

Thèse de Doctorat de l'Université d'Aix-Marseille

Spécialité : océanographie

Analyse de la diversité et de la structuration spatio-temporelle des assemblages démersaux dans la zone économique exclusive mauritanienne

Ecole Doctorale des Sciences de l'Environnement

Manuscrit de thèse présenté par Saïkou Oumar KIDE

Soutenue le 11 avril 2018

JURY

Pr. Patrice FRANCOUR (Université de Nice - UMR ECOMERS) Rapporteur

Dr. Didier JOUFFRE (IRD - UMR MARBEC) Rapporteur

Dr. Mireille HARMELIN (CNRS Marseille, UMR MIO) Examinatrice

Dr. Sandrine RUITTON (Université Aix-Marseille, UMR MIO) Examinatrice

Monique SIMIER (IRD – UMR MARBEC) Invitée

Dr. Claude MANTE (CNRS Marseille, UMR MIO) Directeur de thèse

Dr. Bastien MERIGOT (Université de Montpellier, UMR MARBEC) Co-Directeur de thèse



Dédicaces

Je dédie cette thèse à mes parents qui m'ont accompagné durant les premières années de mon scolarité, le soutien moral et les prières dont ils m'ont accompagné.

À la mémoire de mon oncle Kidé Abou Yéro qui a été le principal artisan qui m'a donné la motivation dans les études. Dès les premières années du primaire à Kaédi (1979), tu as été la personne qui a eu confiance à mes aptitudes. En 1985, de ton retour des USA (Idaho, formation en Entomologie) la satisfaction que tu avais sur mes résultats de la classe de 6^{ème} et cela m'a encore boosté de plus. En classe de terminal, je me devais de t'offrir cette réussite en première session du baccalauréat, ce qui fut fait et combien aussi tu étais comblé de joies et de satisfactions. La Maîtrise et le Master II, ne dérogent pas à la règle ta fierté pour ma réussite était toujours là. J'aurais souhaité t'honorer de cette réussite, Allah en a décidé autrement, toutes mes pensées à toi et paix à ton âme.

Je dédie spécialement cette thèse à ma famille, à mon épouse Bintou Koumé qui a dû supporter des épreuves difficiles lors de cette période de reprise d'études, malgré toute la durée de mes séjours hors du domicile familial, elle a été mon premier soutien et a comblé le vide que je laisse derrière moi. À mes enfants, Hawa "la Sage", Fatimata "la Shark Specialist", Amadou "l'Hyper-actif" et Abou "le P'tit malin" ; je vous dédie cette thèse tout en vous rappelant que ce sacrifice je l'ai fait pour vous et vous demande d'en faire autant dans vos études. Je serais là pour vous assister moralement, financièrement et je ne ménagerais aucun effort pour la réussite dans vos études. Je vous cite en exemple le poème de Jean de la Fontaine :

Travaillez, prenez de la peine :

C'est le fonds qui manque le moins.

.....

Que le travail est un trésor.

Comme j'ai l'habitude de le dire seul le travail paie, croyez-en vous, en vos capacités et ne vous influencez par d'autres dans le sens négatif. La balle est dans votre camp pour me satisfaire et me rendre heureux dans vos réussites futures, Inchallah.

Remerciements

Je tiens à exprimer mes sincères remerciements à la direction de ma thèse, Dr. Claude Manté et Dr. Bastien Mérigot pour avoir pris le temps et la patience de diriger cette thèse et surtout pour leurs conseils et soutiens.

Je suis très honoré à remercier par leur présence et qui ont accepté de se déplacer depuis Nice et Montpellier pour faire partie du jury de cette thèse, ainsi que tous les membres du jury:

Monsieur Patrice Francoue et Mr Didier Jouffre en qualité de rapporteurs pour le temps consacré à la lecture de cette thèse, les suggestions et les remarques judicieuses qu'ils m'ont soulignées.

Madame Mireille Harmelin d'avoir accepté d'être présidente du jury, en étant aussi examinatrice, Mme Sandrine Ruitton en sa qualité d'examinatrice et Mme Monique Simier, l'honorale invitée. Les expertises et les connaissances dans divers domaines des sciences de l'environnement, sur la structure et la dynamique des populations marines des membres de ce jury ont grandement contribué à la qualité des discussions. La version finale de cette thèse a bénéficié de leur lecture très attentive et de leurs remarques pertinentes. Je tiens à les assurer de ma profonde reconnaissance pour l'intérêt qu'ils portent à ce travail.

Je tiens aussi à remercier le Service de Coopération et d'Action Culturelle (SCAC) de l'Ambassade de France à Nouakchott, qui a été le premier contributeur au financement de cette thèse. Toutes ces personnes que j'ai eu à contacter physiquement ou par courriel et qui n'ont ménagé aucun effort pour rendre mes séjours les meilleurs possibles, qu'elles trouvent toute ma reconnaissance, ma gratitude et ma joie de vous connaître durant toute cette période, à Mr. Olivier Bergossi, à Mme Véronique Yatera et à Mme Fatimata Dem du SCAC et à Mme Thomont Betina de Campus France à Marseille et tant d'autres ; merci du fond du cœur.

Je tiens aussi à remercier l'ensemble du personnel de l'Institut Méditerranéen d'Océanographie (MIO) et particulièrement à l'équipe Ecologie Marine et Biodiversité pour leur accueil parmi eux. De nombreux autres membres du MIO, qui ont contribué de diverses manières directement ou indirectement à cette recherche et à mon plaisir de mon doctorat, à mes côtés. À cette fin, je voudrais remercier Richard Sempère, Jean-Christophe Poggiale, David Nerini, Mathias Gauduchon, Jean Blanchot, Elvira Pourido, Christelle Chevalier et Thomas Changeux. Le Service Informatique pour leur assistance et aide technique, mes sincères remerciements à Mrs Maurice Libes et Christophe Yohia. Le service administratif, à Pascal

Lessage, Aurelia Lozingot, Dominique Poirot et Brigitte Panta, et à Dominique Estival de la Scolarité.

Mes sincères remerciements à Monsieur M. Med M'Bareck O. Soueilim pour sa reconnaissance et sa patience pour le temps qui m'a été accordé pour finaliser ce travail. Il a accompagné financièrement du début et jusqu'à l'aboutissement de cette thèse. Honneur à M. Mohamed El Hafedh Ejiwen le Directeur de l'Institut Mauritanien de Recherches Océanographiques et des Pêches, qui n'a ménagé aucun effort pour la finalisation de ce travail dans de bonnes conditions. A Monsieur Mohamed Moustapha Bouzouma Directeur adjoint et à tout le staff de la Direction de l'IMROP. En qualité de collègues exceptionnels, je ne saurais passer sous silence les souhaits formulés pour la réussite de cette thèse à savoir Dr. Khallahi Brahim, Dr. Abdoulaye Wagué, Abdou Daïm Dia, Mohamedou Fah, Hamoud Taleb. J'ai pu apprécier le dynamisme et l'efficacité de M. Cheikh Hejbou, le personnel du service de la comptabilité dans le traitement de mes dossiers de formation et à ma grande sœur Aissata Djiby Sall pour son réconfort moral.

Mes remerciements les plus sincères à mes collègues de l'Institut Mauritanien de Recherches Océanographiques et des Pêches, Dr Kane Elimane Abou, Dr Khairdine Med Abdallahi, Med Salem Haidalla, Sall Amadou, Bâ Birane Mamadou, N'Diaye Abdoulaye pour leurs encouragements. Le personnel du Laboratoire d'Evaluation des Ressources Vivantes et Aquatiques et du Centre de Documentation pour leur aide remarquable et combien utile. Mes remerciements s'adressent également à tous les chercheurs, techniciens qui ont contribué à un aspect quelconque de la présente étude de la collecte, à la validation, au stockage des données et spécialement à mon cher Yeslem Vally qui m'a été d'une aide précieuse pour la réalisation des cartes. Que mes collègues Dr. Dia Mamadou, Diagne Ahmed, Sakho Cheikh Ibrahima, Dr. Dia Abdoul et Dr. Beyah Meissa croient à ma profonde reconnaissance et sympathie pour leurs encouragements et leur aide morale qui m'ont été très utiles. Je remercie sincèrement tous les collègues du Laboratoire de Biologie et Ecologie des Organismes Aquatiques et ceux du Laboratoire d'Etudes des Milieux Marins et Côtiers.

Je n'oublie pas aussi la communauté mauritanienne à Marseille qui m'ont aussi apporté amours et réconforts à des moments difficiles lors de mes séjours. Mes sincères remerciements à Sédim Oumar Mané, Djiby Sall dit Bill, Boubou Sakho, Mamadou Sylla et Boubacar Soumaré. A mon frère Mokhtar Abdoul Dia et toute la petite communauté de Niabina à Nice, je vous remercie du fond du cœur pour vos soutiens.

A mon cher ami Ali Samba Bâ et sa famille, qui sait le sens de l'amitié depuis l'enfance et jusqu'à présent. Parcourir de longues distances en laissant derrière toi toute seule ta famille et uniquement pour me soutenir dans mes projets d'étude, merci du fond du cœur. A mon grand frère Amadou Kidé, à mes frères Mohamed El Hebib Kidé et Souleymane Kidé, à notre sœur Néné Gallé Kidé, tous les parents et aux amis, qu'ils trouvent ma reconnaissance et ma gratitude pour leurs soutiens directs ou indirects.

Enfin, je ne saurais terminer ce préliminaire sans évoquer l'appui moral de mes parents (Kidé Mamadou Yéro et Guissé Hawa Demba), combien si fort de votre part, de vos bénédicitions et de vos souhaits ardents de me voir toujours plus grand.

Sommaire

Sommaire

Dédicaces	I
Remerciements	II
Sommaire.....	VII
Liste des abréviations	XVIII
Liste des tableaux	XXI
Liste des figures.....	XXIII
CHAPITRE 1 : Introduction Générale	1
1 Introduction	1
1.1 Contexte.....	1
1.2 Objectifs.....	2
1.3 La structure de la thèse	3
CHAPITRE 2 : Présentation de la zone d'étude	6
2 Caractéristiques générales du littoral mauritanien et la zone d'étude	6
2.1 Géomorphologie du littoral	6
2.2 Topographie du plateau continental	7
2.3 Description des fonds	10
2.4 Cadre hydrologique	13
2.4.1 Les courants de surface et les masses d'eaux océaniques	14
2.4.2 Système des vents et le transport d'Ekman	16
2.4.3 Les saisons hydrologiques : particularités et durées.....	17
2.5 Etat de connaissances sur les ressources démersales.....	18
2.5.1 Espèces démersales de l'Afrique nord-ouest.....	18
2.5.2 Espèces démersales en Mauritanie	19

Sommaire

2.5.3 L'évaluation des ressources démersales de la Mauritanie.....	20
CHAPITRE 3 : Collecte, traitements et analyses des données d'abondance	22
3 Echantillonnage de données d'abondance des démersaux.....	22
3.1 Campagnes démersales de chalutages scientifiques	22
3.2 Navires et engins de chalutage	22
3.3 Opérations de chalutage et traitement du trait de chalut.....	23
3.4 Assemblages	23
3.5 Traitements des données collectées	24
3.5.1 Données de campagnes scientifiques démersales.....	25
3.5.2 Extraction des données environnementales	25
3.5.3 Effort d'exploitation de la pêche industrielle démersale	26
3.6 Les méthodes d'Analyses des données utilisées.....	26
3.6.1 Applications des approches d'ordination dans les sciences de l'environnement	26
3.6.1.1 Approches méthodologiques appliquée aux assemblages d'espèces de la ZEEM	28
3.6.1.2 Principes d'ordination par la méthode STATICO	28
3.6.2 Modèles distributionnels en Ecologie : Poisson, Binomiale Négative, Log-series	30
3.6.3 Biodiversité des assemblages	32
3.6.3.1 Mesures de la richesse spécifique.....	34
3.6.3.2 Mesures de l'équitabilité	35
3.6.3.3 Mesures de diversité taxonomique	37
3.6.3.4 Les indices hétérogènes de la diversité.....	38
3.6.4 Analyses statistiques de la variabilité spatio-temporelle de la diversité des assemblages démersaux.....	39
CHAPITRE 4 : Structuration des assemblages de poissons démersaux et de leur dynamique	42

Sommaire

4 Spatio-Temporal Dynamics of Exploited Groundfish Species Assemblages faced to Environmental and Fishing Forcings: Insights from the Mauritanian Exclusive Economic Zone.....	44
4.1 Introduction	46
4.2 Materials and Methods	47
4.2.1 Study area	48
4.2.2 Data collected	50
4.2.3 Fish abundances.....	50
4.2.4 Environmental and fishing effort data.....	50
4.2.5 STATICO	53
4.3 Results	56
4.3.1 Interstructure on the groundfish assemblages	56
4.3.2 Compromise on environment-fishing variables	57
4.3.3 Species assemblages	58
4.3.4 Compromise on species assemblages variables.....	60
4.3.5 Trajectories of environment-fishing conditions and species assemblages	61
4.4 Discussions	67
4.4.1 Environment and groundfish assemblages	67
4.4.2 Fishing effort and groundfish assemblages	67
4.4.3 Spatio-temporal variability of groundfish assemblages	68
4.5 Conclusions	69
CHAPITRE 5 : Modélistion des distributions empiriques des comptages d'abondance des assemblages d'espèces démersales.....	71
5 Fitting the truncated negative binomial distribution to count data. A comparison of estimators, with an application to groundfishes from the Mauritanian Exclusive Economic Zone.....	75

Sommaire

5.1	Introduction	77
5.2	Biological interpretations of the parameters of the Negative Binomial and Log Series Distributions	78
5.2.1	NBD and LS: two models for collections.....	78
5.2.2	The Gamma-Poisson model.....	79
5.2.3	A population growth model for a single species	80
5.3	From NBD to ULSD: the three-parameter model of Rao	80
5.4	A robust estimator of $\mathbf{K}, \mathbf{\beta}$	82
5.4.1	The robustness of Minimum Distance Estimators.....	82
5.4.2	The estimator	83
5.5	The MEEZ Data analysis.....	84
5.5.1	Data description.....	84
5.5.2	Constituting habitats and replicates	85
5.5.3	Comparing the estimators (counts from C4)	87
5.5.3.1	A global insight: goodness of fit statistics per estimator.....	88
5.5.3.2	Coherency of estimations of $\mathbf{K}, \mathbf{\beta}$ obtained from MLE or pseudo-MLE.....	89
5.5.3.3	Coherency of estimations of $\mathbf{K}, \mathbf{\beta}$ obtained from pseudo-MLE or \mathbf{PHDh}	90
5.5.3.4	Checking the Williams-Rao's condition: $\boldsymbol{\alpha} = \mathbf{K} \boldsymbol{\beta}$	92
5.6	Ecological results.....	93
5.7	Conclusion - Discussion	96
CHAPITRE 6 :	Les descripteurs de la diversité des assemblages d'espèces démersale et les facteurs structurants de la ZEEM	100
6	Spatio-temporal variability of exploited groundfish assemblages diversity in upwelling ecosystems: application to the Mauritanian Exclusive Economic Zone	
	103	
6.1	Introduction	105

Sommaire

6.2 Materiel and methods	107
6.2.1 Study zone	107
6.2.2 Data collected	109
6.2.2.1 Biological data.....	109
6.2.2.2 Fishing effort and environmental variables	109
6.2.3 Data analysis.....	112
6.2.3.1 Diversity indices	112
6.2.3.2 Statistical analyses	115
6.3 Results	115
6.3.1 Groundfish diversity	115
6.3.2 Species richness, diversity and species turnover	117
6.3.3 Empirical relationships between diversity indices	123
6.3.4 The effects of the environment and fishing variables on the spatio-temporal variability of diversity indices	125
6.3.5 A GLM model for species richness	125
6.3.6 A GLM model for Berger-Parker dominance.....	128
6.4 Discussion.....	129
6.4.1 Groundfish species assemblages	129
6.4.2 Relationships between diversity indices	131
6.4.3 Effects of environment and fishing pressures on groundfish diversity	132
6.5 Conclusions	134
CHAPITRE 7 : Discussion générale et perspectives	135
7 Synthèse et discussion des résultats	135
7.1 Déterminants de la composition spécifique des poissons démersaux	137
7.2 Gradients de distribution latitudinale des assemblages démersaux.....	138
7.3 Les assemblages des poissons démersaux	140

Sommaire

7.4 Modèles de distribution des espèces de poissons	141
7.5 La diversité des poissons démersaux.....	143
7.6 Conclusions	144
7.7 Perspectives	146
Annexe ILes espèces démersales de la ZEEM et les analyses statistiques 148	
Annexe II Structuration des assemblages des espèces démersales du plateau continental mauritanien de 1997 à 2010	163
Annexe III Les modèles de distributions des assemblages des espèces démersales sur le plateau continental mauritanien de 1987 à 2010.....	170
7.8 The reference distribution of K, \mathfrak{P}	170
7.9 Generating a “population” consistent with the reference distribution.....	171
7.10 Results	172
Annexe IV Diversité des assemblages des espèces démersales de la ZEEM 179	
Bibliographie.....	196
Résumé	248
Abstract.....	250

Liste des tableaux et des figures

Liste des abréviations

ACP (or PCA)	: Analyses en Composantes Principales
ANOVA	: Analysis of Variance
AVHRR	: AdvancedVery Hight Resolution Radiometer
BCM	: Banque Centrale de Mauritanie
BRT	: Boosted Regression Trees
C.C.	: Courant des Canaries
C.G.	: Courant de Guinée
CaCO₃	: Carbonate de calcium
C-C.E.	: Contre-Courant Equatorial
CDB	: Convention de la Diversité Biologique
chl a	: Sea Surface Chlorophyll a Concentration
CNRS	: Centre National de Recherches Scientifiques
CO₂	: Dioxyde de carbone
COA	: Coastal assemblage
CS	: Coastal Strata
D_{bp}	: Dominance de Berger-Parker
D_{mg}	: Indice de diversité de Margalef
EAF	: Ecosystem Approach Fishery
EDG	: Shelf Edge Assemblage
E_{Heip}	: Indice d'Equitabilité de Heip
E_{Simp}	: Indice d'Equitabilité de Simpson
ESRI	: Environmental Systems Research Institute
G.C.M.	: Gyre Cyclonique Mauritanien
GAM	: Generalized Additive Model
GLM	: Generalized Linear Model

Liste des tableaux et des figures

GPS	: Global Position System
H'	: Indice de diversité de Shannon-Wiener
IFREMER	; Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer
IMROP	: Institut Mauritanien de Recherches Océanographiques et des Pêches
INZ	: Intermediate Zone Assemblage
IRD	: Institut de Recherches pour le Développement
ITCZ (ou ZCIT = FIT)	: Inter-Tropical Convergence Zone
LS	: Fisher's log-series
MHDE	: Minimum Hellinger Distance Estimator
MIO	: Mediterranean Institute of Oceanography
MPEM	: Ministère de Pêche et de l'Economie Maritime
MS Access	: Micro Soft Access
N/O	: Navire Océanographique
NACW (ou ECNA)	: North Atlantic Central Water
NASA	: National Aeronautics and Space Administration
NBD	: Negative Binomial Distribution
OpNu ou NbrOperat	: Operation Number ou Nombre d'Opération
OS	: Outer Shelf
PIB	: Produit Intérieur Brut
PIE	: Probability of an Interspecific Encounter
PO. DAAC	: Physical Oceanography Distributed Active Archive Center
psu	: Practical salinity unity
PTA	: Partial Triadic Analysis
S	: Richesse spécifique ou Species richness (Nombre d'espèces)
SAC	: Species Accumulation Curves

Liste des tableaux et des figures

SACW (ou ECSA)	: South Atlantic Central Water
SeaWiFS	: Sea Viewing Wide Field of View Sensor
SHE	: Deeper Assemblages
SIG (or GIS)	: Système d'Informations Géographiques
SST	: Sea Surface Temperature
STATICO	: Pour STATIs et CO-inertie
STATIS	: Structuration des Tableaux à Trois Indices de la Statistique;
TNBD	: truncated negative binomial distribution
UNBD	: Unstandardized zero-truncated distribution
UPGMA	: Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean
US	: Upper Shelf
ZEE	: Zone Economique Exclusive
ZEEM (or MEEZ)	: Zone Economique Exclusive Mauritanienne

Liste des tableaux et des figures

Liste des tableaux

Table 4.1 : Numerical variables associated with the STATICO analysis.....	57
Table 6.1 : Diversity indices measures used for estimates of Mauritanian Economic Exclusive Zone (MEEZ) groundfish species assemblages	113
Table 6.2 : Main characteristics of the surveys during the period 1997-2010 on the continental shelf of the MEEZ, (CS: coastal, US: upper-shelf, MS: mid-shelf and OS: offshore bathymetric strata). Mean values and standard deviation values between brackets.....	120
Table 6.3 : Coefficients of Spearman correlations between each pair of diversity indices ...	125
Table 6.4 : Results of the GLMs fitted to species richness (S) computed with logarithmic link and poisson variance functions. Values of deviance for each variable, Df residual (Df Resid.), percentage of the total deviance explained by each variable (% Expl.), p-values according to the χ^2 statistic and Significance codes (Sig.) (non-significant ns: p>0.05, *: p<0.05, **: p<0.01, ***: p<0.001).	126
Table 6.5 : Results of the GLMs fitted to Berger-Parker Dominance (Dbp) computed with the logarithmic link and gamma variance functions. Values of deviance for each variable, Df residual (Df Resid.), percentage of the total deviance explained by each variable (% Expl.), p-values according to the χ^2 statistic and Significance codes (Sig.) (non-significant ns: p>0.05, *: p<0.05, **: p<0.01, ***: p<0.001).	128
Tableau 7-1 : Liste des espèces rencontrées lors des campagnes démersales annuelles de 1987 à 2010 sur le plateau continental mauritanien	148
Tableau 7-2 : Vue d'ensemble de quelques méthodes d'analyses multivariées d'ordination appliquées à des cas de données de communautés écologiques.....	163
Tableau 7-3 : (Suppl. Mat. S2)- Fish assemblages, with species list, identified by mean of average linkage classification (UPGMA), with their sedimentary types and depth stratum (CS: Coastal, US: Upper shelf, MS: Mid-shelf and OS: Outer shelf)	167
Tableau 7-4 : Ranking of most abundant groundfish species with frequency of occurrence more than 5% in the Mauritanian Exclusive Economic zone, through main areas and under bathymetric strata. Frequency of occurrence (FO), Abundance (Abund.), Percentage of dominance (%D)	179

Liste des tableaux et des figures

Tableau 7-5 : Coefficients from the generalized linear models fitted to the complementary diversity indices: (a) Species richness (S), (b) Berger-Parker Dominance (D_{bp}) according to the explanatory variables Sea Surface Temperature (SST), Chlorophyll a concentration (chl a), Fishing effort (NbrOper), year and bathymetry. SE: standart error.....	182
Tableau 7-6 : Species collected during the study period on the continental shelf of MEEZ, by classes and families of groundfish	184

Liste des tableaux et des figures

Liste des figures

Figure 2-1 : Les limites de la zone d'étude (le plateau continental <200 m de fond) et la zone économique exclusive mauritanienne (ZEEM).....	7
Figure 2-2 : Les caractéristiques géomorphologiques du plateau et du talus continental mauritanien.....	9
Figure 2-3 : Les caractéristiques sédimentaires et la nature du fond extraits des travaux de Domain (Domain 1980) sur le plateau continental mauritanien.	12
Figure 2-4 : (A) Schématisation du modèle d'upwelling au large de la Mauritanie et la tension du vent le long d'une limite côtière ouest. (B) La spirale d'Ekman influencée par le vent pour une eau profonde dans l'hémisphère sud.	14
Figure 2-5 : Localisation des principaux courants de surface au large de la Mauritanie : le Courant des Canaries (<i>C.C.</i>), le Gyre Cyclonique Mauritanien (<i>G.C.M.</i>), le Contre-Courant Equatorial (<i>C – C.E.</i>) et le Courant de Guinée (<i>C.G.</i>). Les flèches en vert indique la direction locale du vent (A) Durant la saison chaude (juillet à octobre) et (B) Durant la saison froide (janvier à avril) (modifié de (Mittelstaedt, 1991a, 1991b)).....	15
Figure 3-1 : Le flux d'information dans les différents fichiers de données et les outputs obtenus pour réaliser les différentes analyses statistiques.	25
Figure 3-2 : Types de tableaux de données écologiques présence et abondance des espèces par station de chalutage, et des paramètres environnement-pêche par station de chalutage.....	27
Figure 3-3 : Organigramme de l'analyse STATICo, la structure de données est une série de K tableaux écologiques appariés. Les X_i et Y_i sont respectivement les couples de tableaux (faunistiques et environnement-pêche). Le Z_k est $k^{\text{ième}}$ tableau croisé, p est le nombre d'espèces, q est le nombre de variables environnement-pêche, n_i est le nombre de lignes dans la paire de $k^{\text{ième}}$ tableaux.....	30
Figure 4-1: Map of trawl stations. Their locations (black points) are within four different bathymetric strata between 0 to 200 m depth (isobaths are in dotted lines).	49
Figure 4-2: Mean annual spatial distribution of environmental and fishing variables on the Mauritanian continental shelf. (A) Sea surface temperature SST (°C), (B) chlorophyll a concentration Chl a (mg/m ³) and (C) Fishing effort (Operation numbers OpNu) during 1997 to 2010.....	52

Liste des tableaux et des figures

Figure 4-3: STATICO flow chart, the data structure is a sequence of n pairs of ecological tables. The X and Y are respectively the pairs of tables (species and environment-fishing). The Z is cross-table, q number of species, p number of variables environment-fishing. 1- Principal Component Analysis executed on each table (PCA) log transformed of species abundance and environment-fishing. 2- Co-inertia analyses allowing the link between the pairs of PCA, producing a sequence of cross-tables. 3- Partial Triadic Analysis (PTA) is used to analyze this series.....	55
Figure 4-4: Interstructure plots to study spatial variability of environment-fishing variables and species assemblage on bathymetric strata. (A) Eigenvalues histogram of vector covariance matrix. (B) Projection tables (bathymetric strata) on the first factor plane of the compromise. Four tables pairs as bathymetric strata: coastal shelf (CS), upper shelf (US), mid-shelf (MS) and outer shelf (OS).	56
Figure 4-5: Compromise analysis on environment-fishing variables. (A) Sea surface temperature (SST). (B) Chlorophyll a concentration (Chl a). (C) Number of fishing operations (OpNu) onto the three first factor planes.....	58
Figure 4-6: Projections of groundfish species variables and assemblage groups projected on the compromise space. The first factor plane (axes 1 and 2) with the main assemblage species obtained by hierarchical cluster analysis (UPGMA, see the methods section): coastal (COA), intermediate (INZ), shelf edge (EDG) and deeper assemblages (SHE).....	60
Figure 4-7: Trajectories coordinates of environmental-fishing and assemblages variables for sampling years on the three first axis of the compromise for each depth stratum in the southern area. (A) Locations of samples according to the depth stratum: coastal shelf (CS), upper shelf (US), mid-shelf (MS) and outer shelf (OS). (B) Trajectory plots of the environmental-fishing variables (left panel) and groundfish assemblages (right panel) are represented in the first plane (axes 1 and 2), with colors associated to the coordinates of axis 3 (see the bottom legend on the figure).	62
Figure 4-8: Trajectories coordinates of environmental-fishing and assemblages variables for sampling years on the three first axis of the compromise for each depth stratum in the central area. (A) Locations of samples according to the depth stratum: coastal shelf (CS), upper shelf (US), mid-shelf (MS) and outer shelf (OS). (B) Trajectory plots of the environmental-fishing variables (left panel) and groundfish assemblages (right panel) are represented in the first plane	

Liste des tableaux et des figures

(axes 1 and 2), with colors associated to the coordinates of axis 3 (see the bottom legend on the figure).....	64
Figure 4-9: Trajectories coordinates of environmental-fishing and assemblages variables for sampling years on the three first axis of the compromise for each depth stratum in the northern area. (A) Locations of samples according to the depth stratum: coastal shelf (CS), upper shelf (US), mid-shelf (MS) and outer shelf (OS). (B) Trajectory plots of the environmental-fishing variables (left panel) and groundfish assemblages (right panel) are represented in the first plane (axes 1 and 2), with colors associated to the coordinates of axis 3 (see the bottom legend on the figure).....	66
Figure 5-1: Map of trawl stations in four different station classes identified by a clustering method based on environmental variables: bathymetry, sedimentary types and geographic positions.	86
Figure 5-2: Kernel density estimates of the four goodness of fit criteria.....	88
Figure 5-3: Simultaneous log-log plots of K and \mathfrak{P} (MLE and Rao's methods).	90
Figure 5-4: Simultaneous log-log plots of K and \mathfrak{P} (PHDh and Rao's methods).	91
Figure 5-5: Empirical verification of Williams-Rao's condition for the MEEZ data (20% of upper and 20% of lower values discarded).	93
Figure 5-6: Parameters of the species satisfactorily fitted by TNBD	95
Figure 6-1: Map of trawl stations. Their locations (black points) are within four different bathymetric strata between 0 to 200 m depth (isobaths are in dotted lines)	108
Figure 6-2: Mean annual spatial distribution of environmental and fishing variables on the Mauritanian continental shelf. (a) Sea surface temperature SST ($^{\circ}\text{C}$), (b) chlorophyll a concentration Chl a (mg/m^3) and (c) Fishing effort (Operation numbers OpNu) during 1997 to 2010.....	111
Figure 6-3: The log abundance species rank plot for each main groundfish species. The dots represent the species; the solid line represents the Log normal distribution fitted to the species abundance distribution for each assemblage.	117
Figure 6-4: Maps displaying the average spatial patterns in alpha diversity per year in 3×3 minutes grid cells in the Mauritanian continental shelf during the period 1997 to 2010: (A-B)	

Liste des tableaux et des figures

species richness with associated averaged SE values and (C-D) Berger-Parker dominance with associated averaged SE values. The Isobaths represent 20, 50, 80 and 200 m depth.	119
Figure 6-5 : Species accumulation curves of the Mauritanian continental shelf in four main bathymetric strata (CS: coastal. US: upper-shelf. MS: mid-shelf and OS: offshore bathymetric strata) during 1997 to 2010 and averaged values with a 95% confidence interval compute from 100 iterations of randomly chosen hauls.....	123
Figure 6-6: Principal components analysis (PCA) carried out on diversity indices variables. Correlation circles of the nine diversity indices variables are represented in the two first axes of the PCA (94.79% of inertia).	124
Figure 6-7 : Estimate values of coefficients of the GLM models computed for Species richness in function of each parameters: Sea Surface Temperature (SST), Chlorophyll a concentration (chl a), Fishing effort (NbreOperat), year, bathymetric strata and interactions between bathymetric strata and years effects. Significance codes (*: p<0.05, **: p<0.01, ***: p<0.001).	127
Figure 6-8: Estimate values of coefficients of the GLM models computed for Berger Parker dominance in function of each parameters: Sea Surface Temperature (SST), Chlorophyll a concentration (chl a), Fishing effort (NbreOperat), year, bathymetric strata and interactions between bathymetric strata and years effects. Significance codes (*: p<0.05, **: p<0.01, ***: p<0.001).	129
Figure 7-1 : Fit of the estimated parameters for the C4 data. The ellipsoids correspond to 50% and 95% confidence regions for the reference distribution, $\mathcal{N}\mu\mathbf{B}, \Sigma\mathbf{B}$	171
Figure 7-2 : In black: 50% and 95% confidence ellipsoids for the reference distribution $\mathcal{N}\mu\mathbf{B}, \Sigma\mathbf{B}$; in gray: same confidence ellipsoids for the distribution $\mathcal{N}\mu\mathbf{B}, \Sigma\mathbf{B}$ obtained from the mixture distribution \mathcal{M} . Dots correspond to the parameters of the “NB species”, estimated by \mathbf{PHDh}	172
Figure 7-3 : Simulations: density estimates of the four goodness-of-fit criteria.....	173
Figure 7-4 : The Willams-Rao’s condition in the bell-shaped case	175
Figure 7-5 : The Willams-Rao’s condition in the “common” case	175
Figure 7-6 : The Willams-Rao’s condition in the aggregative case - the blue density is $\alpha R_{ao} K \beta$; the yellow one is $\alpha LSK \beta$	176

Liste des tableaux et des figures

Figure 7-7 : Estimating β : the “common” case.....	177
Figure 7-8 : Estimating β : the “mean” case	177
Figure 7-9 : Estimating β in the aggregative case; the 5% upper values were dropped.....	178

CHAPITRE 1 : Introduction Générale

1 Introduction

1.1 Contexte

La pêche est l'une des nombreuses manières dont l'homme interagit avec les océans et peut affecter la biodiversité à travers la déstructuration des niveaux d'organisations éco-biologiques (individu, population, communauté et écosystème) (Christensen, 1998; Norse and Watling, 1999; Pinngar *et al.*, 2002; Lloret *et al.*, 2004; Wikelski and Cooke, 2006). Plusieurs études ont montré la perte de diversité et les changements dans les assemblages d'espèces marines découlant de l'exploitation des ressources halieutiques. Des études récentes ont permis des améliorations dans la compréhension des changements d'assemblages de poissons démersaux en réponse aux diverses activités humaines comme la pêche, et aux changements environnementaux en zones côtières et maritimes (Bianchi, 1992a; Greenstreet *et al.*, 1999; Blaber, 2000; Araùjo *et al.*, 2002; Laurans *et al.*, 2004; Hooper *et al.*, 2005; Jaureguizar *et al.*, 2006; Ferreira *et al.*, 2007). Les types d'activités de pêche varient selon l'engin de pêche utilisé, de celles qui sont extrêmement sélectives de la taille individuel et à certaines espèces cibles (filets, pièges) à celles qui sont peu sélectives (chalutage de fond), touchant les communautés de poissons démersaux en provoquant des changements dans la composition spécifique, la structure de taille et la biomasse globale (Boero, 1994; Giller *et al.*, 2004; Hughes *et al.*, 2005; Harley *et al.*, 2006a). Un défi majeur pour les écologistes est de comprendre le fonctionnement et la dynamique de tels écosystèmes face à la variabilité climatique naturelle ou induite d'origine anthropique.

