cognitive neuroscience of emotional memory. *Nat Rev Neurosci* 7, 54-64, doi: 10.1038/nrn1825.

Lindemann-Matthies P., Marty T. (2013) Does ecological gardening increase species richness and aesthetic quality of a garden? *Biological Conservation* 159, 37-44, doi: 10.1016/j.biocon.2012.12.011.

MEA. (2005) *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Island Press, Washington DC.

Monroe M.C., Andrews E., Biedenweg K. (2007) A Framework for Environmental Education Strategies. *Applied Environmental Education & Communication* 6, 205-216, doi: 10.1080/15330150801944416.

Müderrisoglu H., Gultekin P.G. (2013) Understanding the children's perception and preferences on nature-based outdoor landscape. *Indoor and Built Environment* 24, 340-354, doi: 10.1177/1420326x13509393.

Nordén A., Coria J., Jönsson A.M., Lagergren F., Lehsten V. (2017) Divergence in stakeholders' preferences: Evidence from a choice experiment on forest landscapes preferences in Sweden. *Ecological Economics* 132, 179-195, doi: 10.1016/j.ecolecon.2016.09.032.

Oteros-Rozas E., Martín-López B., Fagerholm N., Bieling C., Plieninger T. (2017) Using social media photos to explore the relation between cultural ecosystem services and

landscape features across five European sites. *Ecological Indicators*, doi: 10.1016/j.ecolind.2017.02.009.

Parsons G., Carlson, A. (2008) *Functional Beauty*. Oxford University Press, Oxford.

Patterson Z., Darbani J.M., Rezaei A., Zacharias J., Yazdizadeh A. (2017) Comparing text-only and virtual reality discrete choice experiments of neighbourhood choice. *Landscape and Urban Planning* 157, 63-74, doi: 10.1016/j.landurbplan.2016.05.024.

Reber R., Schwarz, N. & Winkielman, P. (2004) Processing fluency and aesthetic pleasure: is beauty in the perceiver's processing experience? *Pers Soc Psychol Rev* 8, 364–382, doi: 10.1207/s15327957pspr0804_3.

Reiss J., Bridle J.R., Montoya J.M., Woodward G. (2009) Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends Ecol Evol* 24, 505-514, doi: 10.1016/j.tree.2009.03.018.

Roberge J., Angelstam P. (2004) Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conservation biology* 18, 76-85, doi: 10.1111/j.1523-1739.2004.00450.x.

Ryan C., Saward J. (2004) The zoo as ecotourism attraction – visitor reactions, perceptions and management implications: the case of Hamilton Zoo, New Zealand. *Journal of Sustainable Tourism* 12, 245-266, doi: 10.1080/09669580408667236.

Schaich H., Bieling, C., Plieninger, T. (2010) Linking Ecosystem Services with Cultural Landscape Research. *GAIA* 19, 269-277, doi.

Scholte S.S.K., van Teeffelen A.J.A., Verburg P.H. (2015) Integrating socio-cultural perspectives into ecosystem service valuation: A review of concepts and methods. *Ecological Economics* 114, 67-78, doi: 10.1016/j.ecolecon.2015.03.007.

Shimamura A.P., Palmer S.E. (2012) *Aesthetic Science: Connecting Minds, Brains, and Experience*. Oxford University Press, New York.

Silvertown J. (2015) Have Ecosystem Services Been Oversold? *Trends Ecol Evol* 30, 641-648, doi: 10.1016/j.tree.2015.08.007.

Southon G.E., Jorgensen A., Dunnett N., Hoyle H., Evans K.L. (2017) Biodiverse perennial meadows have aesthetic value and increase residents' perceptions of site quality in urban green-space. *Landscape and Urban Planning* 158, 105-118, doi: 10.1016/j.landurbplan.2016.08.003.

Srivastava D.S., Cadotte M.W., MacDonald A.A., Marushia R.G., Mirotchnick N. (2012) Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecol Lett* 15, 637-648, doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01795.x.

Swaffield S.R., McWilliam W.J. (2013) Landscape aesthetic experience and ecosystem services. pp. 349-362 in J.R. Dymond editor. Ecosystem services in New Zealand – conditions and trends. Manaaki Whenua Press, Lincoln, New Zealand.

Swonke B. (2000) Visual Preferences and Environmental Protection: Evolutionary aesthetics applied to environmental education. *Environmental Education Research* 6, 259-267, doi: 10.1080/713664681.

Tilman D., Isbell F., Cowles J.M. (2014) Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45, 471-493, doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917.

Tribot A.S., Mouquet N., Villegier S. et al. (2016) Taxonomic and functional diversity increase the aesthetic value of coralligenous reefs. *Sci Rep* 6, 34229, doi: 10.1038/srep34229.

van Riper C.J., Kyle G.T., Sherrouse B.C., Bagstad K.J., Sutton S.G. (2017) Toward an integrated understanding of perceived biodiversity values and environmental conditions in a national park. *Ecological Indicators* 72, 278-287, doi: 10.1016/j.ecolind.2016.07.029.

van Zanten B.T., Zasada I., Koetse M.J., Ungaro F., Häfner K., Verburg P.H. (2016) A comparative approach to assess the contribution of landscape features to aesthetic and recreational values in agricultural landscapes. *Ecosystem Services* 17, 87-98, doi: 10.1016/j.ecoser.2015.11.011.

Walz U. (2011) Landscape Structure, Landscape Metrics and Biodiversity. *Living Rev Landscape Res* 5, doi: 10.12942/lrlr-2011-3.

Wong C.P., Jiang B., Kinzig A.P., Lee K.N., Ouyang Z. (2015) Linking ecosystem characteristics to final ecosystem services for public policy. *Ecol Lett* 18, 108-118, doi: 10.1111/ele.12389.

Zahavi A. (1975) Mate Selection - A Selection for a Handicap. *J theor Biol* 53, 205-214, doi: 10.1016/0022-5193.

Supplementary Table 1

Exemple of metrics used in landscape aesthetic assessment. Assessment metrics inspired by landscape ecological studies are based either on statistical analyses or on perceptions. Metrics based on statistical analyses of images describe landscape composition, landscape configuration, ecological value, visual scales or colorimetry. They are generally computed using GIS modelling. Metrics based on perception describe cultural, cognitive and psychological aspects of aesthetic experience. They aim to explain aesthetic preferences ‘in the eyes of the observer’ and are generally assessed by photographic surveys submitted to people or experts judgement. Presence/absence of particular elements in the landscape are also used to assess landscape aesthetic, e.g. presence of water or man-made elements.

Metric	Exemple	References
Spatial composition		
Landscape diversity	High value = many different elements	De La Fuente de Val et al 2006 Dramstad et al 2006
Landscape complexity	Diversity, richness of landscape elements and features, interspersions of pattern	Fry et al 2009
Structural diversity	Components providing aesthetic ecosystem services	De Groot et al 2010
Heterogeneity	Heterogeneity index (heterogeneity of landscape composition) Degree of heterogeneity	Dramstad et al 2006 from Fjellstad et al 2001 Dupont et al 2014
Number of features	State indicator of aesthetic services (how much of the service is present)	De Groot et al 2010
Area of features	State indicator of aesthetic services (how much of the service is present)	De Groot et al 2010
Complexity	Indicate whether the spatial structure is simple or complex	De La Fuente de Val et al 2006
Visual variety	Variety of visual elements	Roth & Gruehn 2012
Fitness	Order divided by complexity, based on Shannon's entropy	Walsh & Grade 2011
Number of land types	Number of different land types	Dramstad et al 2006
Land type diversity	Shannon's diversity index	Herbst et al 2009
Land type percent area	Percent of total area of each land type	Palmer 2004
Pattern	Assign a high value to landscapes presenting regularly repeated elements or clear patterns	De La Fuente de Val et al 2006
Spatial configuration		
Patches		
Number of patches	Number of patches in a landscape mosaic	De La Fuente de Val et al 2006 Dramstad et al 2006 Ode et al 2009
Patch-shape	Assign a high value to a landscape presenting elements with irregular shapes Size of the patches	De La Fuente de Val et al 2006 Ode et al 2009

Patch diversity	Diversity of patches	De La Fuente de Val et al 2006 Frank et al 2013
Patch richness	Number of different types of patches, independent of the number of patches of each type	De La Fuente de Val et al 2006
Patch density	Number of patches per 100 ha	Palmer 2004
Patch richness density	Number of different land uses per 100 ha	Palmer 2004
Fractal dimension of patches	Mean fractal dimension for all patches, quantifies the complexity of patch-shapes	De La Fuente de Val et al 2006
Largest patch index	Percent of total area occupied by the largest patch	Palmer 2004
Edges		
Edge density	Density of edges between different classes Meters of edge, including the background edge, per hectare	Herbst et al 2009 Palmer 2004
Shape Index	Total edge in meters, divided by the root of the total area in meters squared, and adjusted for a standard square raster	Palmer 2004 Frank et al 2013
Shape Index of edges	Complex shapes; Intermediate complex shapes; Geometric shapes	Ode et al 2009
Evenness		
Shannon's index	Shannon's evenness index	Palmer 2004
Simpson's index	Simpson's evenness index	De La Fuente de Val et al 2006
Contagion	To what extent landscape elements are aggregated	De La Fuente de Val et al 2006
Interspersion	How landscape elements are interspersed	De La Fuente de Val et al 2006
Scale - visibility		
Openness	Percent of open area Degree of openness Percentage of open land in the view	Dramstad et al 2006 Dupont et al 2014 Tveit 2009
Scale	No element presents scale effect; presence of scale effect	Arriaza et al 2004 Cenzig 2014
Visibility	Visibility of the landscape	De La Fuente de Val et al 2006
Visual scale	Landscape rooms or perceptual units: their size, shape and diversity, degree of openness Visual scale categories: from 'small' to 'large' landscape rooms	Fry et al 2009 Tveit 2009
Relief	Topographic heterogeneity Presence, type	De La Fuente de Val et al 2006 Garcia-Llorente et al 2012
Horizon	Almost flat, slightly wavy, some mountains, mountains dominate the landscape	Arriaza et al 2004 Cenzig 2014
Perspective	Assign a high value when the place in the landscape has a wide or panoramic perspective	De La Fuente de Val et al 2006
Vast	To what extent landscape is considered vast (immense)	Sevenant & Antrop 2009
Ecology		
Biodiversity	Species richness, evenness, and Shannon's diversity index	Hale et al 2005
Vegetation percent cover	Percentage of landscape covered by vegetation	Arriaza et al 2004 Cenzig 2014
Level of succession	Border width of succession species in the landscape	Ode et al 2009

Afforestation pattern	Afforestation from forest edge, continuous afforestation, mosaic afforestation, linear afforestation	Ruskule et al 2013
Wilderness	How a landscape is a 'rugged untouched landscape', 'devoid of human beings', with 'no contact with the outside world'	Beza 2010 Arriaza et al 2004 Cenzig 2014
Greenness	Quantity of man-made elements	De Groot et al 2010
Naturalness	Function providing aesthetic ecosystem services	Dobbie 2013 Frank et al 2013 Fry et al 2009 Ode et al 2009 Ruskule et al 2013
Colorimetry		
Color contrast	Weak colour contrast; clear colour contrast	Arriaza et al 2004 Cenzig 2014
Number of colours	One, two, three or more Assign a high value if the landscape have many different colors	Arriaza et al 2004 Cenzig 2014 De La Fuente de Val et al 2006
Colour	Diversity, Contrast	Arriaza et al 2004
Texture	Diversity, Contrast	Arriaza et al 2004 Cenzig 2014
Function		
Attractive vegetation	To what extent the vegetation is considered attractive	Sevenant & Antrop 2009
Valuable for conservation	To what extent the landscape is considered valuable for conservation	Sevenant & Antrop 2009
Bearing a lot of functions	To what extent the landscape is considered bearing a lot of functions	Sevenant & Antrop 2009
Aesthetic (scenic quality)		
Scenic beauty	Assigns a value to the landscape according to its scenic beauty Ageableness	De La Fuente de Val et al 2006
Beauty	Perceived beauty (aesthetic)	Roth & Gruehn 2012
Variety	Perceived variety (diversity)	Roth & Gruehn 2012
Peculiarity	Perceived peculiarity (oddity)	Roth & Gruehn 2012
Overall scenic quality	Perceived overall scenic quality (aesthetic)	Roth & Gruehn 2012
Feelings and Emotions		
Harmony	None, presence of harmony (peacefulness)	Arriaza et al 2004 Cenzig 2014
Tranquility	Function providing aesthetic ecosystem services (serenity)	De Groot et al 2010
Familiar	To what extent the landscape is considered as familiar (recognizable)	Sevenant & Antrop 2009
Quiet and silent	To what extent the landscape is considered as quiet and silentious	Sevenant & Antrop 2009
Accessible	To what extent the landscape is considered as accessible (reachable)	Sevenant & Antrop 2009
Typical	To what extent the landscape is considered as typical (emblematic)	Sevenant & Antrop 2009
Uniqueness/distinctiveness	Perceived uniqueness and distinctiveness (singularity)	Roth & Gruehn 2012
Excitement	Feeling of excitement (exaltation)	Beza 2010

Risk	Assign a high score if you perceive the components of the image to evoke hazards or dangers	De La Fuente de Val et al 2006
Desolation	Feeling of desolation (desperation)	Ruskule et al 2013
Apathy	Feeling of apathy (indifference)	Ruskule et al 2013
Depression	Feeling of depression (dispiritedness)	Ruskule et al 2013
Shame	Feeling of shame (dishonor)	Ruskule et al 2013
Enjoying revival of nature	Feeling of enjoying revival of nature (relief)	Ruskule et al 2013
Loneliness	Feeling of loneliness (seclusion)	Ruskule et al 2013
Fear	Feeling of fear (scare)	Ruskule et al 2013
Concepts from Kaplan's model		
Complexity	Indicates whether the spatial structure is simple or complex Diversity, richness of landscape elements and features, interspersed pattern To what extent the landscape is considered varied or homogenous	De La Fuente de Val et al 2006 Dobbie 2013 Sevenant & Antrop 2009
Coherence – Orderliness Unity – Homogeneity	Indicates to what degree the picture is coherent, ordered, united, homogeneous To what extent the landscape is considered as coherent, ordered, united, homogeneous	Cañas et al 2009 De La Fuente de Val et al 2006 Dobbie 2013 Sevenant & Antrop 2009
Legibility	Assigns a low value if you consider that the landscape is confused or difficult to interpret	De La Fuente de Val et al 2006
Mystery – Inviting to visit	Assigns a high value if you perceive the landscape is hiding information, that there are elements hidden to the observer To what extent the landscape is considered inviting to visit for recreation	De La Fuente de Val et al 2006 Sevenant & Antrop 2009
Human and Cultural aspects		
Human influenced	To what extent the landscape is considered human-influenced (anthropized)	Sevenant & Antrop 2009
Well-maintained	To what extent the landscape is considered well-maintained (well-managed)	Sevenant & Antrop 2009
Unspoiled	To what extent the landscape is considered unspoiled (preserved)	Sevenant & Antrop 2009
Historical importance – Historicity	Historical continuity and historical richness, different time layers, amount and diversity of cultural elements To what extent the landscape is considered as historically important (historical patrimony)	Fry et al 2009 Sevenant & Antrop 2009
Ephemera	Changes with season, weather or other temporal effects	Fry et al 2009
Cultural resources	Type, presence, interest, visibility	Cañas et al 2009
Folk culture	Type, presence	Di et al 2010
Stewardship	Sense of order and care, perceived accordance to an “ideal” situation reflecting human care through active and careful management	Fry et al 2009
Disturbance	Lack of contextual fit and coherence, constructions and interventions	Fry et al 2009
Expression	Psychological attribute. Measured by 'Stimulation' and 'Symbolism'	Cañas et al 2009

Imageability	Qualities of a landscape to create a strong visual image in the observer, and making distinguishable and memorable	Fry et al 2009
Hemeroby	Intensity of human impact on ecosystems	Frank et al 2013
Antropic elements		
Man-made elements	Presence of man-made elements (positive: sights and typical houses; or negative: roads, industries, power-line, etc.)	Arriaza et al 2004 Cenzig 2014
Traditional human activities	Type, presence	Garcia-Llorente et al 2012
Land use	Type, presence	Cañas et al 2009
Housing density	Sum of the housing units divided by the sum of census blocks per site	Hale et al 2005
Alterations	Intrusion, fragmentation, horizontal line, obstruction of view	Cañas et al 2009
Natural elements		
Non-Living		
Water body	Type, presence	Di et al 2010 Dramstad et al 2006
Water flow	No movement, movement Snow summit, riparian vegetation, dam	Arriaza et al 2004 Garcia-Llorente et al 2012
Water movement	No movement, movement	Cenzig, 2014
Water	Type, shorelines, movement, quantity	Cañas et al 2009
Waterscapes	No water, river, lake, dam	Arriaza et al 2004
Amount of water	No water, river, lake, sea	Cenzig, 2014
Moutains	Type, presence	Di et al 2010
Form of the terrain	Type	Cañas et al 2009
Snow	Cover Snow summit	Cañas et al 2009 Garcia-Llorente et al 2012
Views	Type, presence	Cañas et al 2009
Sounds	Type, presence	Cañas et al 2009
Smells	Type, presence	Cañas et al 2009
Atmospheric phenomena	Presence, type	Di et al 2010
Living		
Vegetation	Cover, density, quality, type, structure, complexity	Cañas et al 2009 Di et al 2010
Type of vegetation	No vegetation; herbaceous and bushes; mix vegetation (bushes + trees); trees	Cenzig 2014

Supplementary Table 2

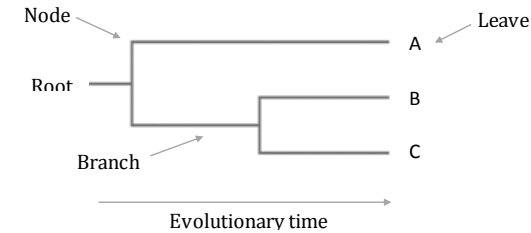
Exemple of metrics used in landscape biodiversity assessment. Taxonomic diversity (a) is based on the number and abundance of species in a site or within a community, used to estimate species diversity. Taxonomic diversity indices are based on the probabilistic concept of entropy, which represents the quantitative uncertainty of an information. Based on the same principle, phylogenetic diversity (b) and functional diversity (c) use more sophisticated metrics based respectively on the phylogenetic distances or on the functional traits as basic units.

a) Taxonomic diversity

Index	Formula	Description	Based on
Richness	S	Total number of species in the community. A community is an association of interacting species inhabiting some-defined area.	
Abundance	$N = \sum_{i=1}^S N_i$	Number of individuals or species found per sample.	
Relative abundance	$p_i = N_i / N$	Number of species from one group divided by the total number of species from all groups. Refers to how common or rare a species is relative to other species in a given location or community.	Species richness
Diversity			
Simpson index	$D = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2}$	Measures the probability that two individuals randomly selected from a sample will belong to the same species. It is a dominance index because it gives more weight to common or dominant species.	Species richness and relative abundance
Shannon index	$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$	Characterize species diversity in a community. It is an information statistic index, which means it assumes all species are represented in a sample and that they are randomly sampled.	Species richness and relative abundance
Evenness	$E_H = \frac{H}{\ln S}$	Evenness is a measure of the relative abundance of different species making up the richness of an area.	Shannon index and species richness
Quadratic diversity	$Q = \frac{1}{\sum_{i < j} d_{ij} p_i p_j}$	Measures the average taxonomic distance between species	p_i = proportion of individuals in species d_{ij} = taxonomic distance

b) Phylogenetic diversity

Description	References
A rooted phylogenetic tree summarizes hypothesized evolutionary relationships among species or other biological units such as lineages within species.	Vellend et al 2011
Represent species of the tree	Vellend et al 2011
Represent the most recent common ancestor of species descending from that point	Vellend et al 2011
Phylogenetic distance between species i and j	Waewick & Clarke 1995
Represent the accumulation of evolutionary change or the passage of time	Vellend et al 2011; Allen et al 2009
Proportion of individuals in the community who are represented by tips	Allen et al 2009



Description	Formula	Based on	References
Sum of all branch lengths in the portion of a phylogenetic tree	$\sum_{branches} l(b)$	Branch lengths $l(b)$	Faith 1992
Mean phylogenetic distance between each pair of species	$\frac{\sum_{i < j} d_{ij} a_i a_j}{\sum_{i < j} a_i a_j}$	d_{ij} = phylogenetic distance between species a_i = abundance of species i	Webb 2000; Warwick & Clarke 1995
Sum of phylogenetic distances between each pair of species (= MPD multiplied by the number of species pairs)	$\frac{S(S-1)}{2} \times MPD$	d_{ij} = phylogenetic distance between species S = number of species	Crozier 1997; Helmus et al 2007
Mean phylogenetic distance from each species to its closest relative in the focal species set	$\sum_i^s \min_j(d_{ij}) a_j$	d_{ij} = phylogenetic distance between species a_j = abundance of species j	Webb 2000
Measures the average taxonomic distance between species	$-\sum_{i < j} d_{ij} p_i p_j$	p_i = proportion of individuals in species d_{ij} = phylogenetic distance between species	Rao 1982
Encompass species richness and Shannon index	$-\sum_i p_i \ln(1 - \sum_{j \neq i} d_{ij} p_j)$	p_i = proportion of individuals in species d_{ij} = phylogenetic distance between species	Ricotta & Szeidl 2006
Places a high value on distinctive species but has the property that when members of a species become rare in proportion to other species, it is never desirable to eliminate them	$-\sum_{branches} l(b) p(b) \ln p(b)$	Branch lengths $l(b)$ Proportion $p(b)$	Allen et al 2009

c) Functional diversity

Background		Description	Formula	Based on	References
Functional trait		Define species in terms of their ecological roles - how they interact with the environment and with other species			Diaz and Cabido, 2001
Distance matrix		Provide information on the functional distance between all pairs of species within the community			
Hierarchical classification		Class species into groups as function of functional distances			
Index		Description	Formula	Based on	References
Functional Attribute Diversity	FAD	Sum of pairwise distances between species	$\sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij}$	Distance matrix d_{ij} = dissimilarity between species S = species richness	Walker et al 1999
Modified Functionial Attribute Diversity	MFAD	Sum of pairwise distances between functional units	$\frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N d_{ij}}{N}$	Distance matrix N = total number of functional traits d_{ij} = dissimilarity between species	Schmera et al 2009
Functional Dibersity	FD	Sum of branch length of a functional classification	$i' \cdot h2$	Hierarchical classification i' = branch presence/absence rox vector $h2$ = branch lenght vector	Petchey & Gaston 2002
Generalized Functional diversity	GFD	Sum of branch length of a functional classification	$i' \cdot h2$	Hierarchical classification i' = branch presence/absence rox vector $h2$ = branch lenght vector	Mouchet et al 2008
Rao's quadratic entropy	Q	Sum of pairwise distances between species weighted by relative abundance	$\sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^{S-1} d_{ij} p_{ij}$	Distance matrix d_{ij} = dissimilarity between species p_i = relative abundances of species S = species richness	Rao 1982
Functional Richness	FRic	Convex Hull Volume	Quickhull algorithm	Trait values	Cornwell et al 2006; Villéger et al 2008
Functional Divergence	FDiv	Species deviance from the mean distance to the centre of gravity weighted by relative abundance	$\frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta d + dG}$	Trait values Δd = sum of abundance-weighted deviances $\Delta d $ = absolute abundance-weighted deviances from the centre of gravity dG = mean distance to the centre of gravity	Villéger et al 2008
Functional Evenness	FEve	Sum of MST branch length weighted by relative abundance	$\frac{\sum_{i=1}^{S-1} \min_{j \neq i} (PEW_i, \frac{1}{S-1})}{1 - \frac{1}{S-1}} - \frac{1}{S-1}$	Trait values S = species richness PEW = partial weighted evenness	Villéger et al 2008

Supplementary Table 3: References cited in Figure 4.