La zone économique exclusive de la Mauritanie (ZEEM), située au carrefour des eaux tempérées du courant des Canaries du nord (NACW) et celles des eaux chaudes du courant de Guinée provenant du sud (SACW), constitue une zone de transition où cohabitent des espèces d'affinité tempérée et des espèces à affinité tropicale (Domain, 1980). Ces deux principaux systèmes de courants océaniques de la ZEEM et le profil du plateau continental sont à l'origine d'un phénomène d'upwelling et jouent des rôles importants dans le transport des masses d'eau. L'upwelling confère à la zone une forte productivité planctonique, une ressource abondante et diverses communautés de poissons, de céphalopodes, de crustacés etc. De par les ressources halieutiques, la ZEEM constitue un important pôle d'attraction d'activités socio-économiques. On y distingue deux principaux types de pêcheries (artisanale et industrielle) qui se sont

Chapitre 1 : Introduction Générale

maintenues depuis l’ère coloniale et jusqu’à nos jours (Gruvel and Bouyat, 1906; Gruvel, 1909; Ould Hamady and Weigel, 1998).

Dans la ZEEM, la pêche constitue un des piliers de l’économie nationale, considéré par le Gouvernement comme stratégique non seulement pour remédier aux problèmes de déséquilibre macro-économiques, mais aussi pour contribuer de façon dynamique au développement du pays en termes d’emplois (40 000 emplois directs) (IMROP 2014). Les navires de pêche opérant dans les eaux sous sa juridiction sont astreints au système de licences payantes d'accès aux ressources, pour pouvoir exercer leur activité. A cet effet, une multitude de licences est délivrée ciblant plusieurs groupes d'espèces, parmi lesquels les démersaux représentent un part non négligeable. Le système en vigueur apparaît d'une relative complexité avec en tout 22 types de licences, parmi lesquelles 15 sont destinées à l'exploitation des ressources démersales (Brahim et al., 2006; Gascuel et al., 2006a). On assiste à une forte pression d'exploitation de ces ressources, et le développement de ces secteurs au cours de ces dernières années a vu l'effort de pêche augmenter considérablement (Bernardon and Labrosse, 2006; Brahim et al., 2006; Gascuel et al., 2006a; Ould Taleb Sidi and Souad, 2006). La pêche a connu une forte reprise en 2016, avec une croissance de la valeur ajoutée réelle de 1.5%. Sa contribution à la croissance du PIB réel est devenue positive à 0.03 point. En 2016, les espèces pélagiques représentent 90%, les espèces démersales 8.2%, et les céphalopodes 1.7% des captures. Le PIB de l'activité des pêches a enregistré une augmentation de 24%, soit 2% du PIB global. De par les recettes fiscales et non fiscales, il représente 13 % des revenus gouvernementaux et 25 % des recettes en devises étrangères (Banque Centrale de Mauritanie, 2016).

1.2 Objectifs

Dans ce contexte, les principaux objectifs de cette thèse consistent à analyser la composition spécifique, la structure et la diversité des assemblages d'espèces démersales de la ZEEM, et à déterminer les variables structurantes (environnement et pêche). A cet effet, nous nous sommes intéressés aux campagnes scientifiques démersales annuelles réalisées par l'IMROP dans la ZEEM. Les stations de chalutage ont été retenues comme étant l'unité d'échantillonnage et les principaux points ci-dessous seront abordés : (a) description de la zone d'étude et méthodologie d'études, (b) analyse de la composition spécifique et de la structuration des assemblages des espèces démersales de la ZEEM, (c) analyse des caractéristiques

Chapitre 1 : Introduction Générale

distributionnelles des comptages de ces espèces et (d) analyse de la diversité de ces assemblages.

1.3 La structure de la thèse

Le manuscrit est organisé en quatre principales parties qui se déclinent comme suit:

La première partie :

Cette partie introductrice comprend quatre volets principaux :

- Description détaillée de la ZEEM, du point de vue physique et géographique
- Description des assemblages de la ZEEM décrits dans la littérature
- Caractéristiques des navires et du matériel de prélèvement
- Méthodes et concepts statistiques et/ou écologiques utilisés.

La deuxième partie : analyse de la stabilité spatio-temporelle de la structuration, composition des assemblages des espèces démersales. Face aux changements environnementaux et aux activités humaines, d'importants impacts peuvent affecter la composition, la structure et le fonctionnement des écosystèmes marins. Il y a toujours des lacunes d'un point de vue quantitatif sur la manière dont ces facteurs influent la structure des assemblages de poissons démersaux exploités. Cette partie s'attèlera à étudier (i) la stabilité spatiale et temporelle des assemblages de poissons démersaux, (ii) les relations entre les facteurs structurants et les assemblages afin de mieux expliquer la dynamique de leur structure. La méthode d'ordination STATICO de paires de tableaux faunistique (abondance) et environnement-exploitation (SST, chl a, Effort de pêche), a été appliquée aux données collectées.

La troisième partie : étude de l'abondance des espèces par la modélisation des comptages au moyen de distributions de probabilités paramétriques. Dans cette approche, il est souhaitable que la famille de probabilités choisie soit suffisamment souple pour ajuster des distributions empiriques très différentes, et que ses paramètres possèdent des significations biologiques et écologiques claires. C'est pourquoi le loi Binomiale Négative a été choisie. Dans ce travail de modélisation de comptages de poissons et d'invertébrés marins de la ZEEM, des listes de comptages homogènes ("réplicat") ont été construites, groupant les observations de chaque espèce en fonction d'un nombre convenable de types d'habitats obtenus par classification des stations échantillonées.

Chapitre 1 : Introduction Générale

La quatrième partie : analyse de la diversité spécifique fait généralement appel à des indices classiques, comme la richesse spécifique , l'équitabilité ou régularité (evenness en anglais), la diversité composite combinant à la fois la richesse spécifique et l'équitabilité dont les populaires indices de Simpson (Simpson 1949) ou Shannon et Weaver (Shannon and Weaver, 1949), et ceux de la diversité taxonomique décrivant la variabilité taxonomique entre les espèces d'un assemblage (Warwick and Clarke, 1995). Dans le présent travail ces indices ont été calculés sur les données d'abondance des espèces démersales issues des campagnes scientifiques. Ces descripteurs ont été suivis par le biais de variables explicatives temporelles et spatiales. L'effort de pêche industrielle (journaux de bords), la température de surface de la mer (SST), la concentration en chlorophylle a et le type de substrat ont été utilisés comme variables explicatives. La représentativité de la richesse spécifique observée lors de l'échantillonnage a été estimée à l'aide de courbes d'accumulation d'espèces (Species Accumulation Curves en anglais). Une analyse en composantes principales (ACP) a été appliquée sur les différents indices des composantes de la diversité (richesse spécifique, équitabilité, indices composites et diversité taxonomique) afin d'étudier leur redondance. L'effet des variables structurantes sur deux indices complémentaires (d'une part de la richesse spécifique et d'autre part de l'équitabilité) ont ainsi été ensuite analysé par des modèles linéaires généralisés (GLM).

Cette thèse est divisée en quatre principales parties : (a) la première partie de la thèse est composée du chapitre 2 consacré à la description de la zone d'étude et du chapitre 3 à la description de la méthodologie d'études ; (b) la deuxième partie se compose du chapitre 4 ; (c) la troisième partie se compose du chapitre 5 ; et (d) la quatrième partie se compose du chapitre 6. Les chapitres 4, 5 et 6 constituent les principaux chapitres de cette thèse. Ils sont sous forme d'articles publiés (chapitres 4 et 5) et en préparation (Le dernier chapitre 6). Le chapitre (7) est une synthèse et la conclusion, il résume les résultats de la thèse, et comment ils répondent aux différentes questions de recherche décrites par les objectifs des principaux chapitres.

**PREMIERE PARTIE : MATERIEL &
METHODES**

CHAPITRE 2 : Présentation de la zone d'étude

2 Caractéristiques générales du littoral mauritanien et la zone d'étude

2.1 Géomorphologie du littoral

Le littoral mauritanien est long d'environ 750 km, et ses 200 milles de zone économique exclusive (ZEE) sont caractérisés par la présence d'un phénomène d'upwelling apportant à la surface des eaux froides chargées de nutriments et soutenant un système exceptionnellement productif avec une population de poisson diversifiée. La zone d'étude s'étend de 16°04'00 N dans le sud avec la frontière du Sénégal et jusqu'à 20°36'00 N au nord avec la région du Sahara occidental. La zone économique exclusive couvre une superficie totale de 230 000 km² et d'un plateau continental d'une superficie de 36 000 km². Ce plateau continental va de la plus basse profondeur chalutable (i.e. 20 m applicable à la pêche industrielle) à 200 m au large. Dans le but de cette thèse la côte mauritanienne a été divisée en trois zones géographiques : Nord (19°15'–20°36' N), centre (17°39'–19°15' N) et Sud (16°04'–17°39' N), et en classes de strates bathymétriques (0-20 m, 20-50 m, 50-80 m, 80-200 m, 200-400 m, 400-600 m et > 600 m) (Figure 2.1). Ces strates bathymétriques reflètent l'existence de différents patterns dans la distribution des espèces démersales, sous l'influence de facteurs environnementaux tels que la profondeur, le type de fond ou des variations saisonnières des conditions hydrologiques (Bergerard *et al.*, 1983; Domain, 1985; Gascuel *et al.*, 2006b). La distribution spatiale des stations de chalutage a été représentée à l'aide d'un Système d'Information Géographique (SIG), ArcGIS 10, avec des positions réelles des stations de chalutage signalées en degrés décimaux.

Chapitre 2 : Présentation de la zone d'étude

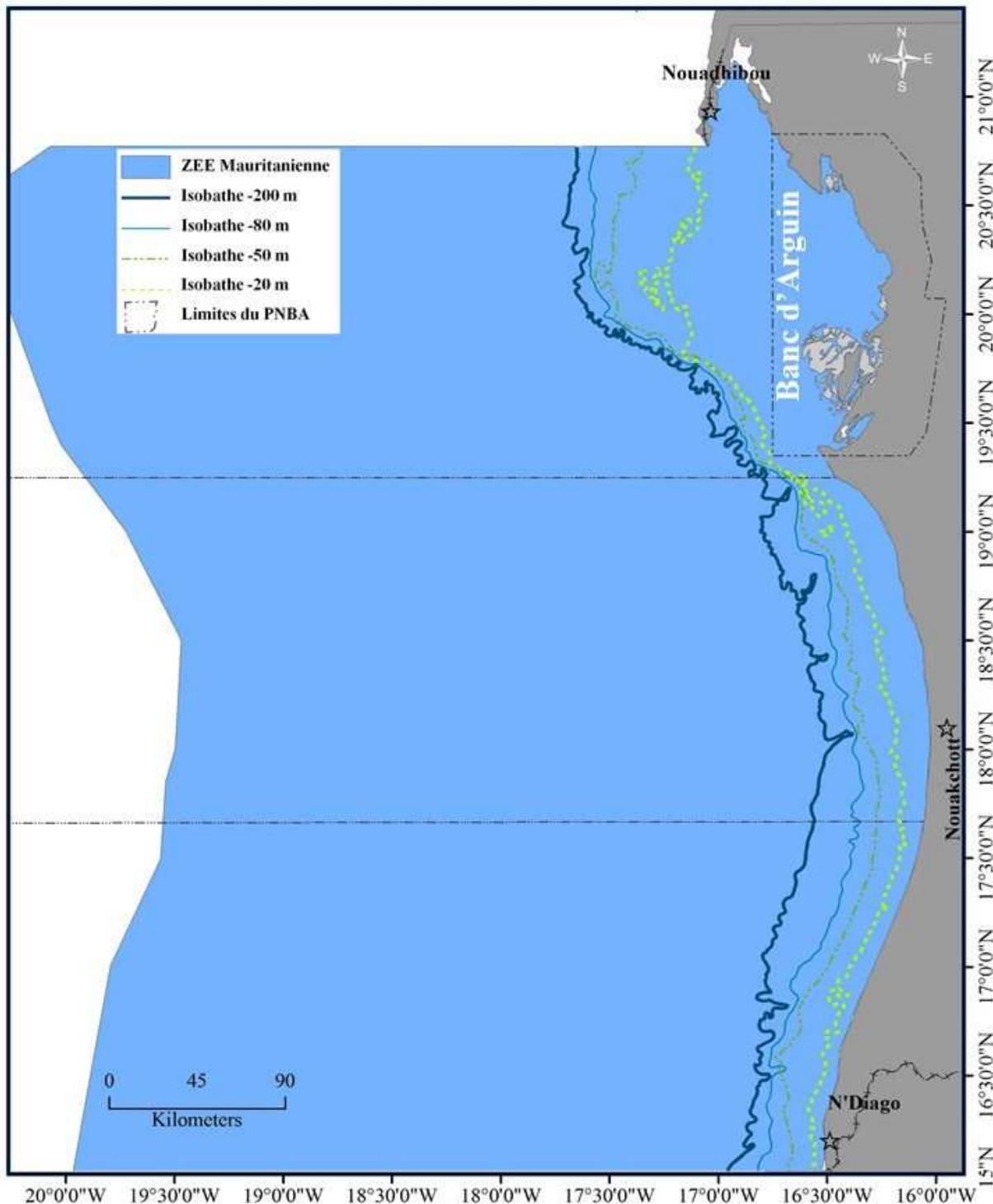


Figure 2-1 : Les limites de la zone d'étude (le plateau continental <200 m de fond) et la zone économique exclusive mauritanienne (ZEEM).

2.2 Topographie du plateau continental

Le littoral est constitué par une succession de cordons dunaires, qui isolent de la mer des zones humides et sur-salées correspondant à d'anciennes lagunes fonctionnant aujourd'hui comme des cuvettes d'évaporation, et appelées sebkhas. Au sud de la Mauritanie un important

Chapitre 2 : Présentation de la zone d'étude

cordon dunaire, la “langue de Barbarie”, dévie vers le S-SW le cours du fleuve Sénégal sur environ 20 km au niveau de son embouchure.

Le plateau continental est formé de hauts fonds, de baies et de caps rocheux et au sud, il est essentiellement sableux. D’après Domain (1980), la ligne de côte est orientée nord-sud au nord du cap Blanc, elle change brusquement d’orientation, à partir de cet endroit, et prend une direction sud-nord. Au nord du cap Blanc la bordure du plateau continental apparaît régulière. En revanche, devant le banc d’Arguin elle est entaillée par de nombreuses fosses qui pénètrent profondément le plateau continental et arrivent au contact du banc où les fonds de 10 m voisinent alors avec ceux de 300 à 400 m. Au sud du cap Blanc le plateau continental s’élargit de 40 à 60 milles pour se rétrécir au niveau du cap Timiris où l’isobathe 200 m ne se trouve plus qu’à environ 10 milles de la côte. Les fonds sont généralement réguliers et la pente vers le large est douce. Un décrochement est cependant perceptible vers 50 m de fond où l’on observe ça et là des affleurements rocheux longitudinaux. La partie sud, vers le cap Timiris, est basse et marécageuse et formée de plusieurs îles où l’on trouve une mangrove résiduelle d’*Avicennia africana*. La ligne de côte prend la forme d’un très grand arc de cercle ouvert vers l’ouest. La largeur du plateau continental n’excède pas 30 milles dans cette région et l’isobathe 200 m est orienté suivant la direction NW-SE. La partie nord de l’isobathe s’incurve progressivement vers le sud en suivant le contour de la côte pour prendre une direction NNE-SSW à partir de la latitude de Nouakchott.

Le rebord du talus est entaillé de nombreux petits canyons sous-marins que l’on trouve entre 18°40' N et 18°50' N ainsi que ceux situés plus au nord devant le banc d’Arguin. Des études antérieures ont montré qu’une série de petits canyons incisent le plateau continental. Dans la partie la plus méridionale du Golfe d’Arguin, sur la pente continentale ils fusionnent près du canyon du Cap Timiris (Krastel *et al.*, 2004; Antobreh and Krastel, 2006; Zühsdorff *et al.*, 2007; Henrich *et al.*, 2010). Ce système de méandres de canaux sous-marins est long de 400 km, d’environ 270 m de fond et de 2.5 km de large (à la position 19°15' N, 18°56' W) (Krastel *et al.*, 2004; Michel *et al.*, 2011)

Les formations rocheuses apparaissent plus nombreuses qu’au nord du cap Timiris. Au cours de ces dernières années, des récifs coralliens d’eaux froides couvrant une large étendue linéaire d’au moins 190 km et à des profondeurs de 450-550 m ont été découvert sur le talus continental. La hauteur des structures carbonatées s’élève de 100 m sur une largeur de 500 m à la base. Ils sont localisés entre les latitudes 16°06'/19°30' N et les longitudes 16°33'/17°19' W (Colman *et al.*, 2005; Krastel *et al.*, 2006; Ramos *et al.*, 2010), voir figure 2.2.

Chapitre 2 : Présentation de la zone d'étude

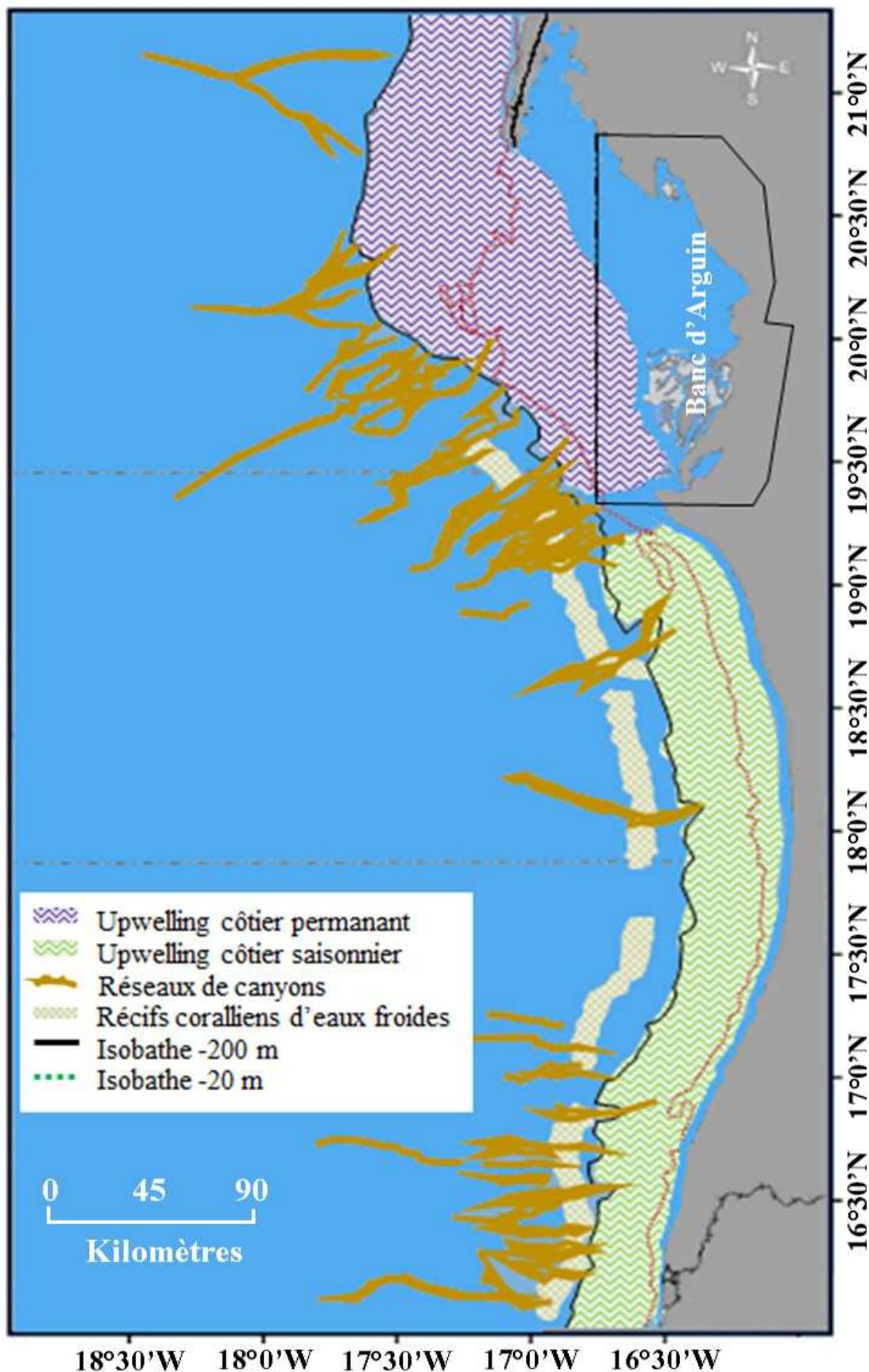


Figure 2-2 : Les caractéristiques géomorphologiques du plateau et du talus continental mauritanien.

2.3 Description des fonds

Il est largement admis que la diversité, la qualité et l'étendue des habitats benthiques (Herbiers marins peu profonds, les affleurements rocheux, le plateau continental, le talus continental, etc....) sont importants dans la détermination de la distribution, de l'abondance et de la composition de la faune marine (les formes pélagiques, les espèces démersales et certaines formes du benthos). Cette distribution des espèces marines en fonction des conditions climatiques, la profondeur et la nature sédimentaire du milieu a retenu depuis longtemps l'attention des biologistes, des aménagistes et principalement les pêcheurs (Hall-Arber and Pederson, 1999; St. Martin, 2001; Yoklavich *et al.*, 2007).

Les premières investigations sur la nature des fonds chalutables des côtes mauritanienes ont été réalisées par les expédition du navire Thalassa (Maurin, 1968; Maurin and Bonnet, 1969; Bonnet *et al.*, 1971) pour des besoins de la pêche. Les auteurs donnent des descriptions qualitatives de la nature des fonds (substrats), des possibilités de pêches et de l'abondance des espèces associées à ces biotopes. Des études quantitatives sur la sédimentologie ont été entreprises dans la région du cap Blanc et jusqu'à 17°50' N (McMaster and Lachance, 1969) et sur l'ensemble du plateau continental mauritanien (Domain and Richer de Forges, 1985). Ces travaux ont permis d'identifier et décrire les différents fonds rencontrés sur le plateau continental mauritanien. Ils sont constitués de fonds de sable vaseux, de sable grossier riche en débris coquilliers, de zones rocheuses et de formations corallientes.

Au nord du cap Blanc, en général le plateau est recouvert de sable vaseux ou moyen avec moins de 10 % de limon et de 10 % d'argile. Devant le banc d'Arguin, on observe fréquemment entre 40 et 70 m d'importantes zones de sable grossier riche en débris coquilliers. La teneur en carbonate est supérieure à 75 % sur les parties moyennes et externes du plateau continental donnant à cette région la plus forte proportion de carbonates de toutes les surfaces le long du plateau Nord-Ouest africain (McMaster and Lachance, 1969; Milliman, 1977; Domain and Richer de Forges, 1985). Les sédiments au Sud du 21°30' N sont légèrement plus fins et contiennent moins de carbonate. Ils sont composés principalement de vase, avec généralement moins de 35 % de CaCO₃. Les grains terrigènes dans ces vases littorales sont dérivés de poussière et de sable (Milliman, 1977; Domain, 1980; Domain and Richer de Forges, 1985). Des affleurements rocheux occasionnels entourés de formations corallientes se situent dans les secteurs suivants : de 20°35' à 20°50' N entre 30 et 55 m; de 20°25' à 20°30' N entre 30 et 40 m ; de 19°50' à 20°10' N par fonds de 20 à 25 m (Maurin and Bonnet, 1969).

Chapitre 2 : Présentation de la zone d'étude

De la côte, vers l'ouest au large, Domain (1980) décrit la succession de la nature sédimentaire du fond marin : sable (0 à 35-40 m), sable vaseux (40 à 100-150 m), vase sableuse (150 à 200 m et au-delà). Au sud du cap Timiris existe un banc de vase situé entre 30 et 50 m, au débouché de la fosse de $18^{\circ}40'$ N. Plus au sud vers $18^{\circ}00'$ N on trouve entre 30 et 50 m un banc de vase sableuse sensiblement orienté parallèlement à la côte. Des fonds durs de sable coquilliers (15 à 50 m) et des fonds meubles sablo-vaseux (50 à 100 m) sont rencontrés sur le plateau continental comme dans la partie nord du banc d'Arguin. Des affleurements rocheux et des formations coralliennes sont à signaler aux latitudes de $19^{\circ}15'$ N, $18^{\circ}55'$ N et $18^{\circ}45'$ N, respectivement aux profondeurs de 80, 40 et 45 m (Bonnet *et al.*, 1971), voir figure 2.3.

Chapitre 2 : Présentation de la zone d'étude

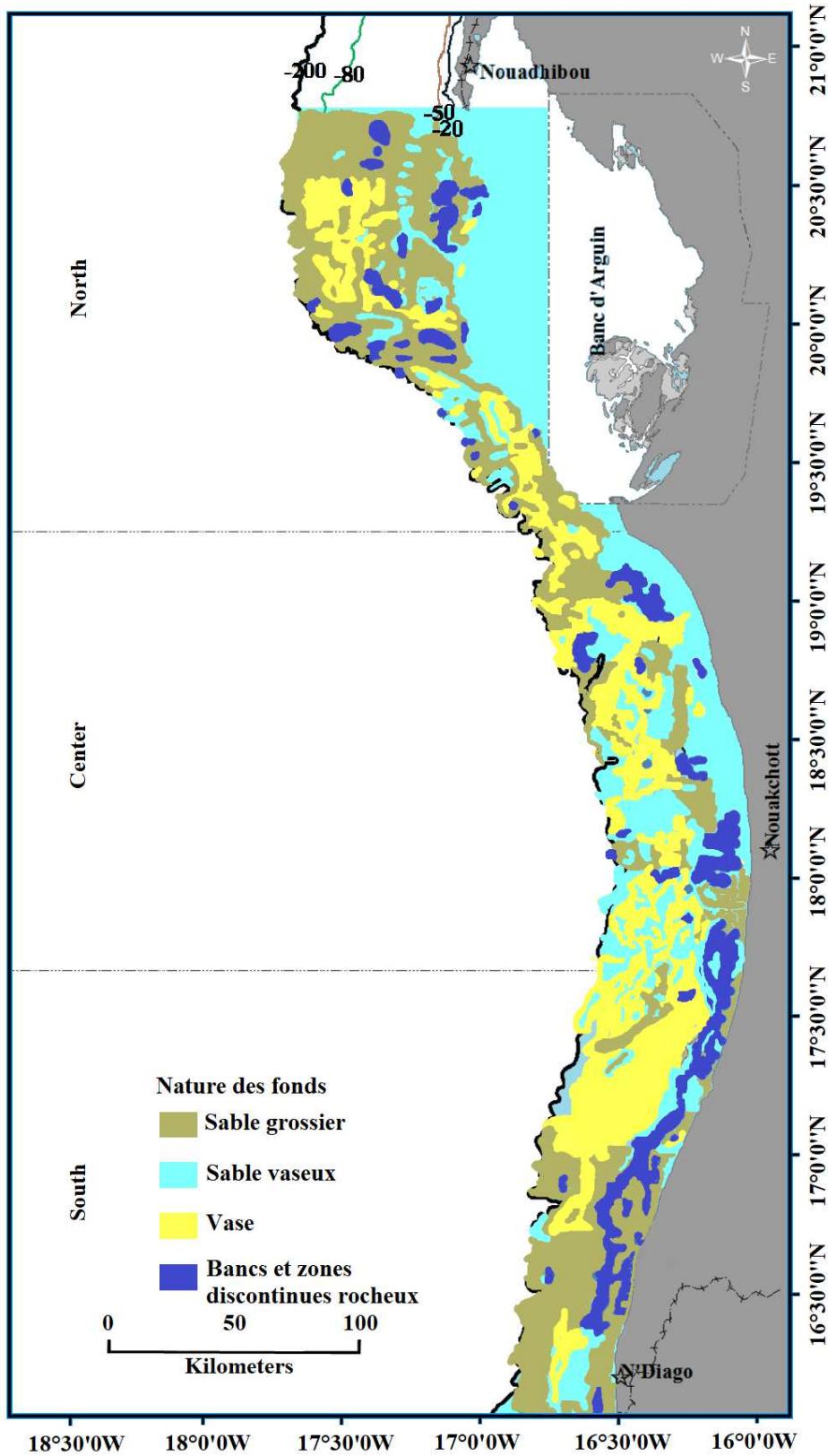


Figure 2-3 : Les caractéristiques sédimentaires et la nature du fond extraits des travaux de Domain (Domain 1980) sur le plateau continental mauritanien.

2.4 Cadre hydrologique

Le littoral mauritanien est caractérisé par des centres de fortes remontées d'eaux (upwelling). Deux systèmes de masses d'eaux océaniques alimentent ce phénomène physique. Au nord de 20°00' N, l'upwelling est principalement influencé par les eaux centrales Nord atlantique (NACW), alors qu'au sud de 20°00' N ce sont les eaux centrales Sud Atlantique (SACW). Les vents le long de la côte constituent aussi l'un des moteurs des remontées d'eaux profondes (froides) chargées de nutriments à la surface. Ces remontées d'eaux profondes soutiennent le système productif et sa population d'espèces marines, et restent sujettes à d'importantes variations.

La région est l'une des deux principales zones d'upwelling côtier dans l'océan Atlantique et dans le monde, ce qui en fait l'un des systèmes le plus biologiquement productifs (Mittelstaedt, 1991a; Nykjær and Van Camp, 1994; Pauly and Christensen, 1995; Freudenthal *et al.*, 2002; Kuhlmann, 2003; Kock *et al.*, 2008; Rees *et al.*, 2011). L'upwelling est généralement plus dense, plus froid et plus riche en éléments nutritifs que les eaux profondes et a des impacts significatifs sur le climat côtier et la productivité biologique marine (Miranda *et al.*, 2013). Pour que l'upwelling se produise le long de la côte Nord-Ouest africaine en général et en particulier dans les eaux mauritaniennes, trois facteurs sont nécessaires : (1) des vents persistants, (2) une limite solide et (3) l'effet de Coriolis. (Mittelstaedt, 1991a; Gomez-Gesteira *et al.*, 2006; Cropper *et al.*, 2014).

La forte productivité des zones d'upwelling côtier est généralement attribuée aux changements dans l'intensité de l'upwelling sous l'influence de la tension du vent (Summerhayes *et al.*, 1995; Nave *et al.*, 2003; Romero *et al.*, 2006). Dans les eaux côtières nord-ouest africaines elle est conditionnée par la présence de deux masses d'eau différentes. Un front marqué au 21°00' N (Cap Blanc) sépare les eaux centrales nord atlantique (NACW) un peu plus fraîches et moins salines, et les eaux centrales sud atlantique plus riches en éléments nutritifs (SACW) (Nehring *et al.*, 1975; Wolf and Kaiser, 1978; Minas *et al.*, 1982; Zenk *et al.*, 1991). Cependant, la dynamique de la productivité au large des côtes mauritaniennes est moins directe en raison de son cadre atmosphérique et hydrographique complexe (Mittelstaedt, 1991a; Barton, 1998).

L'hydrologie de la zone d'upwelling des eaux mauritaniennes est principalement contrôlée par l'influence combinée du courant des Canaries qui transporte des eaux de surface froides vers le sud et le régime d'upwelling côtier induit par les alizés du Nord-Est. Le processus

Chapitre 2 : Présentation de la zone d'étude

déplace les masses d'eau relativement froides et riches en nutriments des profondeurs à la surface (dans la zone euphotique) et la remontée de nutriments utilisés par le phytoplancton (Smith and Whitledge, 1977; Johnson and Stevens, 2000), voir figure 2.4A.

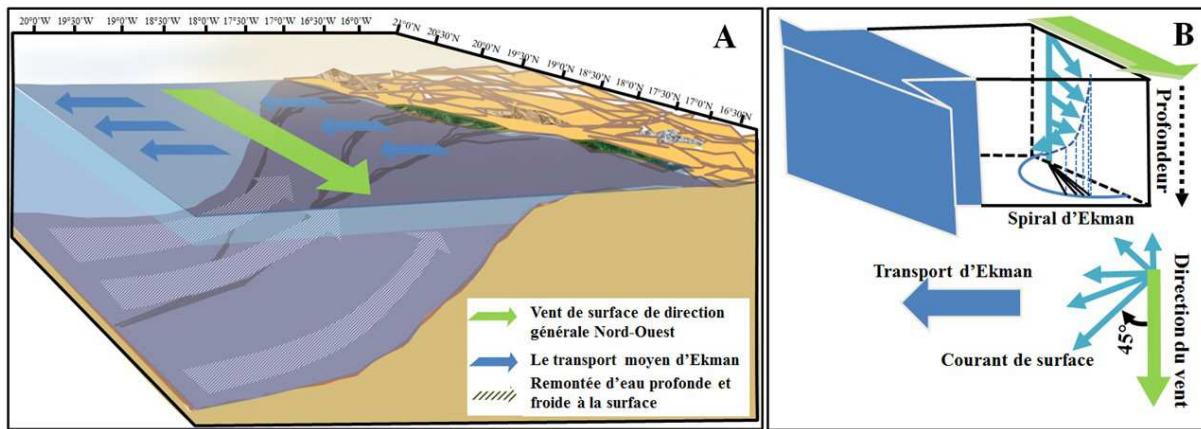


Figure 2-4 : (A) Schématisation du modèle d'upwelling au large de la Mauritanie et la tension du vent le long d'une limite côtière ouest. (B) La spirale d'Ekman influencée par le vent pour une eau profonde dans l'hémisphère sud.

2.4.1 Les courants de surface et les masses d'eaux océaniques

La côte Nord-Ouest africaine est largement influencée par la circulation générale du gyre subtropical de l'Atlantique nord, particulièrement par sa branche orientale, appelée "Courant des Canaries". Ce courant des Canaries coule du sud parallèlement à la côte et re-circule à l'intérieur de l'océan à environ $20^{\circ}00'$ - $25^{\circ}00'$ N pour alimenter le Courant Nord Equatorial (Arístegui et al., 2006). Ils se caractérisent par une forte variabilité saisonnière et un fort contraste dans la biologie entre les eaux du Nord et du Sud (Saetersdal et al., 1999; Signorini et al., 1999). Un fort upwelling se produit tout au long de l'année dans la bande latitudinale de $20^{\circ}00'$ - $25^{\circ}00'$ N. Le courant des Canaries est principalement influencé par les masses d'Eaux Centrales Nord Atlantique (NACW), elles sont plus chaudes, plus salées, peu nutritives. Les caractéristiques des limites supérieures de température et de salinité sont respectivement de 18.0°C et 36.38 psu. Au sud du Cap Blanc ($20^{\circ}00'$ N), une grande recirculation cyclonique permanente se développe comme conséquence du déplacement au large du Courant des Canaries, alimentant ainsi le Courant Nord Equatorial. Ce courant présente les mêmes propriétés que celles des Eaux Centrales Sud Atlantique (SACW), sont plus fraîches et riches en nutriments.

Entre $25^{\circ}00'$ N et $21^{\circ}00'$ N, le Courant des Canaries se détache de la pente continentale et coule en direction du Sud-Ouest. Au sud du Cap Blanc il y a un tourbillon cyclonique

Chapitre 2 : Présentation de la zone d'étude

persistant à méso-échelle entre 15°00' N et 21°00' N, dont la position varie selon la saison, étant le plus éloigné du Nord en hiver et automne (Mittelstaedt, 1991a; Van Camp *et al.*, 1991; Barton *et al.*, 1998; Helmke, 2003; Lathuilière *et al.*, 2008; Auger *et al.*, 2015). Ce tourbillon cyclonique est pris en charge à grande échelle par la tendance cyclonique littorale du champ de vent entre 25°00' N et à 10°00' N : des vents Nord-Est forts dans le nord et des vents forts de mousson au Sud-Ouest dans le sud. En été, les vents entre 21°00' N et à environ 15°00' N sont faibles et variables. Le tourbillon cyclonique se déplace au sud du Cap Blanc au cours du printemps et à moins d'influence sur le transport offshore au nord de 20°00' N. Ainsi, le contre-courant peut circuler vers le nord jusqu'à ce qu'il rencontre le courant des Canaries et se tourne vers l'ouest (Mittelstaedt, 1991a; Gabric *et al.*, 1993; Klein and Tomczak, 1994; John and Zelck, 1997; Köbrich, 2008).

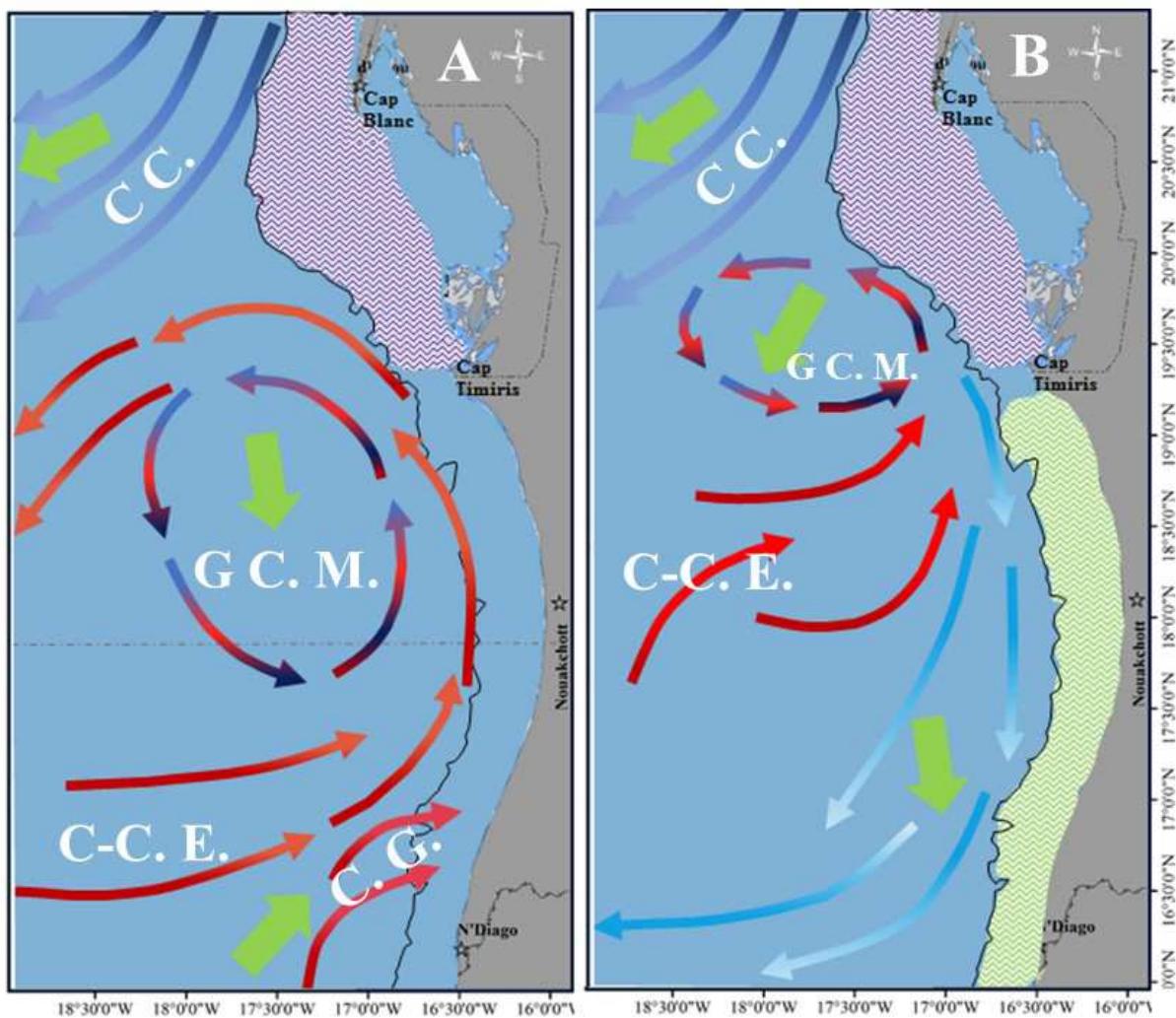


Figure 2-5 : Localisation des principaux courants de surface au large de la Mauritanie : le Courant des Canaries (*C.C.*), le Gyre Cyclonique Mauritanien (*G.C.M.*), le Contre-Courant Equatorial (*C – C.E.*) et le Courant de Guinée (*C.G.*). Les flèches en vert indique

Chapitre 2 : Présentation de la zone d'étude

la direction locale du vent (A) Durant la saison chaude (juillet à octobre) et (B) Durant la saison froide (janvier à avril) (modifié de (Mittelstaedt, 1991a, 1991b)).

2.4.2 Système des vents et le transport d'Ekman

La côte mauritanienne est située sur la limite nord de la Zone de Convergence Intertropicale (ITCZ) (Philander et al., 1996), en été elle décrit une zone de haute pression caractérisée par la convergence des alizés du Sud-Est et du Nord-Est (Kuhlmann, 2003). Les alizés du Nord-Est persistants induisent des remontées d'eaux côtières, puis sont transportées loin de la côte vers le Nord-Ouest (Zhou et al., 2000; Pradhan et al., 2006). La limite méridionale de l'influence des alizés varie approximativement entre $10^{\circ}00'$ N en février-mars et $21^{\circ}00'$ N en septembre-octobre. En hiver (décembre à mai), l'ensemble de la région côtière (au nord de $15^{\circ}00'$ N) connaît un régime d'upwelling, qui est soumis à des fluctuations de courte durée en raison de modifications locales de la tension du vent (Barton et al., 1977; Huntsman and Barber, 1977). Cette zone frontale montre une saisonnalité qui suit le déplacement de la Zone de Convergence Intertropicale tout au long de l'année (Isemer and Hasse, 1987). A cause des alizés assez stables et forts du Cap Blanc, l'upwelling se produit tout au long de l'année et ces alizés sont les plus intenses en avril, juin et octobre-novembre (Barton, 1998). Au cours de l'été (de juin à novembre), les vents d'ouest variables remplacent les alizés au sud du Cap Blanc, où les eaux chaudes du Contre-Courant Equatorial apparaissent souvent. Les variations zonales sont également influencées par d'autres facteurs, tels que la morphologie du plateau continental et les gradients dans les propriétés des masses d'eaux dans la couche superficielle.

Par le transport d'Ekman et la branche côtière du courant des Canaries, les alizés induisent la remontée d'eau froide dans la zone du plateau continental (couche euphotique). L'upwelling actif se produit dans une bande étroite (10-20 km) le long de la marge continentale (Ekman, 1905; Mittelstaedt, 1986; Bricaud et al., 1987). Les masses d'eaux de remontées sont amenées loin des côtes et sont remplacées par une eau plus dense en profondeur (Schemainda et al., 1975; Hagen, 2001; Gómez-Gesteira et al., 2008; Liu, 2012). Selon la théorie d'Ekman, la tension du vent provoque un écoulement de surface de 45° vers la droite dans l'hémisphère Nord, et le transport de toute la masse d'eau est de 90° vers la droite (hémisphère Nord), figure 2.4B. Les eaux intermédiaires et profondes sont riches en nutriments qui sont le résultat de la décomposition du dépôt de la matière organique des eaux de surface (couche euphotique). Ces nutriments sont utilisés par le phytoplancton, avec le CO₂ dissous et l'énergie solaire, pour

Chapitre 2 : Présentation de la zone d'étude

produire des composés organiques par la photosynthèse. Par conséquent, il en résulte une très haute productivité primaire, base de la chaîne alimentaire.

2.4.3 Les saisons hydrologiques : particularités et durées

Le système des courants océaniques circulant dans les eaux mauritanienes permet de distinguer quatre saisons. Les eaux mauritanienes sont situées dans la zone de convergence intertropicale (ZCIT) au nord duquel est établi un régime d'alizés de secteur nord. Il en résulte une alternance de deux principales saisons hydrologiques, séparées par deux saisons de transition (Domain, 1979, 1980; Laktionov, 1988). Cette alternance des saisons dans le domaine maritime est l'un des facteurs d'enrichissement du milieu marin (Domain, 1980; Sprengel et al., 2002). Cette zone de forte productivité est caractérisée par un upwelling saisonnier faible, des filaments continus d'upwelling au large et de forts apports éoliens. L'upwelling demeure actif seulement au nord du Cap Blanc, il y dure 12 mois (Mittelstaedt, 1983, 1991; Roy et al., 1992; Barton, 1998; Romero et al., 2008) et seulement 9 mois dans la région située en face de Nouakchott (Minas et al., 1982; Dubrovin et al., 1991; Mittelstaedt, 1991). Les particularités et la durée des saisons hydrologiques des eaux mauritanienes peuvent être décrites comme suit :

- **La saison froide**

Elle s'étend de janvier à avril, les eaux froides transportées vers le sud par le courant des Canaries occupent en permanence la région située au nord du cap Blanc. Sous l'influence des alizés, il se produit en outre, le long du talus continental, des phénomènes amenant en surface des eaux superficielles froides. Elles sont caractérisées par une faible variabilité spatio-temporelle de la température, avec un minimum thermique situé entre les mois de février et avril. Les eaux les plus froides (< 16.5°C) se trouvent près de la côte au sud du cap Timiris. Cette région où l'upwelling côtier est assez prononcé est séparée des eaux plus chaudes du large par une zone de gradients thermiques. Ces eaux recouvrent progressivement le plateau continental où l'on peut alors observer des températures de l'ordre de 16 à 18°C et des salinités de 35.5 à 36.0 (psu). A l'extrême Nord-Ouest de la ZEEM, la présence d'un upwelling stationnaire se traduit par des températures inférieures à 17°C et par des écarts-types peu importants.

- **La transition saison froide-saison chaude**

Cette intersaison marque le passage de la saison froide à la saison chaude. Elle s'étend sur deux mois (mai à juin), les alizés faisant progressivement place, du sud vers le nord, à un régime de

Chapitre 2 : Présentation de la zone d'étude

vents d'ouest faibles et variables. Les remontées d'eaux profondes cessent dans la partie méridionale du plateau continental. Les eaux froides sont alors progressivement recouvertes par des eaux chaudes d'origine tropicale associées au contrecourant équatorial dont une branche remonte le long de la côte vers le nord. Des zones de gradients thermiques se sont formées entre les eaux froides de l'upwelling nord et celles plus chaudes du secteur sud. La répartition de la température durant cette période est la plus variable, surtout dans les régions de l'upwelling côtier au sud du cap Timiris.

- **Saison chaude**

Elle s'étend de juillet à octobre et est caractérisée par l'intrusion des eaux guinéennes chaudes. A partir de juillet-août le régime des alizés ne se fait plus sentir au sud du cap Blanc. C'est la période du maximum d'extension des eaux chaudes vers le nord. Le front thermique atteint alors sa position la plus septentrionale au nord du Cap Blanc et les contrastes thermiques dans ce front peuvent atteindre 8-9°C. Au nord de ce front, les eaux restent froides sur le plateau continental. Au sud, le réchauffement continue à s'accentuer (les températures moyennes sont supérieures à 24-25°C) et l'on peut observer une diminution de la température de la côte vers le large.

- **La transition saison chaude-saison froide**

Cette intersaison dure également deux mois (novembre-décembre). Elle est caractérisée par l'intensification des upwellings côtiers et par la formation de zones des gradients thermiques le long de toute la ZEEM. Les isothermes prennent une orientation méridienne. Outre le secteur nord où l'intensification de l'upwelling maintient le front thermique, on peut remarquer l'apparition de zones identiques dans le secteur sud. La variabilité la plus importante de température est notée dans le secteur intermédiaire et près de la côte au sud de 18°30' N.

2.5 Etat de connaissances sur les ressources démersales

2.5.1 Espèces démersales de l'Afrique nord-ouest

Dans la région nord-ouest africaine, les premiers travaux sur la description et/ou l'évaluation des espèces démersales ont porté principalement sur la taxonomie des espèces ichthyologiques. Nous pouvons citer les travaux de Vinciguerra vers la fin du 19^{ème} siècle (1890), ceux de Pellegrin de 1905 à 1914, la mission Vermeulen réalisée à bord du chalutier "Hollande VII" en 1906 et d'Almonte en 1914 (Maurin, 1968). D'autres expéditions

Chapitre 2 : Présentation de la zone d'étude

scientifiques se sont déroulées dans la région dans le but d'améliorer les connaissances sur les espèces démersales d'intérêts économiques, l'estimation de leurs rendements et sur les indications des biotopes fréquentés par ces espèces. A cet effet, une série de campagnes océanographiques a couvert l'essentiel du plateau et une partie du talus continental. Nous pouvons citer la campagne du chalutier “Gérard Tréca”, entre avril et septembre 1949 et la série de quatre campagnes effectuées par la “Thalassa” entre 1962 à 1973 (en novembre-décembre 1962, mars-avril 1968, janvier-février 1971 et en juin-août 1973), (Postel, 1949, 1954; Maurin, 1963; Maurin and Bonnet, 1969; Bonnet *et al.*, 1971; Maurin *et al.*, 1977).

Vers le début des années 1980s, les études conduites sur les espèces démersales dans la région commencent à s'intéresser petit à petit à la composition et la distribution latitudinale et longitudinale de l'ichthyofaune démersale. Les institutions de recherches océanographiques et des pêches des pays de la région nord-ouest africaine commencent leur propre évaluation des ressources halieutiques de leurs zones économiques exclusives. Les efforts d'évaluation des espèces démersales de l'Afrique du Nord-Ouest ont été renforcés par des appuis techniques dans le cadre de la coopération internationale entre les pays du nord et ceux de la région continue (Fager and Longhurst, 1968; Longhurst, 1969; Golovan, 1978; Merrett and Marshall, 1981; Merrett and Domanski, 1985). Des travaux ont été réalisés dans différentes zones de la région Nord-Ouest africaine sur les assemblages démersaux du plateau continental et du talus supérieur au large (Domain, 1972; Villegas and Garcia, 1983; Bianchi, 1992a, 1992b; Llinas *et al.*, 1996; Domain *et al.*, 1999; Koranteng, 2001a).

2.5.2 Espèces démersales en Mauritanie

Les premières tentatives de caractérisation des assemblages des poissons démersaux de Mauritanie se sont limitées à une partie du littoral et restent parcellaires. Ces travaux ont commencé à travers les études réalisées au nord dans la zone du Sahara occidental et à proximité du cap Blanc (Lozano Cabo 1950; Lozano Cabo 1968); dans la partie la plus profonde du plateau continental (Maurin, 1968); dans la zone du banc d'Arguin (Tixerant, 1968; Bruhlet and Jacques, 1973; Bruhlet *et al.*, 1974) ; dans la partie sud (Domain, 1980). Les seuls travaux disponibles sur tout le littoral sont ceux consignés sous forme de rapport de campagne d'évaluation des ressources démersales de la ZEEM. Depuis le début des années 2000, un intérêt grandissant pour la compréhension de la structure et la dynamique de la biodiversité des assemblages des espèces démersales de la ZEEM s'est matérialisé par des notes techniques, rapports et articles s'appuyant sur de données quantitatives. Plusieurs études ont été conduites

Chapitre 2 : Présentation de la zone d'étude

évaluant la composition, la diversité spécifique et l'abondance à partir de données quantitatives issues des campagnes scientifiques d'étude des espèces démersales de Mauritanie (Erzini *et al.*, 2005; Jouffre and Inejih, 2005; Stobberup *et al.*, 2005; Kidé, 2009; Binet *et al.*, 2013; Meissa and Gascuel, 2015).

Durant ces dernières décennies, les changements climatique et anthropique ont profondément touché les écosystèmes marins, avec des implications sur les systèmes économiques et sociaux qui en dépendent (Harley *et al.*, 2006b). Les impacts sur les ressources halieutiques ne se limitent pas aux perturbations de la pêche, mais aussi s'étendent à la dégradation des habitats, la déstructuration du niveau trophique des communautés marines et aux variations dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Greenstreet and Hall, 1996; Haedrich and Barnes, 1997; Xu and Jin, 2005; Hamilton, 2007; Baum and Worm, 2009; Halliday and Pinhorn, 2009). Les techniques quantitatives d'évaluation des pêcheries incluent les campagnes sur les œufs et les larves, les expériences de marquages (capture et recapture) et les campagnes de chalutage pour estimer la taille du stock des ressources marines (Foote, 1996; Giuffre, 1997; Kracker, 1999). A travers le monde, la collecte de données indépendantes de la pêche (campagnes scientifiques) pour des évaluations des stocks marins (mono-spécifique et/ou multi-spécifique) ont gagné en importance comme base pour des stratégies de gestion durable pour de nombreuses pêcheries (Helser and Hayes, 1995; Jakobsen *et al.*, 1997; Pennington and Strømme, 1998; Godø *et al.*, 2005).

2.5.3 L'évaluation des ressources démersales de la Mauritanie

Les poissons constituent une source vitale de protéines animales et jouent aussi un rôle important dans la sécurité alimentaire et la nutrition. Ils sont exploités par de nombreux types d'engins, souvent à une petite échelle (pêche traditionnelle, artisanale ou de subsistance) ou par un secteur de grande envergure ou industriel. Étant donné l'importance des ressources halieutiques en Mauritanie, il est impératif qu'elles soient gérées de manière durable.

Face à l'effort de pêche croissant et à l'évolution des conditions climatiques et environnementales, il est nécessaire que la réponse des poissons démersaux aux perturbations de l'écosystème marin mauritanien soit proprement explorée. Cela est fondamental afin d'évaluer l'état des stocks, d'aider à la formulation et à la mise en place de structures de gouvernance appropriées pour la gestion des ressources. Les campagnes scientifiques de chalutage des ressources halieutiques sont essentielles pour l'évaluation et la gestion des populations de poissons et d'invertébrés, et fournissent des informations fiables sur les stocks

Chapitre 2 : Présentation de la zone d'étude

de poissons à une échelle temporelle et spatiale définie. Elles donnent aussi un aperçu des changements dans la biomasse, l'abondance relative et la structure des populations de poissons qui ne peut être obtenu des CPUEs commerciales (Jardim and Ribeiro, 2007; Gunderson, 1993; Pennington and Stromme, 1998).

L'évaluation des stocks de poissons démersaux sur le plateau et le talus continental mauritanien n'a commencé qu'au début des années 1980 avec des navires océanographiques acquis dans le cadre de la coopération avec des institutions internationales en matière des pêches (en 1981 et en 1997 avec le Gouvernement du Japon). Dès lors, des programmes d'évaluations des ressources de la ZEEM ont été planifiés et exécutés. Les principaux objectifs de ces programmes d'évaluation ont été entre autres d'explorer le plateau et le talus continental mauritanien pour (1) faire l'inventaire des espèces faunistiques ; estimer la biomasse des espèces démersales ; (2) déterminer la composition et la distribution des captures des principales espèces ; (3) quantifier la variation de l'abondance dans la zone d'étude et dans les différentes strates bathymétriques ; (4) fournir les informations nécessaires pour la gestion future des ressources.

CHAPITRE 3 : Collecte, traitements et analyses des données d'abondance

3 Echantillonnage de données d'abondance des démersaux

3.1 Campagnes démersales de chalutages scientifiques

Les campagnes de chalutages scientifiques des espèces de poissons démersaux ont été menées principalement durant deux saisons hydrologiques (saisons froide et chaude) sur le plateau et le talus continental mauritanien pour des profondeurs comprises entre 20 à plus de 800 m, de 1982 à 2010. Pour des raisons techniques liées au navire océanographique, les campagnes ont été décalées dans le temps en dehors de deux principales saisons.

Les caractéristiques géomorphologique, bathymétrique et hydrologique de la ZEEM ont été à la base de sa subdivision en trois principales zones géographiques. Un quadrillage spatial de la zone a été établi suivant une grille correspondant à des mailles carrées de 3 minutes de côté (en latitude et longitude). Les stations de chalutage ont été aléatoirement choisies parmi ces carrés de la zone d'étude durant chaque campagne annuelle. A cet effet, la zone a été stratifiée en classes de profondeurs (0-20, 20-50, 50-80, 80-200, 200- 400, 400-600 et > 600 m) réparties dans les trois principales zones géographiques. Durant les opérations de chalutage, les traits de chalut ont été réalisés à l'intérieur de chacun des carrés choisis de la grille lors de la préparation de la campagne.

3.2 Navires et engins de chalutage

Toutes les campagnes ont été conduites à bord des navires de recherche N/O N'Diago (1980-1996) et N/O Al Awam (de 1997 jusqu'à présent). Ces navires ont des performances similaires. Ce sont de chalutiers à pêche arrière (respectivement de 650 CV, 34 m de long ; et 1000 CV, 37 m de long), équipés d'un système de positionnement mondial (GPS), d'un échosondeur, et d'un chalut de fond de 2 panneaux.

Des changements ont été apportés au premier chalut utilisé durant le début des évaluations, ceci dans un souci d'améliorer l'efficacité de l'engin échantilleur. Il s'agit d'un chalut de fond en polyéthylène de type "Irlandais" avec un maillage dans le cul de chalut de 41 mm avec une longueur de 45/50 m. La hauteur de l'ouverture verticale à environ 3 m et l'ouverture horizontale a été estimée à environ 20 m. La stratégie d'échantillonnage et le protocole d'observation sont restés les mêmes depuis le début des évaluations jusqu'à présent.

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

La méthode d'échantillonnage consiste en un échantillonnage aléatoire stratifié (Bergerard et al., 1983; Domain, 1985; Girardin et al., 1990).

3.3 Opérations de chalutage et traitement du trait de chalut

Tous les traits ont été effectués en plein jour, entre le lever et au coucher du soleil. La vitesse de chalutage variait de 2.5 à 3.95 noeuds. La durée du chalutage variait entre 7 et plus de 60 minutes, en moyenne chaque trait de chalut a été programmé pour durer environ 30 mn sur le plateau continental et une heure pour de grandes profondeurs. Pour chaque trait de chalut les données suivantes ont été enregistrées : la date, l'heure, durée, profondeur, position GPS, la direction, la vitesse de chalutage et la distance chalutée. Une fois le chalut remonté à bord, les captures ont été échantillonnées comme suit :

(1) tous les gros poissons (tels que les requins, les raies, certains poissons osseux, etc.), les poulpes et seiches ont été séparés de la capture, comptés et pesés; (2) le restant des captures a été distribué dans des caisses de tailles égales (d'une contenance d'environ 20, 30 ou 50 kg), quelques caisses ont été choisies au hasard comme échantillon et le nombre de caisses non échantillonnées a été noté (pour déterminer le nombre total de caisses de la capture); (3) pour chaque caisse échantillonnée, tous les poissons ont été identifiés au niveau spécifique ou du groupe d'espèces (voir Tableau 7.1 en Annexe I, correspond à l'ensemble des espèces observées lors des campagnes démersales sur la période 1982 à 2010), et les spécimens de chaque espèce ou dans chaque groupe d'espèces ont été comptés et pesés; (4) le nombre et le poids total de chaque espèce ou groupe d'espèces ont été calculés en multipliant la moyenne (total) des poids des caisses échantillonnées par le nombre total des caisses obtenues dans la capture et enfin en rajoutant le nombre et le poids des gros poissons. L'ensemble des informations collectées sur la capture dans une station donnée, toutes les espèces identifiées (de poissons et d'invertébrés), dénombrées et puis enregistrées dans la base de données.

3.4 Assemblages

En écologie des communautés, les termes “communauté”, “assemblage”, “ensemble” sont sujettes à des interprétations variables par les écologistes (Nicolas, 2010; Stroud et al., 2015). Ces termes ont été revus et redéfinis par (Fauth *et al.*, 1996) et également résumés par (Magurran, 2006). Selon ces auteurs, une communauté se réfère à tous les taxons présents au même endroit en même temps indépendamment de la phylogénie ou de l'utilisation des ressources. Un assemblage fait partie de la communauté dans laquelle la phylogénie est limitée,

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

et un ensemble est un sous-composant d'un assemblage qui comprend les espèces utilisant des ressources similaires. En conséquence, les communautés représentent un niveau important d'organisation où la survie individuelle, la persistance de l'espèce et les propriétés des communautés se mélangent pour former un assemblage (Drake, 1990). Dans cette thèse, nous privilégions la notion d'"assemblage" qui représenterait l'ensemble d'espèces qui sont observées au même endroit au même moment, et se distingue de la notion de "communauté" qui fait explicitement référence à la prise en compte des interactions entre espèces.

La structure et la caractérisation des assemblages d'espèces de poissons ne peuvent être appréciées qu'en faisant des inférences à partir des données de captures (indice d'abondance, biomasse, etc...). Pour déterminer l'organisation des assemblages d'espèces, et plus particulièrement identifier et quantifier les facteurs ou forces qui les structurent, des variables telles que l'habitat ou les facteurs physico-chimiques de l'environnement sont utilisées pour regrouper les espèces de poissons.

3.5 Traitements des données collectées

Cette thèse se concentre sur l'analyse de données des relevés par chalutages scientifiques annuels, des paramètres environnementaux (la température de surface de la mer et de la concentration en chlorophylle a) et de l'effort de la pêche industrielle démersale de 1997 à 2010, sur la plateau continental (profondeur <200 m). Les traitements ont nécessité la mise en relation entre différents fichiers et l'utilisation d'une base de données, fonctionnant sous MS Access. L'ensemble de ces données collectées et mises en forme ont servi à conduire les travaux décrits dans les trois principaux chapitres (la structuration, composition et la stabilité, étude distributionnelle des abondances d'espèces démersales et la diversité), figure 3.1.

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

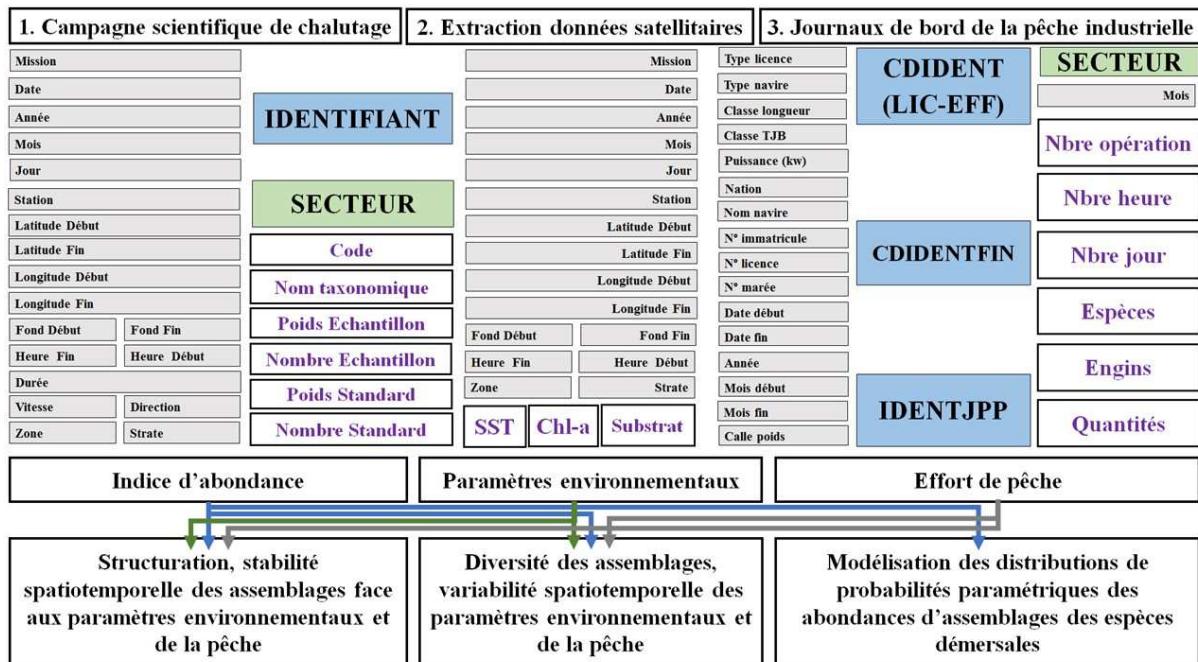


Figure 3-1 : Le flux d'information dans les différents fichiers de données et les outputs obtenus pour réaliser les différentes analyses statistiques.