- (a) Ode Å, Tveit MS & Fry G. 2008. Capturing Landscape Visual Character Using Indicators: Touching Base with Landscape Aesthetic Theory. *Landscape Research* 33: 89-117. doi:10.1080/01426390701773854
- (b) Arriaza M, Cañas-Ortega JF, Cañas-Madueño JA & Ruiz-Aviles P. 2004. Assessing the visual quality of rural landscapes. *Landscape and Urban Planning* 69: 115-125. doi:10.1016/j.landurbplan.2003.10.029
- (c) Cengiz T. 2014. Visual Quality Method in Assessing Landscape Characteristics: Case Study of Bozcaada Island. *Journal of Coastal Research* 294: 319-327. doi:10.2112/jcoastres-d-11-00230.1.
- (d) Fry G, Tveit MS, Ode Å & Velarde MD. 2009. The ecology of visual landscapes: Exploring the conceptual common ground of visual and ecological landscape indicators. *Ecological Indicators* 9: 933-947. doi:10.1016/j.ecolind.2008.11.008
- (e) Beza BB. 2010. The aesthetic value of a mountain landscape: A study of the Mt. Everest Trek. *Landscape and Urban Planning* 97: 306-317. doi:10.1016/j.landurbplan.2010.07.003
- (f) de Groot RS, Alkemade R, Braat L, et al. 2010. Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecological Complexity* 7: 260-272. doi:10.1016/j.ecocom.2009.10.006
- (g) Srivastava DS, Cadotte MW, MacDonald AA, et al. 2012. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecol Lett* 15: 637-648. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01795.x
- (h) Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16: 646-655. doi:10.1016/S0169-5347(01)02283-2
- (i) Villéger S, Mason NWH & Moullot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290-2301. doi:10.1890/07-1206.1
- (j) Hooper DU, Chapin III FS, Ewel JJ, et al. 2005. Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35. doi:10.1890/04-0922.
- (k) Tilman D, Isbell F & Cowles JM. 2014. Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 471-493. doi:10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917
- (l) Reichstein M, Bahn M, Mahecha MD, et al. 2014. Linking plant and ecosystem functional biogeography. *PNAS* 111(38): 13697–13702. doi:10.1073/pnas.121606511

ANNEXE B

Beauty and the beast: confronting species aesthetics to ecological functions

Short title: Species aesthetics and ecological functions

Science Advances, in review

Anne-Sophie Tribot ^{*1}, Quentin Carabeux^{1, 2}, Julie Deter^{3, 4}, Thomas Claverie^{1, 5},

Sébastien Villéger¹, Nicolas Mouquet ^{*1}

1- MARBEC (MARine Biodiversity Exploitation and Conservation), UMR 9190 IRD-CNRS-UM-IFREMER, Université de Montpellier, Montpellier, France

2- Université des Antilles, Pointe-à-Pitre, Guadeloupe

3- Institut des Sciences de l'Evolution (ISEM)–UMR 5554 CNRS-UM-IRD, Université de Montpellier, Montpellier, France

4- Andromède Océanologie, Carnon, France

5- Centre Universitaire de formation et de recherche de Mayotte, Mayotte

E-mail addresses:

Quentin Carabeux: quentin.carabeux@orange.fr

Julie Deter: julie.deter@umontpellier.fr

Thomas Claverie: thomas.claverie@univ-mayotte.fr

Sébastien Villéger: sebastien.villeger@cnrs.fr

*Corresponding authors:

Anne-Sophie Tribot: anne-sophie.tribot@umontpellier.fr; Tel.: +33 6 19 95 08 89

Nicolas Mouquet: nicolas.mouquet@cnrs.fr; Tel.: +33 6 32 46 89 54

ABSTRACT

The modern biodiversity crisis has spurred scientists to assess all facets of biodiversity so that stakeholders can establish protection programmes (Novacek 2001). However, species that are perceived as beautiful receive more attention than less attractive species (Brambilla *et al.* 2013), and this dynamic could have tremendous consequences on our willingness to preserve biodiversity and the functioning of ecosystems. Coral reef might be particularly concerned by this issue as they host some of the most colourful species in the world (Champ *et al.* 2016). They are key ecosystems that provide many goods and services, such as seafood and coastal protection, as well as aesthetic and cultural benefits (Moberg & Folke 1999) attracting millions of tourists each year (Haas *et al.* 2015). Here we show the results of an online photographic questionnaire completed by 8,000 participants whereby preferences were assessed for a set of 116 reef-fish species. Based on these preferences, we compared the functional richness of groups of fish using a set of 6 ecological traits. We present evidence indicating that the least attractive coral reef fish have a much higher functional richness than the most attractive species. These results are independent of social background characteristics. Our results highlight the extent to which aesthetic values may be disconnected from the functioning of ecological systems and indicate that aesthetic value is irrelevant as a decision-making tool for conservation. There is an urgent need to increase the attention of both scientists and the general public towards less attractive species to better appreciate and protect the species that crucially support functional diversity in endangered ecosystems.

INTRODUCTION

The human perception of nature is one of the building blocks of conservation policies. However, our individual relationship with biodiversity is strongly biased by our capacity to analyse and interpret natural phenomena as well as by our cultural heritage and social background characteristics (Clark & Robert 2002; Soga & Gaston 2016). A simple and intuitive example of these biases is the tendency of the general public and scientists to take more interest in beautiful and attractive species (Brambilla *et al.* 2013). Although commonly accepted, this idea has not yet fully percolated into biological conservation programmes and ecological research agendas (Knight 2008). These biases could, however, have profound consequences in the context of the current biodiversity crisis, for which choices must be made to preserve biological diversity and ecosystem functioning and services.

For instance, a tremendous amount of effort has been invested in studying the relationship between biological diversity and ecosystem functioning (BDEF), and the consensus that species richness positively influences ecosystem functioning (Tilman *et al.* 2014) has emerged. However, there is also evidence to indicate that all species do not contribute equally to ecosystem functioning and that functional traits, more than species numbers *per se*, are key elements of the BDEF relationship (Hillebrand & Matthiessen 2009). In this context, any bias in the human perception of nature, and therefore in the willingness to conserve biological diversity, could have profound consequences for conservation and thus the future functioning of endangered ecosystems. More generally, aesthetic value is considered a cultural ecosystem service and is acknowledged as a strong driver for conservation (Daniel *et al.* 2012). However, aesthetic value has not yet been fully integrated into current attempts to link biodiversity and ecosystem services (Silvertown 2015). There is an urgent need to quantify the aesthetic values of a species that is a congruence with species ecological attributes (Swaffield & McWilliam 2013).

This issue particularly concerns coral reefs that are among the most important ecosystems on Earth because their productivity and biological diversity provide many goods and services to humans (Moberg & Folke 1999; Bellwood *et al.* 2004). Coral reefs are also suffering from a dramatic global decline due to anthropogenic-induced stress that exceed their regenerative capacity (Bellwood *et al.* 2004). Reef fish comprise a very rich group of up to 8,000 species, including some emblematic species (Lieske & Myers 2001) that have been widely publicized in the media (Moberg & Folke 1999), such as clownfish, as well as many colourful species popular among aquarists (Rhyne *et al.* 2012). However, beautiful species are not the sole components of coral

reefs, and a lack of attention towards less attractive species may alter our ability to conserve these endangered ecosystems. A measurement of how functional diversity is distributed along this continuum of aesthetic preferences will therefore help to prevent cultural bias in conservation policies and research programmes on this endangered ecosystems

RESULTS

Aesthetic value of coral reef fish

To assess the human aesthetic preferences (attractiveness) for coral reef fish, we selected 169 reef fish photographs depicting 116 dominant fish species from the western Indian Ocean, representing 29 of the 48 most dominant families of coral reef fish (see Methods 'Choice of photographs') (Lieske & Myers 2001). We calculated aesthetic scores for each photo by computing anonymous and online random photographic pair questionnaires to 8,000 participants (see Methods 'Choice of photographs', 'Aesthetic score calculation' and Supplementary Figure 1). The photographs were ranked using the Elo algorithm, which is based on pairwise comparisons (Elo 2008). We found a normal distribution for the mean aesthetic scores, which ranged from 1128 to 1964 (Figure 1, p-value for Shapiro Test = 0.1759, see also Methods 'Aesthetic score calculation'). The mean aesthetic scores ranged from 1128 to 1964 with a mean standard deviation of 48 (+/- 1.427) and did not differ from a normal distribution (p-value for Shapiro Test = 0.1759). Overall, we found no significant effect of the social background characteristics of the observers on aesthetic preferences, except for diving experience, which had a marginal impact on aesthetic scores (see Methods 'Effect of social background characteristics'). Non-divers preferred fish with the typical shape called compressiform (e.g., Pomacentridae), whereas divers preferred fish with unusual shapes such as globiform (e.g., Tetraodontidae), anguilliform (e.g., Muraenidae) and sagittiform (e.g., Aulostomidae, Supplementary Figure 2).

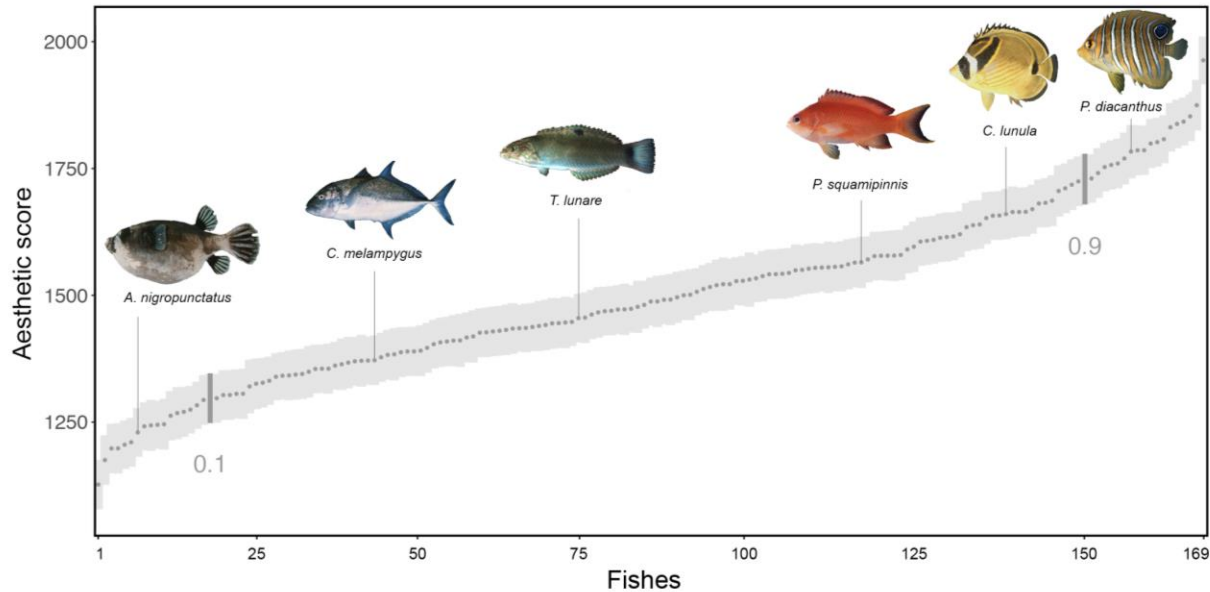


Figure 1: Mean aesthetic scores

Grey points represent the mean aesthetic scores, and shaded areas show standard deviations. The vertical segments highlight the first (0.1) and ninth (0.9) deciles of the distribution of aesthetic scores. Fish shown left to right are as follows: *Arothron nigropunctatus* (mean aesthetic score = 1231); *Caranx melampygus* (1373); *Thalassoma lunare* female (1456); *Pseudanthias squamipinnis* female (1566); *Chaetodon lunula* (1665); and *Pygoplites diacanthus* juvenile (1758). Photographs © Randall, J. E. from FishBase.org.

Functional diversity of more and less attractive fish

To highlight how functional traits were distributed among all species, we selected a set of six traits describing complementary facets of fish biology (the GASPAR database): size, mobility, time period of activity, type of grouping, position in the water column, and diet (see Methods 'Functional space computation', Supplementary Figure 3 and (Mouillot *et al.* 2014)). These traits are all linked to the ecology of the species and thus to ecosystem processes such as regulation of food webs and nutrient cycling (Mouillot *et al.* 2014). To assess functional diversity, i.e., the amount of functional space filled by a set of fish species, we built a multidimensional functional space based on the trait values (see Methods 'Functional space computation' and (Villéger *et al.* 2008)). We found that the most attractive fish (aesthetic scores in the ninth decile of the distribution, $n = 18$) filled a much smaller part of the total functional space (20% of the total space) than the least attractive fish (aesthetic scores in the first decile of the

aesthetic scores distribution, $n = 18$, 40% of the total space). The most attractive fish were aggregated in the top right of the functional space, corresponding to sedentary, diurnal, living in pairs or small groups and found in the lower part of the water column (Figure 2). Among the most attractive fish were the clownfish (*Amphiprion latifasciatus*) and the lionfish (*Pterois volitans*). By contrast, the least attractive fish were distributed across all the parts of the functional space and therefore represented a greater diversity of functional traits.

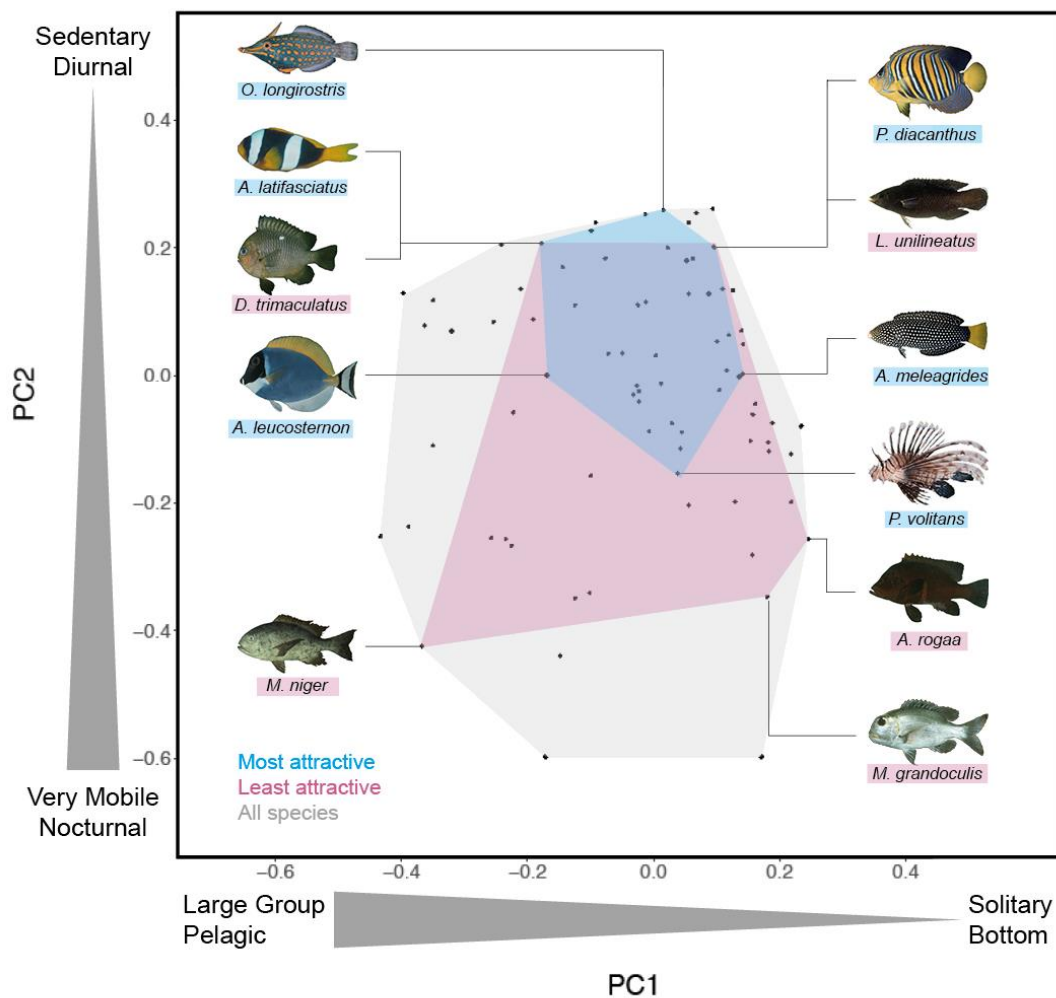


Figure 2: Functional space of the species pool

PC1 and PC2 represent the two first axes of the functional space and vary according to schooling and position for PC1 and mobility and activity for PC2. Each black point

represents the position of each species within the functional space. The functional space filled by the first and ninth deciles of the aesthetic score distribution (i.e., the 18 species with the highest and lowest aesthetic scores) are represented by the pink and blue areas, respectively. Fish shown top to bottom and left to right are as follows: *Oxymonacanthus longirostris*, *Amphiprion latifasciatus*, *Dascyllus trimaculatus*, *Acanthurus leucosternon*, *Macolor niger*, *Pygoplites diacanthus*, *Labrichtys unilineatus* female, *Anampses meleagrides* female, *Pterois volitans*, *Aethaloperca rogaa*, and *Monotaxis grandoculis*. Photographs © Randall, J. E. from FishBase.org.

To test the robustness of this finding, we sampled groups of fish according to ascending and descending aesthetic scores, starting with the four most and least attractive fish and then expanding to all fish, and compared the realized functional richness index, (FRic, Villéger *et al.* 2008), of each group (Figure 3a). This index quantifies the amount of the total functional space filled by each group of fish and was compared to the functional richness of random groups of fish of same size (see Methods 'Functional richness of more and less attractive fish'). We found that on average, the least attractive fish had a functional richness 33% higher than that of the most attractive fish (Figure 3a, see also Methods 'Functional richness of more and less attractive fish'). The functional space filled by the least attractive fish spread very rapidly when the number of fish increased (4, 10, 20, 30 and 40 fish; Figure 3b, 3c), whereas the functional space filled by the most beautiful fish remained small. The 20 least attractive fish represented a significant proportion (more than 50%) of the functional traits provided by the global pool of fish.

Effect of taxonomy on aesthetic value

These results suggest that attractive species represent less functional diversity and thus a smaller range of ecological roles in ecosystems than less attractive species. Generally, the visual attributes that make species - or other objects - attractive are relatively similar: bright colours or the presence of contrasting patterns (Reber 2004). Although colour parameters and contrast intensities were not formally measured in this study, we see at a glance that these attributes were not evenly distributed among taxa. For instance, Chaetodontidae, commonly called 'butterfly fish', owe their name to their colourful and luminous appearance and are adorned with black bands or circular spots (Taquet & Diringer 2007). Unsurprisingly, we found that membership in the family Chaetodontidae (mean aesthetic score = 1678, $n = 14$) had a significantly greater effect on aesthetic preferences than membership in other families ($p\text{-value} = 0.034 \times 10^{-2}$,

see Methods ‘Effect of taxonomy on aesthetic scores’ and Supplementary Figure 4). This bias in visual attractiveness resulted in the indirect functional bias that we found. Translated in functional terms, this means that based on visual characteristics, people appreciate fish that are sedentary and diurnal, that live in pairs or small groups and that are found in the lower part of the water column (Figure 2).

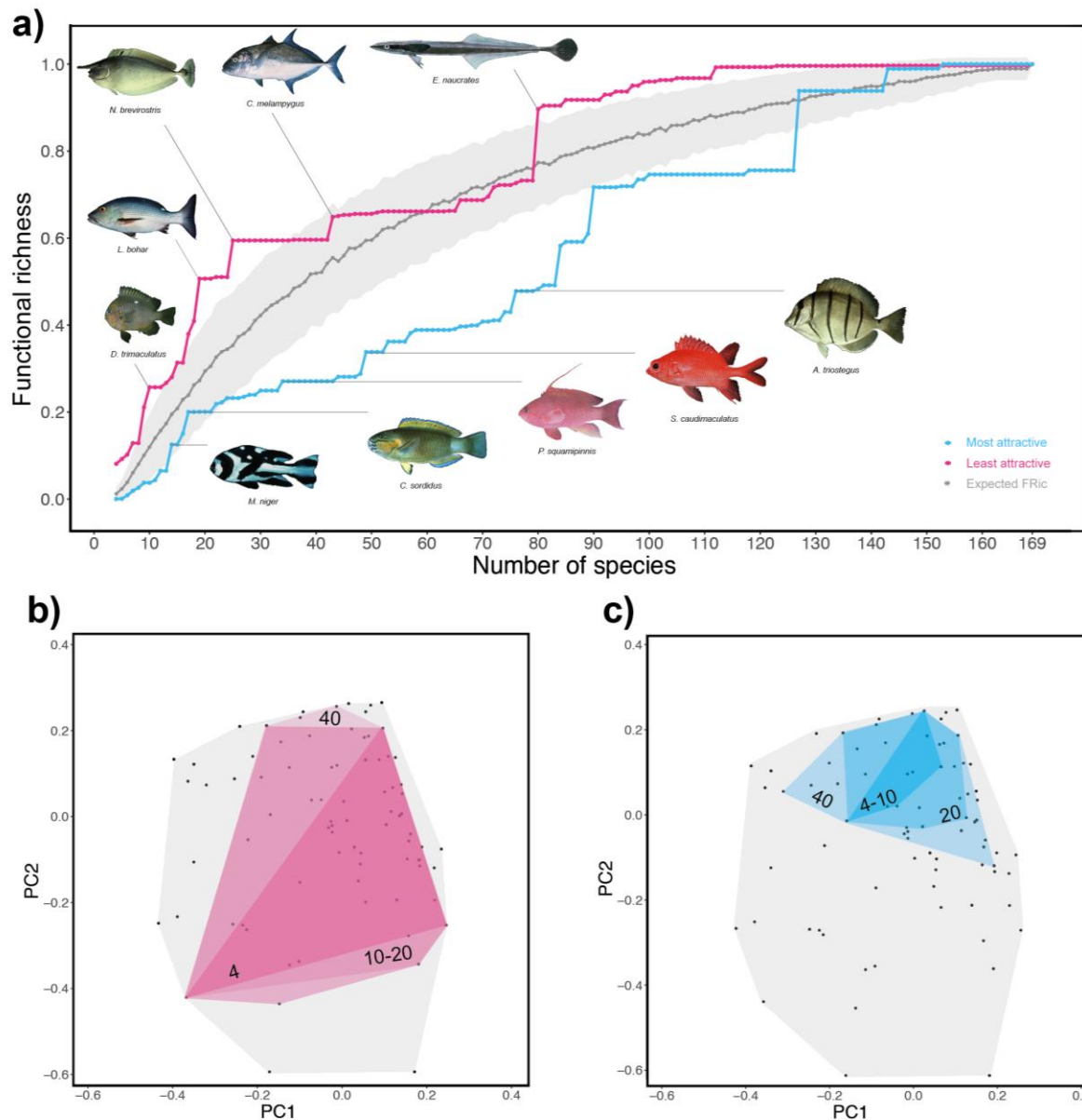


Figure 3: Functional richness of the more and less attractive fish

a) Functional richness (FRic) of groups of fish ordered by descending or ascending attractiveness from 4 to 169 fish. The grey line shows the mean expected FRic for

groups of randomly sampled fish (see Methods ‘Functional richness of more and less attractive species’), and shaded areas represent the standard deviations (more than 1,000 replications). Fish shown left to right and top to bottom are as follows: *Naso brevirostris*, *Caranx melampygus*, *Echeneis naucrates*, *Lutjanus bohar*, *Dascyllus trimaculatus*, *Macolor niger* juvenile, *Chlorurus sordidus* male, *Pseudanthias squamipinnis* male, *Sargocentron caudimaculatum* and *Acanthurus triostegus*. Photographs © Randall, J. E. from FishBase.org. **b)** Functional space filled by the 4, 10, 20, 30 and 40 most and **(c)** least attractive fish.

DISCUSSION

Our results highlight the extent to which aesthetic value may be disconnected from the functioning of ecological systems and suggest that such value is irrelevant as a decision-making tool for conservation. Attractive visual attributes are found in species that are ecologically close, leading to an ‘aesthetic bottleneck’. This cultural bias, although is acknowledged for some taxa (Bonnet 2002; Knight 2008), still needs to be measured globally to promote conservation and research efforts for less attractive species. This bias has also some evolutionary origins (Coss & Moore 1994) and is modified by cultural contexts (Kellert & Wilson 1995a). Understanding the nature of this bias will help connect human aesthetic culture with ecological phenomena (Gobster *et al.* 2007) and reinforce our social motivation to conserve biological diversity. Evidence of the importance of species diversity on human landscape perception is increasing (Wong *et al.* 2015; Tribot *et al.* 2016), but no study has yet measured the relationship between species attractiveness, ecosystem functioning and the motivation for conservation. This step will be crucial in developing operational conservation programmes based on a good understanding of the human perceptions of ecosystems. For instance, increasing public knowledge and understanding the ecological roles of species could create a positive aesthetic ecological experience (Monroe *et al.* 2007; Parsons & Carlson 2008) that may even trigger emotional learning feedbacks (LaBar & Cabeza 2006) that deeply modify our cultural bias. The least attractive species represent an ‘overlooked diversity’ and are essential to the functioning of ecosystems. Such species call into question our intimate motivation to conserve biodiversity and spur a better understanding of our emotional connections to nature based on aesthetic perceptions.