3.5.1 Données de campagnes scientifiques démersales

Un programme de recherche, basé principalement sur les chalutages scientifiques annuels, a été établi depuis 1982 jusqu'à présent. Les estimations de l'abondance et de la biomasse des espèces proviennent de ces campagnes démersales annuelles portant sur les zones du plateau et du talus continental mauritanien. La série temporelle de ces campagnes constitue une importante source de suivi des espèces de la ZEE et en particulier du "monitoring de l'ensemble de l'écosystème marin mauritanien". La collecte d'informations fournit des données sur les captures par espèces ou groupes d'espèces. Des abondances relatives par demi-heure de chalutage dans les différentes zones géographiques, les strates bathymétriques et les années pour chaque espèce individuelle ont été calculées. Des indices d'abondance annuelle normalisée ont été ainsi utilisés comme entrée dans la suite de nos analyses. L'échantillonnage des captures fournit en plus d'importantes données biologiques sur les espèces ciblées (intérêt commercial).

3.5.2 Extraction des données environnementales

Une extraction de données satellitaires a été réalisée à partir des positions des stations de chalutage lors des campagnes scientifiques annuelles. Nous avons recouvert les emplacements de couches d'images satellitaires décrivant la température de surface et la concentration en

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

chlorophylle a, ces variables environnementales étaient dérivées des observations des satellites AVHRR et SeaWiFS, respectivement. Une moyenne diurne hebdomadaire, à une résolution de 4.5 km de la température et de la concentration en chlorophylle a de surface ont été extraites pour la période 1997-2010 correspondant à la période temporelle disponible dans la zone d'étude.

3.5.3 Effort d'exploitation de la pêche industrielle démersale

La base de données “journaux de pêche” décrit les informations sur les captures et l’effort des navires de la pêche industrielle nationale et étrangère avec licence d'accès à la ressource dans la ZEEM, entre 1997 à 2010. Les renseignements fournis dans les journaux de bord comprennent : les caractéristiques du navire, la licence d'accès à la ressource, la position de la zone de pêche en carré statistique de 30 min de côté (de latitude et de longitude), le nombre de jours de mer, nombre de jours de pêche, la quantité capturée de poissons par catégorie commerciale. Parmi ces variables, nous n'avons retenu pour les analyses que le nombre d'opérations, qui était plus corrélé à la durée de pêche (nombre d'heures et de jours de mer), au détriment du volume capturé. Ensuite, nous avons considéré uniquement les navires de pêche pratiquant le chalutage de poissons démersaux au cours de la même période et dans la même zone d'étude où les campagnes scientifiques annuelles de chalutage ont été conduites.

Nous avons considéré l'effort de pêche (nombre d'opérations) des navires de la pêche démersale industrielle ayant opérés dans la zone et durant la période d'étude (1997-2010).

3.6 Les méthodes d'Analyses des données utilisées

3.6.1 Applications des approches d'ordination dans les sciences de l'environnement

Les méthodes d'ordination constituent des outils de recherche pour l'interprétation et la compréhension des relations entre les communautés biologiques et leur environnement au travers de tableaux de données écologiques (Ter Braak, 1994). Diverses méthodes d'ordination ont été citées dans la littérature, utilisant ces outils dans des applications à divers domaines de la science de l'environnement. Elles ont permis l'ordination de données sur des communautés d'espèces terrestres (végétales ou animales) ou marines par rapport à leur environnement (voir Tableau 7-2 en Annexe II). En écologie des communautés, la recherche vise à comprendre la présence, l'abondance des espèces et leur relations avec les caractéristiques environnementales

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

dans le temps et dans l'espace (Ter Braak, 1994; Park *et al.*, 2003; Thioulouse *et al.*, 2004; Dray *et al.*, 2012). Dans chaque unité d'échantillonnage (Station) la présence, l'abondance des espèces d'intérêt sont déterminés et l'environnement est caractérisé par un ensemble de variables quantitatives et/ou qualitatives. Les données brutes sur les assemblages d'espèces et sur l'environnement sont collectées dans des tableaux de données de types Espèces × Stations × Environnement (Figure 3.2).

Figure 3-2 : Types de tableaux de données écologiques présence et abondance des espèces par station de chalutage, et des paramètres environnement-pêche par station de chalutage.

Plusieurs méthodes multivariées d'ordination ont été appliquées pour analyser la structure des assemblages et étudier les relations entre ceux-ci et les variables environnementales ainsi que les facteurs anthropiques (pression de pêche) (Bunn, 1986; Somerfield and Clarke, 1997; Jørgensen *et al.*, 2005; Reiss *et al.*, 2009; Manjarrés-Martínez *et al.*, 2012; Tamdrari *et al.*, 2015).

Les données d'abondance des assemblages d'espèces démersales sur le plateau continental de la ZEEM ont fait l'objet d'analyses multivariées indirectes d'ordination dans le temps (Domain, 1980, 1986; Jouffre et al., 2004; Kidé, 2009). Compte tenu des conditions environnementales de la zone d'étude et de l'effort de pêche appliqué sur ces ressources démersales, il est nécessaire de comprendre le rôle relatif de ces perturbations sur ces ressources et sur le fonctionnement de cet écosystème. A cet effet, nous avons entrepris une étude

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

combinant à la fois l'abondance des espèces démersales et les conditions du milieu (y compris la pêche). Nous avons appliqué la méthode directe multivariée d'ordination sur les données des campagnes démersales de chalutages scientifiques annuelles croisées à celles des paramètres environnementaux et de la pêche dans la zone d'étude.

3.6.1.1 Approches méthodologiques appliquée aux assemblages d'espèces de la ZEEM

L'influence des conditions environnementales (température et concentration en chlorophylle a de surface) et de l'effort d'exploitation (pêche) sur les assemblages d'espèces les plus abondantes a été investiguée. L'objectif de cette étude était de déterminer si ces variables environnementales et la pêche sont en corrélation avec la structure des assemblages d'espèces démersales, et si la structuration des assemblages change d'une façon prévisible suivant un des facteurs structurants le fonctionnement de l'écosystème.

Les données d'abondance des espèces démersales ont été $\log_{10}(x + 1)$ transformées et celles de l'environnement-pêche centrées et réduites. Ces transformations sont effectuées d'une part pour réduire l'influence des espèces les plus abondantes et augmenter celle des plus rares et, d'autre part, pour équilibrer l'effet des différents paramètres environnement-pêche (Gehring *et al.*, 1999; Sousa *et al.*, 2005; Wear and Tanner, 2007; Casazza and Ross, 2008; Puente and Juanes, 2008). La méthode multivariée d'ordination STATICO (pour STATIS et Co-inertie) a été utilisée pour visualiser et décrire les relations entre les assemblages des espèces démersales et les paramètres environnement-pêche de la ZEEM.

3.6.1.2 Principes d'ordination par la méthode STATICO

La structure commune entre les K couples de tableaux environnement-pêche et l'abondance des assemblages d'espèces démersales et la stabilité de cette structure au cours de la période d'échantillonnage ont été évaluées par la méthode STATICO (Simier *et al.*, 1999; Thioulouse *et al.*, 2004). Cette méthode d'analyses multi-tableaux consiste en trois principales étapes:

- Une analyse en composantes principales de chacun des K couples de tableaux (une ACP normée de l'abondance des assemblages d'espèces démersales et une autre ACP centrée et réduite sur les paramètres environnement-pêche) ;

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

- Chaque couple de tableaux est liée par une analyse de Co-inertie (Doledec et Chessel, 1994) qui fournit une image moyenne de la Co-structure (Abondance des assemblages d'espèces-Environnement-pêche paramètres) et
- L'analyse triadique partielle (Thioulouse et Chessel, 1987) est finalement utilisée pour analyser cette série de K couples de tableaux portant sur les tableaux croisés des K analyses de Co-inertie (Doledec and Chessel, 1994; Dray *et al.*, 2003).

Pour étudier l'influence de la bathymétrie sur la distribution des espèces de poissons démersaux et leur dynamique dans temps, les données ont été organisées en une série de paires de tableaux associés aux strates bathymétriques, où les individus représentent les observations lors des campagnes démersales annuelle. Pour chaque strate bathymétrique, un tableau de données correspondait aux moyennes annuelles de la température de surface (SST), de la concentration en chlorophylle a (Chl a) et d'effort de pêche (OpNu) tandis que l'autre tableau de données correspondait aux abondances annuelles échantillonnées des variables espèces de poissons démersaux. STATICO est une application de la méthode STATIS (Structuration des Tableaux à Trois Indices de la Statistique; (Lavit *et al.*, 1994)) appelée Analyse Triadique Partielle (PTA; (Thioulouse and Chessel, 1987)) aux opérateurs de co-inertie (Dray *et al.*, 2003). En d'autres termes, STATICO "combine les objectifs de STATIS (trouver la partie stable de la structure d'une série de tableaux) et les objectifs de l'analyse de Co-inertie (trouver la structure commune de deux tableaux de données)", (Thioulouse *et al.*, 2004). L'objectif de la PTA est donc d'identifier la structure partagée d'une série de tableaux ayant les mêmes lignes et les mêmes colonnes. Cette analyse (PTA) est une procédure aboutissant à trois principaux résultats : (a) l'**interstructure** : identifie la proximité entre chaque paire de tableaux et synthétise la structure globale et la relation entre les tableaux, (b) le **compromis** : donne une image des structures communes à tous les tableaux et (c) l'**intrastructure** (ou **trajectoires**) : synthétise la variabilité de la série de tableaux autour de la structure commune définie par le compromis pour synthétiser la reproductibilité de la structure commune.

La méthode STATICO permet également de tracer la projection des stations d'échantillonnage de chaque tableau d'origine sur les axes du compromis (des axes factoriels de l'ACP), en termes de structures de l'abondance des assemblages d'espèces démersales et de paramètres environnement-pêche. A cet effet, il est possible de discuter de la variabilité entre la distribution des assemblages d'espèces démersales et les paramètres environnement-pêche, figure 3.3.

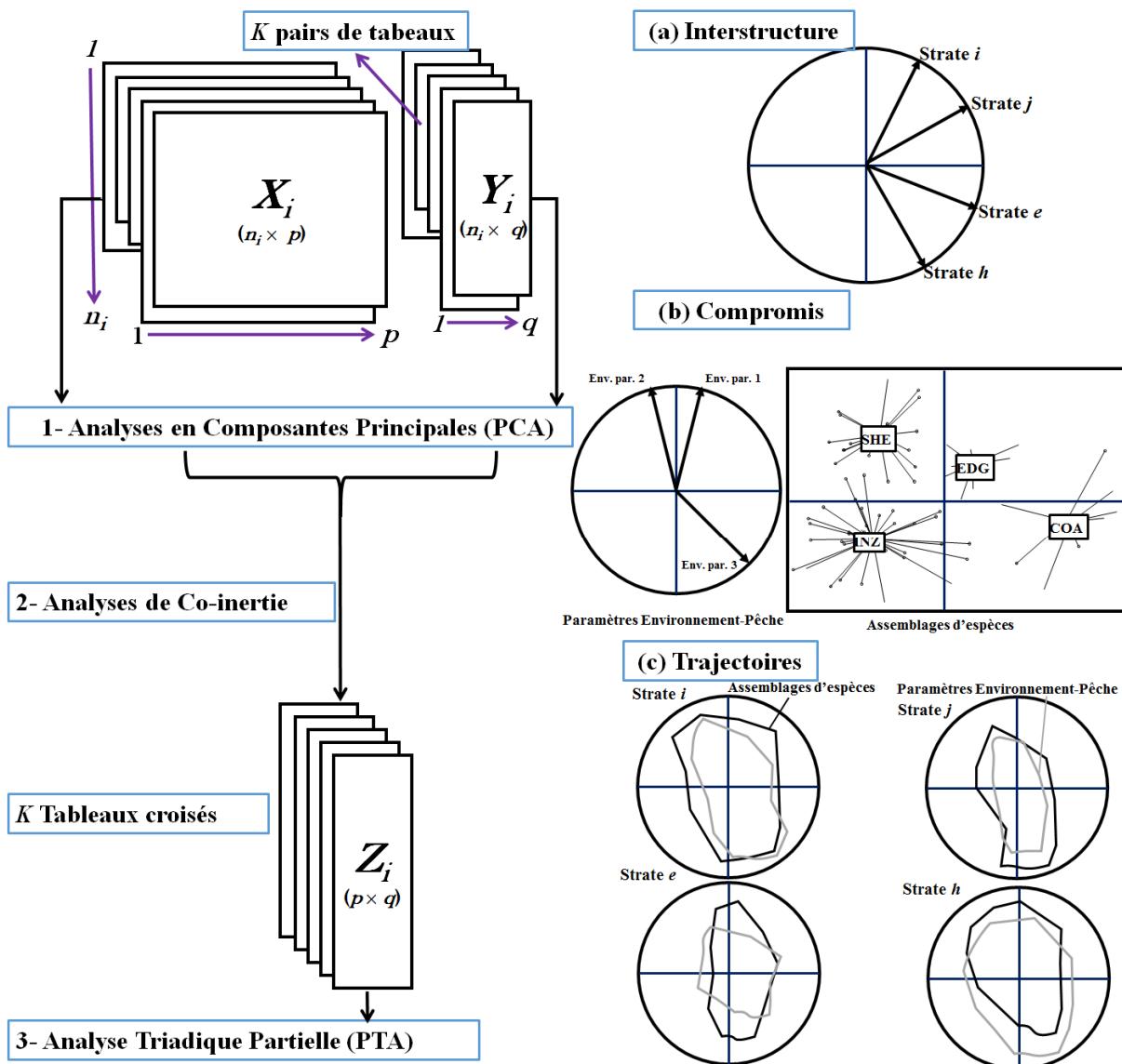


Figure 3-3 : Organigramme de l'analyse STATICO, la structure de données est une série de K tableaux écologiques appariés. Les X_i et Y_i sont respectivement les couples de tableaux (faunistiques et environnement-pêche). Le Z_k est $k^{\text{ième}}$ tableau croisé, p est le nombre d'espèces, q est le nombre de variables environnement-pêche, n_i est le nombre de lignes dans la paire de $k^{\text{ième}}$ tableaux.

3.6.2 Modèles distributionnels en Ecologie : Poisson, Binomiale Négative, Log-series

La détermination et la compréhension des facteurs biotiques et abiotiques qui peuvent influencer la distribution des comptages d'abondance sont d'un grand intérêt écologique. Par exemple, les probabilités de détection dans les comptages d'abondance ont des implications

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

importantes pour la compréhension des interactions des communautés, la gestion des populations et des ressources naturelles. Une série de modèles mathématiques ont été développés pour résoudre les problèmes de détection et de sa relation avec les estimations des abondances (Buckland and Elston, 1993; Dayton, 2003; Royle and Nichols, 2003; Johnson and Omland, 2004; Royle, 2004; Francisco *et al.*, 2015; Inouye *et al.*, 2016). Le choix d'un modèle statistique de distribution doit être régi par la connaissance des espèces et les caractéristiques des données disponibles (Potts and Elith, 2006; Sileshi, 2008), et les variations dans la forme des distributions peuvent refléter des différences dans le comportement des espèces, en raison par exemple de la densité de la population, de la saison, de la présence de prédateurs ou de compétiteurs (Taylor, 1984), etc.

Une caractéristique générale des données d'abondances écologiques est leur tendance à contenir une proportion importante des valeurs nulles (Clarke and Green, 1988; Martin *et al.*, 2005; Warton, 2005; Potts and Elith, 2006; Sileshi and Mafongoya, 2006, 2007); leur présence peut donc augmenter l'incertitude entachant l'estimation des paramètres de la distribution des comptages (MacKenzie *et al.*, 2002; Martin *et al.*, 2005; Sileshi, 2008; Lewin *et al.*, 2010; Francisco *et al.*, 2015). De plus, on trouve simultanément quelques abondances très fortes. L'hétérogénéité de l'abondance pourrait être liée à celle de l'environnement, et la fréquence élevée des comptages de zéro peut être due soit à des habitats inadéquats, soit au comportement gréginaire des organismes. En d'autres termes, ces zéros peuvent être structurels ou stochastiques. Nous avons donc affaire à des distributions surdispersées, dont le nombre de zéros est sujet à caution car il est difficile (sinon impossible) de savoir dans notre cas si un zéro est structurel ou stochastique.

Les comptages d'organismes animaux ou végétaux sont fréquemment modélisées par une loi binomiale négative (Bliss and Fisher, 1953; Elliot, 1977; Vaudor *et al.*, 2011), dont les paramètres reflètent les caractéristiques comportementales et démographiques de l'espèce. Cette distribution est très flexible et englobe comme cas limites la distribution en log-séries de Fisher (convenant à des espèces très agrégatives) et la loi de Poisson (correspondant au comportement aléatoire). Il en existe 4 variantes, différant par la manière dont les zéros sont considérés :

- La loi standard, si les zéros ne posent aucun problème
- La loi enflée en zéro, si l'on est intéressé par la nature des zéros (structurels ou stochastiques)

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

- “ hurdle model ” : les zéros sont modélisés séparément des autres comptages
- La loi tronquée, si l’on ne s’intéresse qu’aux comptages strictement positifs, que l’on considère comme les seuls fiables.

Nous avons donc modélisé les comptages de poissons de la ZEEM par cette dernière variante. Cela nous a permis, à partir de l’analyse de simples comptages, d’inférer différentes caractéristiques démographiques des espèces recensées. Ces caractéristiques sont susceptibles de déterminer leur avenir (maintien, extinction) dans la ZEEM.

D’autre part, plusieurs méthodes d’estimation des paramètres de la loi binomiale négative tronquée ont été comparées.

3.6.3 Biodiversité des assemblages

La biodiversité est devenue au cours de ces deux dernières décennies, depuis le sommet planétaire de Rio de Janeiro (CDB, 1992) (Glowka *et al.*, 1994), l’une des préoccupations majeures en matière d’environnement au même titre que la déforestation ou le changement climatique, avec lesquels d’ailleurs elle est intimement liée. La biodiversité est un terme générique venant de la contraction de l’expression anglaise “biological diversity”, c’est-à-dire la “diversité biologique”. Ce terme “biodiversité” a été employé officiellement pour la première fois en 1988 par l’américain E.O. Wilson. La biodiversité c’est la “variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes.” (Article 2 de la CDB 1992). La biodiversité est un terme large qui se distingue par son utilisation et sa définition par les scientifiques et le grand public. Les biologistes définissent généralement la biodiversité suivant trois principaux niveaux d’organisation. La diversité génétique est la variation du nombre de gènes distincts et des allèles au sein d’une population et entre les populations d’une espèce. La diversité spécifique est le nombre total et la répartition des abondances des espèces dans une variété de contextes, au sein d’une communauté. La diversité des écosystèmes étudie le nombre de différents écosystèmes (McClure, 2013; Walz and Syrbe, 2013; Roe *et al.*, 2014).

Depuis la Conférence de Rio en 1992, les Etats du monde entier, les organisations non gouvernementales nationale et régionale, les associations environnementales, les groupements professionnels ne cessent de développer des outils de mesure indispensables pour étudier les

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

tendances spatio-temporelles de la biodiversité, ceci dans un but d'améliorer, surveiller les aspects de la biodiversité à différents niveaux et d'échelles. Il est en revanche admis que l'on puisse fournir des descripteurs de biodiversité qui représentent une image approximative de sa réalité (Noss, 1990; Duelli and Obrist, 2003; Levrel *et al.*, 2010). Le descripteur permettra d'offrir un outil de médiation entre différentes disciplines d'une part et entre scientifiques et usagers de la biodiversité d'autre part (Levrel and Bouamrane, 2005). La biodiversité étant beaucoup trop complexe pour être mesurée de manière exhaustive et chiffrée, des descripteurs complémentaires appropriés doivent être utilisés. Le suivi de la biodiversité est considéré comme essentiel à la réalisation des directives des Articles 8, 9, et 10 de la Convention sur la diversité biologique (CBD, 1992) (Glowka *et al.*, 1994). La recherche scientifique a besoin de descripteurs directs, fiables, compréhensibles, robustes et bien conçus. Un certain nombre de descripteurs, fournissant des informations sur les gènes, les espèces ou les communautés et les écosystèmes ou toute combinaison de ceux-ci sont nécessaires pour une évaluation pertinente de la biodiversité. Le terme de descripteur de la biodiversité, dans ce sens, est utilisé pour n'importe quelle variable simple ou composite mesurable qui peut aider à évaluer et surveiller un composant particulier de la biodiversité (Hess *et al.*, 2006; Teder *et al.*, 2007; Billeter *et al.*, 2008; Feld *et al.*, 2009; Vandewalle *et al.*, 2010).

La structure de la biodiversité marine et particulièrement des espèces démersales échantillonnées au cours de campagnes de pêches expérimentales peut être analysée à travers des descripteurs compositionnel, structurel et fonctionnel de la biodiversité, communément désignés comme indices de diversité. Ces descripteurs simples sont le plus souvent utilisés en écologie terrestre et en phytosociologie ainsi qu'en écologie aquatique (Frontier, 1983; Barbault, 1992). L'intérêt de ces indices est de permettre des comparaisons globales d'assemblages différents ou de l'état d'un même assemblage saisi à des moments différents, en faisant référence ou non à un cadre spatio-temporel concret. Ils correspondent à une mesure de la composition en espèces d'un écosystème, en fonction de leur nombre et de leur abondance relative (Barbault, 1992; Legendre and Legendre, 1998). Toutefois, le caractère synthétique de ces indices peut s'avérer être un handicap dans la mesure où ils masquent une grande partie de l'information.

Les études sur la structure de la biodiversité des assemblages (écologie des communautés) comparent généralement la distribution spatio-temporelle de la diversité spécifique (Neumann and Starlinger, 2001) face aux facteurs de stress naturel et anthropique. Les écologistes ont ainsi développé des moyens simples pour décrire la diversité et ont mis au point plusieurs catégories

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

d'indices qui visent à capturer la diversité d'un assemblage par une variable quantitative. Ces indices de diversité se répartissent principalement en trois catégories : ceux qui caractérisent le nombre d'espèces (telle que la richesse spécifique dans un assemblage), ceux qui mesurent l'équitabilité (comment l'abondance est distribuée entre les espèces) et ceux combinant les deux à la fois (Peet, 1974; Washington, 1984; Ludwig and Reynolds, 1988; Mérigot et al., 2007a, 2007b). Ils constituent une mesure mathématique de la diversité spécifique ou taxonomique au sein d'un assemblage ou d'une communauté (Shannon, 1948; Simpson, 1949; Sanders, 1968; Rosenzweig, 1995; Magurran, 2006).

3.6.3.1 Mesures de la richesse spécifique

D'un point de vue conceptuel, la richesse spécifique est le nombre d'espèces recensées dans un assemblage spatialement et temporellement homogène. Elle apparaît comme le paramètre le plus intuitif et le plus simple pour mesurer la biodiversité d'une zone d'étude (Gotelli and Colwell, 2001; von Euler and Svensson, 2001; González-Oreja et al., 2010; Campbell et al., 2011). Pour obtenir une mesure exacte de la richesse spécifique d'un assemblage dans une zone donnée, on devrait effectuer un inventaire exhaustif et complet de ce dernier. Il est cependant impossible de réaliser cet objectif, le seul moyen disponible pour connaître la richesse spécifique d'un assemblage dans une zone définie étant l'estimation par échantillonnage (Colwell and Coddington, 1994; Murawski, 1996; Rice and Gislason, 1996; Bart et al., 2004; Cimprich, 2009). Les listes d'espèces obtenues par la recherche durant les campagnes d'échantillonnages, conduites à différentes périodes de temps et d'espace peuvent être utilisées pour l'estimation de la richesse spécifique des assemblages d'une zone donnée.

- Le nombre d'espèces**

Cet indice est fréquemment utilisé et est peut-être le moins ambigu de toute la terminologie de la diversité (Fisher *et al.*, 1943; Pielou, 1966; Hurlbert, 1971; Whittaker, 1972; Gray, 2000). Magurran (2004) définit la richesse spécifique noté S comme étant tout simplement le nombre d'espèces par unité d'échantillonnage, dans notre cas le nombre d'espèces recensées lors d'une opération de chalutage.

- L'indice de diversité de Margalef (D_{mg})**

L'indice de Margalef (1958) , est une mesure de la richesse spécifique qui vise à ajuster l'effort de l'échantillonnage par l'ajustement du nombre d'espèces recensées au logarithme du nombre total d'individus de l'échantillon (N) Magurran (2004).

$$D_{mg} = \frac{(S - 1)}{\log_e N}$$

- **Les courbes d'accumulation des espèces (SACs)**

La richesse spécifique peut être aussi approximée à travers les courbes d'accumulation des espèces (en anglais Species Accumulation Curves : SACs) basées sur des extrapolations de données échantillonnées dans une zone donnée. Ces courbes d'accumulation d'espèces décrivent l'accumulation de nouvelles espèces découvertes par rapport à un effort d'échantillonnage croissant (Soberon *et al.*, 1993; Colwell and Coddington, 1994; Moreno and Halffter, 2000; Colwell *et al.*, 2004; Dove and Cribb, 2006; Jaccard, 2008). La mesure de l'effort peut être le nombre d'individus observés ou le nombre d'échantillons et ainsi on peut distinguer deux types de SACs (Soberon *et al.*, 1993; Colwell and Coddington, 1994; Longino and Colwell, 1997; Gotelli and Colwell, 2001). Les courbes d'accumulation des espèces atteignent une asymptote quand les espèces ont été échantillonnées de façon exhaustive, pour une méthode de donnée, mais non-asymptotique dans le cas contraire (Soberon *et al.*, 1993).

3.6.3.2 Mesures de l'équitabilité

La caractéristique de base d'un échantillon dans un assemblage ou dans une communauté biologique est la distribution de l'abondance entre les espèces. Il y a beaucoup d'aspects de cette distribution qui peuvent être mesurés, mais le plus simple est l'équitabilité, aussi connue comme la “régularité” des abondances dans l'échantillon (Alatalo, 1981; Routledge, 1983; Molinari, 1989; Bulla, 1994; Murawski, 1996; Smith and Wilson, 1996; Heip *et al.*, 1998). Les mesures d'équitabilité ouvrent la voie à une interprétation spécifique de l'organisation d'un assemblage ou d'une communauté biologique et c'est un attribut fondamental pour tout échantillon. Pielou (1966) définit ainsi un indice populaire d'équitabilité et qui est couramment utilisé pour caractériser l'organisation des communautés écologiques. De nombreux indices d'équitabilité ont été proposés, selon les aspects structurels d'un assemblage ou d'une communauté biologique que les chercheurs souhaitent étudier (Alatalo, 1981; Smith and Wilson, 1996). A cet effet, l'équitabilité décrit alors le degré d'uniformité des abondances relatives des espèces présentes dans une communauté. Ainsi, une communauté dans laquelle chaque espèce présente est également abondante a une grande équitabilité ; une communauté dans laquelle les espèces diffèrent largement en abondances relatives a un faible indice d'équitabilité (Alatalo, 1981; Routledge, 1983; Smith and Wilson, 1996). Quelques indices

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

d'équitabilité ont été choisis parmi plusieurs formules mathématiques proposées pour quantifier l'équitabilité des assemblages des espèces démersales de la ZEEM.

- **L'indice d'équitabilité de Heip (E_{Heip})**

L'indice de Heip (1974) a la particularité de présenter une faible sensibilité aux variations de l'abondance des espèces rares (Beisel *et al.*, 2003). Peu sensible aux variations du nombre d'espèces (Smith and Wilson, 1996) et il est simplement calculé à partir de l'exponentielle de l'indice de Pielou.

$$E_{Heip} = \frac{e^H - 1}{S - 1}$$

- **L'équitabilité de Simpson (E_{Simp})**

L'indice d'équitabilité de Simpson est calculé en divisant la forme réciproque de l'indice de diversité de Simpson (1949) par le nombre d'espèces dans l'échantillon (Magurran 2004). Cet indice d'équitabilité de Simpson est plus sensible aux espèces dominantes et indépendant de la richesse spécifique (Greenstreet and Hall, 1996; Smith and Wilson, 1996; Greenstreet and Rogers, 2006; Konstantinos *et al.*, 2013). Il est compris entre 0 et 1.

$$E_{Simp} = \frac{1 - D}{1 - 1/S}$$

- **La dominance de Berger-Parker (D_{bp})**

La dominance de Berger-Parker (1970) exprime l'importance proportionnelle de l'espèce la plus abondante (Magurran 1988) :

$$D_{bp} = \frac{N_{max}}{N}$$

où N est le nombre d'individus dans l'échantillon et N_{max} celui parmi l'abondance de l'espèce la plus abondante. Elle est compris entre 0 et 1.

3.6.3.3 Mesures de diversité taxonomique

Les indices classiques pour quantifier la diversité des assemblages utilisent seulement des données de présence/absence ou de l'abondance relative des espèces, tels que les indices qui permettent d'étudier le nombre d'espèces et l'équitabilité. Dans ces indices, toutes les espèces sont considérées comme étant équivalentes et le degré de différence taxonomique entre les espèces (leur appartenance ou non au même genre, famille, classe etc.) n'est pas pris en considération (VaneWright et al., 1991; Faith, 1992; Solow, 1993; Rogers et al., 1999; Tolimieri and Anderson, 2010). Par exemple deux assemblages avec la même richesse spécifique peuvent comprendre soit des espèces qui sont étroitement similaires les unes aux autres d'un point de vue taxonomique (par ex. espèces du même genre), soit très dissemblables (espèces de classes différentes) (Ludwig and Reynolds, 1988; Warwick and Clarke, 1995).

Rao (1982) a proposé un indice de diversité appelé entropie quadratique (Q) qui prend en compte à la fois les abondances relatives des espèces et une mesure de distance entre les espèces de la communauté. Ces distances peuvent être établies sur la base de la phylogénie des espèces à partir par exemple de données de biologie moléculaire (Solow, 1993; Mainwaring, 2001; Shimatani, 2001) à partir de différences morphologiques ou fonctionnelles (Izsáki and Papp, 1995), et/ou à partir de la classification de la taxonomie Linnéenne (Warwick and Clarke, 1995; Rogers et al., 1999).

La diversité taxonomique a été définie en utilisant deux indices basés sur le degré de similarité taxonomique. Le premier est l'entropie quadratique de Rao (1982), qui permet de quantifier la distance taxonomique moyenne entre deux individus tiré au hasard dans un assemblage donné. Cet indice intègre à la fois l'abondance relative de l'espèce et la distance taxonomique entre les espèces. L'entropie quadratique est définie comme suit :

$$Q = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} p_i p_j$$

où d_{ij} est la distance taxonomique entre les $i^{\text{ème}}$ et $j^{\text{ème}}$ espèces ($d_{ij}=d_{ji}$ et $d_{ii}=0$) dans une matrice de distance, et les abondances relatives de i et j espèces (p_i et p_j).