METHODS

Choice of photographs

To assess human aesthetic preferences for coral reefs fish, we chose 116 common coral reef fish species from the western Indian Ocean, representing 29 of the 48 most dominant families of coral reefs fish (Supplementary Table 1, (Lieske & Myers 2001)). The photographs were collected from FishBase (Randall 1997; Froese & Pauly 2016). All photos were standardized to 400x600 mm at 150 dpi, and a black background was added. Different photos were used for species presenting a differentiation between males and females (e.g., *Thalassoma purpurum*), between adults and juveniles (e.g., *Plectorhinchus vittatus*) and colour polymorphism (e.g., *Arothron meleagris* was represented nine times). This process resulted in a total set of 169 photographs.

Aesthetic score calculation

We used an anonymous online photographic questionnaire that was available to the general public on a dedicated website between March and June 2016 (8,000 answers were collected). For each participant, the questionnaire consisted of a random sampling without replacement of 20 pairs among 169 standardized photos of individual fish. For each pair (hereafter 'match'), the participants had to choose the photo they felt to be the most beautiful. According to the participant choices (aesthetic preferences within pairs), photos were ranked using the Elo algorithm (Elo 2008; Tribot *et al.* 2016). More precisely, to correct for the effects of the order of matches in the final aesthetic scores of photos, we randomly simulated 1,000 orders of matches (Supplementary Figure 1). We then computed the mean of the 1,000 bootstrapped final Elo scores of each photograph as the aesthetic score of each fish.

Effect of taxonomy on aesthetic scores

We performed an analysis of variance (ANOVA) to test the effect of each family on the mean aesthetic scores of each fish (Supplementary Figure 4).

Effect of social background characteristics

Information on the social backgrounds of the observers was collected during the questionnaire to test for the effects of socio-professional factors and fish observation experiences on aesthetic preferences. These factors included gender, age, country of residence, occupation, professional category, qualifications and activity sector, and experience with diving, snorkelling, recreational or professional fishing and fishkeeping. Note that broadcasting the questionnaire via a website did not allow for control of the sampling of the observers (e.g., people living in France represented 64% of the sample). However, our objective was to control only for the effect of these factors, not to perform a detailed analysis of each factor. To this end, we performed ANOVA and tested the effect of each observer factor for each of the matches. We found a significant effect only for 'diving' (p -value = 0.009); however, this factor explained only a very small proportion of the variance (sum of squares = 0.004, F -value = 6.763). To better characterize the effect of diving on aesthetic preferences, we recalculated the mean scores and standard deviation of each fish by simulating 1,000 bootstrapped runs with randomly ordered matches using (i) matches judged by divers (n = 58,232 matches) and (ii) matches judged by non-divers (n = 98,124 matches). We then identified the significant differences in preferences (i.e., no overlap in the standard deviations of aesthetic scores) for each fish according to divers and non-divers.

Functional space computation

To study the functional diversity of the fish, we selected 6 categorical traits that describe the main facets of fish ecology and that are available for a wide range of reef species (Supplementary Figure 3 (Mouillot *et al.* 2014)): body size, diet, mobility, period of the day during which fish are active (activity), level in the water column (position), and gregariousness (schooling). We built a multidimensional functional space based on these traits values by computing a Principal Coordinate Analysis on the Gower's distance between species and selected the 3 first axes (Maire *et al.* 2015), which explained 87.62% of the variance. We performed ANOVAs to test the effect of each trait on the three axes of the functional space using p -values and the sum of squares as the percent of the explained variance (the sum of squares of each variable divided by the total sum of squares). PC1 was mainly explained by schooling (80%) and position (11%), whereas PC2 and PC3 were explained by mobility (60% and 30%) and activity (23% and 40%, Supplementary Figure 3). The functional space obtained is represented in Figure 2, and PC3 is not shown as it varies in the same way as PC2.

Functional richness of more and less attractive species

We compared functional richness using the FRic index, which measures the volume occupied by a group of species within the functional space. Species with more extreme trait values will exhibit a higher FRic (Villéger *et al.* 2008). We sampled groups of fish according to ascending and descending aesthetic scores, starting with the four most and least attractive fish and expanding to all fish, and calculated the FRic of each group. For each group size, we also computed the expected FRic by choosing fish randomly among the pool (1000 times) and calculated the mean expected FRic and standard deviation (Figure 3a). We calculated the average difference between the most

and least attractive fish groups: $\frac{\sum_{i,j} \left(\frac{F_i - F_j}{F_i} \right) \times 100}{n}$, where F_i and F_j are the FRic values for the least and most attractive fish groups, respectively (n groups).

Data availability

The data that support the findings of this study (mean aesthetic scores, functional traits, coordinates in functional space) are available in figshare: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.5151250.v1>. The code used for the calculation of diversity indices is available at: <http://villegger.sebastien.free.fr/Rscripts.html>

REFERENCES

1.
Bellwood, D.R., Hughes, T.P., Folke, C. & Nyström, N. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429, 827-833.
2.
Bonnet, X., Shine, R., Lourdais, O. (2002). Taxonomic chauvinism. *TREE*, 17, 1-3.
3.
Brambilla, M., Gustin, M. & Celada, C. (2013). Species appeal predicts conservation status. *Biological Conservation*, 160, 209-213.
4.
Champ, C.M., Vorobyev, M. & Marshall, N.J. (2016). Colour thresholds in a coral reef fish. *R Soc Open Sci*, 3, 160399.
5.
Clark, J.A. & Robert, M.M. (2002). Taxonomic Bias in Conservation Research.

6.

Coss, R.G. & Moore, M. (1994). Preschool children recognize the utility of differently shaped trees: A cross-cultural evaluation of aesthetics and risk perception. In: *The healing dimensions of people-plant relations: Proceedings of a research symposium* (eds. Francis, M, Lindsey, P & Rice, JS). Center for Design Research University of California, Davis, pp. 407-423.

7.

Daniel, T.C., Muhar, A., Arnberger, A., Aznar, O., Boyd, J.W., Chan, K.M. *et al.* (2012). Contributions of cultural services to the ecosystem services agenda. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 109, 8812-8819.

8.

Elo, A. (2008). *The Rating Of Chessplayers, Past and Present*. Ishi Press.

9.

Froese, R. & Pauly, D. (2016). FishBase. World Wide Web electronic publication.

10.

Gobster, P.H., Nassauer, J.I., Daniel, T.C. & Fry, G. (2007). The shared landscape: what does aesthetics have to do with ecology? *Landscape Ecology*, 22, 959-972.

11.

Haas, A.F., Guibert, M., Foerschner, A., Co, T., Calhoun, S., George, E. *et al.* (2015). Can we measure beauty? Computational evaluation of coral reef aesthetics. *PeerJ*, 3, e1390.

12.

Hillebrand, H. & Matthiessen, B. (2009). Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecol Lett*, 12, 1405-1419.

13.

Kellert, S. & Wilson, E. (1995). *The Biophilia Hypothesis*. Island Press.

14.

Knight, A.J. (2008). Bats, snakes and spiders, Oh my! How aesthetic and negativistic attitudes, and other concepts predict support for species protection.

15.

LaBar, K.S. & Cabeza, R. (2006). Cognitive neuroscience of emotional memory. *Nat Rev Neurosci*, 7, 54-64.

16.

Lieske, E. & Myers, R. (2001). *Coral Reef Fishes: Indo-Pacific and Caribbean* Princeton University Press.

17.

Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S. & Villéger, S. (2015). How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 728-740.

18.

Moberg, F. & Folke, C. (1999). Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, 29, 215-233.

19.

Monroe, M.C., Andrews, E. & Biedenweg, K. (2007). A Framework for Environmental Education Strategies. *Applied Environmental Education & Communication*, 6, 205-216.

20.

Mouillot, D., Villeger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-Gonzalez, J.E., Bender, M. *et al.* (2014). Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 111, 13757-13762.

21.

Novacek, J.M. (2001). *Biodiversity Crisis: Losing What Counts*. The New Press, New York.

22.

Parsons, G. & Carlson, A. (2008). *Functional Beauty*. Oxford University Press, Oxford.

23.

Randall, J.E. (1997). Randall's tank photos. Collection of 10,000 large-format photos (slides) of dead fishes. Unpublished.

24.

Reber, R., Schwarz, N. & Winkielman, P (2004). Processing fluency and aesthetic pleasure: is beauty in the perceiver's processing experience? *Pers. Soc. Psychol. Rev.*, 8, 364–382.

25.

Rhyne, A.L., Tlusty, M.F., Schofield, P.J., Kaufman, L., Morris, J.A., Jr. & Bruckner, A.W. (2012). Revealing the appetite of the marine aquarium fish trade: the volume and biodiversity of fish imported into the United States. *PLoS One*, 7, e35808.

26.

Silvertown, J. (2015). Have Ecosystem Services Been Oversold? *Trends Ecol Evol*, 30, 641-648.

27.

Soga, M. & Gaston, J.K. (2016). Extinction of experience: the loss of human–nature interactions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14, 94-101.

28.

Swaffield, S.R. & McWilliam, W.J. (2013). Landscape aesthetic experience and ecosystem services. In: *Ecosystem services in New Zealand – conditions and trends*. (ed. Dymond, JR). Manaaki Whenua Press Lincoln, New Zealand, pp. 349-362.

29.

Taquet, M. & Diringer, A. (2007). *Poissons de l'océan Indien et de la mer Rouge*. Quae.

30.

Tilman, D., Isbell, F. & Cowles, J.M. (2014). Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471-493.

31.

Tribot, A.S., Mouquet, N., Villeger, S., Raymond, M., Hoff, F., Boissery, P. *et al.* (2016). Taxonomic and functional diversity increase the aesthetic value of coralligenous reefs. *Sci Rep*, 6, 34229.

32.

Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.

33.

Wong, C.P., Jiang, B., Kinzig, A.P., Lee, K.N. & Ouyang, Z. (2015). Linking ecosystem characteristics to final ecosystem services for public policy. *Ecol Lett*, 18, 108-118.

ACKNOWLEDGEMENTS

General: We thank the volunteers who participated in the online questionnaire. We also thank Michel Raymond, Julien Veyssier and the Labex CeMEB (<http://www.labexcemeb.org/>) for programming and hosting the questionnaire on the MBB platform.

Funding: Anne-Sophie Tribot and Quentin Carabeux were supported by a PhD grant from Fondation de France (<http://www.fondationdefrance.org/>). Thomas Claverie, Sébastien Villéger and Nicolas Mouquet were funded by the CNRS.

Author contributions: Anne-Sophie Tribot, Nicolas Mouquet, Sébastien Villéger and Julie Deter designed the study. Anne-Sophie Tribot, Quentin Carabeux and Nicolas Mouquet performed the research. Anne-Sophie Tribot, Quentin Carabeux and Nicolas Mouquet wrote the manuscript, and all authors contributed substantially to revisions.

Competing interest: We have no competing interests.

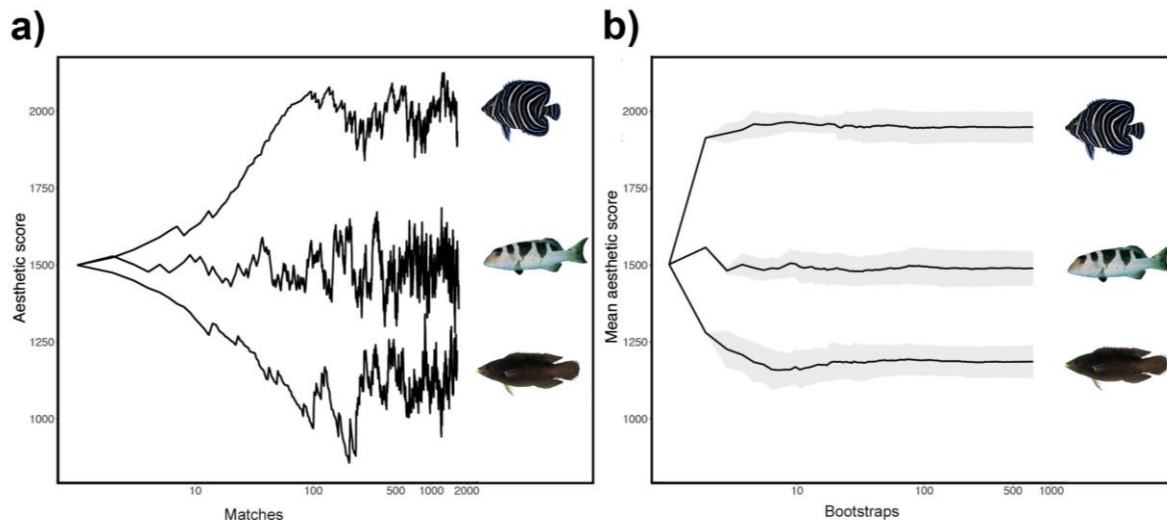
Data and material availability: The data that support the findings of this study (mean aesthetic scores, functional traits, coordinates in functional space) are available in figshare: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.5151250.v1>. The code used to calculate diversity indices is available at <http://villeger.sebastien.free.fr/Rscripts.html>

Author information: The online questionnaire and data collection comply with the French Data Protection Act (Loi Informatique et Libertés n°78-17 du 6 janvier 1978). All participants consented to share anonymous questionnaire data as part of this research project. We declare that we have no competing financial interests.

Correspondence and requests for materials should be addressed to Anne-Sophie Tribot (anne-sophie.tribot@umontpellier.fr) or Nicolas Mouquet (nicolas.mouquet@cnrs.fr).

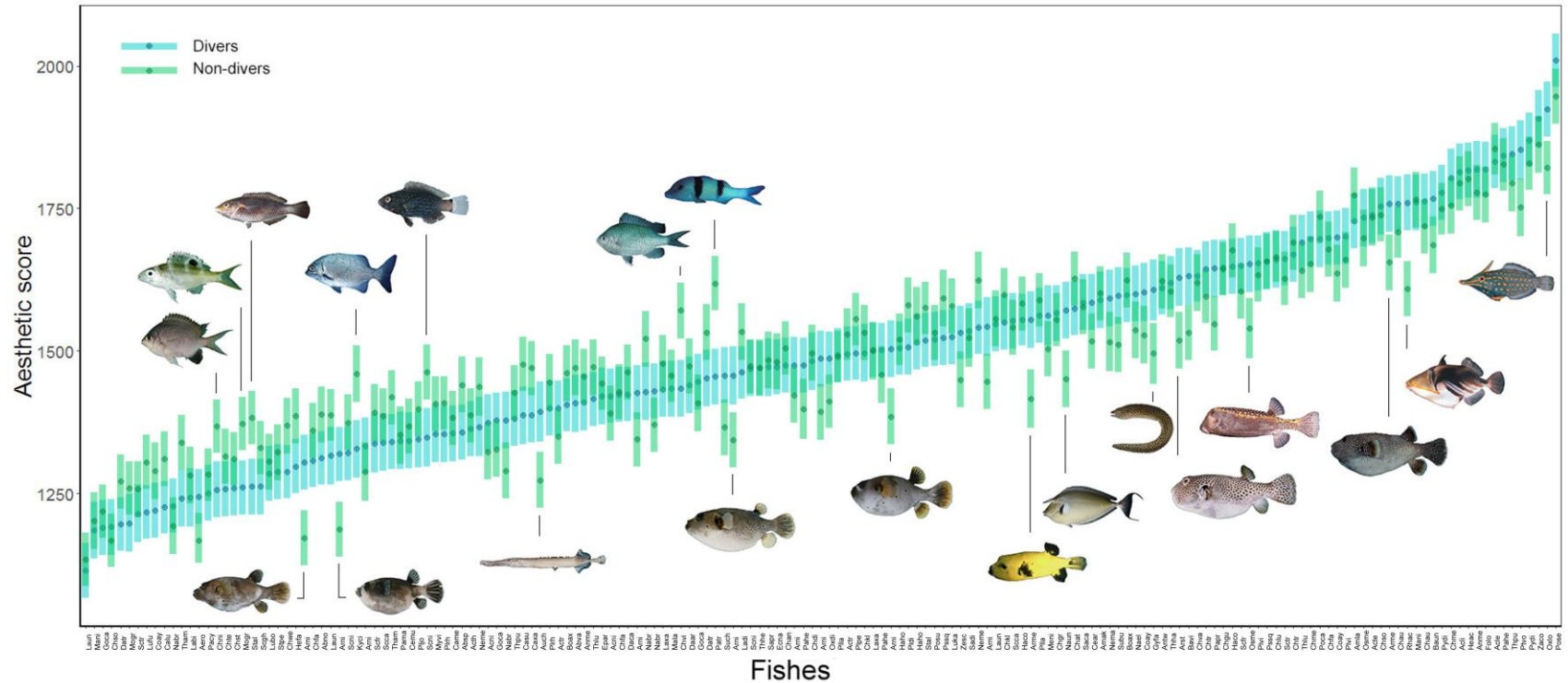
Supplementary Figure 1: Bootstrapping of the aesthetic scores

a) Variations in the aesthetic scores of three photos according to the number of matches played during the questionnaire, without bootstrapping. Top: aesthetic scores of the most attractive fish (*Pomacanthus semicirculatus*) calculated for 1,663 matches. Middle: aesthetic scores for the median fish (*Plectropomus laevis*) calculated for 1,706 matches. Below: aesthetic scores of the least attractive fish (*Labrichtys unilineatus* female) calculated for 1,652 matches. **b)** Stabilization of mean aesthetic scores during the bootstrap procedure (1,000-fold randomly ordered matches). Top: mean aesthetic score of the most attractive fish (*Pomacanthus semicirculatus*). Middle: mean aesthetic score of the median attractive fish (*Plectropomus laevis*). Below: mean aesthetic score of the least attractive fish (*Labrichtys unilineatus* female). Shaded areas correspond to standard deviations. Photographs © Randall, J. E. from FishBase.org.



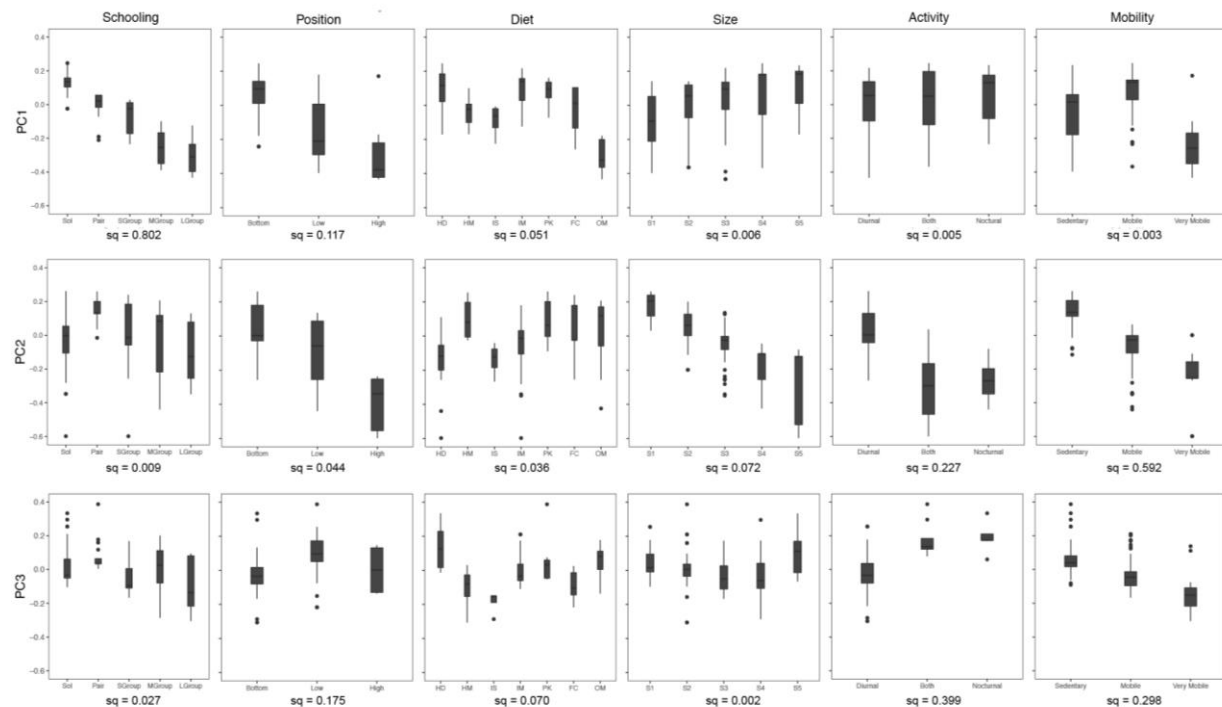
Supplementary Figure 2: Aesthetic scores according to divers and non-divers

Blue points: mean aesthetic scores calculated with matches judged by divers. Blue ribbons: standard deviations calculated with matches judged by divers. Green points: mean aesthetic scores calculated with matches judged by non-divers. Green ribbons: standard deviations calculated with matches judged by non-divers. Fish species shown: 60: *Chromis nigroanalisis*, 102: *Monotaxis grandoculis* juvenile, 156: *Stethojulis albobittata* female, 86: *Kyphosus cinerascens*, 50: *Scarus niger* juvenile, 30: *Aulostomus chinensis*, 62: *Chromis viridis*, 123: *Parupeneus trifasciatus*, 19: *Arothron meleagris*, 109: *Naso brevirostris*, 79: *Gymnothorax favagineus*, 29: *Arothron stellatus*, 114: *Ostracion meleagris* male, 18: *Arothron meleagris*, 141: *Rhinecanthus aculeatus*, 116: *Oxymonacanthus longirostris*, 18, 19, 22, 23, 27, 28: *Arothron nigropunctatus*. Photographs © Randall, J. E from FishBase.org.



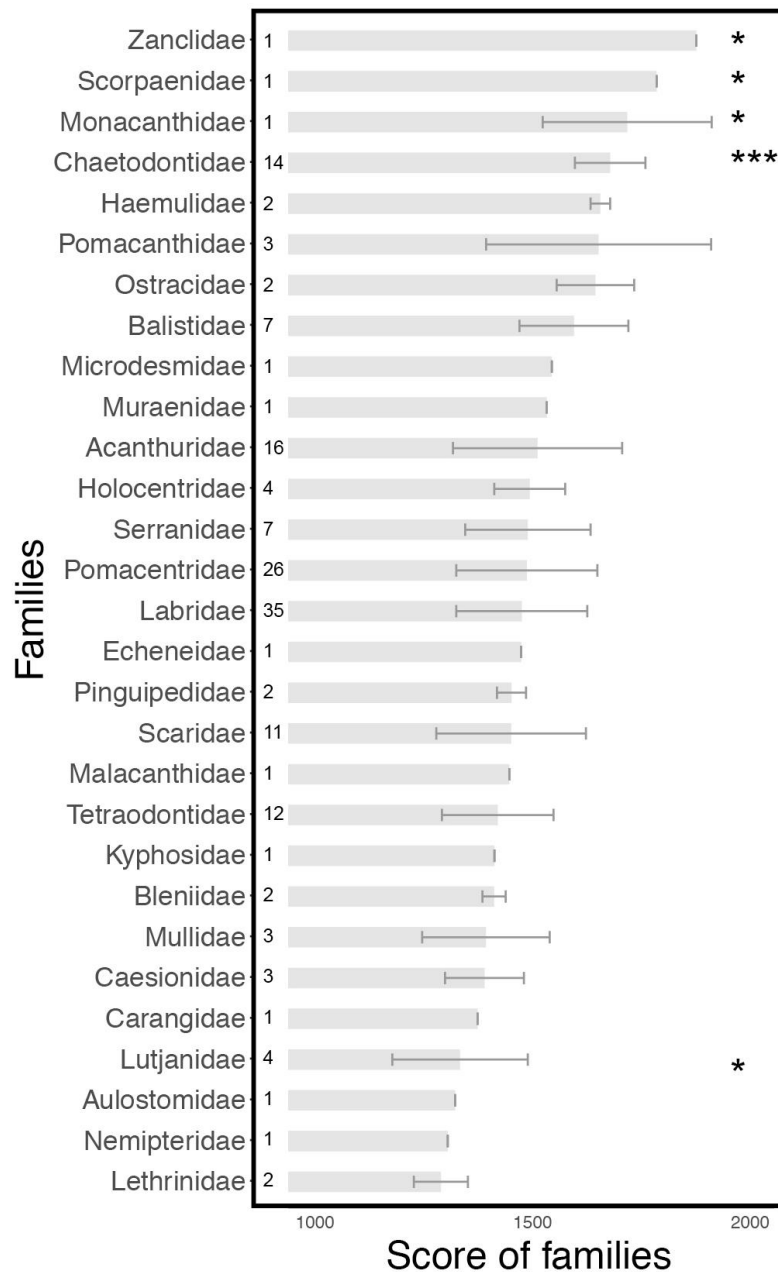
Supplementary Figure 3: Functional traits values along the three axes of the functional space.