Le second est l'entropie quadratique de Rao modifiée pour remplir des propriétés de monotonie et elle est calculée sur la base de données présence/absence pour mesurer la richesse taxonomique. Nous utilisons l'indice défini par Izsak et Papp (2000). Il correspond à la somme

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

des distances taxonomiques entre toutes les paires possibles d'espèces dans un assemblage et il est défini comme suit :

$$Q^+ = \sum_{i>j} d_{ij}$$

3.6.3.4 Les indices hétérogènes de la diversité

Dans de nombreux cas, les deux composantes de la diversité (la richesse spécifique et l'équitabilité) peuvent être combinées en une seule valeur, pour exprimer à la fois la richesse spécifique et la distribution des individus au sein des espèces (Kasulo, 2003; Kasulo and Charles Perrings, 2004; Langel, 2012; Moorthy and Eberl, 2014). Les plus populaires des indices d'hétérogénéité sont ceux basées sur la théorie de l'information. Dans cette thèse, nous avons utilisé les indices hétérogènes suivants :

- **Shannon- Weaver (H')**

L'indice de Shannon (Shannon, 1948; Shannon and Weaver, 1963) est couramment appliqué aux systèmes biologiques. C'est une mesure de complexité introduite dans le domaine de la communication par Shannon en 1948. Cet indice de diversité est plus sensible aux changements dans l'importance des espèces les plus rares (Peet, 1974) ; il allie la richesse spécifique et l'équitabilité. Sa valeur maximale est $\log(S)$. Pour S espèces dans un échantillon, l'indice de diversité de Shannon est exprimé par la formule suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_e p_i$$

- **Simpson (1-D)**

L'indice hétérogène de Simpson mesure la probabilité que deux individus choisis au hasard parmi un échantillon appartiendront à deux espèces différentes (Simpson, 1949). Il est sensible aux changements dans la proportion d'abondance des espèces les plus communes. Cet indice est exprimé par la formule qui suit :

$$1 - D = 1 - \left(\sum_{i=1}^S p_i^2 \right)$$

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

- **Hurlbert (PIE)**

Hurlbert (1971) note que la diversité des espèces est fonction de la richesse spécifique et de l'équitabilité. Il a également suggéré un indice, mais sous une forme quelque peu différente et qui propose de calculer la proportion PIE de rencontres des individus dans un assemblage d'espèces (Probability of interspecific Encounter en anglais, signifiant la probabilité de rencontres interspécifiques). Cet indice est un estimateur non biaisé de l'indice de Simpson 1-D (Hurlbert, 1971), il est exprimé par la formule qui suit :

$$PIE = \left(\frac{N}{N-1} \right) (1 - D)$$

3.6.4 Analyses statistiques de la variabilité spatio-temporelle de la diversité des assemblages démersaux

Les modèles prédictifs de distribution d'espèces ont une longue histoire et restent des outils statistiques couramment utilisés pour prédire et cartographier la distribution des espèces au cours du temps et dans l'espace (Elith and Leathwick, 2009; Gattermayr *et al.*, 2013). Dans les études biologiques dans lesquels un ensemble de sites (stations) sont échantillonnés et le comptage (présence/absence) ou l'abondance des espèces à chaque site sont enregistrées, différents outils sont utilisés pour prédire les distributions à partir de ces types de données. Parmi ces modèles de régressions nous pouvons citer ceux qui utilisent uniquement les données de présence (BIOCLIM, DOMAIN, GARP et LIVES ; (Busby, 1991; Stockwell and Noble, 1992; Carpenter *et al.*, 1993)) et ceux qui comprennent plusieurs approches de modèles de régression entre autres, les modèles linéaires généralisés, les modèles additifs généralisés et les modèles d'arbres de régression boosté (GLM, GAM et BRT ; (McCullagh and Nelder, 1989; Hastie and Tibshirani, 1990; Friedman *et al.*, 2000)).

Dans le domaine des pêcheries, le GLM est l'outil statistique le plus souvent utilisé pour corriger les données sur les captures et l'effort, mais généralement dans le but de développer des séries de CPUE normalisées dans le temps pour déterminer l'état de stock (Campbell, 2004; Maunder and Langley, 2004; Maunder and Punt, 2004; Venables and Dichmont, 2004; Sun *et al.*, 2012). Parfois il est utilisé pour la modélisation de la niche des espèces de poissons dans les pêcheries pélagiques où le modèle de distribution peut changer au cours du temps et dans l'espace (par exemple, dans les pêcheries à la palangre ciblant les thonidés (Bigelow *et al.*, 1999; Nishida and Chen, 2004; Chang *et al.*, 2012b)). Ces modèles de régressions ont aussi été

Chapitre 3 : Collecte, traitement et analyse des données

utilisés pour étudier l'influence des variables spatiotemporelle et environnementale sur l'évaluation de la structure des assemblages d'espèces d'intérêt dans des pêcheries exploratoires (Smith *et al.*, 2004; Katsanevakis *et al.*, 2009; Stefansdottir *et al.*, 2010; Harris *et al.*, 2013; Fieldr *et al.*, 2017).

Dans cette thèse, les modèles linéaires généralisés (GLM) ont été utilisés pour analyser les patterns spatio-temporels de la diversité des espèces démersales sur le plateau continental mauritanien. Les variables explicatives indépendantes suivantes ont été incluses dans les modèles: les strates bathymétriques, la température de surface, la concentration en chlorophylle a et l'effort d'exploitation de la pêche. Cela a permis d'identifier quelles variables ont un effet sur la diversité des espèces démersales ; les causes des écarts entre les distributions prédictées et observées ont été discutées. Cette analyse a été conçue pour répondre à trois principales questions de recherche: (1) Quelles sont les variables explicatives indépendantes clés qui influent sur la diversité des poissons démersaux ? (2) Lorsque ces variables explicatives indépendantes clés sont identifiées, quelles sont les valeurs limites de chacune qui conduisent à la variabilité de la diversité spécifique dans le temps et dans l'espace ? (3) Les valeurs limites de ces variables explicatives indépendantes clés sont-elles cohérentes lorsqu'on compare la diversité spécifique de différentes strates bathymétriques et du temps, et ce qui pourrait être déduit des écarts spatio-temporels ?

Afin de caractériser les zones géographiques et les strates bathymétriques, et d'identifier les différences significatives dans les indices de diversité et le comportement des patterns entre eux, d'autres analyses ont été effectuées. L'analyse de la variance (ANOVA) a été utilisée sur quelques indices de diversité, principalement sur la richesse spécifique et la dominance de Berger-Parker et les ANOVA bidirectionnelles ont été réalisés sur des zones géographiques et des strates bathymétriques. Après qu'un modèle ANOVA a été ajusté, il est souvent intéressant de déterminer s'il existe des différences significatives entre les indices de diversité pour les zones géographiques et les strates bathymétriques. Les hypothèses nulles pour l'ANOVA bidirectionnelle étaient: (1) il n'y a pas de différence dans les indices de diversité entre les zones géographiques ; (2) il n'y a pas de différence dans les indices de diversité entre les strates bathymétriques et (3) il n'y a pas d'interactions entre les deux variables indépendantes principales.

**DEUXIEME PARTIE : APPROCHE
MULTI-TABLEAUX**

CHAPITRE 4 : Structuration des assemblages de poissons démersaux et de leur dynamique

Les deux chapitres précédents nous ont permis de passer en revue les caractéristiques physiques et biologiques de la zone d'étude. La description du plateau continental, les fonds qu'il abrite avec les différents types d'habitats et leurs rôles dans la distribution et l'abondance des espèces démersales de la ZEEM. La particularité de cette zone est la présence d'un upwelling tout au long de l'année en zone nord et saisonnier dans la partie sud du cap Timiris. Ce phénomène physique contribuant aussi à l'enrichissement des eaux maritimes de la ZEEM et constituant un facteur clé de l'exploitation des ressources démersales par les différents segments de la pêche. Face aux facteurs naturels et à la pêche, des campagnes scientifiques d'évaluations des ressources démersales de la zone d'étude ont été réalisées des années 1980 à nos jours. Elles entrent dans le cadre du monitoring et de la caractérisation de la distribution spatio-temporelle des espèces démersales en général et de l'état de bon fonctionnement de l'écosystème en particulier. La base de données sur les espèces démersales du plateau continental nous a permis d'étudier la composition spécifique, la structure et la diversité des assemblages d'espèces démersales de la ZEEM, et les variables structurantes en utilisant les données de campagnes scientifiques de chalutage sur la période entre 1997 et 2010. Nous avons déjà brièvement décrit les méthodes d'analyses statistiques des données utilisées pour réaliser les trois principaux chapitres de la thèse sous forme de publications. Le chapitre qui suit traitera des interactions entre les assemblages des espèces démersales, les conditions environnementales et de l'effort d'exploitation par une méthode multivariée d'ordination des tableaux de données écologiques, STATICO.

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

Article « Dynamique spatio-temporelle des assemblages de poissons démersaux exploités face aux forçages environnementaux et de la pêche : application à la zone économique exclusive mauritanienne » :

Article publié dans Plos One, 2015 <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0141566>

Résumé

Les perturbations naturelles et anthropiques peuvent avoir d'importants impacts sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. La présente étude examine comment, d'un point de vue quantitatif, l'analyse simultanée des forçages environnementaux et anthropiques qui peuvent influer sur la composition et l'abondance des assemblages des espèces démersales exploitées à grandes échelles spatiale et temporelle. Les principaux objets de cette étude sont (1) la stabilité spatiale et annuelle des assemblages démersaux, (2) les relations entre ces facteurs structurants et les assemblages, afin d'expliquer la dynamique de la structure des assemblages. Nous avons appliqué la méthode multivariée et multi-tableaux STATICO sur un jeu de données composé de 854 traits de chaluts collectés durant 14 ans (1997–2010) lors des campagnes scientifiques annuelles de chalutage (abondance), de journaux de bord de la pêche industrielle démersale (l'effort de pêche), et de mesures de la température et de la concentration en chlorophylle a de surface comme variables environnementales. Nos résultats ont montré que les facteurs abiotiques sont des moteurs majeurs dans la structuration de quatre principaux assemblages d'espèces démersales. Dans l'ensemble, la concentration en chlorophylle a et la température de surface de la mer ont influencé la structure des assemblages côtiers de fonds meubles et ceux du large près des fonds rocheux, lieu de remontées d'eau (upwelling). Les trajectoires temporelles entre les assemblages et les conditions environnementales et de la pêche ne correspondaient pas sur toutes la série temporelle analysée dans la ZEEM, mais elles ont été intéressantes pour certaines années et zones spécifiques. L'approche quantitative utilisée dans ce travail peut fournir aux décideurs, aux scientifiques et aux pêcheurs une évaluation utile pour la dynamique spatio-temporelle des assemblages d'espèces démersales exploités sous de conditions de stabilité ou de variabilité de la pêche et de l'environnement.

4 Spatio-Temporal Dynamics of Exploited Groundfish Species Assemblages faced to Environmental and Fishing Forcings: Insights from the Mauritanian Exclusive Economic Zone

Saïkou Oumar Kidé^{1, 2*}, Claude Manté², Laurent Dubroca³, Hervé Demarcq⁴, Bastien Mérigot⁵

¹Institut Mauritanien de Recherches Océanographiques et des Pêches, Laboratoire de Biologie et Ecologie des Organismes Aquatiques, Nouadhibou, Mauritanie

²Aix-Marseille Université, Mediterranean Institute of Oceanography, Marseille, France

³IFREMER, Avenue du Général de Gaulle, 14520 Port-en-Bessin-Huppain, France

⁴Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR9190 MARBEC, Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne, Sète, France

⁵Université de Montpellier, UMR 9190 MARBEC, Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne, Sète, France

*Corresponding author: sokidefr@yahoo.fr

Abstract

Environmental changes and human activities can have strong impacts on biodiversity and ecosystem functioning. This study investigates how, from a quantitative point of view, simultaneously both environmental and anthropogenic factors affect species composition and abundance of exploited groundfish assemblages (i.e. target and non-target species) at large spatio-temporal scales. We aim to investigate (1) the spatial and annual stability of groundfish assemblages, (2) relationships between these assemblages and structuring factors in order to better explain the dynamic of the assemblages' structure. The Mauritanian Exclusive Economic Zone (MEEZ) is of particular interest as it embeds a productive ecosystem due to upwelling, producing abundant and diverse resources which constitute an attractive socio-economic development. We applied the multi-variate and multi-table STATICO method on a data set consisting of 854 hauls collected during 14-years (1997-2010) from scientific trawl surveys (species abundance), logbooks of industrial fishery (fishing effort), sea surface temperature and chlorophyll a concentration as environmental variables. Our results showed that abiotic factors drove four main persistent fish assemblages. Overall, chlorophyll a concentration and sea surface temperature mainly influenced the structure of assemblages of coastal soft bottoms and

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

those of the offshore near rocky bottoms where upwellings held. While highest levels of fishing effort were located in the northern permanent upwelling zone, effects of this variable on species composition and abundances of assemblages were relatively low, even if not negligible in some years and areas. The temporal trajectories between environmental and fishing conditions and assemblages did not match for all the entire time series analyzed in the MEEZ, but interestingly for some specific years and areas. The quantitative approach used in this work may provide to stakeholders, scientist and fishers a useful assessment for the spatio-temporal dynamics of exploited assemblages under stable or changing conditions in fishing and environment.

Key words: demersal assemblages; species composition; abundance; fishing effort; large scale; STATICO; Mauritania.

Data Availability: All relevant data and R script used are available as Supporting Information files

4.1 Introduction

Faced with natural changes and human activities, marine resources management need to adopt an integrated view of ecosystems. Since the productivity of marine resources by fisheries depends on the ecological state of ecosystems (not only the dynamics of target species, but also the dynamics of non-target organisms) environmental factors and human impacts have to be considered (Cury *et al.*, 2008; Jannot and Holland, 2013). This can be achieved in the framework of the Ecosystem-based Approach to Fisheries (EAF) (Costanza *et al.*, 1998; Pauly *et al.*, 2002; Christensen and Maclean, 2011).

Some ecological studies brought important contributions in recent decades around the world on the processes that structure target species (Genner *et al.*, 2009; Klaoudatos *et al.*, 2010; Cheung *et al.*, 2013), non-target species (Baeta *et al.*, 2010; Queirolo *et al.*, 2011; Jannot and Holland, 2013), and marine exploited fish assemblages as a whole (Cheung *et al.*, 2010; Simpson *et al.*, 2011). Recent studies have allowed improvements in the understanding of the changes of groundfish assemblages in response to various factors such as fishing or environmental changes in marine areas (Laurans *et al.*, 2004; Hooper *et al.*, 2005; Jaureguizar *et al.*, 2006; Ferreira *et al.*, 2007). These forcings have broad and varied impacts on the fish species, including the variability in abundance, productivity and the composition of assemblages (ICES and Hollingworth, 2000; Giller *et al.*, 2004; Hughes *et al.*, 2005; Harley *et al.*, 2006a). However, during the past two decades, studies around the world have been focused separately on the effects of fishing on the structure of exploited assemblages (Greenstreet *et al.*, 1999; Blanchard *et al.*, 2004; Yemane *et al.*, 2005), while others were dedicated to the effects of environmental variables (Tolimieri and Levin, 2006; Bosman *et al.*, 2011). To our knowledge, there is a lack of studies that investigate simultaneously from a quantitative point of view the effects of both environmental and anthropogenic factors with a focus on the species composition and abundance of exploited groundfish assemblages at large spatio-temporal scales.

In this context, the Mauritanian Exclusive Economic Zone (MEEZ) is a particularly interesting case study for its environmental and demersal fisheries characteristics. It is strongly affected by hydrographic features, notably under the influence of two ocean currents. These currents and the profile of the continental shelf trigger an important upwelling phenomenon. This oceanographic phenomenon lasts 12 months in the area of Cap Blanc (Mittelstaedt, 1983; Roy *et al.*, 1992) and in the South of Cap Blanc, while it is seasonal from December to March in the area adjacent to Nouakchott (Minas *et al.*, 1982; Dubrovin *et al.*, 1991; Mittelstaedt, 1991a). It provides an area of high plankton productivity and supports a large variety of fish

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

communities with many commercial species that sustain various fishing activities (Hagen, 2001; Zeeberg *et al.*, 2006).

Despite these important environmental features, the first attempts on the characterization of fish assemblages are limited to a part of the coast and remain spatially fragmented [(Josse and Garcia, 1985)]. Indeed, these studies were restricted to the north part of Western Sahara and of the southern part of Mauritania (Domain, 1980), near the Cap Blanc (Lozano Cabo Fernando, 1950, 1968), or even the Banc d'Arguin area (Tixerant, 1968; Bruhlet and Jacques, 1973; Bruhlet *et al.*, 1974). Available works over the coast were performed by (Jouffre and Inejih, 2005). Several studies were done in deeper waters in the North Western African region on the continental shelf and the slope (Villegas and Garcia, 1983; Bianchi, 1992b; Llinas *et al.*, 1996; Koranteng, 2001a).

This study is a contribution to investigate how, from a quantitative point of view, simultaneously both environmental and anthropogenic factors affect species composition and abundance of exploited groundfish assemblages' (both target and non-target species) at large spatial and temporal scales, with the case study of the MEEZ. More precisely, we aim at investigating (1) the spatial and annual stability of assemblages of groundfish, and (2) relationships between these assemblages and structuring factors (fishing effort, chlorophyll a concentration, temperature) in order to better explain the dynamic of the assemblages' structure. Our work is based on statistical analyses performed on a huge data set consisting of 854 hauls collected within different depth strata and latitudinal areas during 14-years (1997-2010) of scientific trawl surveys (species abundance data), logbooks of industrial fishery (fishing effort), satellite data (sea surface temperature and chlorophyll a) as environmental variables.

4.2 Materials and Methods

The trawling surveys to enhance demersal resources estimates within several research studies were among the research priorities of the Mauritanian Institute of Oceanographic Research and Fisheries (IMROP) under the approval of the Ministry of Fisheries and Maritime Economy (MPEM, Law number 2000-025 Code of Fisheries, Chapter 3, Article 30). After being reported in the database, if protected species were caught during samplings a particular attention was paid to release them alive when possible.

4.2.1 Study area

The Mauritanian coast is situated on the Atlantic side of the northwestern African continent. The continental shelf covers a distance of approximately 750 km and an area of 36 000 km² with an exclusive economic zone of 230 000 km². The study area extends from 16°05'N in the South with the border of Senegal and up to 20°36'N in the North at the Western Sahara area. The trawling stations are located in three main areas (North, Center and South, Fig. 4.1, see below for their contrasted environmental and fishing conditions), and they were divided into four main bathymetric strata: namely (1) coastal shelf (CS: 0–20 m); (2) upper shelf (US: 20–50 m); (3) mid-shelf (MS: 50–80 m); (4) and outer shelf (OS: 80–200 m deep) (Fig. 4.1). These bathymetric strata reflect trends in substrate characteristics and seasonal variations in hydrological conditions (Bergerard *et al.*, 1983; Domain, 1985; Gascuel *et al.*, 2006b).

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

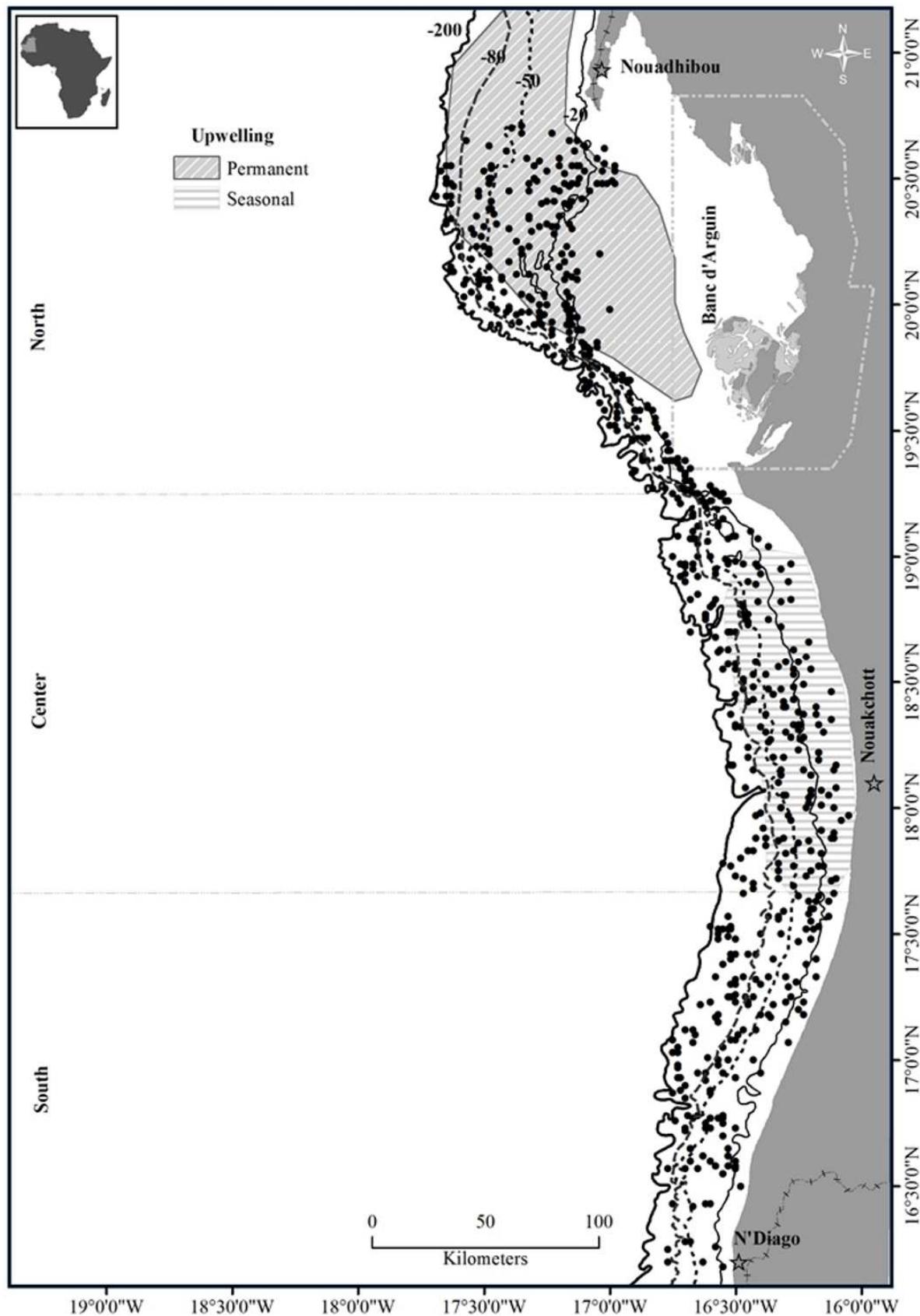


Figure 4-1: Map of trawl stations. Their locations (black points) are within four different bathymetric strata between 0 to 200 m depth (isobaths are in dotted lines).

4.2.2 Data collected

In our study, the scientific trawl stations represent the statistical units (individuals in data tables). Biological variables (i.e. count of fish species) have been taken from abundance data collected during seasonal scientific trawl surveys performed on the continental shelf (<200 m depth). Influence of environmental variables (sea surface temperature and chlorophyll a concentration) and exploitation effort of the fishing industry (number of fishing operation by areas) are investigated.

4.2.3 Fish abundances

Demersal fish abundances were obtained from scientific trawl surveys performed by oceanographic vessel (Al Awam) of IMROP in which participated S.O. Kidé. The sampling method consists of a random stratified sampling design (Bergerard *et al.*, 1983). The trawl used throughout surveys was a polyethylene bottom trawl net of “Irish” type with a 45 mm codend, and a 60 mm mesh in the wings. The gear has a horizontal opening of 17.5 m and a vertical opening varying between 2.8 to 3.5 m. Trawling speed varied between 2.5 and 3.95 knots, and the duration of fishing ranged from 15 to 40 minutes. Abundance data were standardized per half an hour of trawling in order to adjust variability in trawling duration. All the species captured in a given station were identified, counted and then recorded on the database. The sampling strategy and the observation protocol remained the same during the 14 years of the study. Groundfish assemblages sampled in the MEEZ consisted of 543 fish species, belonging to 322 genera and 176 families on the continental shelf during the study period. We focused our study only on 71 groundfish species (Chondrichthyes and Osteichthyes) properly sampled by trawling, and which appeared at least 5% on the data set (for accuracy with the statistical method used below).

4.2.4 Environmental and fishing effort data

Environmental variables, sea surface temperature (SST °C) and chlorophyll a concentration (Chl a mg/m³), were obtained from satellite data. SST used is from the version 5 of the AVHRR Oceans Pathfinder SST data set obtained from the Physical Oceanography Distributed Active Archive Center (PO.DAAC) at the NASA Jet Propulsion Laboratory, Pasadena, CA. <http://podaac.jpl.nasa.gov>. Eight-day averaged day-time SST at 4.5 km resolution was extracted for the period 1997–2010 in order to match the study area. The sea

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

surface Chl a concentration was similarly extracted from the SeaWiFS 8-day-time archive for the period 1997 to 2010 at the 4.5 km resolution, from the 2009.1 reprocessing data set made available from NASA at <http://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/>. Both variables were extracted on the basis of the trawl positions. For each variable, we used the median value of the 3x3 pixels area (about 14 km wide) centered in the trawl position for the nearest 8-day period of the trawling date. The fishing logbook database describes catches and effort (ship characteristics, fishing position, type of license, duration of the tide, types of gear, number of operations, duration of fishing, species and quantities caught) of industrial fishing vessels (national and foreigners) with license of access to the resource in the MEEZ. The fishing effort was defined as the monthly average of the number of fishing operations (OpNu) in statistical squares of 0.5 by 0.5 degrees in latitude and longitude. This effort is used as a proxy of the anthropogenic pressure in this ecosystem.

Maps of the mean annual values between 1997 to 2010 of the SST, Chl a and fishing effort are provided in Fig. 4.2. The southern zone is characterized by warm surface waters (annual average SST of $23.63 \pm 2.68^{\circ}\text{C}$), Chl a ($6.08 \pm 5.74 \text{ mg/m}^3$) and a variable fishing effort (347 ± 420 fishing operations). The central area encompassed lower SST ($20.18 \pm 2.67^{\circ}\text{C}$), Chl a relatively higher ($7.13 \pm 5.53 \text{ mg/m}^3$) and a lower fishing effort (100 ± 91 operation numbers). In the northern area, SST was colder ($19.16 \pm 1.67^{\circ}\text{C}$), Chl a ($7.14 \pm 4.69 \text{ mg/m}^3$) and higher fishing effort (429 operation numbers) were high.

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

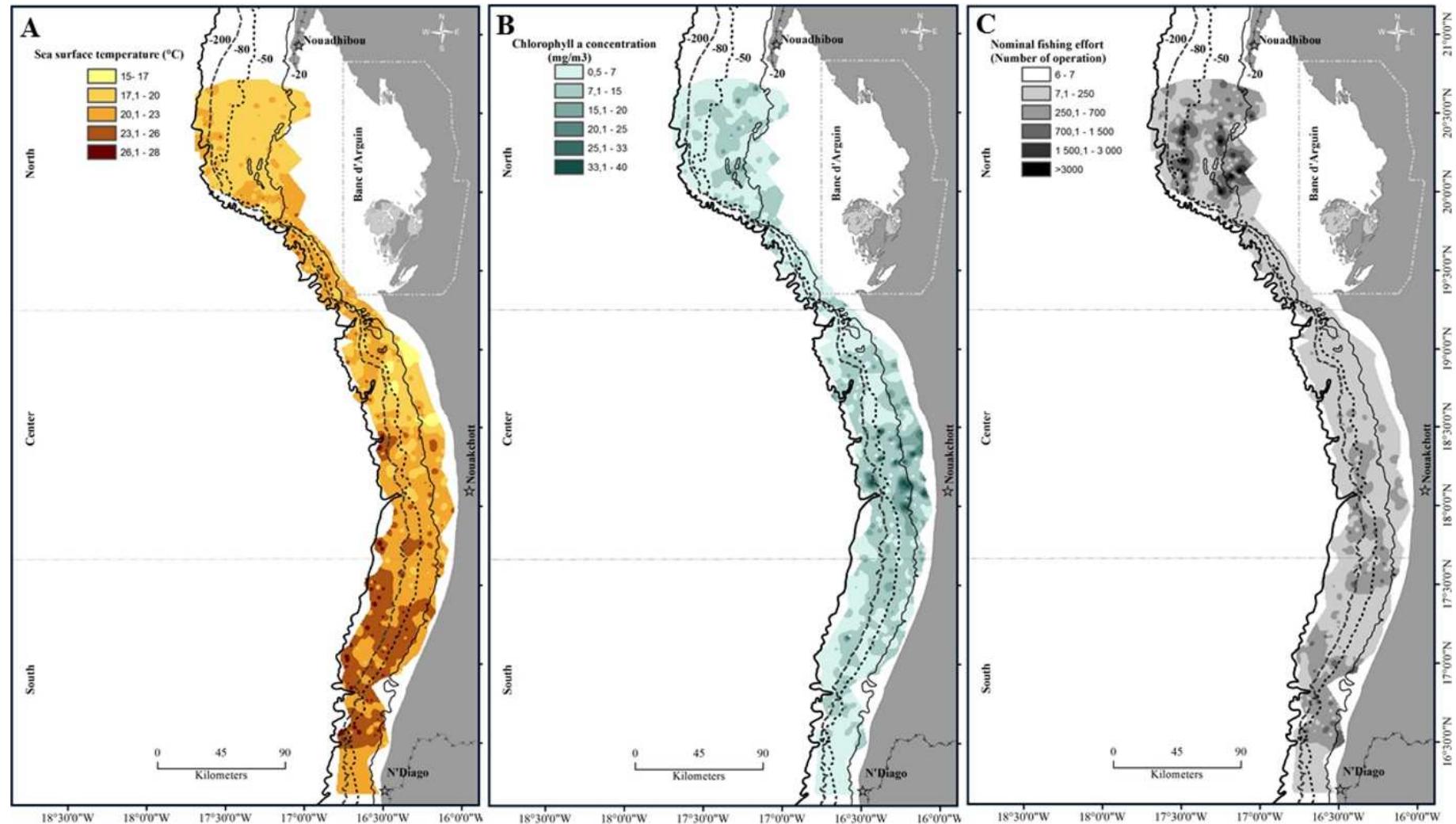


Figure 4-2: Mean annual spatial distribution of environmental and fishing variables on the Mauritanian continental shelf. (A) Sea surface temperature SST ($^{\circ}\text{C}$), (B) chlorophyll a concentration Chl a (mg/m^3) and (C) Fishing effort (Operation numbers OpNu) during 1997 to 2010.

4.2.5 STATICO

The STATICO (STATIS and Co-inertia) method (Thioulouse *et al.*, 2004) was performed to describe the stable patterns and the spatio-temporal changes of the relationships between groundfishes and the environmental-fishing variables. To study the influence of bathymetry on the distribution of demersal fish and their dynamics over time, data were organized in a series of pairs of tables associated with the four depth strata, where individuals represent sampling year surveys. For each depth stratum, a table corresponded to yearly averages of the environmental (SST and Chl a) and fishing effort data (OpNu) while another table corresponded to the yearly sampled abundances of the 71 groundfish species variables.

The four pairs of tables correspond to the compiled bathymetric strata over a period of 14 years of sampling (1997 to 2010). Species abundances n were $\log(n+1)$ transformed to reduce the influence of too dominant species. Environment-fishing data were centered and reduced in order to consider their different units.

STATICO is an application of the STATIS (Structuration des Tableaux à Trois Indices de la Statistique; (Lavit *et al.*, 1994) method called Partial Triadic Analysis (PTA; (Thioulouse and Chessel, 1987) to Co-inertia operators (Dray *et al.*, 2003). In other words, STATICO “combines the objectives of STATIS (finding the stable part of the structure of a series of tables) and the objectives of co-inertia analysis (finding the common structure of two data tables)”, as stated by (Thioulouse *et al.*, 2004). The aim of PTA is thus to identify the shared structure of a series of tables having same rows and same columns. A synthesis of the STATICO analysis is presented in the flow chart (Fig. 4.3), and the description of the vectorial approach of the method is available in Appendix II: S1 Text. The data structure is a sequence of pairs of tables with the environmental-fishing variables and, separately, the species abundances. Each pair of tables is first linked by a co-inertia analysis (Doledec and Chessel, 1994; Dray *et al.*, 2003). Co-inertia analysis is a two-table coupling method, which allows a cross-table to be computed between the variables of the two tables (here between species and environmental variables). The resulting series of species and environmental variables cross-tables is then analyzed with a PTA leading to three main results/steps: (1) the interstructure step identifies the proximity between each pair of tables (in our case, the bathymetric strata); (2) the compromise analysis gives an ordination of the environmental variables and of the species on shared axes, and represents the average species-environment relationships across the years and shows the stable part of these relationships; (3) the trajectories step where species and environmental variables

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

for each year can be projected as additional elements on the compromise axes in order to summarize the reproducibility of the structure across the series of cross-tables. For the sake of clarity, a clustering analysis was added at step (2) to identify groups of species on the compromise (see (Mazzocchi *et al.*, 2012) for a similar approach). Indeed, on the factor map of the species, similar groups were identified with a hierarchical classification based on Euclidean matrix distance of pairwise distances between species on the three first factorial planes of the compromise analysis, using the UPGMA aggregation criterion (chosen with an objective approach among the main available aggregation criterion (see (Mérigot *et al.*, 2010)). The optimal number of species group was identified with the Gap statistic (Tibshirani *et al.*, 2001).

Spatial distribution of trawl stations, environmental and fishing variables (Fig. 4.1 & 4.2) were plotted using ArcGis 10 software (version 10.0, ESRI, Inc.). All statistical analyses were performed using the R environment (R Development Core Team, 2014). R script is freely available as Supporting Information S1 file.