PC1 explained 44.52% of the variance, PC2 explained 27.92%, and PC3 explained 15.16% (total = 87.62%). **Size:** 0-7 cm (S1); 7.1-15 cm (S2); 15.1- 30 cm (S3); 30.1-50 cm (S4); 50.1-80 cm (S5); >80 cm (S6). **Mobility:** sedentary (Sed); mobile within a reef (Mob); highly mobile i.e., between reefs (VMob). **Activity:** Diurnal; diurnal & nocturnal (Both); Nocturnal. **Schooling:** solitary (Sol); pairing (Pair); small group (SGroup); medium group (MGroup); large group (LGroup). **Position:** bottom (Bottom); above bottom (Low); pelagic (High). **Diet:** HD = herbivorous-detritivorous; HM = herbivorous macro-algal; IS = invertivorous sessile; IM = invertivorous mobile; PK = planktonivorous; FC = Pelagic macro-organisms; OM = omnivorous (herbivorous and/or detritivorous AND carnivorous). **Sq:** Sum of squares of each variable calculated using ANOVA divided by the total sum of squares.



Supplementary Figure 4: Mean aesthetic scores of families

Mean and standard deviations of aesthetic scores for each family. P-value of variable 'Family' in the model = 6.927×10^{-4} , sum of squares = 0.324. The asterisks represent the p-values of an ANOVA that tests the effect of each family on the mean aesthetic scores of fish: '***' < 0.001, '*' < 0.05. For Zanclidae, the sum of squares (sum of squares of the family divided by total sum of squares) = 0.028, Scorpaenidae = 0.020, Monacanthidae = 0.022, Chaetodontidae = 0.091, Lutjanidae = 0.021.



Supplementary Table 1: List of fish species

Species code	Mean aesthetic score	SD aesthetic score	Family	Genus	Species	Gender	Life stage
Abudefduf_notatus	1362.977	47.051	Pomacentridae	Abudefduf	notatus	unknown	unknown
Abudefduf_sparoides	1408.883	48.377	Pomacentridae	Abudefduf	sparoides	unknown	unknown
Abudefduf_vagialis	1447.977	50.552	Pomacentridae	Abudefduf	vagialis	unknown	unknown
Acanthurus_nigricauda	1345.342	49.401	Acanthuridae	Acanthurus	nigricauda	unknown	unknown
Acanthurus_leucostemon	1843.976	47.021	Acanthuridae	Acanthurus	leucostemon	unknown	unknown
Acanthurus_lineatus	1800.780	48.461	Acanthuridae	Acanthurus	lineatus	unknown	unknown
Acanthurus_nigrofusus	1405.228	47.845	Acanthuridae	Acanthurus	nigrofusus	unknown	unknown
Acanthurus_tennenti	1730.225	48.758	Acanthuridae	Acanthurus	tennenti	unknown	unknown
Acanthurus_thompsoni	1379.417	48.272	Acanthuridae	Acanthurus	thompsoni	unknown	unknown
Acanthurus_triostegus	1517.963	47.299	Acanthuridae	Acanthurus	triostegus	unknown	unknown
Acanthurus_tristis	1371.510	48.075	Acanthuridae	Acanthurus	tristis	unknown	unknown
Aethaloperca_rogae	1199.715	48.532	Serranidae	Aethaloperca	rogae	unknown	unknown
amphiprion_akalopis	1597.343	49.716	Pomacentridae	Amphiprion	akalopis	unknown	unknown
amphiprion_latifasciatus	1754.417	47.681	Pomacentridae	Amphiprion	latifasciatus	unknown	unknown
Anampses_meleagrides_fem	1787.457	49.224	Labridae	Anampses	meleagrides	Female	unknown
Anampses_meleagrides_male	1441.156	49.453	Labridae	Anampses	meleagrides	Male	unknown
Anampses_twistii	1617.757	46.994	Labridae	Anampses	twistii	unknown	unknown
Arothron_meleagris_black	1688.140	49.902	Tetraodontidae	Arothron	meleagris	unknown	unknown
Arothron_meleagris_yellow	1467.979	49.724	Tetraodontidae	Arothron	meleagris	unknown	unknown
Arothron_nigropunctatus1	1443.158	49.406	Tetraodontidae	Arothron	nigropunctatus	unknown	unknown
Arothron_nigropunctatus2	1305.013	48.946	Tetraodontidae	Arothron	nigropunctatus	unknown	unknown
Arothron_nigropunctatus3	1433.405	49.662	Tetraodontidae	Arothron	nigropunctatus	unknown	unknown
Arothron_nigropunctatus4	1243.354	47.143	Tetraodontidae	Arothron	nigropunctatus	unknown	unknown
Arothron_nigropunctatus5	1372.886	47.193	Tetraodontidae	Arothron	nigropunctatus	unknown	unknown
Arothron_nigropunctatus6	1431.619	48.677	Tetraodontidae	Arothron	nigropunctatus	unknown	unknown
Arothron_nigropunctatus7	1478.849	51.280	Tetraodontidae	Arothron	nigropunctatus	unknown	unknown
Arothron_nigropunctatus8	1385.286	51.214	Tetraodontidae	Arothron	nigropunctatus	unknown	unknown
Arothron_nigropunctatus9	1231.306	47.802	Tetraodontidae	Arothron	nigropunctatus	unknown	unknown
Arothron_stellatus	1556.810	50.661	Tetraodontidae	Arothron	stellatus	unknown	unknown
Aulostomus_chinensis	1321.839	52.720	Aulostomidae	Aulostomus	chinensis	unknown	unknown
Balistapus_undulatus	1712.549	48.781	Balistidae	Balistapus	undulatus	unknown	unknown
Balistoides_virescens	1566.473	50.464	Balistidae	Balistoides	virescens	unknown	unknown
Bodianus_axillaris	1439.169	47.090	Labridae	Bodianus	axillaris	unknown	Adult
Bodianus_axillaris_juv	1614.913	47.600	Labridae	Bodianus	axillaris	unknown	Juvenile
Caesio_lunaris	1284.753	46.453	Caesionidae	Caesio	lunaris	unknown	unknown
Caesio_suevica	1446.285	50.000	Caesionidae	Caesio	suevica	unknown	unknown
Caesio_xanthonota	1437.194	47.910	Caesionidae	Caesio	xanthonota	unknown	unknown
Caranx_melampygus	1373.528	48.708	Carangidae	Caranx	melampygus	unknown	unknown
Centropyge_multispinis	1356.901	49.226	Pomacentridae	Centropyge	multispinis	unknown	unknown
Cephalopholis_argus	1543.276	48.568	Serranidae	Cephalopholis	argus	unknown	unknown
Chaetodon_auriga	1726.262	48.788	Chaetodontidae	Chaetodon	auriga	unknown	Adult
Chaetodon_auriga_juv	1731.945	47.599	Chaetodontidae	Chaetodon	auriga	unknown	Juvenile
Chaetodon_falcula	1682.616	46.980	Chaetodontidae	Chaetodon	falcula	unknown	unknown
Chaetodon_guttatissimus	1641.312	47.680	Chaetodontidae	Chaetodon	guttatissimus	unknown	unknown
Chaetodon_kleinii	1579.544	47.697	Chaetodontidae	Chaetodon	kleinii	unknown	unknown
Chaetodon_kleinii2	1521.509	50.357	Chaetodontidae	Chaetodon	kleinii	unknown	unknown
Chaetodon_melanotus	1665.913	48.025	Chaetodontidae	Chaetodon	melanotus	unknown	unknown
Chaetodon_meyeri	1771.345	50.962	Chaetodontidae	Chaetodon	meyeri	unknown	unknown
Chaetodon_trifascialis	1610.986	47.149	Chaetodontidae	Chaetodon	trifascialis	unknown	unknown
Chaetodon_trifasciatus	1683.970	48.162	Chaetodontidae	Chaetodon	trifasciatus	unknown	unknown
Chaetodon_vagabundus	1621.902	45.466	Chaetodontidae	Chaetodon	vagabundus	unknown	unknown
Chaetodon_lunula	1665.822	50.258	Chaetodontidae	Chaetodon	lunula	unknown	unknown
Chelinus_fasciatus	1428.620	48.515	Labridae	Chelinus	fasciatus	unknown	Adult
Chelinus_fasciatus_juv	1343.000	46.447	Labridae	Chelinus	fasciatus	unknown	Juvenile
Chlorurus_sordidus_fem	1176.764	48.792	Scaridae	Chlorurus	sordidus	Female	unknown
Chlorurus_sordidus_male	1742.657	49.121	Scaridae	Chlorurus	sordidus	Male	unknown
choerodon_graphicus	1562.662	49.215	Labridae	Choerodon	graphicus	unknown	unknown
Chromis_atripectoralis	1607.506	47.546	Pomacentridae	Chromis	atripectoralis	unknown	unknown
Chromis_dimidiata	1493.152	50.259	Pomacentridae	Chromis	dimidiata	unknown	unknown
Chromis_nigroanalis	1329.235	48.689	Pomacentridae	Chromis	nigroanalis	unknown	unknown
Chromis_tematensis	1297.676	48.549	Pomacentridae	Chromis	tematensis	unknown	unknown
Chromis_viridis	1523.562	50.016	Pomacentridae	Chromis	viridis	unknown	unknown
Chromis_weberi	1341.033	46.362	Pomacentridae	Chromis	weberi	unknown	unknown
Chrysiptera_annulata	1492.838	48.422	Pomacentridae	Chrysiptera	annulata	unknown	unknown
Coris_aygula_fem	1550.794	51.033	Labridae	Coris	aygula	Female	Adult
Coris_aygula_juv	1658.440	47.517	Labridae	Coris	aygula	Unknown	Juvenile
Coris_aygula_male	1264.187	48.419	Labridae	Coris	aygula	Male	Adult
Ctenochaetus_striatus	1295.176	48.882	Pomacentridae	Chrysiptera	striatus	unknown	unknown
Dascyllus_aruanus	1457.546	49.744	Pomacentridae	Dascyllus	aruanus	unknown	unknown
Dascyllus_cameus	1449.161	47.452	Pomacentridae	Dascyllus	cameus	unknown	unknown
Dascyllus_trimaculatus	1246.354	47.128	Pomacentridae	Dascyllus	trimaculatus	unknown	Adult
Dascyllus_trimaculatus_juv	1502.770	50.198	Pomacentridae	Dascyllus	trimaculatus	unknown	Juvenile
Echeneis_naucrates	1473.537	48.099	Echeneidae	Echeneis	naucrates	unknown	unknown
Epinephelus_areolatus	1436.011	49.744	Serranidae	Epinephelus	areolatus	unknown	unknown
Forcipiger_longirostris	1787.611	48.294	Chaetodontidae	Forcipiger	longirostris	unknown	unknown
Gomphosus_caeruleus_fem	1346.585	49.318	Labridae	Gomphosus	caeruleus	Female	Adult
Gomphosus_caeruleus_juv	1211.942	48.033	Labridae	Gomphosus	caeruleus	Unknown	Juvenile
Gomphosus_caeruleus_male	1418.441	49.103	Labridae	Gomphosus	caeruleus	Male	Adult
Gymnothorax_favagineus	1532.579	53.479	Muraenidae	Gymnothorax	favagineus	unknown	unknown
Halichoeres_cosmetus_fem	1666.229	48.332	Labridae	Halichoeres	cosmetus	Female	unknown
Halichoeres_cosmetus_male	1572.430	45.261	Labridae	Halichoeres	cosmetus	Male	unknown
Halichoeres_hortulanus_fem	1514.069	47.062	Labridae	Halichoeres	hortulanus	Female	unknown
Halichoeres_hortulanus_male	1543.035	48.728	Labridae	Halichoeres	hortulanus	Male	unknown
Hemigymnus_fasciatus	1356.386	47.818	Labridae	Hemigymnus	fasciatus	unknown	unknown

Heniochus_acuminatus	1803.594	47.824	Chaetodontidae	Heniochus	acuminatus	unknown	unknown
Kyphosus_cinereus	1412.319	50.225	Kyphosidae	Kyphosus	cinereus	unknown	unknown
Labrichtys_unilineatus_fem	1128.443	48.766	Labridae	Labrichtys	unilineatus	Female	Adult
Labrichtys_unilineatus_juv	1365.743	50.577	Labridae	Labrichtys	unilineatus	Unknown	Juvenile
Labrichtys_unilineatus_male	1551.732	48.594	Labridae	Labrichtys	unilineatus	Male	Adult
Labroides_bicolor	1269.355	51.166	Labridae	Labroides	bicolor	unknown	unknown
Labroides_dimidiatus	1508.537	46.383	Labridae	Labroides	dimidiatus	unknown	unknown
Labropsis_xanthonota	1501.658	48.338	Labridae	Labroides	xanthonota	unknown	Adult
Labropsis_xanthonota_juv	1463.703	48.383	Labridae	Labropsis	xanthonota	unknown	Juvenile
Lutjanus_bohar	1298.740	48.167	Lutjanidae	Lutjanus	bohar	unknown	unknown
Lutjanus_fulviflamma	1276.153	46.797	Lutjanidae	Lutjanus	fulviflamma	unknown	unknown
Lutjanus_kasmira	1557.753	47.936	Lutjanidae	Lutjanus	kasmira	unknown	unknown
Macolor_niger	1199.943	49.327	Lutjanidae	Macolor	niger	unknown	Adult
Macolor_niger_juv	1761.500	48.884	Balistidae	Macolor	niger	unknown	Juvenile
Malacanthus_lattovittatus	1446.719	48.874	Malacanthidae	Malacanthus	lattovittatus	unknown	unknown
Melichthys_niger	1523.516	52.405	Balistidae	Melichthys	niger	unknown	unknown
Monotaxis_grandoculis	1245.255	50.108	Lethrinidae	Monotaxis	grandoculis	unknown	Adult
Monotaxis_grandoculis_juv	1333.121	47.401	Lethrinidae	Monotaxis	grandoculis	unknown	Juvenile
Myripristis_violacea	1389.331	49.087	Holocentridae	Myripristis	violacea	unknown	unknown
Naso_brachycentron	1207.083	47.555	Acanthuridae	Naso	brachycentron	unknown	unknown
Naso_brevirostris_fem	1327.240	49.903	Acanthuridae	Naso	brevirostris	Female	Adult
Naso_brevirostris_juv	1489.458	50.558	Acanthuridae	Naso	brevirostris	Unknown	Juvenile
Naso_brevirostris_male	1391.025	48.615	Acanthuridae	Naso	brevirostris	Male	Adult
Naso_elegans	1558.736	49.272	Acanthuridae	Naso	elegans	unknown	unknown
Naso_unicomis	1497.666	50.266	Acanthuridae	Naso	unicomis	unknown	unknown
Nemateleotris_magnifica	1544.072	49.357	Microdesmidae	Nemateleotris	magnifica	unknown	unknown
Neoglyphidodon_melas	1412.636	52.149	Pomacentridae	Neoglyphidodon	melas	unknown	Adult
Neoglyphidodon_melas_juv	1592.078	46.828	Pomacentridae	Neoglyphidodon	melas	unknown	Juvenile
Ostracion meleagris_fem	1707.288	50.135	Ostraciidae	Ostracion	meleagris	Female	unknown
Ostracion meleagris_male	1581.139	49.516	Ostraciidae	Ostracion	meleagris	Male	unknown
Oxycheilinus_digramma	1436.700	46.121	Labridae	Oxycheilinus	digrammus	unknown	unknown
Oxymonacanthus_longirostris	1854.461	48.428	Monacanthidae	Oxymonacanthus	longirostris	unknown	unknown
Paracanthurus_hepatus	1832.893	47.503	Acanthuridae	Paracanthurus	hepatus	unknown	unknown
Paraluteres_prionurus	1579.873	49.883	Monacanthidae	Paraluteres	prionurus	unknown	unknown
Parapercis_hexophthalma_fem	1474.912	46.440	Pinguipedidae	Parapercis	hexophthalma	Female	unknown
Parapercis_hexophthalma_male	1427.876	47.987	Pinguipedidae	Parapercis	hexophthalma	Male	unknown
Parupeneus_cyclostomus	1271.789	49.161	Mullidae	Parupeneus	cyclostomus	unknown	unknown
Parupeneus_macronema	1350.852	50.593	Mullidae	Parupeneus	macronema	unknown	unknown
Parupeneus_trifasciatus	1555.653	48.858	Mullidae	Parupeneus	trifasciatus	unknown	unknown
Plagiotremus_rhinorhynchus_black	1392.489	49.938	Bleniidae	Plagiotremus	rhinorhynchus	unknown	unknown
Plagiotremus_rhinorhynchus_orange	1430.339	48.667	Bleniidae	Plagiotremus	rhinorhynchus	unknown	unknown
Plectropomus_pessuliferus	1535.095	47.039	Serranidae	Plectropomus	pessuliferus	unknown	unknown
Plectorhinchus_vittatus	1639.710	48.159	Haemulidae	Plectorhinchus	vittatus	unknown	Adult
Plectorhinchus_vittatus_juv	1671.393	48.218	Haemulidae	Plectorhinchus	vittatus	unknown	Juvenile
Plectroglyphidodon_dickii	1554.100	48.914	Pomacentridae	Plectroglyphidodon	dickii	unknown	unknown
Plectroglyphidodon_johnstonianus	1384.192	48.808	Pomacentridae	Plectroglyphidodon	johnstonianus	unknown	unknown
Plectroglyphidodon_lacrymatus	1578.811	47.948	Pomacentridae	Plectroglyphidodon	lacrymatus	unknown	unknown
Plectropomus_laevis	1489.358	47.171	Serranidae	Plectropomus	laevis	unknown	unknown
Pomacanthus_semicirculatus	1964.861	46.982	Pomacentridae	Pomacanthus	semicirculatus	unknown	unknown
Pomacentrus_caeruleus	1719.621	49.891	Pomacentridae	Pomacentrus	caeruleus	unknown	unknown
Pomacentrus_sulfureus	1529.585	47.039	Pomacentridae	Pomacentrus	sulfureus	unknown	unknown
Pseudanthias_squamipinnis_fem	1566.014	48.306	Serranidae	Pseudanthias	squamipinnis	unknown	unknown
Pseudanthias_squamipinnis_male	1653.831	50.897	Serranidae	Pseudanthias	squamipinnis	Female	unknown
Pterois_volitans	1784.876	52.496	Scorpaenidae	Pterois	volitans	Male	unknown
Pygoplites_diacanthus	1839.414	47.570	Pomacanthidae	Pygoplites	diacanthus	unknown	Adult
Pygoplites_diacanthus_juv	1758.483	48.316	Pomacanthidae	Pygoplites	diacanthus	unknown	Juvenile
Rhinecanthus_aculeatus	1661.760	49.398	Balistidae	Rhinecanthus	aculeatus	unknown	unknown
Sargocentron_caudimaculatus	1579.747	49.011	Holocentridae	Sargocentron	caudimaculatus	unknown	unknown
Sargocentron_diadema	1530.232	48.613	Holocentridae	Sargocentron	diadema	unknown	unknown
Sargocentron_prasin	1473.850	50.619	Holocentridae	Sargocentron	prasin	unknown	unknown
Scarus_caudofasciatus_fem	1368.838	50.551	Scaridae	Scarus	caudofasciatus	Female	unknown
Scarus_caudofasciatus_male	1545.727	49.015	Scaridae	Scarus	caudofasciatus	Male	unknown
Scarus_frenatus_fem	1372.558	50.968	Scaridae	Scarus	frenatus	unknown	unknown
Scarus_frenatus_male	1616.512	48.294	Scaridae	Scarus	frenatus	unknown	unknown
Scarus_niger_fem	1356.840	47.290	Scaridae	Scarus	niger	Female	Adult
Scarus_niger_juv	1420.512	51.393	Scaridae	Scarus	niger	Unknown	Juvenile
Scarus_niger_male	1471.099	48.460	Scaridae	Scarus	niger	Male	Adult
Scarus_tricolor_fem	1247.431	49.961	Scaridae	Scarus	tricolor	Female	unknown
Scarus_tricolor_male	1635.935	47.338	Scaridae	Scarus	tricolor	Male	unknown
Scolopsis_ghanam	1304.879	48.829	Nemipteridae	Scolopsis	ghanam	unknown	unknown
Stegastes_peliceri	1307.369	48.313	Pomacentridae	Stegastes	peliceri	unknown	unknown
stethojulis_albivittata_fem	1343.595	48.992	Labridae	Stethojulis	albivittata	Female	unknown
stethojulis_albivittata_male	1556.294	46.996	Labridae	Stethojulis	albivittata	Male	unknown
sufflamen_bursa	1539.378	49.673	Balistidae	Sufflamen	bursa	unknown	unknown
Sufflamen_chrysopteron	1398.014	48.922	Balistidae	Sufflamen	chrysopteron	unknown	unknown
Thalassoma_amblycephalum_fem	1307.490	49.536	Labridae	Thalassoma	amblycephalum	Female	unknown
Thalassoma_amblycephalum_male	1390.949	48.117	Labridae	Thalassoma	amblycephalum	Male	unknown
Thalassoma_hardwicke	1609.134	47.277	Labridae	Thalassoma	hardwicke	unknown	unknown
Thalassoma_hebraicum	1470.280	47.883	Labridae	Thalassoma	hebraicum	unknown	unknown
Thalassoma_lunare_fem	1456.690	47.696	Labridae	Thalassoma	lunare	Female	unknown
Thalassoma_lunare_male	1658.945	48.012	Labridae	Thalassoma	lunare	Male	unknown
Thalassoma_purpureum_fem	1410.546	48.752	Labridae	Thalassoma	purpureum	Female	unknown
Thalassoma_purpureum_male	1809.357	47.284	Labridae	Thalassoma	purpureum	Male	unknown
Zanclus_comutus	1876.378	49.681	Zanclidae	Zanclus	comutus	unknown	unknown
Zebrasoma_scopas	1482.712	46.801	Acanthuridae	Zebrasoma	scopas	unknown	unknown

SCIENTIFIC REPORTS

OPEN Taxonomic and functional diversity increase the aesthetic value of coralligenous reefs

Received: 23 May 2016

Accepted: 30 August 2016

Published: 28 September 2016

Anne-Sophie Tribot^{1,2}, Nicolas Mouquet^{1,2}, Sébastien Villéger², Michel Raymond¹, Fabrice Hoff³, Pierre Boissery⁴, Florian Holon⁵ & Julie Deter^{1,5}

The aesthetic value of landscapes contributes to human well-being. However, studies which have investigated the link between biodiversity and ecosystem services have not taken aesthetic value into account. In this study we evaluated how the aesthetics of coralligenous reefs, a key marine ecosystem in the Mediterranean, is perceived by the general public and how aesthetic preferences are related to biodiversity facets (taxonomic, phylogenetic and functional diversities). We performed both biodiversity measures and online-surveys of aesthetic perception on photographic quadrats sampled along the French Mediterranean coast. Our results show that species richness and functional richness have a significant positive effect on aesthetic value. Most of the ecological literature, exploring the relationship between biodiversity and ecosystem functioning and service has focused so far on 'economical' aspects of biodiversity (provision or regulation). Our results illustrate that cultural facets, such as 'beauty', should also be central in our motivations to preserve ecological diversity.

Natural landscapes, defined as an association between species and physical elements, provide valuable ecosystem services to humanity^{1,2}, including cultural ecosystem services through their aesthetic value³. Aesthetic value is an immediate and unconscious phenomenon partly resulting from cognitive mechanisms⁴ which regulates and controls emotions^{5,6}. It contributes to human well-being through cultural enrichment, cognitive development, reflection and/or recreation experiences¹. Due to this central role in our relationship with nature, aesthetic value should be considered as a natural resource and hence be included in conservation planning⁷. Biodiversity is a central element of this aesthetic value and yet it has not been directly linked to its perception by human beings. Indeed, most of the studies that have investigated the effects of biodiversity on ecosystem services have focused so far on 'economical' aspects such as provisioning or regulation services^{8,9}, while the links between aesthetic value and biodiversity has rarely been explored.

Biodiversity is made up of three main components that complement ecosystem functioning and ecosystem services: (i) taxonomic diversity (TD) that only accounts for species composition and abundance¹⁰; (ii) phylogenetic diversity (PD) that accounts for the evolutionary history of species^{11–13} and (iii) functional diversity that accounts for the ecological traits of species¹². A relationship between these different facets of biodiversity and aesthetic value might be expected. Indeed, an important hypothesis in environmental aesthetics is that human responses to ecosystem characteristics have evolutionary origins^{14–17}: humans seek beneficial habitats, with functional features and processes essential to their survival and well-being¹⁸. Thereby, people generally tend to interpret their aesthetic preferences of landscapes alongside its ecological quality.

Many studies have been carried out to assess the aesthetic value of landscapes since the 1970s¹⁹. These studies observed a positive correlation between aesthetic preferences and 'ecological values' of the landscapes. However, the ecological value in these studies was defined as 'landscape' diversity which includes only physical metrics such as structural diversity of patterns, diversity of land cover, patch diversity, richness and evenness. Very few studies have explored the link between biodiversity and human preferences for landscapes and most of them have used

¹Institut des Sciences de l'Évolution (ISEM)–UMR 5554 CNRS-UM-IRD, Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC 065, FR-34095 Montpellier Cedex 5, France. ²MARBEC (MARine Biodiversity Exploitation and Conservation), UMR 9190 IRD-CNRS-UM-IFREMER, Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC 093, FR-34095 Montpellier Cedex 5, France. ³Ludiformation, 5 rue de l'Aiglon, 34000 Montpellier, France. ⁴Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Délégation de Marseille-Immeuble le Noailles, 62 La Canebière-13001 Marseille, France. ⁵Andromède Océanologie, 7 place Cassan, 34280 Carnon, France. Correspondence and requests for materials should be addressed to A.-S.T. (email: anne-sophie.tribot@umontpellier.fr)

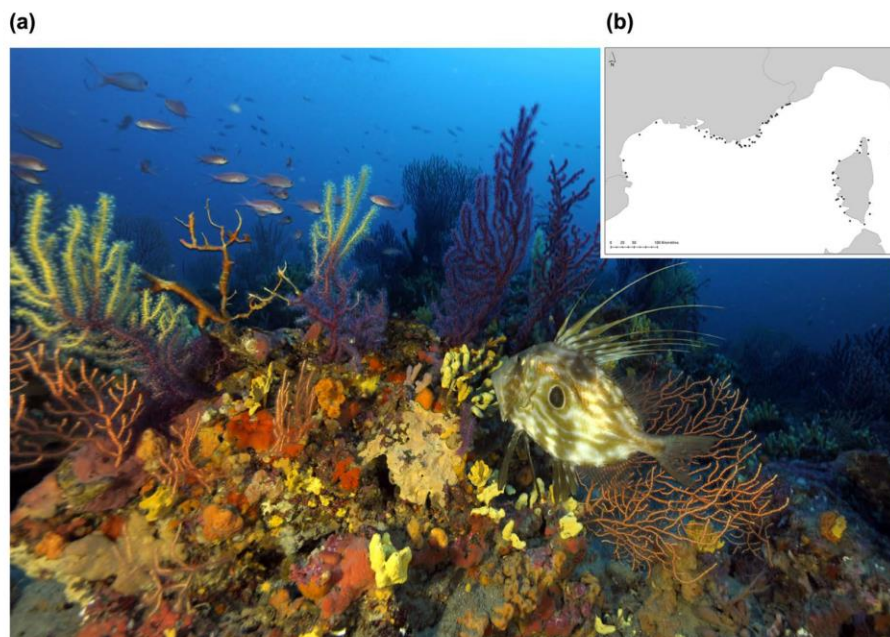


Figure 1. (a) Coralligenous assemblage in the Mediterranean. Copyright: Laurent Ballesta for Andromède Océanologie/Agence de l'eau RMC. Campagne RECOR 2011. Photograph taken by Laurent Ballesta. (b) Map of the 113 stations sampled in the French Mediterranean. Stations ranged from -20 to -90 m deep. Each station was sampled by three photographic quadrats taken at the same depth. Map generated by using R 3.2.4 2016-03-10 (R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Core Team, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (2016) <https://www.R-project.org>), created by Florian Holon for Andromède Océanologie/Agence de l'Eau RMC.

indirect evaluations. For example Hale *et al.*²⁰ measured bird species diversity as a function of changes in housing density and found that the diversity of avian species significantly increased in locations that adopted aesthetic landscape planning.

Contrary to terrestrial ecosystems, there has been few assessment of the aesthetic value of underwater ecosystems although they serve as recreational areas for millions of people through diving and are highly threatened by human activities²¹. Their interest is recognized by the general public, for example by the 'Citizens' Network for Observation of Marine Biodiversity' in Europe (<http://www.comber.hcmr.gr>²²), the 'Mediterranean Citizen Observatory for underwater landscapes' in France (<http://ecorem.fr/medobssub>²³) and the 'purple octopus' project in United Kingdom (<http://www.purpleoctopus.org>²⁴). Among marine ecosystems, coralligenous reefs are emblematic assemblages mainly found between 20 and 120 m deep. They are composed of biogenic concretions, primarily produced through the accumulation of encrusting algae which grow at low light levels²⁵ and secondarily by bio-constructor animals such as polychaetes, bryozoans and gorgonians. They host more than 1700 species dominated by encrusting algae, suspension feeders, borers or soft-bottom fauna²⁶ (Fig. 1a). These assemblages are similar to tropical reefs in terms of species richness and abundance²⁶, placing them among one of the most diversified ecosystems in the Mediterranean sea.

Here, we used an extensive database detailing coralligenous assemblages sampled along the French Mediterranean coast (113 stations) and questionnaires (1260 responses) to assess how the three main facets of biodiversity (taxonomic, phylogenetic and functional) are related to the aesthetic value of these assemblages.

Results

Effect of bio-physical parameters on aesthetic preferences. *Sample profile and aesthetic score distribution.* The online survey was completed by 1260 people: 60% were women. The median age was 30 years; the most represented age range was 18–30 years (46%). Managers and engineers were substantially overrepresented (50%), as well 'Environment' and 'Biology' professional sectors (33% and 29%, respectively). Around half of the respondents lived more than 20 km from the coast (Supplementary Figure 1).

On the basis of the 1260 responses, the aesthetic scores of the photos ranged from 1083 to 1946. The distribution of scores were significantly different from a random choice (Supplementary Figure 2, p -value < 0.001). There was no difference between the aesthetic score distribution between the whole sample and each of the socio-economical categories (all Kolmogorov-Smirnov p -values < 0.001).

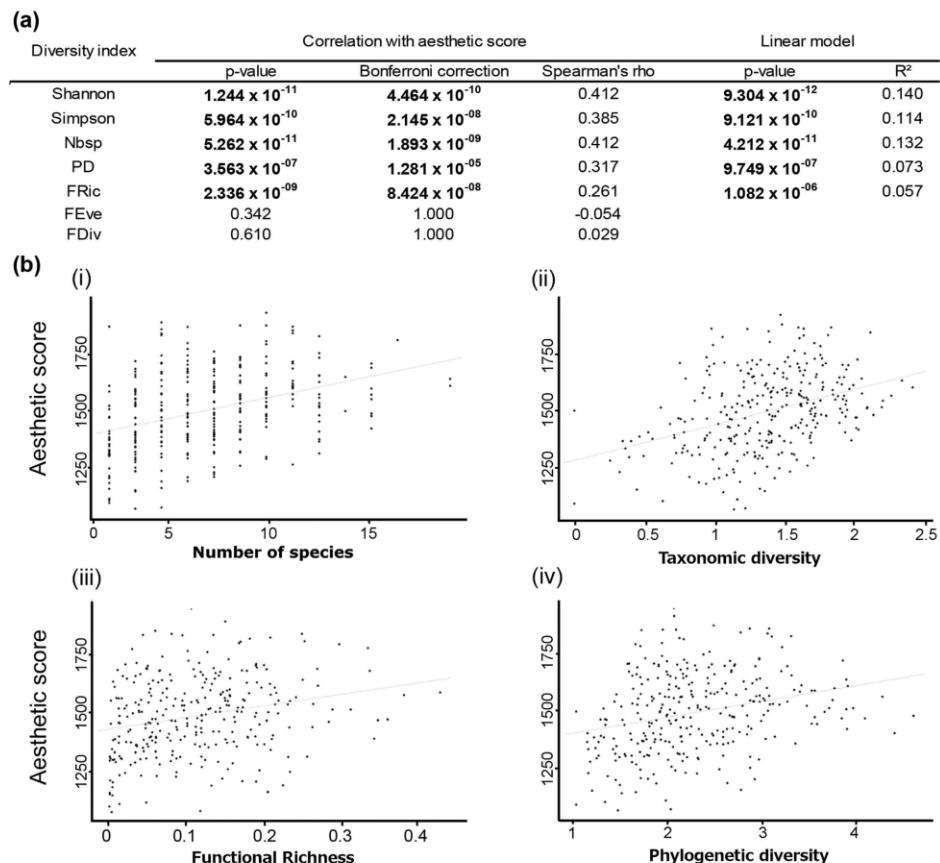


Figure 2. (a) Correlation coefficients between the aesthetic scores of photos and diversity indices ($n = 1260$). Nbsp: number of species. PD: Phylogenetic diversity. FRic: standardized Functional Richness. FEve: Functional evenness. FDiv: Functional divergence. Linear model for FEve and FDiv because their correlations with aesthetic scores were not significant. Bold values: significant p-values. R² = correlation coefficient. Bonferroni correction = adjusted p-values after a Bonferroni correction. (b) Relationship between aesthetic scores and diversity indices. $n = 1260$. (i) Linear model for aesthetic scores as a function of the number of species per quadrat. R² = 0.132. (ii) Linear model for aesthetic scores as a function of taxonomic diversity measured using Shannon's index (expressed as equivalent number of species). R² = 0.140. Linear model for aesthetic scores as a function of Simpson's index is not presented because the relationship is not better than with Shannon's index. R² = 0.164. (iii) Linear model for aesthetic scores as a function of standardized FRic. R² = 0.057. (iv) Linear model for aesthetic scores as a function of PD. R² = 0.073.

Diversity and aesthetic preferences. Significant positive correlations were observed between the aesthetic scores of photos and diversity indices (Fig. 2a). The highest correlation was obtained for TD indices (number of species, Shannon and Simpson) followed by PD and standardized FRic (Fig. 2a). Other functional diversity indices were not significantly correlated with aesthetic scores. The best linear models fitted were for species richness and for the Shannon index (Fig. 2a,b). We found a correlation between PD and TD (Spearman's rho = 0.515, p -value < 0.001) and between FRic and TD (Spearman's rho = 0.834, p -value < 0.001). To correct for this effect, we performed linear models between PD and TD (R² = 0.605, p -value < 0.001) and between FRic and TD (R² = 0.274, p -value < 0.001). We correlated the aesthetic scores with the residuals of these relationships and still found a positive correlation between corrected FRic and aesthetic scores (Spearman's rho = 0.171, p -value < 0.01) but not for PD (p -value > 0.05).

We found that the aesthetic scores were negatively correlated with the percentage of non-colonized substratum and the sediment percentage cover (Table 1a, $n = 1260$). To correct for this effect, we correlated the diversity indices with the residual of this relationship, and still found a significant (but lower) relationship for all of the indices except FEve and FDiv (Table 1a, $n = 1260$). We also found that the aesthetic scores were positively correlated with the index of Marginal colour heterogeneity for Red, Green, Saturation and Value channels (Table 1a, $n = 1260$). Note that percentages of non-colonized substratum and sediment cover were negatively correlated with the Marginal colour heterogeneity index for the saturation channel (Table 1a, $n = 1260$). Finally, we found a

Effect of the environment and colours heterogeneity on aesthetic scores						
(i) Aesthetic score ~ Environment variables and colour heterogeneity indices						
Variable		Correlation with scores				
		p-value	Spearman's rho	Bonferroni correction		
Environment variables	% no live	9.334×10^{-14}	-0.452	1.886×10^{-13}		
	% sediment	1.353×10^{-11}	-0.411	2.700×10^{-11}		
Colour heterogeneity indices	Marginal_red	9.680×10^{-09}	0.353	5.808×10^{-08}		
	Marginal_green	0.002	0.193	0.002		
	Marginal_blue	0.534	-0.039	1.000		
	Marginal_hue	0.611	0.032	1.000		
	Marginal_saturation	2.227×10^{-16}	0.509	1.338×10^{-15}		
	Marginal_value	5.940×10^{-09}	0.358	3.564×10^{-08}		
(ii) Residuals (aesthetic score~environment variables) ~ Diversity indices						
Index	Correlation with residuals					
	p-value	Spearman's rho	Bonferroni correction			
Shannon	3.814×10^{-08}	0.294	1.371×10^{-6}			
Simpson	1.071×10^{-07}	0.284	5.852×10^{-6}			
NBsp	3.394×10^{-05}	0.223	1.220×10^{-3}			
PD	1.326×10^{-06}	0.259	4.788×10^{-5}			
FRic	2.234×10^{-05}	0.242	8.028×10^{-4}			
(iii) Environment variables ~ Colour heterogeneity indices						
	% no live			% sediment		
	p-value	Spearman's rho	Bonferroni correction	p-value	Spearman's rho	Bonferroni correction
Marginal_red	0.647	-0.029	1.000	0.319	-0.063	1.000
Marginal_green	0.274	0.069	1.000	0.609	0.032	1.000
Marginal_saturation	$<2 \times 10^{-16}$	-0.508	7.200×10^{-15}	1.49×10^{-13}	-0.445	6.364×10^{-12}
Marginal_value	0.632	-0.03	1.000	0.285	-0.067	1.000
(b) Sensitivity analyses for functional traits						
(i)	Trait type	Index	Correlation			
			p-value	Spearman's rho	Bonferroni correction	
All traits	Biological traits	FRic	9.300×10^{-10}	0.342	3.348×10^{-08}	
	Aesthetic traits	FRic	2.480×10^{-10}	0.353	8.928×10^{-09}	
(ii)	Trait type	Index	Correlation			δ
			p-value	Spearman's rho	Bonferroni correction	
Aesthetic traits	Without "colour"	FRic	2.009×10^{-08}	0.315	7.236×10^{-07}	0.037
	Without "protect"	FRic	1.114×10^{-09}	0.341	5.572×10^{-07}	0.012
	Without "interest"	FRic	4.063×10^{-09}	0.330	1.461×10^{-07}	0.023
	Without "shape"	FRic	1.296×10^{-07}	0.298	4.680×10^{-06}	0.055
(iii)	Trait type	Index	Correlation			δ
			p-value	Spearman's rho	Bonferroni correction	
Shape traits	Without "unit"	FRic	5.873×10^{-10}	0.346	2.113×10^{-08}	0.007
	Without "gregarious"	FRic	3.886×10^{-09}	0.330	1.401×10^{-07}	0.023
	Without "unit_height"	FRic	3.520×10^{-09}	0.331	1.267×10^{-07}	0.022
	Without "base_cover"	FRic	2.820×10^{-09}	0.333	1.015×10^{-07}	0.020
	Without "consistence"	FRic	8.602×10^{-09}	0.323	3.096×10^{-07}	0.030
	Without "base_type"	FRic	2.979×10^{-08}	0.312	1.072×10^{-06}	0.041
(iv)	Trait type	Trait	Correlation Abundance~Score			
			p-value	Spearman's rho	Bonferroni correction	
Base type	Encrusted		0.032	-0.116	1.000	
	Semi-erect		0.026	0.345	1.000	
	Erect		6.822×10^{-11}	0.629	2.455×10^{-09}	

Table 1. Effect of the environment, colours heterogeneity and functional traits on aesthetic scores.
(a) Correlation coefficients between (i) aesthetic scores and both environment variables and colour heterogeneity indices, (ii) residuals of aesthetic score~environment variables relationship (after a Principal Component Analysis) and diversity indices and (iii) environment variables and colour heterogeneity indices.

(b) Correlation coefficients between aesthetic scores and Functional Richness calculated with (i) aesthetic traits (original model) and by removing each time (ii) an aesthetic trait and (iii) a trait related to the shape. (iv) Correlation coefficients between aesthetic scores and species coverage for each base type. % no live = non-colonized substratum, % sediment = sediment percentage cover, Marginal = Marginal colour heterogeneity index, ρ = Pearson's correlation coefficient, δ = differences between original ρ and new ρ , Nbsp: number of species, FRic: Functional richness, PD: Phylogenetic diversity. Bold values: significant p-values. Bonferroni correction = adjusted p-values after a Bonferroni correction.

positive relationship between the diversity of colours (measured using Shannon's index) and the aesthetic scores (Spearman's $\rho = 0.381$, p-value < 0.001).

Identification of the key functional traits, colours and species groups. We found that aesthetic score was positively correlated with FRic calculated with only the traits related to aesthetics (Spearman's $\rho = 0.353$, Table 1b and Supplementary Table 1: classes 'colour', 'protect', 'interest', 'shape'; $n = 1260$). We then performed a sensitivity analysis to identify which of these traits had the greatest impact on this relationship (aesthetic importance of removed traits δ , as defined in methods). We found that the most important traits were related to the shape ($\delta = 0.055$, Table 1b, $n = 1260$), particularly 'base type' (encrusting, semi-erect or erect, $\delta = 0.041$, Table 1b, $n = 1260$). Among the 'base type' traits, the coverage of erect species per quadrat was positively correlated with the aesthetic score (Spearman's $\rho = 0.345$, Table 1b), whereas the coverage of encrusting species was negatively correlated with it (Spearman's $\rho = -0.116$, Table 1b). Species colour abundances, based on the coverage per photo of species for each colour (e.g. coverage of red species), were not correlated with aesthetic scores (all p-values > 0.05).

Finally, among all of the paraphyletic groups tested, only four had their coverages positively correlated to the aesthetics score (green algae: Spearman's $\rho = 0.244$, gorgonians and corals: Spearman's $\rho = 0.247$, sea urchins: Spearman's $\rho = 0.119$, and bryozoans: Spearman's $\rho = 0.127$). Within each group, we removed every species and tested for their importance in the original correlation (Supplementary Figure 3). We found that for green algae, the difference was higher when *Flabellia petiolata* was removed ($\delta = 0.100$, Supplementary Figure 3). For gorgonians and corals (and similar species), the difference was higher when *Eunicella cavolini* ($\delta = 0.041$, Supplementary Figure 3), *Leptopsammia pruvoti* ($\delta = 0.026$, Supplementary Figure 3) and *Paramuricea clavata* ($\delta = 0.014$, Supplementary Figure 3) were removed. Conversely, the presence of 'Hydrozoa' decreased the correlation between the coverage of species and the aesthetic score ($\delta = -0.05$, Supplementary Figure 3). Among bryozoans, the difference was higher when *Myriapora truncata* was removed ($\delta = 0.016$, Supplementary Figure 3).

Observer's justifications. The coverages of observed colours were correlated with observer preferences (Spearman's $\rho = 0.761$, p-value < 0.05). Purple, red and orange were the most frequently preferred colours (Fig. 3a). When compared with the bisector of the observed coverages/preferred frequencies, purple and red were more often preferred and orange less often preferred than expected based on their observed coverages.

Observed coverages for each species group were correlated with observer preferences (Spearman's $\rho = 0.857$, p-value < 0.05). Corals and gorgonians, red algae, and sponges were the most frequently preferred groups (Fig. 3b). When compared with the bisector of the observed coverages/preferred frequencies, gorgonians and corals were more often preferred and sponges and red algae less often preferred than expected based on their observed coverages. Finally, observers most often answered that colour diversity; colour intensity; colour brightness and high contrast contributed the most to their preferences (Supplementary Figure 4). The diversity of forms and reliefs were also important. With regards to 'feelings', the main arguments were curiosity, serenity, and similarity to the 'seabed reference' ('This photo matches with my vision of the seabed', Fig. 4b).

Mapping. We found that biodiversity measured in the 3 quadrats used to test aesthetic score provides a relevant proxy of the biodiversity present at each station (i.e. on the set of 30 quadrats recorded in each station, Supplementary Figure 5). We thus map on Fig. 5 estimation of the different facets of coralligenous assemblages biodiversity, including aesthetic value, along the French Mediterranean coast. Most beautiful stations were found in Port-Cros and Calanques National Parks (next to Hyeres and Marseille, respectively), off Saint-Florent (northern Corsica) and along the Corsican west coast (Fig. 5a). The least aesthetic stations were primarily in the Gulf of Lion, off Nice (northern Mediterranean) and Ajaccio (southern Corsica). These areas corresponded to hotspots of species diversity (TD, Fig. 5b) and Functional Richness (FRic, Fig. 5c) especially for the Port-Cros National Park. However, the FRic map did not match with the aesthetic map for the Calanques National Park and for the north of Corsica (Fig. 5c).

Discussion

We found that biodiversity, especially TD and FRic to a lesser extent, were correlated with aesthetic scores. Similarly, the Marginal colour heterogeneity indices calculated for saturation channel (which corresponds to colour intensity) and value channel (which corresponds to colour brightness), were also positively correlated with aesthetic score. Indeed, in our assessment of scenic value at a fine scale, our colour heterogeneity indices can be interpreted as a measure of structural diversity, which is an indicator of scenic beauty^{27–31}. We did not find any additive effect of PD on aesthetic score than what was already explained by TD. This weak effect of PD illustrates that species with the highest aesthetic interest (i.e. corals and gorgonians) belong to the same phylogenetic group.

Regarding functional diversity, after correcting for TD, FRic was still correlated with aesthetic score. This suggests that the range of combinations of functional traits plays a role in aesthetic preferences. However, humans do not seem to perceive the other functional dimensions such as functional evenness (FEve) or divergence in the

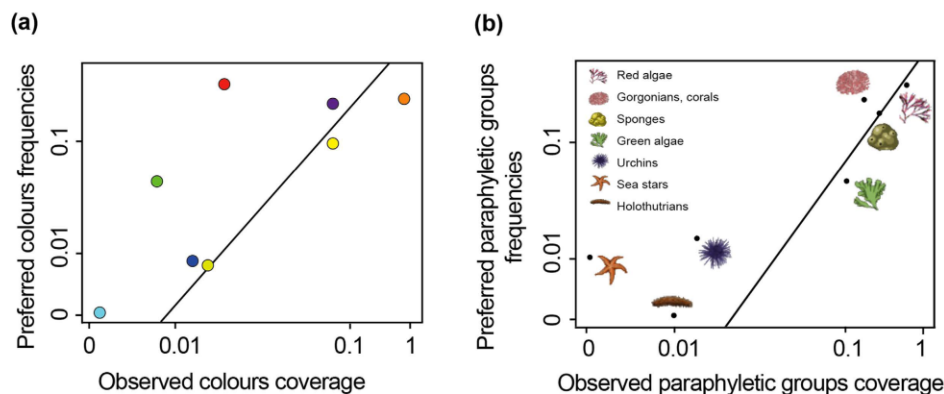


Figure 3. Relationship between observed coverages and preferred frequencies for (a) colours and (b) species groups. The vertical axis represents the preferred total frequencies and the horizontal axis represents the observed total coverages. Black lines represent the bisectors. $N = 338$ quadrats. Pictograms provided by DORIS <http://doris.ffesm.fr>.

abundance of traits (FDiv) as aesthetic factors. We hypothesise that during the observation, attention was focused on erect species, bright and varied colours, especially red and purple, which are the species with the most original combinations of traits values.

We found that the percentage cover of sediment and non-colonized substrate has a significant negative impact on aesthetic scores. Moreover, the correlation between aesthetic scores and TD was still significant when we corrected the effects of sediment and non-colonized substrate on aesthetic scores. It has been shown that for terrestrial ecosystems, human aesthetic preferences are related to the search for beneficial habitats, with functional features and processes essential to their 'survival and well-being'¹⁸. This effect also applies here; as humans used both aesthetic (like TD) and rejection parameters (such as sediment and non-colonized substrate) to assess the ecological value of this marine landscape.

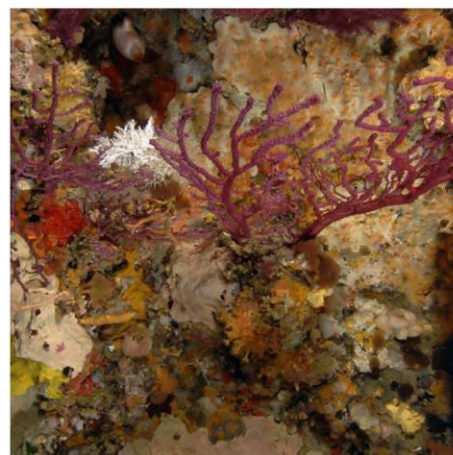
According to the ecological valence theory of human colour preference³², humans prefer colours strongly associated with objects they like (e.g., blue is associated with clear skies and clean water) and dislike colours strongly associated with objects they dislike (e.g., brown is associated with faeces and rotten food). These colour preferences derive from the average person's affective responses to colour-associated objects that arose from evolutionary selection³³. People are thus more likely to survive and reproduce successfully if they are attracted to objects whose colours 'look good' to them and avoid objects whose colours 'look bad' to them, such as sediment and non-colonized substrate³².

Here, however we found that purple and red were the most preferred colours, despite their low observed coverages obtained using HSV channels (1% for purple and 13.6% for red vs. 70% for orange). From a psychological point of view, red is often reported to cause excitement and arousal³⁴. Counter intuitively, blue and green, that are known to be attractive³³, were less preferred. This may be explained by their low coverages in the photos (coverages of 0.2% for green, and 0.5% for blue). Indeed, within the circalittoral shelf, where coralligenous reefs grow, chlorophyll organisms (including green algae) are less abundant because of a lack of light, and blue pigments are relatively rare in animal colouration³⁵.