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

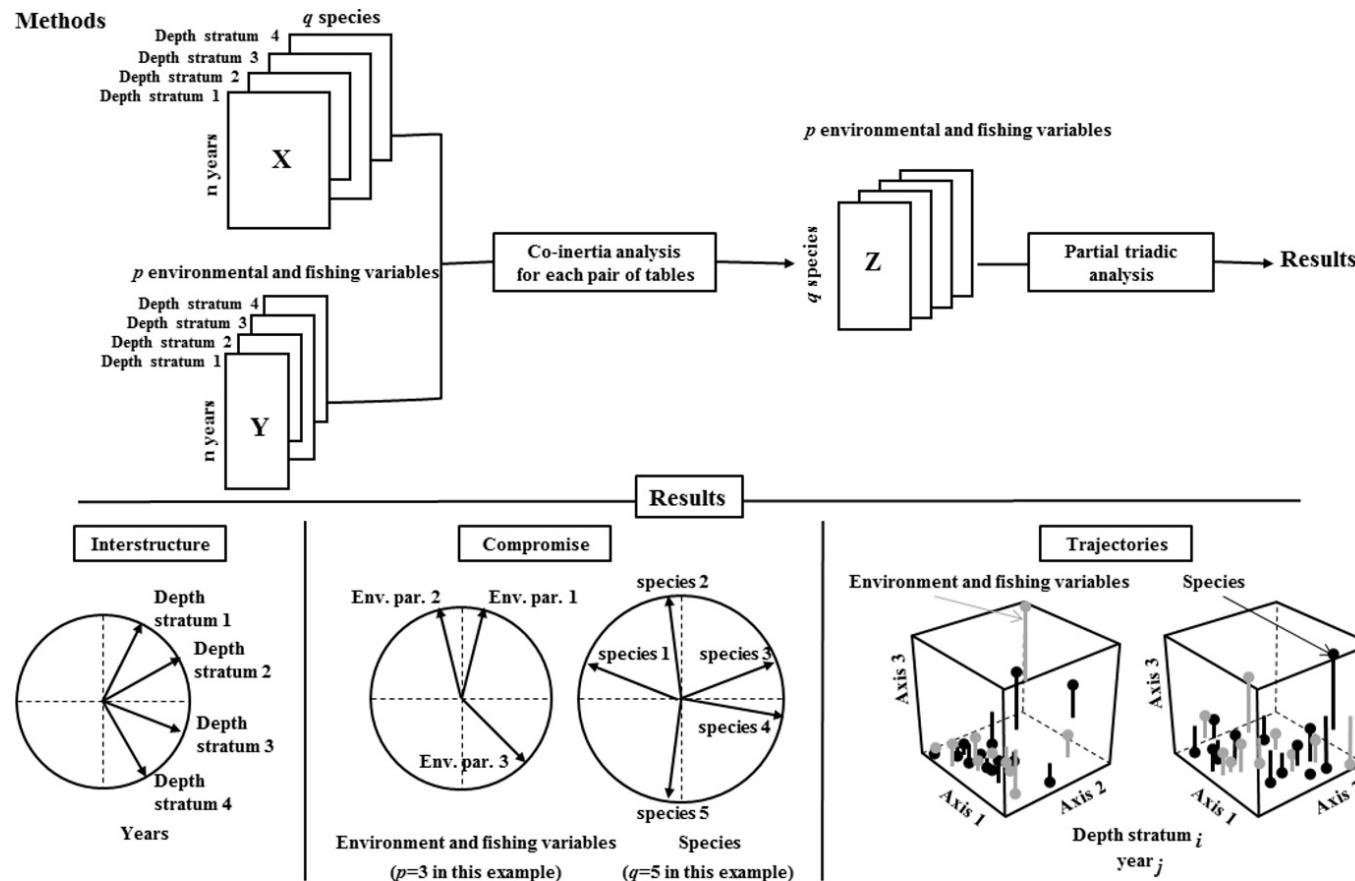


Figure 4-3: STATICO flow chart, the data structure is a sequence of n pairs of ecological tables. The X and Y are respectively the pairs of tables (species and environment-fishing). The Z is cross-table, q number of species, p number of variables environment-fishing. 1- Principal Component Analysis executed on each table (PCA) log transformed of species abundance and environment-fishing. 2- Co-inertia analyses allowing the link between the pairs of PCA, producing a sequence of cross-tables. 3- Partial Triadic Analysis (PTA) is used to analyze this series.

4.3 Results

4.3.1 Interstructure on the groundfish assemblages

The interstructure is displayed on Fig. 4.4. First, the common structure associated with the compromise (first axis of the interstructure) explains 44% of the total variance (Fig. 4.4A). The contributions (weights) of the depth strata to the compromise are positive and well balanced (they range from 0.40 to 0.61 with a standard deviation of 0.09), and vector variances are similar to each other (see Table 4.1). Consequently, the compromise is really sound. Along the second axis (31% of the total variance), two groups of strata depths are identified: coastal strata (CS and US) on the one hand and deeper strata (MS and OS) on the other hand (Fig. 4.4B).

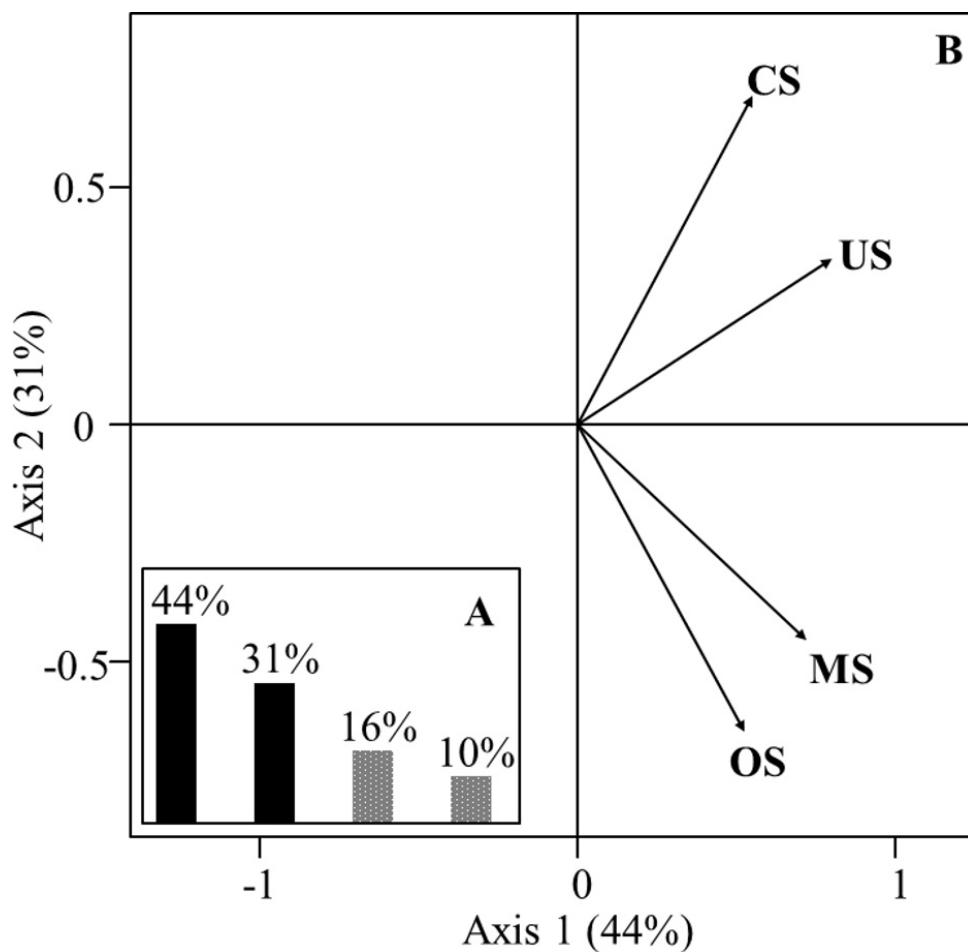


Figure 4-4: Interstructure plots to study spatial variability of environment-fishing variables and species assemblage on bathymetric strata. (A) Eigenvalues histogram of vector covariance matrix. (B) Projection tables (bathymetric strata) on the first factor plane of the compromise. Four tables pairs as bathymetric strata: coastal shelf (CS), upper shelf (US), mid-shelf (MS) and outer shelf (OS).

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

Table 4.1 : Numerical variables associated with the STATICO analysis.

Depth stratum	RV=Correlation matrix				α_K	Cos ²	Vect.Var.
	CS	US	MS	OS			
CS	1				0.42	0.66	1.75
US	0.48	1	0.61	0.82	1.22		
MS	0.04	0.38	1	0.55	0.67	0.63	
OS	-0.01	0.13	0.41	1	0.40	0.42	0.40

Depth strata: coastal shelf (CS), upper shelf (US), mid-shelf (MS) and outer shelf (OS). RV coefficients of the vector covariance matrix between tables; α_K : contribution of each table in the compromise and (\cos^2); \cos^2 : fit of each table to the compromise; and Vect. Var.: Vector variance measuring the inertia of each table (depth stratum)

4.3.2 Compromise on environment-fishing variables

The first three axes of the analysis, representing 99% of the total inertia, were accounted to explain the variability of the common structure on environmental-fishing variables and species. The eigenvalues of the compromise correspond to 74%, 18% and 7% of total variance, respectively (Fig. 4.5). To summarize the interpretation of the compromise, the three axes can be mainly associated with each of the environmental parameters: axis 1 with SST, axis 2 with Chl a and axis 3 with fishing effort. To a lower extent, Chl a was mainly correlated with factor plane constituted by axes 2 and 3, and fishing effort (OpNu) with the factorial plane of axes 1–2 and 1–3 (Fig. 4.5).

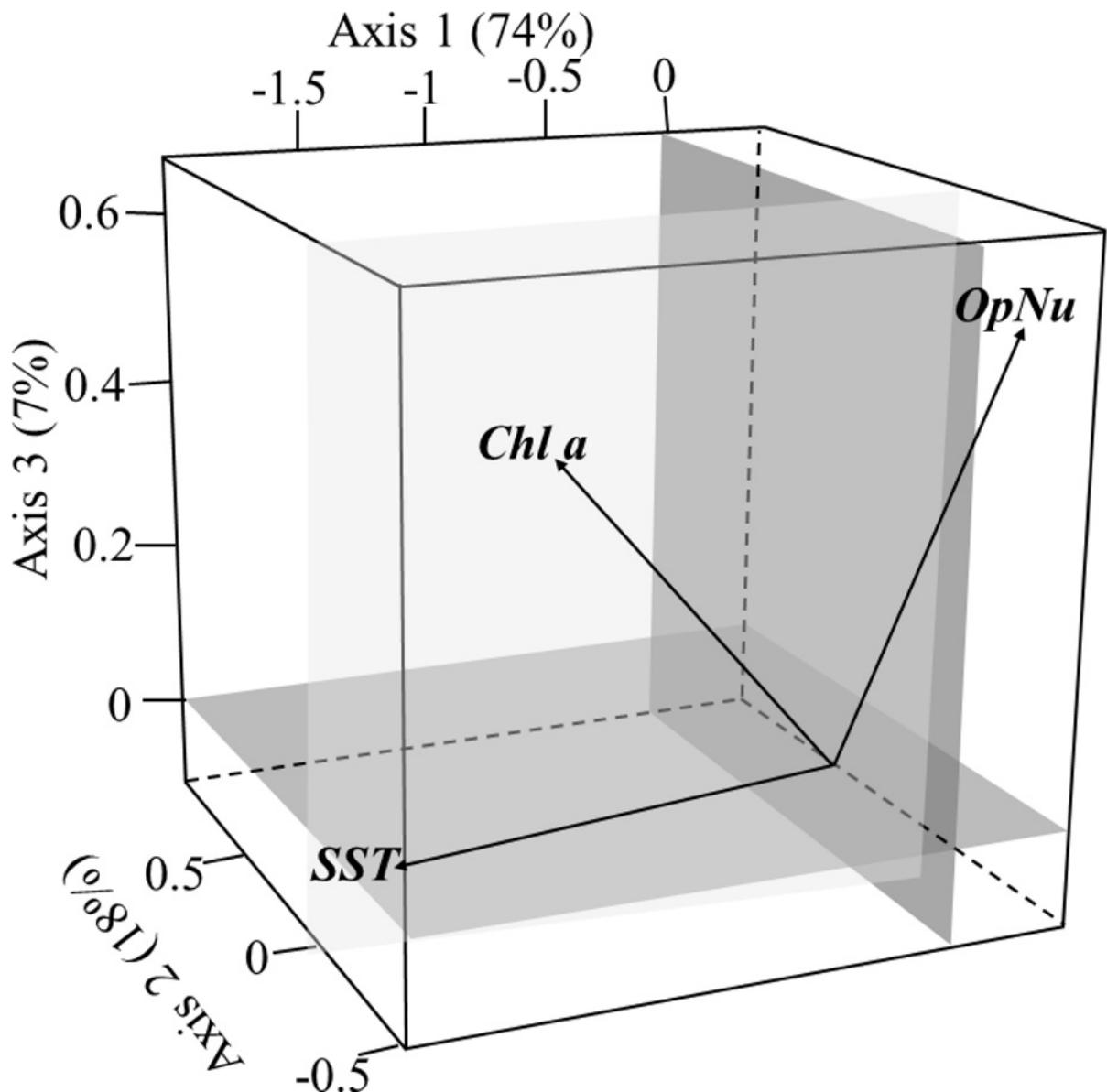


Figure 4-5: Compromise analysis on environment-fishing variables. (A) Sea surface temperature (SST). (B) Chlorophyll a concentration (Chl a). (C) Number of fishing operations (OpNu) onto the three first factor planes.

4.3.3 Species assemblages

Hierarchical clustering method on the species coordinates on the three first axes of the compromise analysis helps to identify four main assemblages (Fig. 4.6 and Appendix II: S2 Text). They are composed of two coastal and soft muddy bottoms species assemblages located up to 50 m. The coastal assemblage (COA) is encountered in sandy bottoms at depths below 20 m. The intermediate assemblage (INZ) also found in soft, muddy, sandy and near rocky bottoms but encountered between 20–50 m depth (limits of the upper-shelf). Two other assemblages encountered in deeper areas (>50 m depth), consist of species living in muddy, sand-muddy

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

and near rocky bottoms. The assemblage of the continental shelf edge (EDG) is encountered within 50–80 m limits. The last deeper assemblage (SHE) is encountered in the area of the continental shelf at depths exceeding 80 m. First, coastal assemblages (i.e. COA and INZ) consist mainly of species found on soft bottoms sedimentary types (sandy, sand-muddy and muddy). Both osteichthyes and chondrichthyes families are represented. Osteichthyes are composed of Sparidae (*Pagellus bellottii*, *Diplodus sargus*), Sciaenidae (*Umbrina canariensis*), Soleidae (*Microchirus boscanion*) and some others species (e.g. *Scorpaena stephanica*, *Merluccius senegalensis*). Chondrichthyes species are composed by the smooth dogfish (*Mustelus mustelus*), Rhinobatidae (*Rhinobatos rhinobatos*, *Zanobatus schoenleinii*) and some rays (e.g. *Dasyatis marmorata*, *Raja undulata*) (Appendix S2 Text). The main coastal assemblages encountered in near rocky bottoms are dominated by osteichthyes families of Sparidae, Scorpaenidae, Merlucciidae, Haemulidae, Soleidae, Chlorophthalmidae (Appendix S2 Text). Some chondrichthyes are also encountered in these coastal assemblages, namely barbeled hound shark (*Leptocharias smithii*) and spotted skate (*Raja straeleni*). Second, deep assemblages (EDG and SHE) found beyond 100m consists of a group of osteichthyes families of Serranidae (*Epinephelus aeneus*, *Serranus scriba*), Sciaenidae (*Pseudotolithus senegalensis*), Soleidae (*Dicologoglossa cuneate*), Batrachoididae (*Halobatrachus didactylus*), Monacantidae (*Stephanolepis hispidus*) and a ray species (*Raja miraletus*) that were encountered on soft bottoms. However, the main species found near sedimentary rock type on these depths consist of a group of seven orders of Osteichthyes species (Perciformes, Pleuronectiformes, Tetraodontiformes, Scopaeformes, Ophidiiformes, Dactylopteriformes and Sygnathiformes) and chondrichthyes by two orders (Carcharhiniformes and Torpediniformes) (Appendix II: S2 Text).

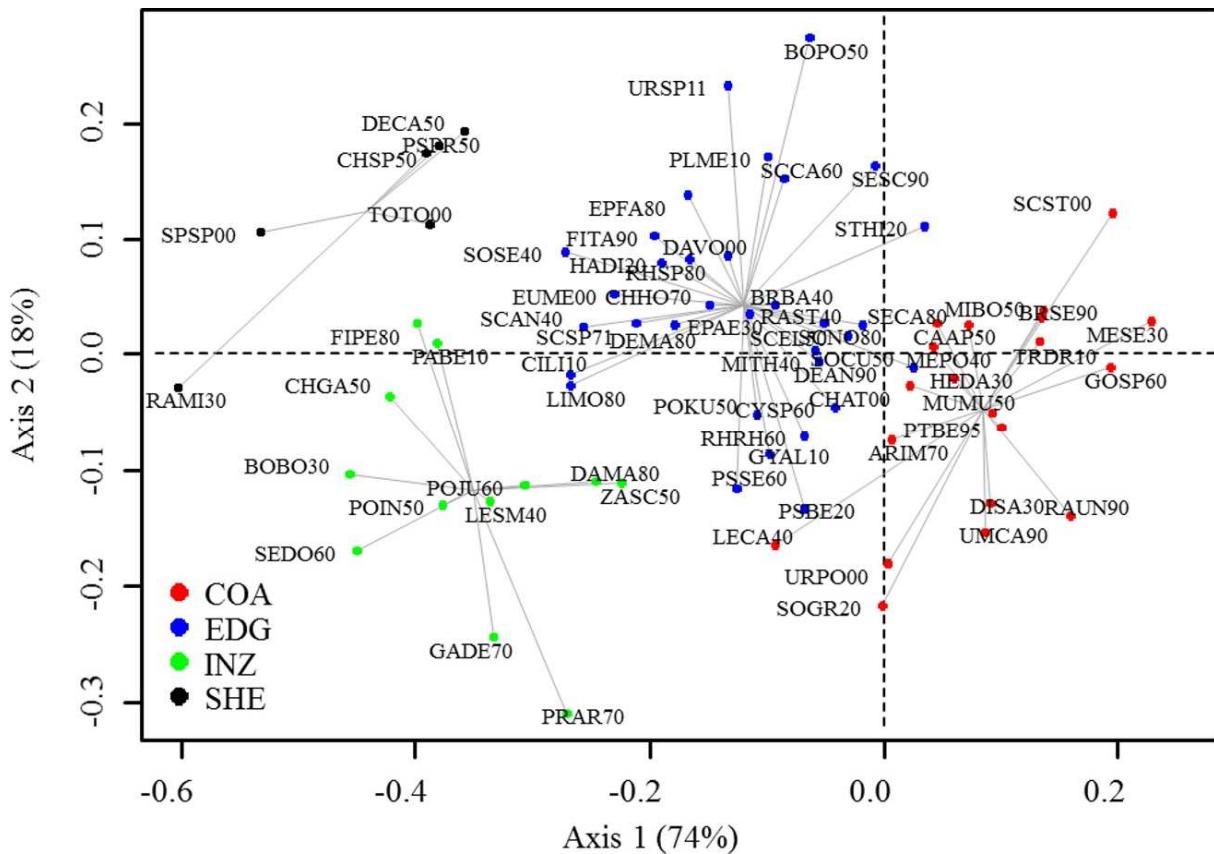


Figure 4-6: Projections of groundfish species variables and assemblage groups projected on the compromise space. The first factor plane (axes 1 and 2) with the main assemblage species obtained by hierarchical cluster analysis (UPGMA, see the methods section): coastal (COA), intermediate (INZ), shelf edge (EDG) and deeper assemblages (SHE).

4.3.4 Compromise on species assemblages variables

On the first factorial plane (Fig. 4.6), the species assemblages are evenly distributed, with the coastal assemblage (COA) associated with positive values on the first axis (i.e. low SST, Fig. 4.5). We note an opposition of the coastal assemblage (COA) to those deeper (SHE) in the negative part of this axis (i.e. high SST, Fig. 4.5). On the second axis (mainly associated to Chl a, Fig. 4.5), deeper species assemblages (EDG and SHE, higher Chl a, Fig. 4.5) are opposed to coastal species assemblages (COA and INZ, lower Chl a, Fig. 4.5), revealing a longitudinal gradient. On the third axis associated to the fishing pressure, the species distribution has no clear pattern according to these four assemblages (not shown).

4.3.5 Trajectories of environment-fishing conditions and species assemblages

To provide the main trends of the spatio-temporal variability of environmental-fishing conditions and groundfish assemblages, their respective trajectories were projected on the three first axes of the compromise for each sampling years (Figures 4.7, 4.8 and 4.9), separately for the three main northern, central, southern geographical areas and for each bathymetric stratum (Figures 4.1 and 4.2). For these trajectories (Figures 4.7, 4.8 and 4.9), a year point results from the mean coordinates on each axis of stations belonging to a given geographical area and bathymetric stratum. For better clarity, coordinates on the axis 3 are represented by a colored gradient (i.e. negative values are in red and positive values in purple, Figures 4.7, 4.8 and 4.9; and are associated to a low and high fishing effort, respectively, see Fig. 4.5). Contraction of the points cloud, its stretching and the proximity or remoteness along one or more axes gives information about the relationships between environmental-fishing (Fig. 4.5) and assemblages variables for the years analyzed in a given geographical area and bathymetric stratum (Figures 4.7, 4.8 and 4.9). Notably, when the patterns of trajectories for assemblages are similar to the environment-fishing ones for some years, it can be considered that changes in assemblages are related to the environmental-fishing conditions. We remind that the axis 1 is associated to SST, axis 2 to Chl a and axis 3 to the fishing effort OpNu (Fig. 4.5).

Overall, for the three geographic areas, the trajectories between environment and fishing conditions and assemblages did not match for all the entire time-series analyzed, but interestingly for some particular years. In the southern zone (Fig. 4.7A), for the coastal CS stratum (Fig. 4.7B), we can notice shifts in trajectories of the environmental variables between 1998 to 2005, with higher SST from 1998 (i.e. negative part of the axis 1, Figures 4.5 and 4.7B left panel) towards lower SST until 2005 (i.e. positive part of the axis 1, Figures 4.5 and 4.7B). This is coupled with an increase of Chl a during from 1999 to 2002 followed by a decrease in 2003 to 2005 (see trajectories on the positive part of the axis 2 which is associated to high Chl a, Figures 4.5 and 4.7B). In addition, fishing effort increased until 2003 before decreasing in 2004 and 2005 (see the colored gradient of axis 3 Fig. 4.7B, where red is low and purple is high fishing effort according to the negative/positive values of coordinates on this axis, Fig. 4.5). These complex changes in environmental-fishing conditions were associated to those of assemblages which trajectories were similar in 1999, 2003 to 2005 (Fig. 4.7B, right panel).

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

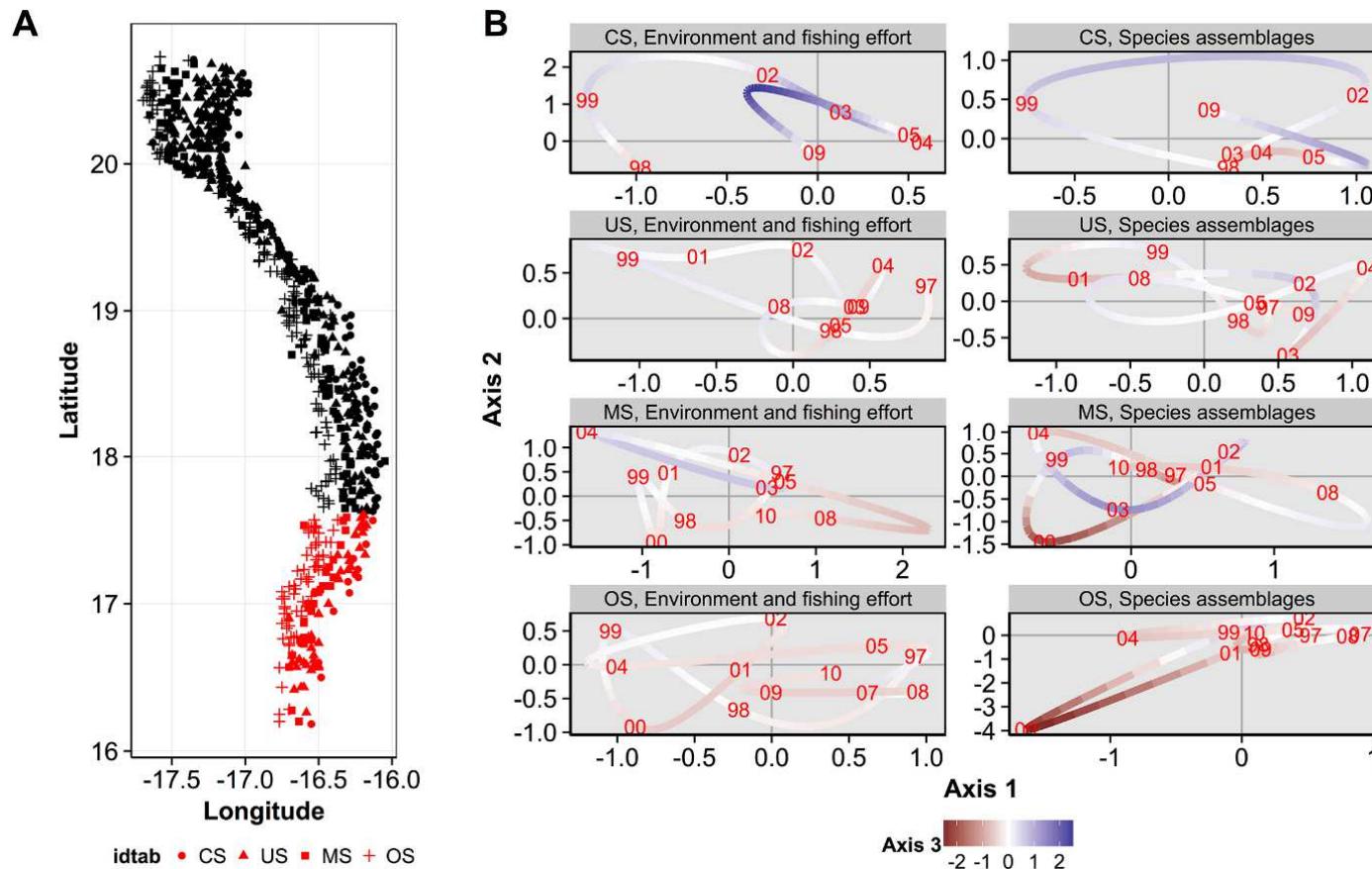


Figure 4-7: Trajectories coordinates of environmental-fishing and assemblages variables for sampling years on the three first axis of the compromise for each depth stratum in the southern area. (A) Locations of samples according to the depth stratum: coastal shelf (CS), upper shelf (US), mid-shelf (MS) and outer shelf (OS). (B) Trajectory plots of the environmental-fishing variables (left panel) and groundfish assemblages (right panel) are represented in the first plane (axes 1 and 2), with colors associated to the coordinates of axis 3 (see the bottom legend on the figure).

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

In the central area (Fig. 4.8A), the MS stratum (Fig. 4.8B) also presented contrasted situations through time of environmental-fishing conditions between 2003 to 2008 associated with changes of assemblages. 2003 and 2004 were characterized by mean levels of SST and Chl a (i.e. positioned at the center of the plane, Figures 4.5 and 4.8B), followed by an increase until 2006 (i.e. located on the upper left part of the plane, Fig. 4.8B) and a decrease in fishing effort (i.e. coordinates from red to white colors—high to mean levels of fishing effort, Figures 4.5 and 4.8B). Then a shift of these three variables occurred in 2007 (located at the opposite of 2006 on the plane, Fig. 4.8B) with a decrease in SST, Chl a and an increase in fishing effort (Figures 4.5 and 4.8B). Finally, again SST increased and fishing effort decreased in 2008 (Fig. 4.8B), with Chl a remained low (i.e. 2008 is located at the lower left part of the plane, Fig. 4.8B). Trajectories of assemblages were similar during 2003 to 2008, and thus linked to the above changes in environmental and fishing conditions, except in 2007, which is located at a mean position on the plane (Fig. 4.8B) which suggests that assemblages were not strongly affected by the 2007's shift.

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

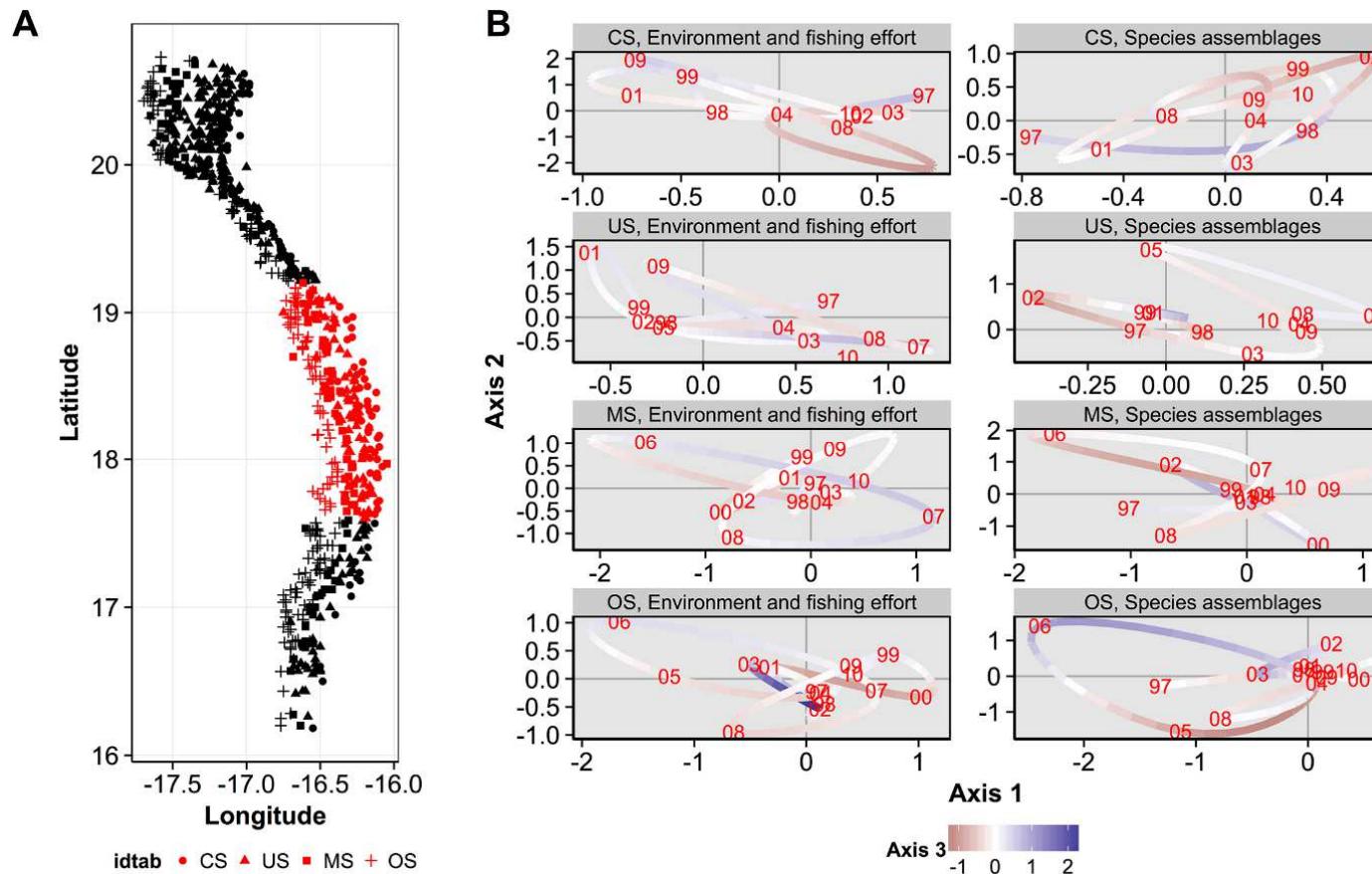


Figure 4-8: Trajectories coordinates of environmental-fishing and assemblages variables for sampling years on the three first axis of the compromise for each depth stratum in the central area. (A) Locations of samples according to the depth stratum: coastal shelf (CS), upper shelf (US), mid-shelf (MS) and outer shelf (OS). (B) Trajectory plots of the environmental-fishing variables (left panel) and groundfish assemblages (right panel) are represented in the first plane (axes 1 and 2), with colors associated to the coordinates of axis 3 (see the bottom legend on the figure).