We found that an abundance of green algae, corals and gorgonians, sea urchins and some bryozoans were positively correlated with aesthetic scores. Among these groups, some species such as the green algae *Flabellia petiolata* or the gorgonian *Eunicella cavolini* had a very strong influence. After correcting for the observed abundance of these groups, we found that only gorgonians and corals were actually preferred while green algae was less preferred. As managers and engineers were substantially overrepresented, as well 'Environment' and 'Biology' professional sectors, we fitted a linear model between educated professionals and non-educated professionals preferences frequencies for paraphyletic groups (Supplementary Figure 6). We found that paraphyletic groups preferences for these two groups of people were highly linked ($p\text{-value} = 2.878 \times 10^{-06}$, $R^2 = 0.975$). Corroborating this preference, erect bearing was the functional trait most related to aesthetics. Gorgonians and corals often offer vertical curved lines which is the most powerful aesthetic primitive pictorial that contributes to the perception and preference of visual art³⁶. Observer's preference justifications corroborate this result as they often select "shape" and "colour diversity" as important criteria. Further research would be interesting to test other preference patterns such as, for example, the symmetry of geometric shapes perceptible in seascapes⁴.

This study was carried out using fine-scale photographic quadrats (0.25 m²) which was used previously to estimate the diversity of coralligenous assemblages along the French Mediterranean coast³⁷. This fine scale might not be sufficiently large to estimate the aesthetic value of entire station where landscape perception becomes the key process for connecting humans with ecological phenomena^{3,38}. However it was enough to generate a relatively large richness gradient (from 2 species to 19 species) that was needed to link diversity with aesthetic perception in our statistical analysis. The next step will be to evaluate aesthetic preferences at a broader scale combined with exhaustive estimation of biodiversity to fully integrate the ecological metrics of biological diversity within the

(a)



(b)

What(s) colour(s) makes this picture more aesthetic
(Choose 1, 2 ou 3 colours and class it. 1 = colour that most contributes)

None, Yellow, Orange, Red, Purple, Blue, Blue-green, Green, Chartreuse, White, Black

What(s) element(s) makes this picture more aesthetic
(Choose 1, 2 ou 3 elements and class it. 1 = element that most contributes)

None, Red Algae, Green algae, Sponge, Gorgona and coral, Sea star, Sea cucumber, Urchin

According to you, what contributes most to the aesthetics of this photo
(Check 0, 1, 2 or 3. 0 = no effect, 3 = great importance)

Color intensity, High contrast, Luminosity, Relief, Shapes diversity, Colours diversity

Your advice
(Check «not agree», «somewhat disagree», «somewhat agree», or «agree»)

Look at this photo gives me serenity or wellbeing feeling
Look at this photo arouses my curiosity
This picture gives me a chaos or confusion feeling
Look at this photo gives me emotion
This photo match with with my vision of seabed
This photo makes me think to an aerial view or a terrestrial landscape
This photo makes me think to vegetation
This photo makes me think to mineral or crystal
I would define this photo as abstract art

(c)

Personal data

Gender
Man - Woman

Age
12 to 99

Residential distance to the coast
<10km / 10 à 20 km / >20 km

Professional category

Student; Farming, fishing or forestry; Employee; Management or highly skilled; Small business, trade or self-employed; Middle management, technical or skilled; Retired; other, not working

Qualification

No qualification; Vocational qualification; A-level, high school diploma or equivalent; Undergraduate degree; Post-graduate degree

Activity sector

Agriculture / Agribusiness; Art and design; Entertainment / Sports; Audiovisual; Banking / Finance / Insurance; Biology; Construction / Civil engineering; Environment / Land management; Ecology; Law; Public sector; Business management; Industry management; Humanitarian aid; Real estate; Information / Communication; Computing / Telecommunications; Fashion; Literature / Languages / Humanities; Manufacturing; Culture / Heritage; Physics / Chemistry / Pharmacy; Health; Personal services; Security / Emergency services; Tourism / Hospitality / Catering; Transport / Logistics; Social work; Teaching / Training; Other

Figure 4. Description of the online questionnaire completed by 1260 persons. (a) Among the 338 photos, a randomised selection of 15 pairs of photos was presented to the observer. For each pair of photos, they had to choose the photo they felt was the most beautiful. Here we present the photos that were considered to be the least aesthetic (left) and the most aesthetic (right). Photographs taken by Florian Holon. (b) Among the 15 photos chosen, 3 photos were presented again and the observer had to answer questions based on semantic scales. Questions were related to visual features such as colours, colourimetry, elements or species; and their feelings and emotions experienced during the observation. (c) Details on their social background were also collected.

classical landscape perception literature. This cross scale comparison will also allow evaluating the most relevant scale of human aesthetic perception, i.e. if preference is related to combination of fine scale information or large scale averaging, and how the biotic components are perceived at various organisational scales.

We also acknowledge the limitation of using three (randomly chosen) photographic quadrats to map the distribution of aesthetic scores along the French coast, as well as the limitation of using the kriging method. The main purpose of our study was to evaluate how the aesthetic perception of coralligenous photographic quadrats is related to three main different facets of biodiversity. Our aim here was not to provide an operational map of aesthetic landscape perception but rather to illustrate the potential of mapping this facet of diversity and its potential use by conservation biologists and stakeholders. Map provided in Fig. 5 should be interpreted as an estimation of aesthetic value of Mediterranean coralligenous assemblages, which might be refined and extended to be used in conservation planning.

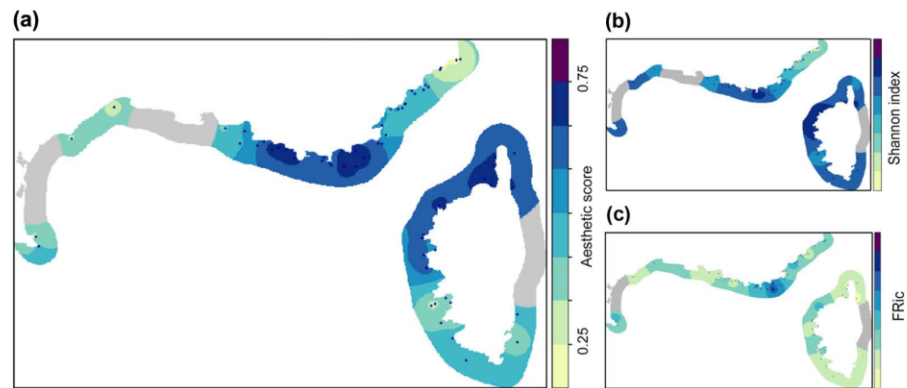


Figure 5. Mapping the different facets of coralligenous assemblages biodiversity along the French Mediterranean coast. (a) Stations (N = 113) mapped according to their aesthetic values. Each station represents the mean aesthetic score of three quadrats, scaled between 0 and 1. (b) Stations (N = 113) mapped according to their Shannon index values. Each station represents the mean Shannon index value of three quadrats, scaled between 0 and 1. (c) Stations (N = 113) mapped according to their FRic values. Each station represents the mean FRic value of three quadrats, scaled between 0 and 1. For all maps, areas were obtained using the kriging method (estimation of values between two stations).

Our results also suggest that a photo appears to be appreciated if it corresponds to the ideas that the observer has on a seabed ('this photo matches with my vision of the seabed', Fig. 4b). This result, however, warrants further investigation into references of the seabed in the collective unconscious. For examples, how much are they related to reality, documentary photos, movies or aquariums? Are they representative of the functionality of marine ecosystems? Further research including a more transactional approach would be useful to assess the effect of this unconscious 'ideal' seabed on the perception of aesthetic biodiversity.

Conclusions

Traditional studies have explored the relationship between biodiversity and ecosystem functioning and economical facets of biodiversity (provision or regulation). Our study focused on ecological 'beauty' through the lens of representative parameters of social perceptions. Aesthetic preference was related to the number of species and to the range of their functional traits. These results correlate with actual theories on the evolutionary origins of aesthetic preferences^{14,16,17}, which argue that aesthetic preferences are led by people's relationship with information and by human survival. Even if humans are only scarcely experiencing the underwater environment during their life, the aesthetic clues used to perceive a potential favourable terrestrial habitat (indicators of ecological value) can potentially be transposed to marine habitats.

The outputs from our study have important implications for the conservation of ecosystems, since aesthetic experience induces a social motivation for ecosystem conservation. Landscape thus appears to be a good vehicle for educating the general public on environmental issues^{3,38}. However, in order to relate aesthetic preferences to ecological functionality, there still needs to be an understanding of ecological functioning. The main challenge in ecological aesthetics then lies in reconciling the objectives set by ecologists on the basis of rational knowledge, with social expectations based on a subjective image of reality³⁹. Education could be a solution to better converge ecology and beauty through the promotion of 'functional beauty'^{18,40} based both on ecological understanding and aesthetic experience.

Material and Methods

Sampling of coralligenous assemblages. We used 338 standardized photographic quadrats (50 by 50 cm) from 113 stations (three quadrats per station) taken along the French Mediterranean coast (Fig. 1b) at a depth between -20 and -90 m during the RECOR program (http://www.observatoire-mer.fr/en/img/recor_en.pdf⁴¹) which was initiated in 2010 by the French Water Agency and Andromède Oceanology (www.andromede-ocean.com). Each of the three quadrats used for each station were randomly sampled among the 30 quadrats photographed per station by during the RECOR program. Each photo was analysed by a single person using 64 random points via the CPCe 4.1 software « coralligenous assemblages version »^{42,43}. For each quadrat, the percentage of area covered by sediment and non-colonized substratum were measured³⁷. Benthic species present in the quadrat were also identified according to the taxonomic nomenclatures of Guiry and Guiry⁴⁴ and Rodriguez-Prieto *et al.*⁴⁵ and classified into recognizable paraphyletic groups: green algae, red algae, brown algae, gorgonians and corals, sponges, tunicates, anemones, sea cucumbers, sea urchins, bryozoans or other cnidarians. Finally the relative abundance of each benthic species was estimated as a coverage among living organisms.

For each quadrat, a Marginal colour heterogeneity index was calculated for each channel of RGB (Red, Green, Blue) and HSV (Hue, Saturation, Value) colour systems⁴⁶. The Marginal colour heterogeneity index quantifies the spatial entropy of the pixel array, scaled between 0 (a single pixel class on the image) and 1 (all pixel values are equally represented). It is calculated using the Shannon entropy equation (1):

$$H(\gamma) = -\sum_{i=1}^M p(\gamma_i) \log p(\gamma_i)$$

with $p(\gamma)$ the proportion of pixels in the image that have the value γ and M the number of pixel classes.

Diversity indices. The main purpose of our study was to link the aesthetic perception of coralligenous reefs quadrats to their realized diversity. Thus, for each photographic quadrat, the three main facets of biodiversity were assessed using complementary diversity indices:

1. Taxonomic diversity (TD) was assessed using the number of species. Shannon and Simpson indices (based on relative species abundance) were also calculated and converted into effective numbers of species⁴⁷.
2. Phylogenetic diversity (PD) was measured by the phylogenetic distance between species. As no molecular sequence data existed for all the studied species, phylogenetic distances were based on species classification data from the literature³⁷. Phylogenetic distances between species were then estimated as the distance between a set of tips of the phylogenetic tree. Species distances were estimated for each pair of species in the community. PD was computed using the Rao's quadratic entropy index given by the equation $\sum_{i,j=1}^n p_i p_j d_{ij}$ where p_i and p_j are the relative abundance of species and i, j and d_{ij} are the phylogenetic distances between species, converted into effective numbers of species⁴⁷.
3. Functional diversity was measured using species functional traits and relative abundance of species. We selected a set of 52 traits that describe complementary facets of coralligenous species such as morphology, feeding, reproduction and defence strategies (Supplementary Table 1³⁷). Even if some of these traits are not known to have a direct effect on ecosystem functioning, they are all clearly linked to the ecology of the species and thus were considered as 'functional traits'⁴⁸. Functional traits were classified into two classes: traits related to the ecology of species (e.g. reproduction mode) and traits related to aesthetics (e.g. shape and colour of the species) (Supplementary Table 1). A multidimensional functional space was then built based on the value of the trait for each species⁴⁹ by computing Gower's distance between species, a Principal Coordinate Analysis on this distance matrix, and selecting the optimal number of axes according to an objective index of a posteriori quality. On the basis of species position in this functional space and the relative abundance of each species in each assemblage we computed three functional diversity indices⁵⁰: Functional Richness (FRic) that quantified the proportion of functional space filled by the community; Functional Evenness (FEve), that quantified the regularity of abundance distribution in the functional space, and Functional Divergence (FDiv) that quantified the distribution of abundance within the portion of functional space filled. These three indices are independent from each other and FEve and FDiv are independent from species richness⁵⁰.

Questionnaires and photo ranking. To assess aesthetic preferences of people with regards to the coralligenous assemblages, we used an online anonymous photographic questionnaire available to the general public on a dedicated web site between April and May 2014 (1260 responses). The questionnaire consisted of a random subset of 15 pairs of photographic quadrats (among the 338 analysed ones) submitted to each participant (Fig. 4a). For each pair, the observer had to choose a 'winner' photo, i.e. the one they felt as the most beautiful. They then justified their choice for three randomly chosen 'winner' photos using a questionnaire (Fig. 4b). Information on individual social backgrounds was also collected to test the effects of socio-economic factors on aesthetic preferences (Fig. 4c).

According to the participant choices (aesthetic preferences within pairs), photos were ranked using the Elo algorithm⁵¹. In order to verify that the choices were not random, the distribution of the observed Elo scores (so called aesthetic scores) were compared to a random distribution (obtained by recompiling the 1260 responses with random choice of winner photos) using a Kolmogorov-Smirnov test. The effect of social background on aesthetic scores was assessed using the same methods, by comparing the whole aesthetic score distribution to aesthetic score distributions of the following categories: gender, age, professional category, sector of activity and residential distance to the coast (Fig. 4c).

Effect of biophysical parameters on aesthetic preferences. *Diversity and aesthetic preferences.* We tested the correlation between the aesthetic score (Elo) of each photo and the different measures of biodiversity with a Spearman's correlation test. A series of linear regressions were applied to significant correlations in order to visualize the relationship between the aesthetic score and each diversity index. As FRic and PD tend to be positively correlated with TD, we corrected this effect by correlating the residuals of linear models between TD and FRic and between TD and PD with aesthetic scores.

We tested the influence of the abiotic environment (the sum of the sediment percentage cover and the percentage of non-colonized substratum extracted after a Principal Component Analysis) on the aesthetic scores using a Spearman's correlation test. As the abiotic environment influences biodiversity, we tested the effect of biodiversity on the residuals of the relationship between aesthetic score and abiotic environment. The same series of models described above were applied to test this relationship.

A Spearman's correlation test was performed between the aesthetic scores of the photos and the Marginal colour heterogeneity index values for each RGB and HSV channels. Correlations between the sediment percentage cover added to the percentage of non-colonized substratum and the Marginal colour heterogeneity index values were tested using a Spearman's correlation test. Finally, the effect of colour diversity on aesthetic scores was measured using a Spearman's correlation test between Shannon diversity of colours among species for each quadrat and aesthetic scores.

Identification of key functional traits, colours and species groups. We performed a sensitivity analysis to identify which functional trait, colour and species groups (hereafter called “factor”) had the greatest impact on the relationship between the aesthetic scores and functional diversity indices. Functional indices were recalculated after removing each factor individually (Supplementary Table 1). A correlation test was then performed between these new indices (after removing each factor) and the aesthetic score. The new correlation coefficients were subtracted to the original ones (model with all traits) to measure the aesthetic importance of removed factor (δ).

To quantify the impact of species colour on the aesthetic scores, we used species coverage per photo and dominant colour (beige, black, blue, brown, green, grey, orange, pink, red, purple, white, and yellow) as defined in the literature (Supplementary Table 1). For example, we looked at the effect of the factor “red species” on aesthetic scores, by removing them from each photo and calculating a new correlation coefficient between the aesthetic score and species coverage (without red species). The same method was finally used to quantify the impact of each species group on the aesthetic scores, based on the coverage per photo of each paraphyletic group defined previously (i.e. effect of the factor “green algae” on aesthetic score).

Observer’s justifications. We tested whether the choice of favourite colour (Fig. 4b) was influenced by their relative dominance within the photo. For each photo, pixels hues were extracted through the R *pixmap* package version 0.4–11⁵². The coverage of each hue was calculated (observed coverages) as well as the frequency of preferred colours in the questionnaire (preferred frequencies) and Spearman’s correlation tests were performed for each colour between observed coverages and preferred frequencies. The favourite species were detected as for favourite colours; the same method was carried out with the observed coverages and preferred frequencies of paraphyletic groups defined previously. Finally we analysed qualitative declarations made by each observer according to ‘emotions and feelings’ experienced (Fig. 4b, ‘Your advice’). For each item, the modalities of semantic scales ranged from ‘No effect’ or ‘Totally disagree’ to ‘Great importance’ or ‘Totally agree’. We identified which justification items contributed the most to each observer’s choices by calculating the percentage of each modality per item.

Mapping spatial patterns of biodiversity and aesthetic value. Finally, a mean aesthetic score was calculated for each station (3 quadrats per station) and scaled between 0 and 1. To check whether diversity observed in the 3 quadrats randomly chosen for aesthetic scoring was similar to the diversity of a station (i.e. including the 30 quadrats sampled), we plotted the mean diversity per station over the 3 quadrats chosen for the aesthetic evaluation vs. the mean diversity of the 27 remaining quadrats (Supplementary Figure 5). Each station was then used to obtain a map of the distribution of an estimation of aesthetic scores along the French coast using the kriging method (estimation of values between two stations). A similar map was obtained from the mean the TD Shannon’s index, the mean FRic value and the mean PD value of each station.

All analyses were performed using R 3.2.4 (2016-03-10).

Data availability. Relative abundances and coverages calculation are based on Doxa *et al.* 2016, available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1470160X1500613537>. Datasets and codes used in this article are available at Dryad doi:10.5061/dryad.rv29t. Codes used for diversity indices calculation are available at: <http://villegier.sebastien.free.fr/Rscripts.html>.

References

1. MEA. *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. (Island Press, 2005).
2. Díaz, S., Fargione, I., Chapin III, F. S. & Tilman, D. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol* **4**, e277, doi: 10.1371/journal.pbio.0040277 (2006).
3. Gobster, P. H., Nassauer, J. I., Daniel, T. C. & Fry, G. The shared landscape: what does aesthetics have to do with ecology? *Landscape Ecology* **22**, 959–972, doi: 10.1007/s10980-007-9110-x (2007).
4. Reber, R., Schwarz, N. & Winkielman, P. Processing fluency and aesthetic pleasure: is beauty in the perceiver’s processing experience? *Pers. Soc. Psychol. Rev.* **8**, 364–382, doi: 10.1207/s15327957pspr0804_3 (2004).
5. Blood, A. J. & Zatorre, R. J. Intensely pleasurable responses to music correlate with activity in brain regions implicated in reward and emotion. *Proc Natl Acad Sci USA* **98**, 11818–11823, doi: 10.1073/pnas.191355898 (2001).
6. Kawabata, H. & Zeki, S. Neural correlates of beauty. *J Neurophysiol* **91**, 1699–1705, doi: 10.1152/jn.00696.2003 (2004).
7. Kalivoda, O., Vojar, J., Skřivanová, Z. & Zahradník, D. Consensus in landscape preference judgments: the effects of landscape visual aesthetic quality and respondents’ characteristics. *J Environ Manage* **1**, 36–44, doi: 10.1016/j.jenvman.2014.02.009. (2014).
8. Hooper, D. U. *et al.* Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**, 3–35, doi: 10.1890/04-0922 (2005).
9. Cardinale, B. J. *et al.* Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* **486**, 59–67, doi: 10.1038/nature11148 (2012).
10. Magurran, A. E. *Ecological Diversity and Its Measurement*. (Princeton University Press, 1988).
11. Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. & Kembel, S. W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol Lett* **12**, 693–715, doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x (2009).
12. Díaz, S. & Cabido, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* **16**, 646–655, doi: 10.1016/S0169-5347(01)02283-2 (2001).
13. Mouquet, N. *et al.* Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biol Rev Camb Philos Soc* **87**, 769–785, doi: 10.1111/j.1469-185X.2012.00224.x (2012).
14. Appleton, J. *The Experience of Landscape*. (John Wiley, 1975).
15. Ulrich, R. S. In *Behavior and the Natural Environment* Vol. 11 *Human Behavior and Environment* (ed Altman, I., Wohlwill, J. F.) 85–125 (Springer US, 1983).
16. Kaplan, R. & Kaplan, S. *The experience of Nature, a psychological perspective*. 340 (Cambridge University Press, 1989).
17. Parsons, P. A. Evolutionary Rates: Stress and Species Boundaries. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**, 1–18, doi: 10.1146/annurev.es.22.110191.000245 (1991).
18. Swaffield, S. R. & McWilliam, W. J. Landscape aesthetic experience and ecosystem services in *Ecosystem services in New Zealand—conditions and trends*. (ed J. R. Dymond) 349–362 (Manaaki Whenua Press).
19. Jacobsen, J. K. S. Use of Landscape Perception Methods in Tourism Studies: A Review of Photo-Based Research Approaches. *Tourism Geographies* **9**, 234–253, doi: 10.1080/14616680701422871 (2007).

20. Hale, B. W., Steen-Adams, M. M., Predick, K. & Fisher, N. Ecological conservation through aesthetic landscape planning: a case study of the Lower Wisconsin State Riverway. *Environ Manage* **35**, 381–395, doi: 10.1007/s00267-003-3061-z (2005).
21. UNEP. Marine and Coastal Ecosystems and Human Well-Being: A Synthesis Report Based on the Findings of the Millennium Ecosystem Assessment. (UNEP, 2006).
22. VIBRANT. COMBER: Citizens' Network for the Observation of Marine Biodiversity, <http://www.comber.hcmr.gr/> (2016).
23. AERMC. MedObs-Sub: observatoire citoyen des paysages sous-marins, www.ecorem.fr/medobs-sub/ (2011).
24. Chamberlain, J. Purple Octopus using citizen science and human computation to discover marine interactions, <http://www.purpleoctopus.org> (2011).
25. Garrabou, J. & Ballesteros, E. Growth of *Mesophyllum alternans* and *Lithophyllum frondosum* (Corallinales, Rhodophyta) in the northwestern Mediterranean. *European Journal of Phycology* **35**, 1–10, doi: 10.1080/09670260010001735571 (2000).
26. Ballesteros, E. In *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* Vol. 44 (ed Gibson, R. N., Atkinson, R. J. A., Gordon, J. D. M.) 123–195 (Taylor & Francis Group, 2006).
27. de la Fuente de Val, G., Auri, J. A. & de Lucio, J. V. Relationship between landscape visual attributes and spatial pattern indices: A test study in Mediterranean-climate landscapes. *Landscape and Urban Planning* **77**, 393–407, doi: 10.1016/j.landurbplan.2005.05.003 (2006).
28. Kleinschmidt, B., Herbst, H. & Förster, M. Contribution of landscape metrics to the assessment of scenic quality—the example of the landscape structure plan Havelland/Germany. *Landscape Online*, doi: 10.3097/lo.200910 (2009).
29. de Groot, R. S., Alkemade, R., Braat, L., Hein, L. & Willemen, L. Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecological Complexity* **7**, 260–272, doi: 10.1016/j.ecocom.2009.10.006 (2010).
30. Roth, M. & Gruehn, D. Visual Landscape Assessment for Large Areas—Using GIS, Internet Surveys and Statistical Methodologies. *Proc. Latv. Acad. Sci. A: Humanit Soc Sci* 129–142 (2012).
31. Frank, S., Fürst, C., Koschke, L., Witt, A. & Makeschin, F. Assessment of landscape aesthetics—Validation of a landscape metrics-based assessment by visual estimation of the scenic beauty. *Ecological Indicators* **32**, 222–231, doi: 10.1016/j.ecolind.2013.03.026 (2013).
32. Palmer, S. E. & Schloss, K. B. An ecological valence theory of human color preference. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **107**, 8877–8882, doi: 10.1073/pnas.0906172107 (2010).
33. Hurlbert, A. C. & Ling, Y. Biological components of sex differences in color preference. *Curr Biol* **17**, R623–625, doi: 10.1016/j.cub.2007.06.022 (2007).
34. Elliot, J. A. & Maier, M. A. Color and Psychological Functioning. *Current directions in psychological science* **16**, 250–255, doi: 10.1111/j.1467-8721.2007.00514.x (2007).
35. Bulina, M. E. *et al.* New class of blue animal pigments based on Frizzled and Kringle protein domains. *The Journal of biological chemistry* **279**, 43367–43370, doi: 10.1074/jbc.C400337200 (2004).
36. Locher, P. J. In *Aesthetic Science: Connecting Minds, Brains, and Experience* (ed Shimamura, A. P., Palmer, S. E.) 163–188 (Oxford University Press, 2012).
37. Doxa, A. *et al.* Mapping biodiversity in three-dimensions challenges marine conservation strategies: The example of coralligenous assemblages in North-Western Mediterranean Sea. *Ecological Indicators* **61**, 1042–1054, doi: 10.1016/j.ecolind.2015.10.062 (2016).
38. Jorgensen, A. Beyond the view: Future directions in landscape aesthetics research. *Landscape and Urban Planning* **100**, 353–355, doi: 10.1016/j.landurbplan.2011.02.023 (2011).
39. Junker, B. & Buchecker, M. Aesthetic preferences versus ecological objectives in river restorations. *Landscape and Urban Planning* **85**, 141–154, doi: 10.1016/j.landurbplan.2007.11.002 (2008).
40. Parsons, G. & Carlson, A. *Functional Beauty* (Oxford University Press, 2008).
41. RECOR, a monitoring network for coralligenous assemblages in Mediterranean Sea. *Andromède Océanologie—Agence de l'Eau RMC*, http://www.observatoire-mer.fr/en/img/recor_en.pdf (2013).
42. Kohler, K. E. & Gill, S. M. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers & Geosciences* **32**, 1259–1269, doi: 10.1016/j.cageo.2005.11.009 (2006).
43. Deter, J., Descamp, P., Boissery, P., Ballesta, L. & Holon, F. A rapid photographic method detects depth gradient in coralligenous assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **418–419**, 75–82, doi: 10.1016/j.jembe.2012.03.006 (2012).
44. Guiry, M. D. & Guiry, G. M. *Algaebase :: Listing the World's Algae*, <http://www.algaebase.org/> (2013).
45. Rodríguez-Prieto, C., Ballesteros, E., Boisset, F. & Afonso-Carrillo, J. *Gula de las macroalgas y fanerógamas marinas del Mediterráneo occidental*. (OMEGA, 2013).
46. Proulx, R. & Parrott, L. Measures of structural complexity in digital images for monitoring the ecological signature of an old-growth forest ecosystem. *Ecological Indicators* **8**, 270–284, doi: 10.1016/j.ecolind.2007.02.005 (2008).
47. Chao, A., Chiu, C.-H. & Jost, L. Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **45**, 297–324, doi: 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540 (2014).
48. Violle, C. *et al.* Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**, 882–892, doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x (2007).
49. Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S. & Villéger, S. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography* **24**, 728–740, doi: 10.1111/geb.12299 (2015).
50. Villéger, S., Mason, N. W. H. & Moullot, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* **89**, 2290–2301, doi: 10.1890/07-1206.1 (2008).
51. Elo, A. *The Rating of Chessplayers, Past and Present*. (Arco, 1978).
52. Bivand, R., Leisch, F. & Maechler, M. *Pixmap: Bitmap Images ("Pixel Maps")*: functions for import, export, plotting and other manipulations of bitmapped images (2011).