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

In the northern area (Fig. 4.9A), the US stratum in 2007 showed a different trajectory than the other years (Fig. 4.9B), with low SST and Chl a (i.e. positive part of axis 1 and negative part of the axis 2, respectively, Figures 4.5 and 4.9B left panel), and high fishing effort (positive part of the axis 3, Figures 4.5 and 4.9B). With a similar trajectory, the assemblage in 2007 appeared to be linked in mean to these specific conditions (positive part of axis 1, Fig. 4.9B right panel).

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

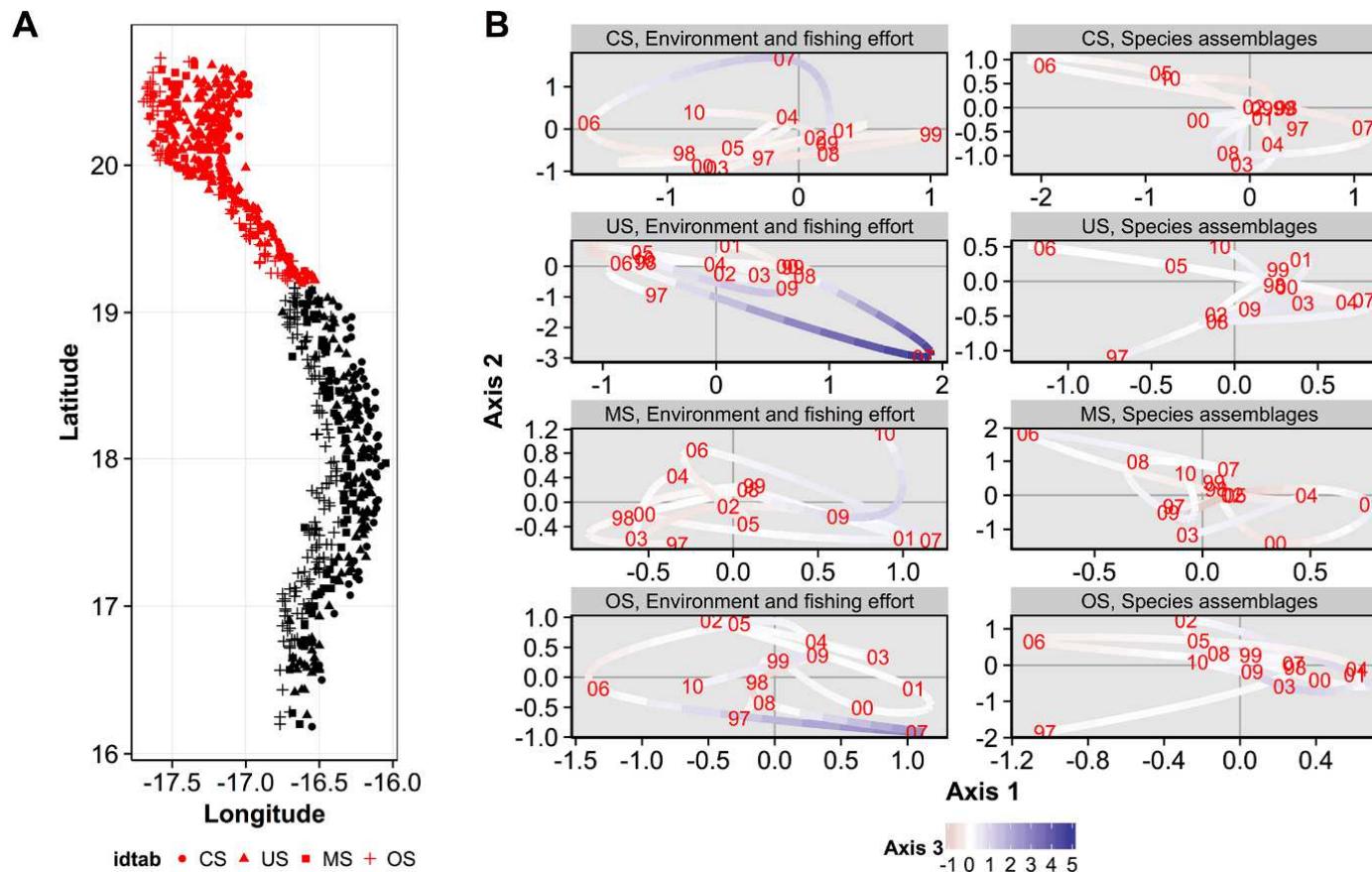


Figure 4-9: Trajectories coordinates of environmental-fishing and assemblages variables for sampling years on the three first axis of the compromise for each depth stratum in the northern area. (A) Locations of samples according to the depth stratum: coastal shelf (CS), upper shelf (US), mid-shelf (MS) and outer shelf (OS). (B) Trajectory plots of the environmental-fishing variables (left panel) and groundfish assemblages (right panel) are represented in the first plane (axes 1 and 2), with colors associated to the coordinates of axis 3 (see the bottom legend on the figure).

4.4 Discussions

4.4.1 Environment and groundfish assemblages

First, the simultaneous analysis of groundfish species assemblages' abundance and the environment-fishing variables by the STATICO methods highlights in the interstructure analysis two groups of depth strata: coastal strata CS and US, and deeper strata MS and OS. Second, it helps to identify four major groundfish assemblages on the Mauritanian continental shelf on the compromise analysis. They correspond to Sciaenidae communities (COA) of the coastal zone (CS and US), and to Sparidae communities (INZ) in the upper-shelf (US), respectively. In the deeper parts of the continental shelf (MS and OS), EDG and SHE assemblages would correspond to the community near rocky outcrops, consisted of various families (Ophidiidae, Sparidae, Scorpaenidae, Sciaenidae, Merlucciidae and Centrophoridae). These assemblages are congruent with those described by several works in the MEEZ (Bast *et al.*, 1983, 1984a, ; Bergerard *et al.*, 1983; Gaudechoux, 1984), and the effect of bathymetric gradient on species composition is consistent with those observed in areas of the world ocean (Bianchi, 1992a; Fujita *et al.*, 1995; Garcia *et al.*, 1998; Moranta *et al.*, 1998; Colloca *et al.*, 2003; Labropoulou and Papaconstantinou, 2004, 2005; Menezes *et al.*, 2006). Third, in some specific years and not for the entire time series analysed, the groundfish assemblages were strongly associated to hydrologic conditions predominating in the bathymetric zones (Figures 4.7, 4.8 and 4.9), characterized by permanent (notably in the Cap Blanc area) (Mittelstaedt, 1991a) or seasonal upwellings and contrasted SST and Chl a depending the geographical area (Figures 4.1 and 4.2). For instance, in the warm season, wind direction changes and warm surface waters comes from the south. These water masses less saline and poor in nutrients stem from the intensification of the Guinea current (SACW) towards Cap Blanc area (Hughes and Barton, 1974; Wooster *et al.*, 1976; Loktionov, 1989; Filipsson *et al.*, 2011), and might thus influence the food web until the groundfish level. Overall, the structure and distribution of groundfish assemblages of MEEZ follow a coast-offshore gradient and would depend on the local environmental conditions that vary along latitude (Figures 4.1 and 4.2) and between years (Figures 4.7, 4.8 and 4.9).

4.4.2 Fishing effort and groundfish assemblages

Fishing effort was mainly higher in the northern area, but intermediate levels occurred in the central and southern areas (Fig. 4.2C). The fact that the northern area is attractive for fishing

may be due to hydrological conditions (permanent upwelling) promoting phytoplankton blooms (high primary production) and inducing a more productive system. While our results showed that the response of the spatial structuring of the groundfish assemblages was mainly driven by SST and Chl a in the studied area (Figs 4.5, 4.7, 4.8 and 4.9), they also highlighted the effect of fishing effort in some specific years and bathymetric strata, particularly in 2007 in the US strata of the northern area. Several studies taking into account the effects of fishing on the resources, conducted in the north-west Africa in general and in the MEEZ in particular, mainly focused on a few species of economic interest. These studies found an impact on the trophic level on exploited groundfish assemblages (Jouffre and Inejih, 2005; Gascuel *et al.*, 2007). In other regions, targeted species were affected more directly by fishing pressure and changes in the structure of groundfish assemblages (Ansari *et al.*, 1995; Greenstreet and Hall, 1996; Levin *et al.*, 2006; Vaz *et al.*, 2007).

4.4.3 Spatio-temporal variability of groundfish assemblages

Interestingly, for bathymetric stratum considered separately within each of the three geographic areas, the trajectories between environmental and fishing conditions and assemblages matched for some particular years and areas, and not for all the entire time-series analyzed in the MEEZ (Figures 4.7, 4.8 and 4.9). First when the trajectories matched, it revealed a complex effects of both SST, Chl a (associated to axes 1 and 2) and fishing effort (axis 3) on assemblages in some specific years. Such influence may be mainly due to years but also to seasonal variations in hydrological conditions, distribution of biological productivity in the MEEZ and in the north- west African region in general (Schemainda *et al.*, 1975; Gillbricht, 1977; Domain, 1980; Arfi, 1987; Freon *et al.*, 2006; Pradhan *et al.*, 2006). Notably, the presence of temperate and tropical species affinities attests to the seasonal variability of local water masses in the area constituting a biogeographic corridor, such as in other upwelling ecosystems (Bianchi, 1991, 1992a, 1992b; Tian *et al.*, 2011). Second when the trajectories did not match for some years, it could be linked to lags in response of assemblages faced to changes in conditions and/or to the fact that they can sustain despite these changes. It can also suggest that other factors than those we have investigated (i.e. SST, Chl a, fishing effort) may act on fish assemblages. Indeed, it is known that three main drivers influence species distributions at different spatial scales: (i) abiotic constraints, (ii) dispersal and (iii) biotic interactions (e.g. predation, competition and facilitation, see (Loreau and Mouquet, 1999; Soberón, 2007). Ignoring in statistical analysis a combination of these explicative variables may lead to a certain

Chapitre 4 : Structuration et dynamique des assemblages démersaux

part of unexplained variability (Boulangeat *et al.*, 2012; Cavieres *et al.*, 2014). However, some of these variable are not always quantified for every species in natural assemblages (e.g. biotic interactions or dispersal limitations), especially for groundfish species. When biotic information is not available, it is thus usual to only take into account abiotic variables in analyses. In our case, the three variables considered already explained an important part of the variability (the first axis of the interstructure explained 44% of the total variance, Fig. 4.4; and the first three axes of the compromise represented 99% of the variance of the common structure on environmental-fishing and species variables, Fig. 4.5).

4.5 Conclusions

This study investigated from a quantitative point of view simultaneously the effects of both environmental and fishing factors on spatio-temporal dynamics of the species composition and abundance of exploited fish assemblages (both target and non-target species). We analyzed a huge data set of 854 hauls over 14 years by mean of the STATICO method in order to highlight key features of the studied system. In the Mauritanian Exclusive Economic Zone, abiotic factors investigated (i.e. SST, Chl a and fishing effort) drove the spatial structure of four main demersal assemblages differently in some specific years according to the area (latitude and depth strata). In further studies on exploited resources, it would be necessary to investigate other groups of fish species (i.e. pelagic), and taxonomic groups (i.e. cephalopods) due to their socio-economic importance in many fisheries. Indeed, several kinds of fisheries (artisanal and industrial fisheries on demersal and pelagic resources) constitute a pole of activities in Mauritania (Hagen, 2001; Zeeberg *et al.*, 2006) and other areas worldwide. These analyses and results may provide to managers, scientist and fishers an important approach to assess the spatial-temporal dynamics of exploited assemblages under different degree of stability or shifting conditions of fishing and environment.

Acknowledgements

We thank the Academic Editor Georges Tserpes and two anonymous Reviewers for their constructive comments on an earlier version of the manuscript. We are grateful to the Mauritanian Institute of Oceanographic Researches and Fisheries (IMROP) and the Department of Cooperation and Cultural Action of the Embassy of France in Mauritania for their support for this study. We also thank all scientists who contributed to field surveys and data collection.

**TROISIEME PARTIE : ETUDE
DISTRIBUTIONNELLE DES ESPECES**

CHAPITRE 5 : Modélisation des distributions empiriques des comptages d'abondance des assemblages d'espèces démersales

Le chapitre précédent nous a permis de décrire les patterns de la stabilité et les changements spatio-temporels des relations entre les paramètres environnement-pêche et l'abondance des assemblages des espèces démersales de la ZEEM par la méthode STATICO. Il en résulte que les trois principaux axes factoriels sont associés à chacun des paramètres environnement-pêche. La classification ascendante hiérarchique sur les coordonnées des variables espèce des trois premiers axes de l'analyse compromis identifie quatre principaux assemblages répartis en un groupe d'assemblages d'espèces côtières de fonds meubles (COA and INZ) et d'un autre groupe d'assemblages d'espèces au large vivant dans de fonds sablo-vaseux et près des affleurements rocheux (EDG and SHE). Les trajectoires entre les paramètres environnement-pêche et les assemblages ne correspondaient pas sur toute la série temporelle analysée. Les variabilités ont été particulièrement observées que pour quelques années et dans certaines zones géographiques de la ZEEM. Dans le chapitre qui va suivre nous aborderons la modélisation des abondances des espèces démersales de la ZEEM dans quatre principaux types d'habitats. Nous comparerons également trois estimateurs des paramètres de la distribution binomiale négative sur ces comptages de 1987-2010.

Article « Traitements des comptages des assemblages faunistiques : application aux poissons démersaux de la ZEEM » :

Article publié dans la revue Environmental and Ecological Statistics DOI 10.1007/s10651-016-0343-1

Résumé

Les données étudiées ici ont été extraites de la base de données décrite précédemment (voir Figure 3.2). Elles consistent en un tableau de comptages à L lignes et C colonnes, où L est le nombre de relevés (chaque relevé étant associé à une position spatio-temporelle) et C est le nombre total d'espèces collectées. Dans les deux autres articles, nous nous intéressons de deux manières différentes à la structure des lignes de ce tableau. Dans celui-ci, nous abordons en complément la structure de ses colonnes, c'est-à-dire la comparaison des espèces via leurs distributions d'abondance. De tels comptages sont fréquemment modélisées par une loi binomiale négative (Bliss and Fisher, 1953; Elliot, 1977; Vaudor *et al.*, 2011), dont les paramètres reflètent les caractéristiques comportementales et démographiques de l'espèce (Kendall, 1948). Cette distribution est très flexible et englobe comme cas limites la distribution en log-séries de Fisher (convenant à des espèces très agrégatives) et la loi de Poisson (correspondant au comportement purement aléatoire). Nous n'insisterons pas dans ce résumé sur les aspects techniques de l'article (comparaison d'estimateurs, robustesse, etc.), mais plutôt sur les points les plus intéressants du point de vue écologique.

Tout d'abord, la structure spatio-temporelle des L relevés pose problème : peut-on admettre que tous les comptages d'une espèce forment un échantillon (des "réplicats") ? Clairement, la réponse est non, étant donné la taille considérable de la ZEEM ! Pour obtenir des "réplicats" crédibles, nous avons subdivisé l'ensemble des L stations en un nombre optimal (quatre) d'habitats, sur la base de leurs caractéristiques physiques. Ce prétraitement a été réalisé au moyen d'une procédure de classification sous contrainte de contigüité.

Un second problème réside dans la nature des nombreux zéros observés : sont-ils aléatoires ou structurels ? La question semblant impossible à trancher, nous avons décidé de les écarter, en ajustant les comptages de chaque espèce dans chaque habitat par une loi binomiale négative tronquée. Mais nous considérerons par la suite que les paramètres estimés sont bien ceux d'une loi binomiale négative standard. En effet, les paramètres de ces deux lois sont les mêmes ; seules les méthodes d'estimation diffèrent. Les comptages d'un grand nombre

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

d'espèces sont trop peu nombreux (probablement à cause de leur rareté) pour qu'un ajustement par une loi quelconque soit envisageable ; elles ont donc été écartées. L'ensemble des résultats obtenus sur les espèces retenues est représenté sur la Figure 5.6 de l'article, qui va servir de base de discussion.

Un grand nombre de mécanismes aboutissent à une loi binomiale négative (éventuellement tronquée) : (Boswell and Patil, 1970) en dénombrent 14 ! Mais ces modèles n'ont pas dans notre cas d'interprétation biologique très riche. Par contre Kendall (Kendall, 1948) a décrit un processus stochastique de croissance de population pour une espèce, qui dépend de sa démographie (reproduction, mortalité, immigration). La loi limite de ce processus est une loi binomiale négative dont les paramètres dépendent explicitement de ces caractéristiques démographiques. Plus précisément, si nous adoptons la paramétrisation de Fisher (Bliss and Fisher, 1953) pour une variable aléatoire X obéissant à la loi $NB(K, \mathfrak{P})$, nous avons:

$$P(X = n) = \frac{\mathfrak{P}^n}{(1+\mathfrak{P})^{n+K}} \binom{K+n-1}{K-1}.$$

Dans le cadre du modèle de Kendall, le premier paramètre de la loi limite, $NB(K, \mathfrak{P})$, est $K = \iota/\rho$ où ι est le taux d'immigration et ρ le taux de reproduction de l'espèce. Si le rapport ρ/μ est "petit", où μ est le taux de mortalité de l'espèce, on peut montrer que:

$$\text{Log}(\mathfrak{P}) \approx -\text{Log}(K) + \text{Log}(\iota/\mu) (R).$$

En observant la Figure 5.6 de l'article, le lecteur constatera que dans chacun des 4 habitats, nous avons deux types d'espèces : un groupe minoritaire d'espèces très agrégatives (avec $\text{Log}(K) < -10$), qui ne suivent pas du tout la relation (R) ci-dessus, et un groupe majoritaire d'espèces peu ou pas du tout agrégatives qui la suivent assez étroitement. En ce qui concerne les espèces de la première catégorie, soit le modèle ne convient pas, soit le rapport ρ/μ est important ; la reproduction l'emporte alors sur la mortalité (pas de risque d'extinction). On peut conjecturer pour chaque espèce de la seconde catégorie que :

- (1) le rapport ρ/μ étant « petit », la mortalité l'emporte sur la reproduction (surpêche ?)
- (2) le terme additif $\text{Log}(\iota/\mu)$ étant presque toujours positif, nous aurons $\iota \geq \mu$ en général .

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

La relation (1) ci-dessus mènerait à l'extinction de l'espèce, mais ce phénomène est tempéré par l'immigration (relation (2)). Finalement la relation générique entre les paramètres démographique serait pour ce groupe : $\iota \geq \mu \geq \rho$. La ressource dépendrait donc beaucoup de l'immigration, en général.

Il est par ailleurs intéressant d'examiner la cohérence des résultats pour les différentes valeurs du paramètre d'agrégation K . Nous distinguerons 3 cas : (a) le cas modérément agrégatif ($\log(K) = -\alpha, \alpha \gg 0$) ; il vient $\iota = \rho/e^\alpha \ll \rho$ et, en tenant compte de (1) ci-dessus, nous avons $\iota \ll \rho \ll \mu$, ce qui est contradictoire avec (2), sauf si le terme additif est négatif (noter que c'est le cas dans les habitats C1 et C2) – ces espèces semblent vouées à l'extinction, (b) le cas intermédiaire, le plus fréquent : ($\log(K) = -\varepsilon$ « petit ») ; alors, $\iota \approx \rho > \mu$, le terme additif étant important (cf. Figure 5.6) ; dans ce cas, la population se maintient, voire augmente et (c) le cas non agrégatif (à la limite : poissonnier), où $\log(K) = \alpha \gg 0$; alors $\iota = \rho \cdot e^\alpha \gg \rho$, ce qui n'est pas incompatible avec la relation générique, mais souligne l'importance cardinale de l'immigration.

En conclusion, ce travail nous a permis, à partir de l'analyse de simples comptages, d'inférer différentes caractéristiques démographiques des espèces recensées. Ces caractéristiques sont susceptibles de déterminer leur avenir (maintien, extinction) dans la ZEEM.

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

5 Fitting the truncated negative binomial distribution to count data. A comparison of estimators, with an application to groundfishes from the Mauritanian Exclusive Economic Zone.

Claude Manté, Saïkou Oumar Kidé, Anne-Francoise Yao, Bastien Mérigot

Claude Manté Aix-Marseille Université, Université du Sud Toulon-Var, CNRS/INSU, IRD, MIO, UM 110, F13288 Marseille Cedex 09, France.

Tel.: (+33) 486 090 631

claude.mante@mio.osupytheas.fr

Saïkou Oumar Kidé Institut Mauritanien de Recherches Océanographiques et des Pêches, Laboratoire de Biologie et Ecologie des Organismes Aquatiques- BP 22 – Nouadhibou – Mauritania.

saienkide@gmail.com

Anne-Francoise Yao-Lafourcade Laboratoire de Mathématiques, Université Blaise Pascal, UMR 6620 - CNRS Campus des Cézeaux, 63171 Aubière Cedex, France.

Anne-Francoise.Yao@math.univ-bpclermont.fr

Bastien Mérigot Université de Montpellier 2, UMR Ecosystèmes Marins Exploités EME (IFREMER, IRD, UM2), Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne, Avenue Jean Monnet – BP 171 – 34203 Sète Cedex – France.

Bastien.Merigot@univ-montp2.fr

Abstract

Modeling empirical distributions of repeated counts with parametric probability distributions is a frequent problem when studying species abundance. One must choose a family of distributions which is flexible enough to take into account very diverse patterns and possess parameters with clear biological/ecological interpretations. The negative binomial distribution fulfills these criteria and was selected for modeling counts of marine fish and invertebrates. This distribution depends on a vector (K, β) of parameters, and ranges from the Poisson distribution (when $K \rightarrow +\infty$) to Fisher's log-series, when $K \rightarrow 0$. Moreover, these parameters have biological/ecological interpretations which are detailed in the literature and in this study. We compared three estimators of K , β and the parameter α of Fisher's log-series, following the work of (Rao, 1971) on a three-parameter unstandardized variant of the negative binomial

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

distribution. We further investigated the coherence underlying parameter values resulting from the different estimators, using both real count data collected in the Mauritanian Exclusive Economic Zone (MEEZ) during the period 1987-2010 and realistic simulations of these data. In the case of the MEEZ, we first built homogeneous lists of counts (replicates), by gathering observations of each species with respect to “typical environments” obtained by clustering the sampled stations. The best estimation of (K, \mathfrak{P}) was generally obtained by Penalized Minimum Hellinger Distance Estimation. Interestingly, the parameters of most of the correctly sampled species seem compatible with the classical birth-and-dead model of population growth with immigration by (Kendall, 1948).

5.1 Introduction

Ecological data frequently consist of two-way $r \times c$ tables of counts, whose rows are associated with surveys (spatial-temporal positions, generally) and columns are associated with species. Roughly speaking, such tables can be analyzed through two different approaches: multivariate methods and modeling the count distributions. The former approach, multivariate methods, are widely used to investigate relationships between community structure (columns) and spatio-temporal variations of the surveys (rows). This is frequently in connection with explanatory environmental variables. The latter approach was applied much earlier in Ecological Statistics and consists in modeling the count distributions of the rows or the columns. Usually the rows of such tables are fitted, because distributions of counts are closely associated with biodiversity (Magurran, 2005) or stochastic abundance models for communities (Watterson, 1974; Diserud, 2001). For example, the log-series (LS) introduced by (Fisher *et al.*, 1943) is standard for evaluating or modeling biodiversity (Watterson, 1974; Taylor *et al.*, 1976; Diserud, 2001; Magurran, 2005). Furthermore, the LS has also been used to model the columns of such tables. For instance, (Williams, 1947) (see also (Bliss and Fisher, 1953)) reported that it fitted well the number of lice per head of prisoners, as well as the number of fleas on rats. (Quenouille, 1949) reported that the number of bacteria in a colony is also well fitted by this series. Notice finally that the LS was obtained by (Fisher *et al.*, 1943) as a limit case of the negative binomial distribution (NBD), which is also classically used for fitting count data (Bliss and Fisher, 1953; Rao, 1962; Vaudor *et al.*, 2011).

(Kendall, 1948) showed that both NBD and LS can be obtained as stable solutions of a single-species population growth process. Thus, estimating the parameters of the distribution of counts of each species (columns) yields information about the dynamics of population growth. Notice that this task could be also tackled from a non-parametric viewpoint, since the collective behavior of wild species can be inferred from the Multivariate Analysis of the empirical distribution function of counts of individuals (Manté *et al.*, 2005). Nonetheless, we maintain that the parametric approach of (Kendall, 1948), with biologically relevant parameters (reproduction rate, immigration rate, mortality, etc.) is more informative for ecologists than a purely exploratory approach.

The outline of this study is as follows. Section 5.2 describes different stochastic mechanisms generating the NBD or its limit case, the LS. Sections 5.3& 5.4 then examine relationships between NBD and LS, in connection with the nice study of (Rao, 1971). Statistical estimation methods designed for these distributions are thoroughly compared. In Section 5.5,

constitution of samples (replicates) and assessment of the estimators, the data are described and analyzed. Finally, the ecological results are commented in Section 5.6, and Section 5.7 is dedicated to conclusion and discussion.

5.2 Biological interpretations of the parameters of the Negative Binomial and Log Series Distributions

The different stochastic mechanisms generating the NBD or its limit case, the LS are described in this section.

5.2.1 NBD and LS: two models for collections

(Boswell and Patil, 1970) provided twelve different mechanisms for generating the NBD, and two mechanisms for generating the Truncated Negative Binomial Distribution (TNBD). Two of these mechanisms appear well adapted for ecological tables of counts. The first mechanism is the well-known Gamma-Poisson model, see subsection 5.2.2. The second mechanism obtains the TNBD as the equilibrium group-size distribution of a system of difference equations (see also (Cohen, 1972)). The LS is afterward obtained as a zero-truncated Poisson mixture, or as a group-size distribution (Boswell and Patil, 1971). These theoretical results explain why the same distributions are well-suited for modeling rows and columns of ecological tables, and why LS is well-suited for fitting a variety of frequency biological series recorded at different taxonomic level (species, genera, family,...) (Williams, 1944).

To our knowledge, (Williams, 1944, 1947, 1952) was the first to notice that *LS* is naturally associated with the grouping of random counts. He distinguished two cases (Williams, 1947), corresponding to rows or columns of our table.

“In a randomized collection of individual insects (as, for example, a number of moths caught in a light trap) which are later classified into species, the catch is randomized on the individuals, and in addition to an increase in the size of the sample will bring in new individuals to species already represented, i.e. new units in old groups.”

“If, on the other hand, collections of rats are made, and the number of fleas on each rat counted, then an increase in the number of rats examined will not add any fleas to the rats already counted, i.e. all the new units will be in new groups. In this case, the sample is randomized by groups.”

Remark 1. We studied data of the second category, where trawls played the part of rats in the second example above. It is worth noting that (Williams, 1947) showed that in this case

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

the first parameter of the $LS(\alpha, x)$ distribution should increase with the total number of counts, denoted β . More precisely, if L similar lists of length β_0 of a common distribution $LS(\alpha_0, x_0)$ are merged we obtain on the one hand $\alpha_0 \approx \frac{f_1}{x_0}$, where f_1 denotes the frequency of counts represented by one individual in any of the L lists, and on the other hand $\alpha \approx \frac{L f_1}{x_0} \approx L \alpha_0 \approx \beta \frac{\alpha_0}{\beta_0}$. Thus, roughly speaking, α should be proportional to the number of merged series or, in other words, is inseparably a measure of sampling redundancy (associated with each species), and of the propensity to clumping of this species. In addition, notice that merging several identical lists of counts (in other words: multiplying this list by some constant) is not such an artificial situation (standardization of the data).

5.2.2 The Gamma-Poisson model

This model is standard for counts associated with ecological surveys (rows) (Fisher *et al.*, 1943; Diserud, 2001). Each random count obeys a Poisson distribution, whose random intensity obeys $\gamma(K, \beta)$. Suppose β has been fixed; then, the more K approaches zero, the more the probability density of $\gamma(K, \beta)$ is concentrated near zero (for instance, its median belongs to $\left[\frac{\max(0, K - \frac{1}{3})}{\beta}, \frac{K}{\beta} \right]$ (Chen and Rubin, 1986)). Thus, the closer K is to zero, the more a sample of $NBD(K, \beta)$ will consist of small integers, and a great number of individuals collected in a survey should be split into a large number of rare species, and fewer common species. That is why $\frac{1}{K}$ is sometimes considered as an index of diversity or of aggregation (Fisher *et al.*, 1943; Elliot, 1977; Taylor *et al.*, 1979), depending on the context, and K is considered as an intrinsic parameter (Rao, 1971), with a biological meaning (this point of view has been contested by (Taylor *et al.*, 1979)).

As for β , (Rao, 1971) considered that increasing by a multiplying factor $a > 0$ the probability of a fish being caught increases the same way β , since $a \gamma(K, \beta) \sim \gamma(K, a \beta)$. Thus, “the parameter β depends on the efficiency of the trap” (the trawl). This fact was already mentioned by (Fisher *et al.*, 1943) and (Anscombe, 1950), who underscored that the “efficiency of the trap” must include time of exposure (standardization of the data).

In conclusion, according to this model, K is an **intrinsic** biological characteristic of the organism of interest; since β is related to the efficiency of the trap for catching the species considered, it is **intrinsic** too.

5.2.3 A population growth model for a single species

(Kendall, 1948) described a birth-and-dead model of population growth with immigration, starting with no individual at time $-T$ (large) and leading to a negative binomial distribution of the population size at each time $t \geq T$. The first parameter of this distribution is $K = \frac{\iota}{\rho}$, where ι the immigration incidence is and ρ is the reproductive power of the species (by binary fission). Consequently, $K \approx 0$ when the immigration is negligible, or when the reproduction power is important; of course, the last condition brings to mind aggregation.

The second parameter is, at time t , $\mathfrak{P}_t := \frac{\rho(\exp(t(\rho-\mu))-1)}{\rho-\mu}$, where μ denotes the mortality incidence of the species. The variations of \mathfrak{P}_t depends on the ratio $\frac{\rho}{\mu}$; if $\frac{\rho}{\mu} > 1$, \mathfrak{P}_t grows exponentially, as well as the population size. If $\frac{\rho}{\mu} < 1$, \mathfrak{P}_t is again a growing function of t , but $t \rightarrow +\infty \lim \mathfrak{P}_t = \frac{\rho}{\mu-\rho} > \frac{\rho}{\mu}$. As a consequence, if $\mu \gg \rho$ (in case of overfishing, for instance), $t \rightarrow +\infty \lim \mathfrak{P}_t \approx \frac{\rho}{\mu}$ should be small, and we should have for such a species e of parameters (K_e, \mathfrak{P}_e) :

$$\log(\mathfrak{P}_e) \approx -\log(K_e) + \log\left(\frac{\iota_e}{\mu_e}\right). \quad (1)$$

According to this model, K is yet an **intrinsic** biological characteristic of the organisms of interest, but \mathfrak{P} asymptotically results simultaneously from an **intrinsic** property of the species (its reproductive power) and from **mixed** (intrinsic/extrinsic) factors: immigration and mortality, which can simultaneously depend on the species and on the environment.

5.3 From NBD to ULSD: the three-parameter model of Rao

(Fisher *et al.*, 1943) fitted observed frequency of species by LS, which depends on the parameters α and x , which are estimated by solving the equations:

$$\begin{aligned} S &= -\alpha \log(1-x) \\ N &= \frac{\alpha x}{(1-x)} \end{aligned} \quad (2)$$

where S denotes the observed number of species and N the total number of individuals. Fisher derived this equation from the expression of the density of the NBD:

$$P(NBD(K, \mathfrak{P}) = n) = \frac{\mathfrak{P}^n}{(1+\mathfrak{P})^{n+K}} \binom{K+n-1}{K-1} \quad (3)$$

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

where $K > 0$ and $\mathfrak{P} > 0$ (a number of other parametrizations are classically used (Bliss and Fisher, 1953; Boswell and Patil, 1970; Vaudor *et al.*, 2011). Defining $x := \frac{\mathfrak{P}}{1+\mathfrak{P}}$ and letting K converge towards zero, (Fisher *et al.*, 1943) found that the expected number of species with $n > 0$ individuals should be $\frac{\alpha}{n} x^n$. Thus, actually, the LS “is not a probability distribution, but a model for means” (Watterson, 1974): it is in fact an unstandardized distribution, denoted ULSD by (Rao, 1971).

Remark 2. Other authors (Quenouille, 1949; Boswell and Patil, 1971; Taylor *et al.*, 1976) considered instead the normalized series (LSD), which depends only on x , since in this case $\alpha = -1/\ln(1-x)$ is not to be estimated.