Acknowledgements

We would like to thank the volunteers who participated in the online questionnaire. We would like to also thank Julien Veyssier, Rémy Dérnat and the Labex CeMEB (<http://www.labexceceb.org/>) for programming and hosting the questionnaire through the MBB platform. Anne-Sophie Tribot was funded by Andromède Océanologie (<http://www.andromede-ocean.com/>) and the University of Montpellier (<http://www.umontpellier.fr/>) during her Master degree and is supported by a PhD grant from Fondation de France (<http://www.fondationdefrance.org/>). Florian Holon was supported by a PhD grant from LabEX CeMEB and Andromède Océanologie. RECOR network data sampling was funded by the French Water Agency (Agence de l'Eau RMC (<http://www.eaurmc.fr/>)) and Andromède Océanologie. Nicolas Mouquet was funded by the CNRS.

Author Contributions

A.-S.T., N.M., S.V. and J.D. designed the study. A.-S.T. and N.M. performed the research and wrote the manuscript, and all authors contributed substantially to revisions. F. Holon, J.D. and P.B. provided the quadrats photographed during the RECOR program (http://www.observatoire-mer.fr/en/img/recor_en.pdf). M.R. and F. Hoff provided methods to carry out the online questionnaires and photo ranking.

Additional Information

Supplementary information accompanies this paper at <http://www.nature.com/srep>

Competing financial interests: The authors declare no competing financial interests.

How to cite this article: Tribot, A.-S. *et al.* Taxonomic and functional diversity increase the aesthetic value of coralligenous reefs. *Sci. Rep.* **6**, 34229; doi: 10.1038/srep34229 (2016).



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons license, unless indicated otherwise in the credit line; if the material is not included under the Creative Commons license, users will need to obtain permission from the license holder to reproduce the material. To view a copy of this license, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

© The Author(s) 2016

ANNEXE D

Coral reef fish aesthetics: scaling up from individuals to assemblages

In prep. for *Conservation Biology*.

Anne-Sophie Tribot^{1*}, Julie Deter^{2, 3}, Thomas Claverie^{1, 4}, Sébastien Villéger¹, Nicolas Mouquet¹

¹ MARBEC (MARine Biodiversity Exploitation and Conservation), UMR 9190 IRD-CNRS-UM-IFREMER, Université de Montpellier, Montpellier, France

² Institut des Sciences de l'Evolution (ISEM) - UMR 5554 CNRS-UM-IRD-EPHE, Université de Montpellier, Montpellier, France

³ Andromède Océanologie, Carnon, France

⁴ Centre Universitaire de formation et de recherche de Mayotte

E-mail addresses

Julie Deter: julie.deter@umontpellier.fr

Thomas Claverie: thomas.claverie@univ-mayotte.fr

Sébastien Villéger : sebastien.villeger@cnrs.fr

Nicolas Mouquet: nicolas.mouquet@cnrs.fr

*Corresponding author:

Anne-Sophie Tribot; E-mail: anne-sophie.tribot@umontpellier.fr; Tel:+334 67 14 45 66

ABSTRACT

The aesthetic value of landscapes and species plays a major role in the conservation and management of the environment. However, landscape and species are not equally perceived through an aesthetic judgement, and the way in which human brain interpret and summarize the visual information from one scale to another remains poorly known. The purpose of this study is to estimate the aesthetic value of different reef fish assemblages with variations in species composition, taxonomic diversity and functional diversity. Using a series of linear regressions, the aim is to decompose the effect of diversity and species identity on aesthetic preferences.

We found that aesthetic preferences for a community resulted in a combination of number of species and number of individuals at a medium complexity level, and presence of attractive species. This study could have interesting applications for managers and stakeholders that are involved in conservation policies, by providing evidences that showing around 10 species for 20 individuals is sufficient to trigger an aesthetic experience, and presence of few attractive species may be useful to promote the valorization of an entire community.

INTRODUCTION

The aesthetic value of landscapes and species plays a major role in the conservation and management of the environment since we are generally more motivated to study and protect what we find beautiful (Bonnet 2002; Brambilla *et al.* 2013). Aesthetic value should therefore be a major argument for the conservation of the biodiversity. Biodiversity is indeed an important factor in aesthetic preferences (Tribot *et al.* 2016), as "healthy" ecosystems are generally perceived more positively by the human eye (Cottet *et al.* 2013). Several hypothesis of landscape aesthetics suggest that the visual information contained in a landscape is interpreted by the human brain as an indicator of the potential of the habitat in terms of survival. Habitat with high biodiversity and a functional ecosystem will generally be perceived as more favorable to survival and therefore is considered more aesthetic (Appleton 1975; Kaplan 1989; Orians & Hervageen 1992; Coss & Moore 2002; Orians 2016).

Although the biodiversity of a landscape can be partially estimated by the number of species and their abundance, the aesthetic perception of landscape differ from aesthetic perception of species, especially because their expressive qualities –i.e. ability to express feelings- are different (Brady 2009). The aesthetic perception of landscapes and species has therefore been traditionally studied separately; the aesthetic value of landscapes being generally studied in landscape ecology, whereas

the aesthetic value of species is rather studied in psychology. In landscape ecology, aesthetic studies combine human perception metrics with mathematical descriptions of landscapes such as land cover diversity, patch diversity, and the richness and evenness of landscapes components (Fry *et al.* 2009). These studies generally suppose that landscape structural heterogeneity corresponds to high habitat diversity and thus to higher biological diversity (Walz 2011). In psychology and evolutionary psychology, studies estimating the attractiveness of species generally focus on the emotional aspects of aesthetic perception and their evolutionary origins. Some species are more attractive than others, depending on emotional dimensions (affection, attractiveness, fear, disgust), or utility (useful, useless, harmful) that may vary according to cultural factors (Serpell 2004). Our innate preferences to animals are therefore limited by a number of characteristics, such as juvenile traits (Glocker *et al.* 2009; Borgi *et al.* 2014), or phylogenetic closeness to *Homo sapiens* (Kellert *et al.* 1982). Other studies focused on the identification of formal visual traits as factors of aesthetic value of species: e.g., Hula and Flegr (2016) and Lišková (2013) found that the shape of species (flowers and parrots respectively) had the most effect on aesthetic preferences.

It would thus seem that aesthetic perception at the scale of landscapes (or ecosystems) and at the species level involves different cognitive processes. However, the biodiversity of a landscape can be summarized by an abiotic environment, an assemblage of species, and each of them can be considered individually by the human eye. The way in which the attractiveness of each species contributes to the aesthetic value of the landscape as a whole remains largely unknown. In other words, the way in which the human eye integrates visual information from one scale to another is not yet resolved. Studying how aesthetic perception scale up from one scale to another would help to better understand how individual species influence the aesthetic value at the ecosystem level: is aesthetic value equal to the sum of the visual information or is it rather a "global" judgment where the visual information is summarized by the brain? These issues are of major importance, especially in biodiversity education, since they question our ability to judge an ecosystem according to its composition: how much complexity are we able to treat? Does the presence of charismatic species crush the effect of biodiversity in our aesthetic perception?

The positive relationship between ecology and landscape aesthetics is an exciting opportunity to promote conservation programs based on the aesthetic expectations of the general public. In this way, the number of species is recognized as an important factor of aesthetic preference (Ode *et al.* 2008; Lindemann-Matthies *et al.* 2010; Lindemann-Matthies & Marty 2013; Haas *et al.* 2015). However, other facets of biodiversity are rarely taken into account to quantify the links between aesthetic

preferences and biodiversity. In particular, functional diversity is of major interest because it is recognized as playing a key role in the functioning of ecosystems (Hillebrand & Matthiessen 2009) and can be expressed by visual attributes (ecological traits) visible to the human eye (Graves *et al.* 2017).

The aim of this study is to distinctly quantify the effect of biodiversity and the effect of individual species attractiveness on the aesthetic preferences of coral fish communities. Coral reef fish are a very rich group of up to 8,000 species, including many colorful species popular among aquarists and divers and that attracts each year millions of tourists in coral reefs (Rhyne *et al.* 2012). Coral reefs are one of the most important ecosystems on Earth because of their productivity and biodiversity, providing many goods and services to human populations (Moberg & Folke 1999; Bellwood *et al.*, 2004). However, these ecosystems are experiencing an overall decline due to human activities (Bellwood *et al.*, 2004). Coral reefs represent important human and ecological issues, the understanding and conservation of these ecosystems is thus urgently needed. In this way, this study could be of major interest to stakeholders involved in coral reefs education, or to aquarium managers seeking to promote conservation and education to biodiversity through attractive species.

MATERIAL AND METHODS

The purpose of this study is to estimate the aesthetic value of different reef fish assemblages with variations in species composition, taxonomic diversity and functional diversity. Using a series of linear regressions, the aim is to decompose the effect of diversity and species identity on aesthetic preferences.

Choice of photos

In order to assess aesthetic preferences of humans for coral reefs fish communities, we used 84 standardized photos collected from a video recorded in a single site in Mayotte (South West Indian Ocean) in November 2016. The video was recorded by using a GoPro[®] camera placed at the bottom (3m) for 30 minutes. All photos had the same background and luminosity. Photos were then selected in order to have a contrasting functional diversity gradient among 69 common coral reef fish from Western Indian Ocean, representing 18 of the 48 most dominant families of coral reefs fishes (SI 1: list of species, (Lieske & Myers 2001)). The boundaries of the functional diversity gradient were determined using mean, minimum and maximum

expected FRic, calculated using groups of random species (with $n = 5, 10, 15$ and 20 species) over 1,000 iterations (Fig.1). When the natural conditions did not allow to fill this gradient, some species were added manually using Photoshop®. To ensure the realism of these assemblages, the added species were all observed at least once on the site. This resulted in a total set of 84 photos.

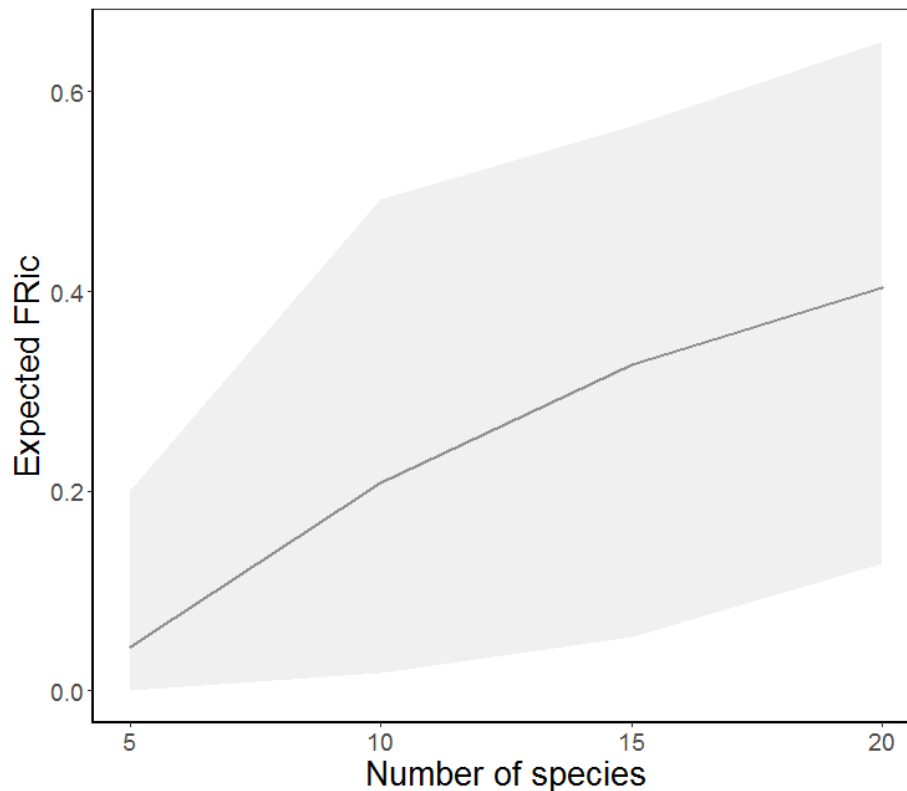


Figure 1: Expected functional richness according to the number of species

The black line represent the mean expected FRic, the grey ribbon represent the range between minimum and maximum expected FRic.

Aesthetic scores calculation

We used an online anonymous photographic questionnaire available to the general public on a dedicated website between March and June 2017 (2137 answers were collected). The questionnaire consisted for each participant of a random sampling without replacement of 20 pairs, among 84 standardized photos of fish communities. For each pair (hereafter ‘match’), the participants had to choose the photo they felt as

the most beautiful. According to the participant choices (aesthetic preferences within pairs), photos were ranked using the Elo algorithm (Elo 2008; Tribot *et al.* 2016). To correct the effect of the order of matches on the final aesthetic scores of photos, we randomly simulated 1,000 orders of matches. We then computed the mean of the 1,000 bootstrapped final Elo scores of each photo as the aesthetic score of each fish community. The distribution of the mean aesthetic scores were compared to a random distribution (obtained by recompiling the mean aesthetic scores with random scores) using a Kolmogorov-Smirnov test.

Diversity indices

The main purpose of our study was to link the aesthetic perception of coral reef fish communities to their diversity. Thus, for each photo, two facets of biodiversity were assessed using complementary diversity indices: (i) Taxonomic diversity (TD) was assessed using the number of species and abundance. Shannon and Simpson indices were calculated. (ii) Functional diversity was measured using species functional traits and relative abundance of species. We selected a set of six traits describing complementary facets of fish biology (GASPAR database): size, mobility, time period of activity, type of grouping, position in the water column, and diet. These traits are all linked to the ecology of the species and thus to ecosystem processes such as regulation of food webs and nutrient cycling (Mouillot *et al.* 2014). A multidimensional functional space was then built based on the value of the trait for each species by computing Gower's distance between species, a Principal Coordinate Analysis on this distance matrix, and selecting the optimal number of axes according to an objective index of *a posteriori* quality. On the basis of species position in this functional space and the relative abundance of each species in each assemblage we computed two complementary functional diversity indices: Functional Richness (FRic) that quantified the proportion of functional space filled by the community, and Functional Dissimilarity (FDis) that described the dissimilarity in the occupation of the functional space (Villéger *et al.* 2008; Villéger *et al.* 2013).

Effect of diversity on aesthetic preferences

We tested the relationship between the aesthetic score (Elo) of each photo and the different measures of biodiversity by using a set of linear and quadratic regressions.

The normality of the residuals was tested by using a Shapiro test. Effect of each diversity index on aesthetic scores was examined by using p-value and R-squared.

As number of species and abundances are correlated, we corrected this effect by correlating the residuals of linear models between abundance and number of species, with aesthetic scores. In the same way, as Shannon, Simpson, FRic and FDis tend to be positively correlated with number of species, we correlated the residuals of linear models between number of species and Shannon, Simpson, FRic and FDis, with aesthetic scores.

Effect of fish composition on aesthetic preferences

To estimate the contribution of each fish on mean aesthetic scores, we performed stepwise linear regressions between the mean aesthetic scores of photos and fish composition based on abundance on each photo. As fish abundance on photos is not orthogonal, order of entry into the linear model was selected using Akaike Information Criterion (AIC) of each fish: we performed a set of linear models by removing a fish each time. The AIC of the new model (with a removed fish) was compared with the AIC of the global model. The more the new AIC increased, the more the fish was an important estimator. We then entered the fishes into the model in order of importance. Given the large number of explanatory variables ($n = 69$) the final model was selected using a 1,000 stepwise method based on Akaike Information Criterion (AIC) (Venables 2002). The normality of the residuals was tested by using a Shapiro test. Effect of final selected exploratory variables (fishes) was examined by using p-value and t-value as a significance of the estimated coefficients. To see how well these fishes are individually appreciated, we compared their t-values with individual aesthetic scores calculated for each fish individually in a previous study (Tribot et al., submitted in *Science Advances*, SI 1: list of species).

Effect of size and covering of fishes on aesthetic preferences

To assess the effect of size of fishes on aesthetic preferences, we measured two metrics: (i) the covering in pixels of each individual per photo, regardless of the species. This represent what is actually seen by the observer. (ii) The relative size of species per photo, based on literature (GASPAR database, SI 1: list of species), i.e. the sum of the sizes divided by the number of species. This represents an estimate of

the actual size of species in the wild. We then computed linear regressions between these measures and mean aesthetic scores.

Composition and diversity interactions

As diversity indices are dependent on the composition of species, we evaluated the effect of both species composition and diversity on aesthetic preferences using a set of linear models between mean aesthetic scores and interaction between each log-transformed diversity indices and fish composition, by using the abundance of species that had a significant effect on aesthetic scores during the previous analyses. For each model, p-value, r-squared, residual Standard Error and Akaike Information Criterion (AIC) are calculated. For each diversity index, t-value, p-value and sum of squares are calculated.

Effect of socio-cultural background on aesthetic preferences

Information on socio-cultural backgrounds of the observers were collected during the questionnaire to test the effects of socio-professional factors and experience of fish observation on aesthetic preferences: gender, age, country of residence, occupation, professional category, qualifications and activity sector, practice of diving or snorkeling, recreational or professional fishing, knowledge in ecology, knowledge of reef fish, and expectation of the observers when visiting a coral reef (SI 2: Online questionnaire). Note that broadcasting the questionnaire via a website did not allow to control the sampling of the observers. However, our objective was only to control for the effect of these factors, not to realize a detailed analysis of each factors. To this end, we performed an analysis of variance (ANOVA) and tested for each match the effect of each factor. We estimated the links between knowledge, practices and expectations of the observers by using a Multiple Correspondence Analysis (ACM).

RESULTS

Mean aesthetic scores and diversity of sampled assemblages

The 84 fish assemblages ranged from 0 to 16 species, for a number of individuals ranging from 0 to 35 individuals (Fig. 2, Fig. 3a). Taxonomic and functional indices increased constantly according to the number of individuals (Fig. 3b).

The online survey was completed by 2137 individuals: 90 % were 16–60 years old and 60% were women. Managers and engineers were substantially overrepresented (45%), as well as ‘Ecology’ and ‘Biology’ professional sectors (22% and 20%, respectively). Based on these 2137 responses, mean aesthetic scores ranged from 1066 to 1841 (Fig. 2, Fig. 3c) with a mean standard deviation of 48 (+/- 3.153). The distribution of aesthetic scores were significantly different from a random distribution (Kolmogorov-Smirnov p-value = 0.193).

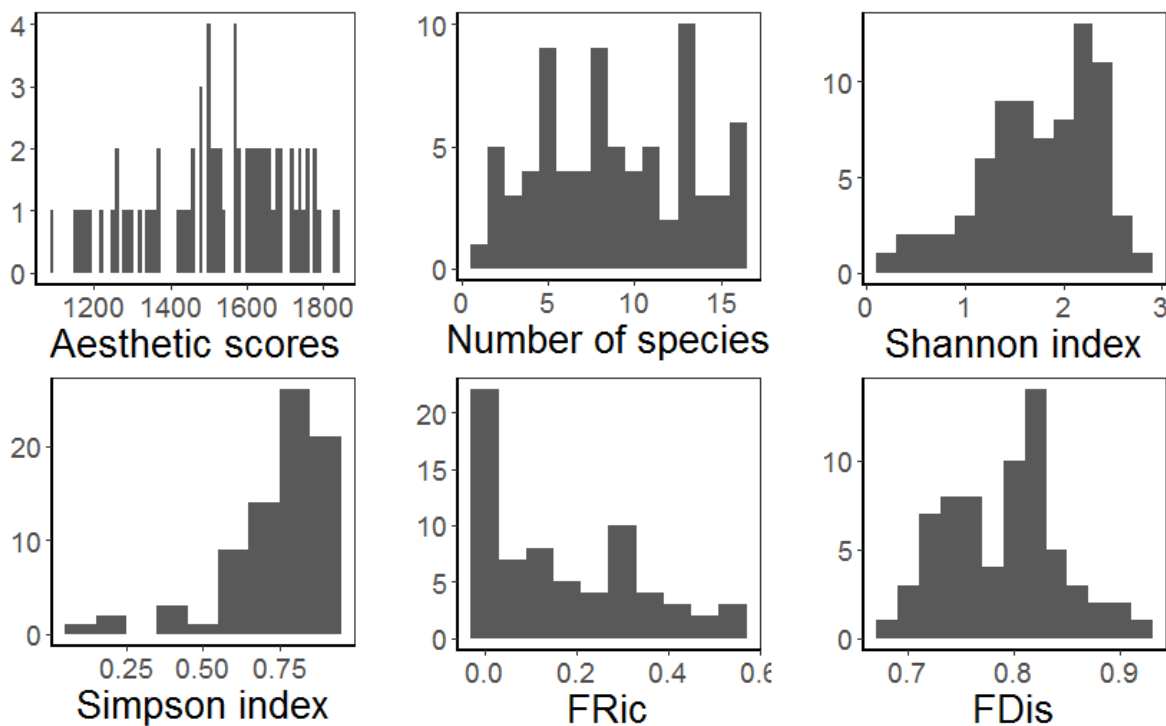


Figure 2: Distribution of the aesthetic scores and fish diversity of the set of photos. Frequency histogram according to a) aesthetic scores, b) taxonomic diversity and c) functional diversity. FRic: standardized Functional Richness. FDis: Functional Dissimilarity.

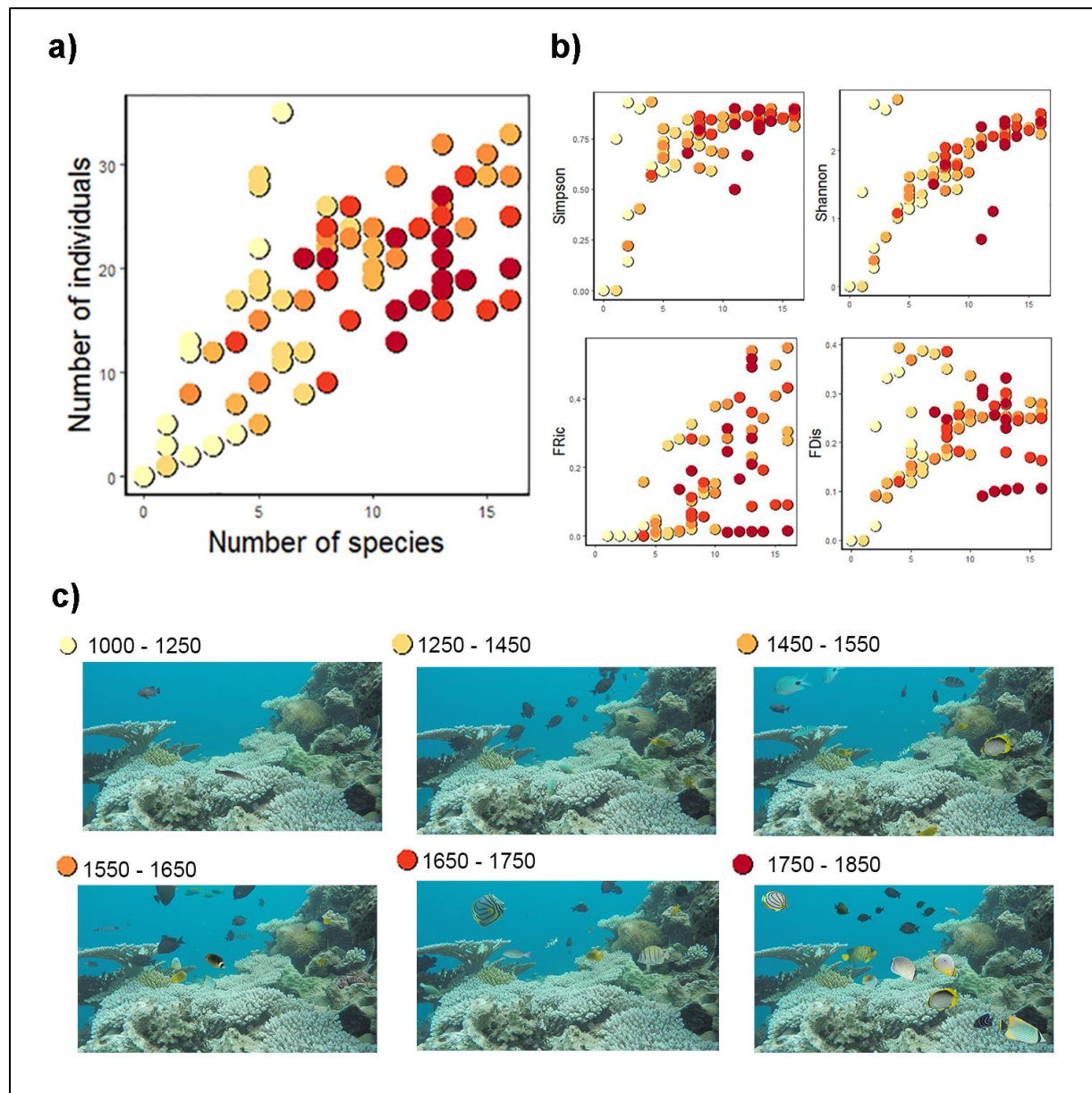


Figure 3: Gradient of aesthetic scores and fish diversity of the set of photos.

a) Relationship between number of species and number of individuals, $n = 84$. b) Relationship between number of species and Simpson index, Shannon index, FRic and FDis. The color of points represents the mean aesthetic score: from light yellows for low rated photos to dark reds for high rated photos. c) Example of photos for different classes of scores from 1000 to 1850.

Effect of diversity on aesthetic preferences

Significant relationships were observed between the mean aesthetic scores of photos and all of the diversity indices (Table 1a). The strongest relationships were found for quadratic regressions. The best quadratic models fitted were for species richness with a threshold from 13 species, and for the number of individuals with a decrease from 20 individuals (Fig. 4a). We found correlations between number of species and all of the other indices (all Pearson's p-values < 0.001). To correct for these effects, we performed linear and quadratic models between the number of species and each other indices. We computed linear and quadratic regressions between the mean aesthetic scores and the residuals of these relationships and still found a positive relationship between mean aesthetic scores and corrected Simpson index Shannon index and FRic (Table 1b, Figure 4b).

a)							
	Linear model			Quadratic model			
	p-value	t-value	R ²	p-value	t-value1	t-value2	R ²
~ Number of individuals	7.815x10 ⁻⁶	4.773	0.217	5.527x10 ⁻¹⁰	5.46	-5.128	0.409
~ Number of species	8.233x10 ⁻¹⁵	9.474	0.522	3.005x10 ⁻¹⁶	10.114	-3.531	0.586
~ Shannon	1.549x10 ⁻⁶	5.181	0.246	7.208x10 ⁻⁶	5.173	-0.862	0.253
~ Simpson	3.287x10 ⁻⁶	4.993	0.233	1.950x10 ⁻⁵	4.969	0.430	0.234
~ FRic	2.897x10 ⁻⁵	4.429	0.193	8.571x10 ⁻⁶	4.567	-2.487	0.251
~ FDis	1.249x10 ⁻³	3.343	0.121	6.936x10 ⁻⁶	3.61	-3.818	0.254
b)							
	Linear model						
	p-value	R ²					
~ res(nb_ind ~ nb_sp)	0.013	0.052					
~ res(shannon ~ nb_sp)	4.110x10⁻⁴	0.131					
~ res(simpson ~ nb_sp)	4.756x10⁻⁵	0.327					
~ res(FRic ~ nb_sp)	1.448x10⁻⁶	0.196					
~ res(FDis ~ nb_sp)	0.087	0.023					

Table 1: Linear models estimating the effect of diversity on aesthetic preferences

a) The linear and quadratic models describe the effect of number of individuals, number of species, Shannon index, Simpson index, Functional richness (FRic) and Functional Dissimilarity (FDis) on aesthetic scores. For each model, p-value and R-squared (R²) are calculated, as well as t-value(s) of explanatory variables. **b)** The linear models describe the effect of number of individuals (nb_ind), Shannon index, Simpson index, Functional richness (FRic) and Functional Dissimilarity (FDis) on aesthetic scores, after removing the effect of number of species (nb_sp). For each model, p-value and R-squared (R²) are calculated. Bold characters show significant models.

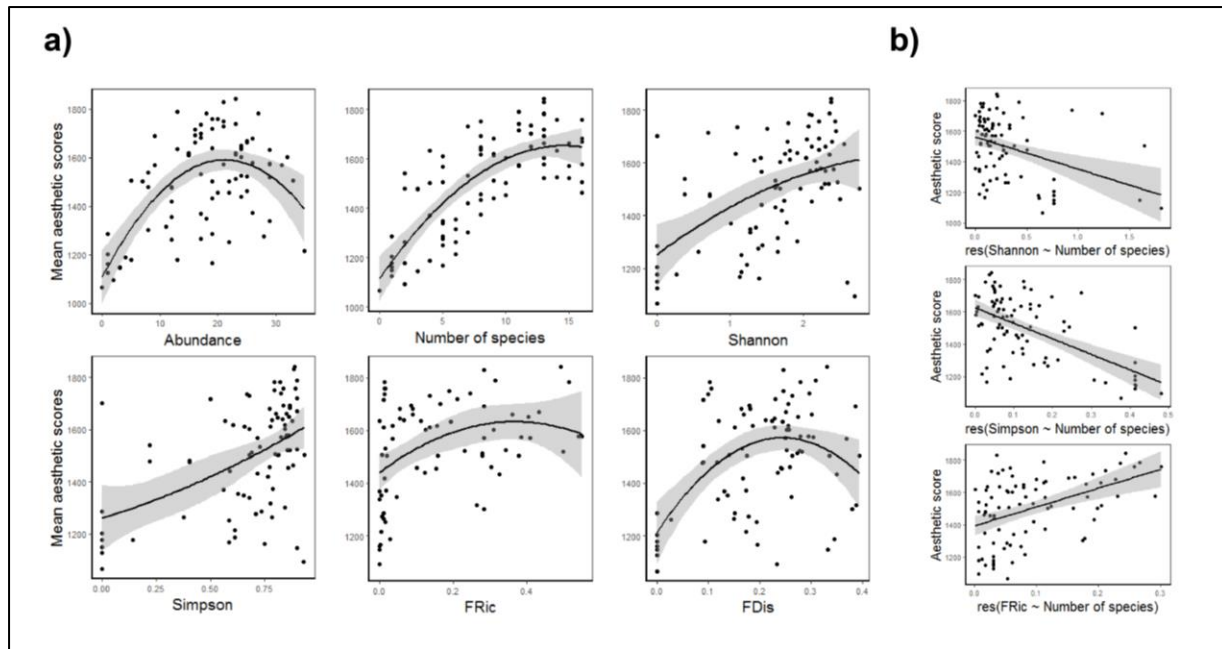


Figure 4: Effect of diversity on aesthetic preferences

a) Relationship between mean aesthetic scores and number of individuals, number of species, Shannon index, Simpson index, Functional richness (FRic) and Functional Dissimilarity (FDis). b) Relationship between aesthetic scores and the residuals of linear models between number of species and Simpson and FRic. Black curves represent quadratic regressions described in Table 1a and 1b, standard errors are represented in grey. Only quadratic models are represented as linear models were not significant (Table 1a and 1b).

Effect of fish composition on aesthetic preferences

We found that only 12 fishes were significant and explained 90% of the variance in a stepwise linear model between mean aesthetic scores and fish composition (Table 2, $p\text{-value} < 2.2 \times 10^{-16}$, $r\text{-squared} = 0.798$). The linear model computed between t-values of these fishes with individual mean aesthetic scores calculated in Tribot et al. (Tribot et al. submitted in *Science Advances*), showed a positive relationship (Fig. 5, $p\text{-value} = 0.018$, $r\text{-squared} = 0.457$).

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	Sum Sq (%)	SumCum Sq (%)	Individual aesthetic scores
(Intercept)	1240.946	20.893	59.394	< 2x10 ⁻¹⁶	10.065	10.065	
Pygoplites_diacanthus	207.926	21.859	9.512	1.910x10 ⁻¹³	29.730	39.795	1839.414
Acanthurus_leucosternon	279.253	33.675	8.293	1.981x10 ⁻¹¹	10.229	50.024	1843.976
Acanthurus_triostegus	230.304	45.79	5.03	5.057x10 ⁻⁶	10.763	60.788	1517.963
Forcipiger_longirostris	170.064	22.283	7.632	2.542 x10 ⁻¹⁰	7.318	68.105	1787.611
Lutjanus_bohar	146.667	36.018	4.072	1.430x10 ⁻⁵	7.055	75.161	1298.740
Pomacentrus_sulfureus	41.845	7.897	5.299	1.898 x10 ⁻⁶	4.627	79.787	1529.585
Chaetodon_melannotus	160.965	37.46	4.297	6.690 x10 ⁻⁵	3.648	83.435	1665.913
Abudefduf_notatus	-23.885	7.066	-3.38	0.001	3.46043	86.895	1362.977
Zebrasoma_scopas	39.935	8.116	4.921	7.481 x10 ⁻⁶	2.09697	88.992	1482.712
Chaetodon_trifasciatus	111.763	35.074	3.187	0.002	1.49649	90.489	1683.970
Gomphosus_caeruleus	-139.75	60.01	-2.329	0.023	1.18479	91.673	1346.585
Thalassoma_hardwicke	128.31	59.29	2.164	0.034	0.36146	92.035	1609.134

Table 2: Linear model describing the effect of fish composition on mean aesthetic scores of photos (p-value < 2.2x10⁻¹⁶, adjusted r-squared = 0.857). For each explanatory variable (fishes), t-value, p-value (Pr>|t|), sum of squares (Sum Sq) and cumulated sum of squares (SumCum Sq) are calculated. Only the 12 fishes that were significant and represented around 90% of the explained variance (SumCum Sq) are shown. Individual aesthetic scores correspond to mean aesthetic scores of each fish calculated individually in Tribot et al. (Submitted in *Science Advances*).

Effect of species size and individuals covering on aesthetic preferences

We found a low but significant effect of individuals covering on aesthetic preferences (r-squared = 0.127, p-value= 0.444x10⁻⁷). However we did not find any significant effect of the relative size of species per photos, based on literature (p-value= 0.350).

Composition and diversity interactions

We found an interactive effect on aesthetic preferences of fish composition (based on the abundances of the 12 species that had a significant effect on aesthetic scores) and log-transformed number of species and number of individuals (Table 3). This means that the effect of the number of species and the number of individuals on the aesthetic score increased at the same time as the individual composition of fish.

Conversely, the effect of functional diversity and taxonomic diversity on the aesthetic score varied independently of fish composition.

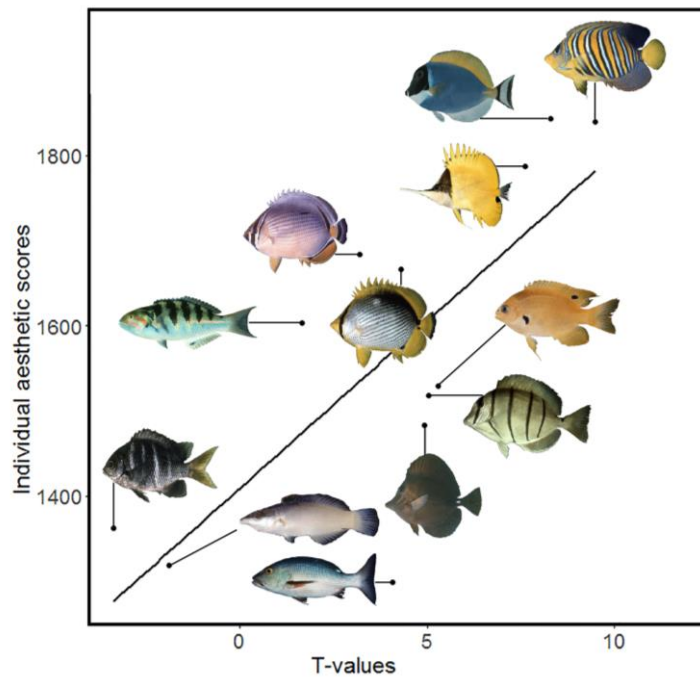


Figure 5: Effect of fish composition on aesthetic preferences

a) Individual t-values of the fish that were significant in the linear model between aesthetic scores and fish composition. **b)** Relationship between the t-values and the individual mean aesthetic scores of fish. Black line represents a linear regression (p-value = 0.018, r-squared = 0.457).

Model	p-value	R ²	AIC	Res SE	t-value	Pr(> t)	Sum Sq (%)
~ C	< 2.2 x 10 ⁻¹⁶	0.832	758.495	82.49			
~ log(nb_ind) x C	< 2.2 x 10⁻¹⁶	0.887	751.161	78.35	2.538	0.014	33.825
~ log(nb_sp) x C	< 2.2 x 10⁻¹⁶	0.884	753.237	79.32	2.249	0.028	55.833
~ log(shannon) x C	< 2.2 x 10 ⁻¹⁶	0.873	760.943	83.04	-1.061	0.292	16.276
~ log(simpson) x C	< 2.2 x 10 ⁻¹⁶	0.881	755.443	80.37	-2.326	0.564	2.095
~ log(FRic) x C	9.595 x 10 ⁻¹⁵	0.861	652.548	82.13	-0.495	0.623	3.417
~ log(FDis) x C	< 2.2 x 10 ⁻¹⁶	0.881	754.882	80.10	-1.781	0.079	8.444

Table 3: Linear models estimating the effect of diversity and fish composition on aesthetic preferences. Linear models estimate the effect of species composition (C), and number individuals (nb_ind), number of species (nb_sp), Shannon index, Simpson index, Functional richness (FRic) and Functional Dissimilarity (FDis) on mean aesthetic scores. For each model, p-value, r-squared (R²), residual Standard Error (Res SE) and Akaike Information Criterion (AIC) are calculated. Lower AIC values indicate an improved model. For each diversity index (nb_ind, nb_sp, Shannon, Simpson, FRic, FDis) t-value, p-value (Pr>|t|), and sum of squared (Sum Sq) are calculated. Bold characters show a significant effect of both diversity and composition on mean aesthetic scores.

Effect of socio-cultural background on aesthetic preferences

The ANOVA computed between choices of photos for each match and socio-cultural characteristics of observers did not reveal any significant effect (p-value = 0.244).

DISCUSSION

Our results show that a high number of species (around 10 species) lead to a better aesthetic value, up to a threshold (around 13 species) from which the aesthetic value stop to increase. In the same way, highest rated assemblages had around 20 individuals, while assemblages with more and less than 20 individuals were considered less aesthetic. Species richness and abundance seems to be perceived by the human eye as factors of "good health" of the ecosystem and is therefore considered more aesthetic, according to evolutionist theories in landscape aesthetics (Appleton 1975; Kaplan 1989; Orians & Hervageen 1992; Coss & Moore 2002; Orians 2016). Within the framework landscape ecology, visual quality and biodiversity are often measured through complexity that describe the richness and the diversity of elements in the

landscape (Dramstad et al., 2001; Fry et al., 2009). Studies in environmental psychology concluded that humans tend to prefer medium complexity than both low and high complexity, and environments with intermediate levels of complexity are generally judged as the most beautiful (Orian 1980, Ulrich 1981). In other words, following models of landscape aesthetics, habitats with low levels of biodiversity would be perceived as less functional and therefore less favorable to survival (Kaplan 1989). Conversely, the visual information contained in habitats with high levels of biodiversity would be too difficult to interpret by the human brain, triggering a negative aesthetic response (Reber 2004).

Fish composition also affect aesthetic value since the presence of attractive fishes has a significant impact on aesthetic preferences. In this case, 12 species had a significant effect on aesthetic preferences, among which two species had a negative effect: *Gomphosus caeruleus* and *Abudefduf notatuf*, which were already judged as less attractive in a previous study (Tribot et al., submitted in *Science Advances*). First, this result reveals that the attractiveness of species seems to remain constant from one scale to another, so we judge in the same way a species that is shown individually or within a landscape. Second, this result suggests that attractive species have more impact on preferences than less attractive ones. Attractive species could thus (i) create an immediate positive aesthetic response, leading the observer to make a quick choice without analyzing the community as a whole, or (ii) leading the human eye to spend more time observing the attractive species, and thus neglect the overall analysis of the scene.

We finally found a tendency that suggests an aesthetic preference for species with a high pixel overlap (usually due to a fish closer to the camera), whereas the relative size of each individual, as cited in the literature, was not correlated with aesthetic scores. Thus, it seem that seeing fish closer to the camera increases the aesthetic value aesthetic of the scene.

We can thus summarize aesthetic preferences for a reef fish community by an interaction of both number of species, number of individuals, and presence of attractive species. This study could have interesting applications for managers and stakeholders that are involved in conservation policies for coral reefs, by providing evidences that (i) showing around 10 species and/or 20 individuals is sufficient to trigger an aesthetic experience, and (ii) presence of few attractive species may be useful to promote the valorization of an entire community, provided that communication focuses on the conservation of biodiversity and the functioning of the ecosystem and not only on the conservation of attractive species.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank the volunteers who participated in the online questionnaire. We also thank Michel Raymond, Jimmy Lopez and the Labex CeMEB (<http://www.labexcemeb.org/>) for programming and hosting the questionnaire through the MBB platform.

REFERENCES

1.

Appleton, J. (1975). Prospect-Refuge Theory.

2.

Bonnet, X., Shine, R., Lourdais, O. (2002). Taxonomic chauvinism. *TREE*, 17, 1-3.

3.

Borgi, M., Cogliati-Dezza, I., Brelsford, V., Meints, K. & Cirulli, F. (2014). Baby schema in human and animal faces induces cuteness perception and gaze allocation in children. *Front Psychol*, 5, 411.

4.

Brady, E. (2009). Aesthetic appreciation of expressive qualities in animals. *Postgraduate Journal of Aesthetics*, 6, 1-14.

5.

Brambilla, M., Gustin, M. & Celada, C. (2013). Species appeal predicts conservation status. *Biological Conservation*, 160, 209-213.

6.

Coss, R.G. & Moore, M. (2002). Precocious Knowledge of Trees as Antipredator Refuge in Preschool Children: An Examination of Aesthetics, Attributive Judgments, and Relic Sexual Dimorphism. *Ecological Psychology*, 14, 181-222.

7.

Cottet, M., Piegay, H. & Bornette, G. (2013). Does human perception of wetland aesthetics and healthiness relate to ecological functioning? *J Environ Manage*, 128, 1012-1022.

8.

Elo, A. (2008). *The Rating Of Chessplayers, Past and Present*. Ishi Press.

9.

Fry, G., Tveit, M.S., Ode, Å. & Velarde, M.D. (2009). The ecology of visual landscapes: Exploring the conceptual common ground of visual and ecological landscape indicators. *Ecological Indicators*, 9, 933-947.

10.

Glocker, M.L., Langleben, D.D., Ruparel, K., Loughhead, J.W., Valdez, J.N., Griffin, M.D. *et al.* (2009). Baby schema modulates the brain reward system in nulliparous women. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 106, 9115-9119.

11.

Graves, R.A., Pearson, S.M. & Turner, M.G. (2017). Species richness alone does not predict cultural ecosystem service value. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 114, 3774-3779.

12.

Haas, A.F., Guibert, M., Foerschner, A., Co, T., Calhoun, S., George, E. *et al.* (2015). Can we measure beauty? Computational evaluation of coral reef aesthetics. *PeerJ*, 3, e1390.

13.

Hillebrand, H. & Matthiessen, B. (2009). Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecol Lett*, 12, 1405-1419.

14.

Hula, M. & Flegr, J. (2016). What flowers do we like? The influence of shape and color on the rating of flower beauty. *PeerJ*, 4, e2106.

15.

Kaplan, R., Kaplan, S. (1989). *The experience of Nature, a psychological perspective*. Cambridge University Press, Cambridge.

16.

Kellert, S.R., Berry, J.K., Yale, U., Fish, U.S. & Wildlife, S. (1982). *Knowledge, affection and basic attitudes toward animals in American society*. U.S. Dept. of the Interior, Fish and Wildlife Service : For sale by the Supt. of Docs., U.S. G.P.O., Washington, D.C.

17.

Lieske, E. & Myers, R. (2001). *Coral Reef Fishes: Indo-Pacific and Caribbean* Princeton University Press.

18.

Lindemann-Matthies, P., Junge, X. & Matthies, D. (2010). The influence of plant diversity on people's perception and aesthetic appreciation of grassland vegetation. *Biological Conservation*, 143, 195-202.

19.

Lindemann-Matthies, P. & Marty, T. (2013). Does ecological gardening increase species richness and aesthetic quality of a garden? *Biological Conservation*, 159, 37-44.

20.

Lišková, S. (2013). Analysis of factors affecting human preferences and thus effort given to the conservation of animal species (thesis). In: *Department of Zoology*. Charles University Prague, p. 152.

21.

Mouillot, D., Villegier, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-Gonzalez, J.E., Bender, M. *et al.* (2014). Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 111, 13757-13762.

22.

Ode, Å., Tveit, M.S. & Fry, G. (2008). Capturing Landscape Visual Character Using Indicators: Touching Base with Landscape Aesthetic Theory. *Landscape Research*, 33, 89-117.

23.

Orians, G.H. (2016). Savanna Hypothesis, The. In: *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science* (eds. Weekes-Shackelford, V, Shackelford, TK & Weekes-Shackelford, VA). Springer International Publishing Cham, pp. 1-8.

24.

Orians, G.H. & Hervageen, J.H. (1992). Evolved Responses to Landscapes.

25.

Reber, R., Schwarz, N. & Winkielman, P (2004). Processing fluency and aesthetic pleasure: is beauty in the perceiver's processing experience? *Pers. Soc. Psychol. Rev.*, 8, 364–382.

26.

Rhyne, A.L., Tlustý, M.F., Schofield, P.J., Kaufman, L., Morris, J.A., Jr. & Bruckner, A.W. (2012). Revealing the appetite of the marine aquarium fish trade: the volume and biodiversity of fish imported into the United States. *PLoS One*, 7, e35808.

27.

Serpell, J.A. (2004). Factors influencing human attitudes to animals and their welfare. *Animal Welfare*, 13, 145-151.

28.

Tribot, A.S., Mouquet, N., Villeger, S., Raymond, M., Hoff, F., Boissery, P. *et al.* (2016). Taxonomic and functional diversity increase the aesthetic value of coralligenous reefs. *Sci Rep*, 6, 34229.

29.

Venables, W.N.R.B.D. (2002). *Modern Applied Statistics with S, 4th ed.* Springer, New York.

30.

Villéger, S., Grenouillet, G. & Brosse, S. (2013). Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 671-681.

31.

Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.

32.

Walz, U. (2011). Landscape Structure, Landscape Metrics and Biodiversity. *Living Rev. Landscape Res.*, 5.