(Rao, 1971) noted that Fisher’s demonstration was not correct (see also (Boswell and Patil, 1971)) and proved that, if a vector of counts of length β results from the Gamma-Poisson model, then:

$$E(f_r) = \alpha \frac{\mathfrak{P}^r}{(1+\mathfrak{P})^{r+K}} \binom{K+r-1}{K-1} \quad (4)$$

where f_r denotes the frequency of counts represented by $r \geq 1$ individuals and $\alpha = K\beta$. Thus, the distribution of average frequencies would be that of an **unstandardized zero-truncated** distribution, named UNBD(K, \mathfrak{P}, α) by (Rao, 1971). Afterward, under the conditions

$$\begin{aligned} (\beta, K) &\rightarrow (\infty, 0) \\ \beta K &= \alpha \end{aligned} \quad (5)$$

he obtained the $\text{ULSD}(\alpha, x)$.

To estimate the parameters of $\text{UNBD}(K, \mathfrak{P}, \alpha)$, (Rao, 1971) proposed a pseudo-maximum likelihood method, whose system of equations is:

$$\begin{aligned} S &= \sum_{r=1}^{\mathcal{R}} f_r = \alpha \frac{1 - ((1+\mathfrak{P})^{-K})}{K} \\ N &= \sum_{r=1}^{\mathcal{R}} r f_r = \alpha \mathfrak{P} = \alpha \frac{x}{1-x} \\ \sum_{r=1}^{\mathcal{R}} f_r \sum_{i=1}^{r-1} \frac{1}{K+i} &= \alpha \log(1+\mathfrak{P}) \frac{1 - ((1+\mathfrak{P})^{-K})}{K} \\ &+ \frac{\alpha}{K^2} (-1 + (1+\mathfrak{P})^{-K} (1 + K \log(1+\mathfrak{P}))) \end{aligned} \quad (6)$$

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

where \mathcal{R} is the largest observed count. Notice that the second equation of systems (6) and (2) are identical and that $K \rightarrow 0 \lim \alpha \frac{1 - ((1+\beta)^{-K})}{K} = \alpha \log(1 + \beta) = -\alpha \log(1 - x)$. Thus, when K is small enough, one should not discern much differences between fitting a vector of counts by the zero-truncated distributions $TNBD(K, \beta)$, $UNBD(K, \beta, \alpha)$ or $ULSD(\alpha, \frac{\beta}{1+\beta})$. It is interesting to compare issues from these models, since

- two different methods can be used for estimating K : the MLE for TBND (Wyshak, 1974), and the system (6) for UNBD

- there are three different ways to estimate β since it is a parameter common to all the distributions: systems (6) or (2), and MLE for TBND

- two methods exist for estimating α , by solving either (6) or (2); but notice that a common value of this parameter cannot be expected when conditions (5) are not fulfilled (approximately, at least). Consequently, it is worth investigating whether or not the Williams-Rao's condition $\alpha \approx K\beta$ is actually fulfilled by the data (real, or simulated).

5.4 A robust estimator of (K, β)

It is well known that MLE suffers from several weaknesses. It can be biased, neither its uniqueness nor its existence is guaranteed and it is not robust in general, because its influence function at the model is sensitive to outliers or aberrant data (Simpson, 1987; Basu *et al.*, 2011). In addition, its computational cost can be excessive: (Bliss and Fisher, 1953), for instance, claimed that MLE of the parameters of $NBD(K, \beta)$, is “practicable and rapid when the largest observation does not exceed 20 or 30” (this weakness has mostly disappeared now; nevertheless, see Section 5.3).

Estimating the $ULSD(\alpha, x)$ parameters did not cause any problem since equation (2) is quite easy to solve numerically. However, we encountered a number of convergence issues when fitting $TNBD(K, \beta)$ or $UNBD(K, \beta, \alpha)$ with MLE or pseudo-MLE, like (Vaudor *et al.*, 2011) or (Anscombe, 1950). Consequently, we turned ourselves to another method: the Minimum Hellinger Distance Estimator (MHDE).

5.4.1 The robustness of Minimum Distance Estimators

In the seventies, (Beran, 1977) established the consistency and asymptotic efficiency of MHDE for absolutely continuous distributions, as well as its minimax robustness. Ten years later, (Simpson, 1987) proved that it has similar desirable properties (asymptotic normality and

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

high breakdown point) for probabilities supported by \mathbb{N} , like NBD or LSD. More recently, (Basu *et al.*, 2011) extended Minimum Distance Estimation to a large family of statistical disparities including the Hellinger distance. They proved (Basu *et al.*, 2011) that Minimum Distance Estimators have the same influence function at the model as MLE (consequently, all of them are first-order efficient). To compare first-order efficient estimators, (Rao, 1962) introduced second-order efficiency and proved that in the case of multinomial distributions, the MLE is second-order efficient, contrarily to several classical estimation methods (minimum chi-square, minimum discrepancy, minimum Kullback-Leibler divergence, and MHDE). Among these alternative methods, the MHDE was the best one (Rao, 1962). Nevertheless, as pointed out by (Mandal and Basu, 2013), the bias of Minimum Distance Estimators is generally greater than the one of MLE. That is why these authors, to keep the robustness and decrease the bias of such estimators, introduced some penalization on the “inliers” (cells with less data than expected under the model). Anyway, there is indeed no unbiased estimator for the parameters of NBD (Wang, 1996), and the unicity of the MHDE is not guaranteed.

5.4.2 The estimator

Let \mathcal{R} be the largest observation in a vector of zero-truncated counts, and $p = \{p_1, \dots, p_{\mathcal{R}}\}$ be the associated proportions. Denoting

$$\Pi_{(K,\mathfrak{P})}(r) := \frac{P(NBD(K, \mathfrak{P}) = r)}{1 - \frac{1}{(1 + \mathfrak{P})^K}}$$

the probability density associated with the TNBD, we can define the Hellinger distance between the probabilities p and $TNBD(K, \mathfrak{P})$:

$$d_H(p, TNBD(K, \mathfrak{P})) := \sqrt{\sum_{r=1}^{\mathcal{R}} \left(\sqrt{p_r} - \sqrt{\Pi_{(K,\mathfrak{P})}(r)} \right)^2 + \sum_{r>\mathcal{R}} \Pi_{(K,\mathfrak{P})}(r)} \quad (7)$$

To neutralize the influence of empty cells on d_H (see the right part of Formula 7), a (twice, squared) penalized form of d_H has been introduced (Basu *et al.*, 2011):

$$PHD_h(p, f_\theta) := 2 \sum_{r:p_r > 0} \left(\sqrt{p_r} - \sqrt{f_\theta(r)} \right)^2 + h \sum_{r:p_r = 0} f_\theta(r) \quad (8)$$

where h is positive and f_θ is a probability distribution belonging to some given family of probabilities supported by \mathbb{N} . We adopted the default value recommended by these authors: $h = 1$.

5.5 The MEEZ Data analysis

5.5.1 Data description

The Mauritanian coast, situated on the Atlantic side of the northwestern African continent, embeds a wide, long continental shelf of about 750 km and 36000 km² (see Figure 5.1) with an Exclusive Economic Zone (MEEZ) of 230000 km². The study area extends 16°05 N in the South with the border of Senegal and up to 20°36 N in the North with the Western Sahara area. This study focuses on the analysis of abundance of fish and invertebrates data collected during annual scientific trawl surveys performed by oceanographic vessels, N'Diago until 1996 and with Al Awam since 1997 to now on the continental shelf (< 200 m depth). These IMROP (Institut Mauritanien de Recherches Océanographiques et des Pêches) vessels have similar performances. The sampling strategy and the observation protocol remained the same during the 24 years of the study. The sampling method consists in a random stratified sampling design (Bergerard *et al.*, 1983; Domain, 1986)).

We analyzed 48 demersal fish surveys taking account the number of those stations where trawling is more than or equal to 60 hauls, a total of 4589 stations are retained. These surveys were conducted between 1987 to 2010 and covered the entire Mauritanian continental shelf (see Figure 5.1). Trawling speed varied between 2.5 and 3.95 knots and fishing duration ranged from 15 to 40 minutes. All the species (fish and invertebrate) captured in a given station were identified, counted and then recorded in the database. Abundance data were standardized per half an hour of trawling in order to adjust variability in trawling duration. In addition, each station has been characterized by supplementary environmental variables: bathymetry, sedimentary type of the substrate, latitude and longitude.

Groundfish assemblages properly sampled in the MEEZ were composed of 543 species, belonging to 322 genera and 176 families.

The set of counts associated with each species sampled in the MEEZ consist of a mass of spatio-temporal observations. Because the spatial distribution of groundfish species is strongly influenced by the physical environment (Gaertner *et al.*, 1999; Lamouroux *et al.*, 1999; Johnson *et al.*, 2013), we split each one of these sets into an appropriate number of subsets (replicates), associated with homogeneous physical conditions (typical habitats). Then, for each species in each typical habitat, we estimated from these replicates the parameters of the distributions TNBD(K, β), UNBD(K, β, α) and ULSD $\left(\alpha, \frac{\beta}{1+\beta}\right)$. Afterwards, we compared the estimators and determined the best one.

5.5.2 Constituting habitats and replicates

The sampled stations were distributed in a vast zone of various geographical, bathymetric and sedimentary characteristics. We established a typology of trawl stations according to their bathymetry (denoted B) and sedimentary (denoted S) nature, defining **typical habitats**.

More specifically, each station was associated with a vector (i, j, B, S) , whose two first coordinates are longitude and latitude. We underscored that to any sampled position (i, j) is associated a whole set $\omega_{(i,j)}$ (of size $N_{(i,j)}$) of environmental characteristics vectors, corresponding to all the stations sampled in places confounded with (i, j) , because of lack of precision in the position of boats:

$$\omega_{(i,j)} := \left\{ \left(B_{m_{(i,j)}}, S_{m_{(i,j)}} \right) : 1 \leq m_{(i,j)} \leq N_{(i,j)} \right\}.$$

Consequently, classical methods designed for spatial data (kriging, thin-plate splines, regression, etc.) cannot be used. We instead consider that we face a continuous random field of probability distributions, associating to each position (x, y) a probability distribution $\Omega_{(x,y)}$ such that $\omega_{(i,j)}$ is a sample of $\Omega_{(i,j)}$. Thus, to any position (i, j) is associated a probability density describing the local distribution of environmental characteristics. Our problem consisted in classifying such functions under contiguity constraints. (Dabo-Niang *et al.*, 2010) proposed a method for clustering such data, which was adapted for our purpose. In short, it consists in

1. choosing a distance $\Delta(P, Q)$ between probabilities: we chose the discrepancy metric (Gibbs and Su, 2002):

$$\Delta(P, Q) = b \subseteq \mathcal{D} \sup |f_P(b) - f_Q(b)|,$$

2. where f_P and f_Q denote associated density estimates and b is some closed ball of the domain of variation \mathcal{D} of the environmental characteristics
3. estimating the spatial density $\mathcal{S}(x, y)$ of environmental characteristics in the neighborhood of (x, y) , through a kernel method (Dabo-Niang *et al.*, 2014)
4. detecting the set $\{\Omega_m, 1 \leq m \leq M\}$ of **functional modes** of $\mathcal{S}(x, y)$ (see (Ferraty and Vieu, 2006; Dabo-Niang *et al.*, 2007), or (Gasser *et al.*, 1998)); the number M of modes is determined by successive splittings, until the obtained group can be considered as homogeneous enough (Dabo-Niang *et al.*, 2007, 2014)
5. building a partition of the stations by assigning the station (i, j) to the m^{th} class if $\Delta(\Omega_m, \omega_{(i,j)})$ is minimal.

For further details of this method, see (Dabo-Niang *et al.*, 2010, 2014).

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

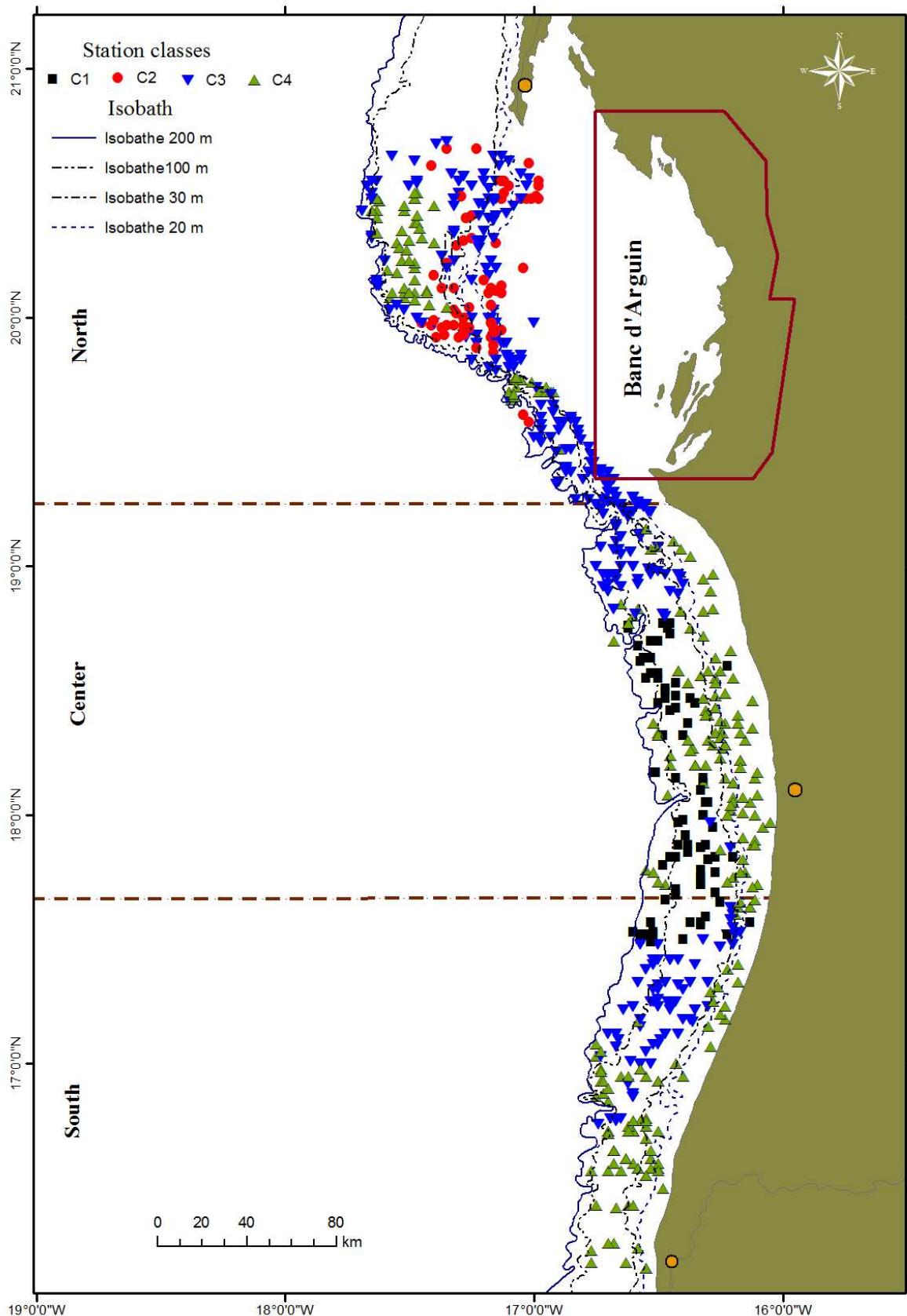


Figure 5-1: Map of trawl stations in four different station classes identified by a clustering method based on environmental variables: bathymetry, sedimentary types and geographic positions.

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

It was found that the optimal number of modes (or classes) for the MEEZ data was $M = 4$. The obtained typology of stations is represented on Figure 5.1. Then, for each species and each habitat, a list of counts was constituted. We assumed that such lists consisted of replicates sampled in similar environmental conditions.

The next section focuses on the “test habitat” C4: it is a sandy or sandy-muddy habitat, with depth lower than 100 m. This is a zone of seasonal upwelling, while C2 is situated in a zone of permanent upwelling and neither C1 nor C3 are affected by this important phenomenon. More precisely, C4 is under the influence of two ocean currents; these currents and the profile of the continental shelf trigger an important seasonal upwelling phenomenon, from December to March. These water masses (less saline and nutrient poor) result from the intensification of the Guinea current in the Cap Blanc area. Consequently, C4 is a high plankton productivity area, supporting a large variety of fish communities, comprising many commercial species that sustain fishing activities.

5.5.3 Comparing the estimators (counts from C4)

A great number of species (541) were found in this habitat, but many of them were rarely observed. More precisely, 240 species were observed less than six times (in other words, their number of counts was $\beta \leq 5$), and discarded from subsequent analysis. But, extremely abundant species cause problems too! Suppose for instance that for some species the maximum observed count was $\mathcal{R} = 9\,5211$ (a real case). Then, solving the system (6) or minimizing (8) is practically impossible (excessive time and memory consumption). While (Bliss and Fisher, 1953) recommended that \mathcal{R} should be less than 30, we fixed 3000 as a maximum. Thus, in the estimation steps of TNBD we used, for extremely abundant species, truncated count vectors of length $\underline{\mathcal{R}} \leq \min(3000, \mathcal{R})$, while the genuine value \mathcal{R} could be kept for evaluating goodness of fit. Among the 301 species kept in C4, 46 species were extremely numerous, and we fitted their truncated counts.

We then compared the results obtained on this habitat with four estimators:

1. the classical estimator for the parameters of ULSD(α, x) (Fisher *et al.*, 1943)
2. the classical MLE for the parameters of TNBD(K, β) (Wyshak, 1974)
3. the pseudo – MLE for UNBD(K, β, α) (Rao, 1971)
4. the MHDE for TNBD(K, β), obtained by globally minimizing the PHD_h (8), with $h = 1$ and $f_0 := \Pi_{(K, \beta)}$.

5.5.3.1 A global insight: goodness of fit statistics per estimator

The quality of fit was evaluated by the truncated Hellinger distance:

$$[0,1] \ni d_H^T(p, f_\theta) := \frac{1}{\sqrt{2}} \sqrt{\sum_{r=1}^R \left(\sqrt{p_r} - \sqrt{f_\theta^R(r)} \right)^2} \quad (9)$$

where $f_\theta^R(r) := \frac{f_\theta(r)}{1-f_\theta(0)-\sum_{r>R} f_\theta(r)}$ (same notations as in Sect. 5.4). To each one of the 301 retained species, e (say), are associated four goodness of fit criteria: $d_H^T(p^e, \Pi_{(K,\mathfrak{P})_{MLE}}^e)$, $d_H^T(p^e, \Pi_{(K,\mathfrak{P},\alpha)_{Rao}}^e)$, $d_H^T(p^e, \Pi_{(K,\mathfrak{P})_{PHD_h}}^e)$ and $d_H^T(p^e, \Pi_{(\alpha,x)_{ULSD}}^e)$. We plotted kernel density estimates of these criteria (sample size=301) on Fig. 5.2; the goodness of fit of the MLE for TNBD and UNBD are nearly indistinguishable (this point is examined in more details hereunder), while ULSD is slightly better and the PHD_h for TNBD is the best. More precisely, the best estimator was PHD_h for TNBD (260 species), followed by ULSD (32 species), MLE for TNBD (4 species) and pseudo-MLE for UNBD (5 species).

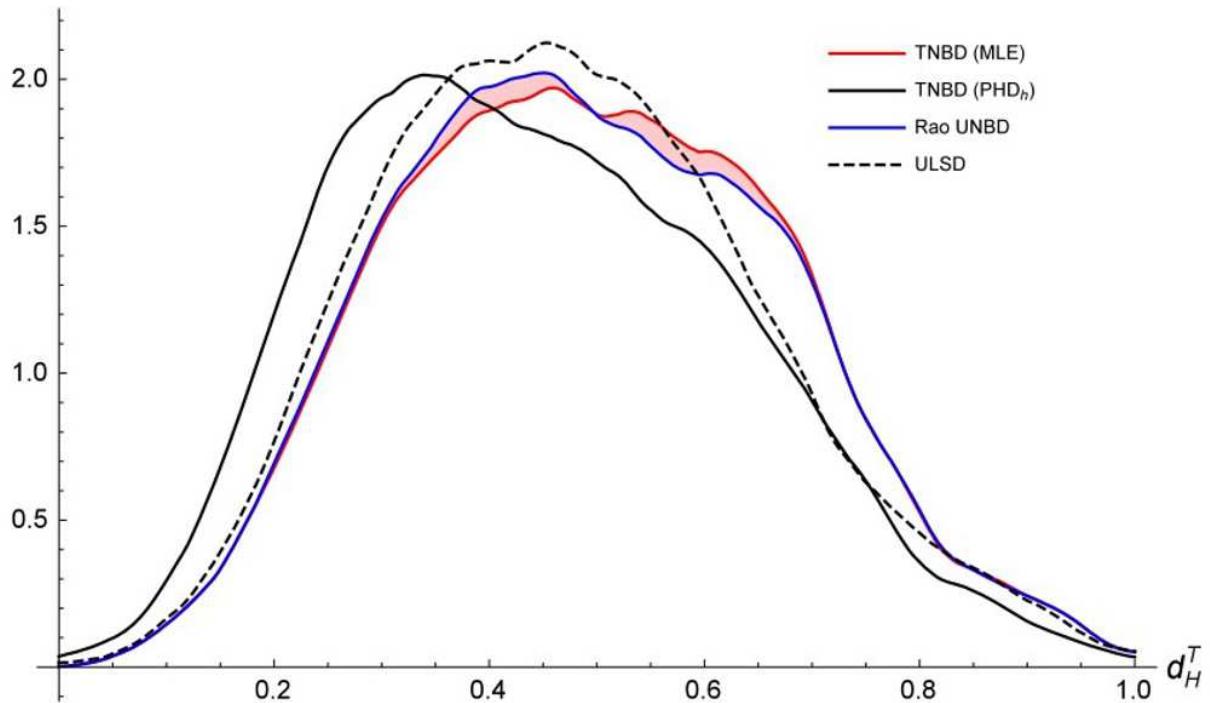


Figure 5-2: Kernel density estimates of the four goodness of fit criteria

5.5.3.2 Coherency of estimations of (K, β) obtained from MLE or pseudo-MLE

MLE and pseudo-MLE are associated with very different models since the pseudo-MLE, like the LS, is “a model for means” (Watterson, 1974). There were only negligible differences when using either the MLE or pseudo-MLE, see Figure 5.3. The estimations of both of the parameters of the TNBD are plotted therein. The figure shows that, for most of the species, both estimations are coherent with each other. Generally, $K_{MLE} \leq K_{Rao}$ while $\beta_{MLE} \geq \beta_{Rao}$. More specifically, 262 species (87% of the species) were such that $|K_{MLE} - K_{Rao}| < 10^{-4}$; in these cases $|\beta_{MLE} - \beta_{Rao}|$ was also very small. In conclusion, these estimators were quite coherent with each other while the pseudo-MLE method had the added benefit of also providing an estimation for α . Consequently, we considered that the original MLE method was useless for our purpose and dropped it.

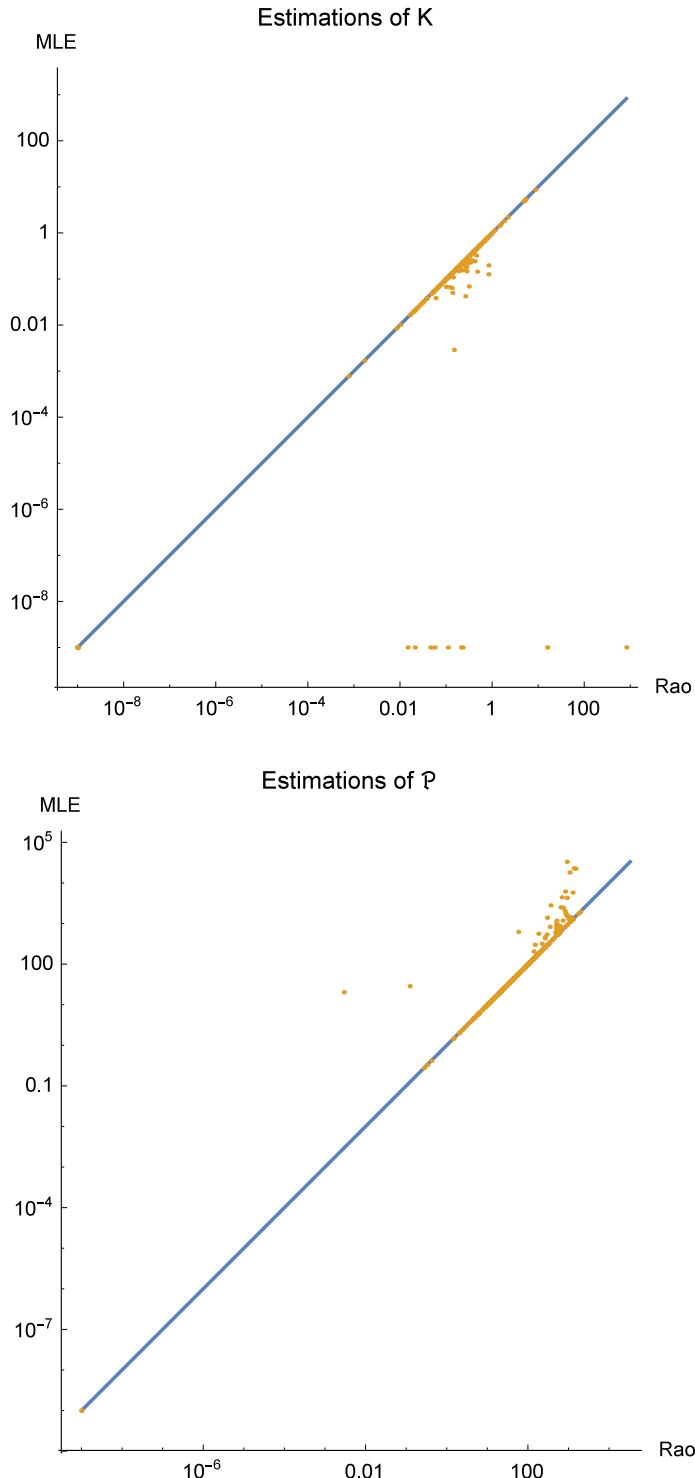


Figure 5-3: Simultaneous log-log plots of K and \mathfrak{P} (MLE and Rao's methods).

5.5.3.3 Coherency of estimations of (K, \mathfrak{P}) obtained from pseudo-MLE or PHD_h

Figure 5.4 shows that the results were very different from the previous ones: generally, $K_{PHD_h} > K_{Rao}$ and $\mathfrak{P}_{PHD_h} < \mathfrak{P}_{Rao}$. Moreover, the upper panel of this figure shows that the

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

PHD_h seems free from convergence problems: there are a number of points on the vertical axis corresponding to “pathological” species, whose pseudo-MLE converged towards negative (or complex) values of K_{Rao} ; in such cases, we arbitrarily fixed $K_{\text{Rao}} = 10^{-6}$. The reader can see on this panel that a number of these aberrant values indeed correspond to acceptable values of K_{PHD_h} .

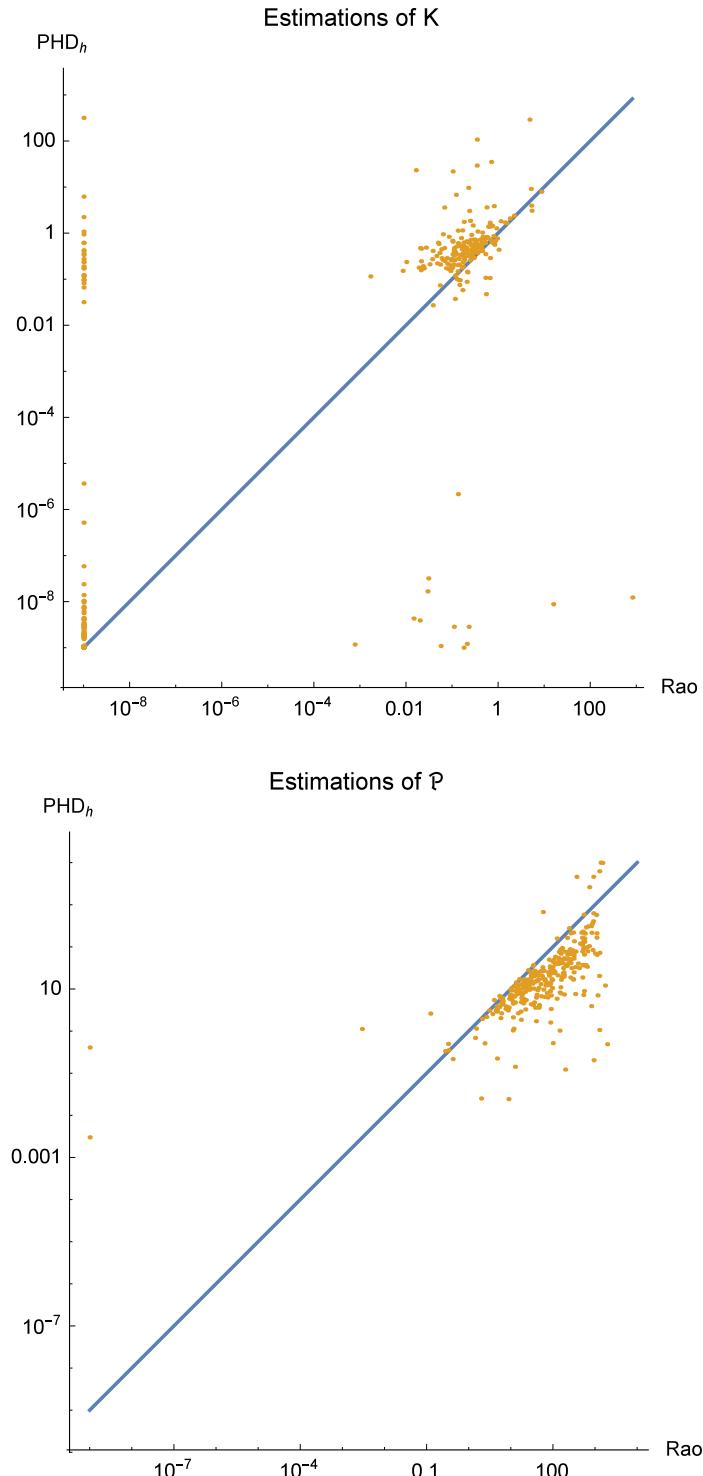


Figure 5-4: Simultaneous log-log plots of K and \mathfrak{P} (PHD_h and Rao’s methods).

5.5.3.4 Checking the Williams-Rao's condition: $\alpha = K\beta$

Notice that this equality is implicit in equation (4), but that it is not a constraint in the root finding of the pseudo-MLE system (6). Consequently, the relationship $\alpha \approx K\beta$ must be considered as a sign of consistency of the estimation of $(K, \mathfrak{P}, \alpha)$.

We investigated whether this condition is at least approximately fulfilled by the *C4* data, i.e. whether the hypothesis $\alpha - K\beta \approx 0$ (see Sections 5.2.1 & 5.3) is in general not clearly unacceptable. Remember that α can be estimated from both the systems (2) and (6), while (K, \mathfrak{P}) can be estimated either from the system (6) or (see Section 5.3.3) by minimizing the PHD_h given by Formula (8). Here we faced an additional estimation task: because of the dubious nature (stochastic or structural) of the collected zeros, the true value of β is unknown, while we only know the number β^+ of strictly positive counts. Then, it is classical to estimate β by:

$$\beta^{(K, \mathfrak{P})} := \frac{\beta^+}{\left(1 - 1/(1 + \widehat{\mathfrak{P}})^K\right)}$$

where $(\widehat{K}, \widehat{\mathfrak{P}})$ is an estimation of the TNBD parameters, obtained either from pseudo-MLE or PHD_h . The simulations carried on in Appendix 2 (Annexe III) show that both these estimators give similar results, excepted in the considered “aggregative” case ($K = 10^{-4}$), where none of them estimated β well.

For about 34% of the species from the MEEZ, the estimate $\beta_{Rao}^{(K, \mathfrak{P})}$ of β was much greater than the total number of hauls; in the case of $\beta_{\text{PHD}_h}^{(K, \mathfrak{P})}$, this happened for 26% of the species. Probably, these species were very aggregative ones, whose counts could not be fitted from any sample of reasonable size (see Appendix 2 in Annexe III). We displayed on Figure 5.5 the results associated with all the estimations of α , β and (K, \mathfrak{P}) obtained from the MEEZ data. On this figure, we can see that $|\alpha - K\beta|$ was generally moderate, but was very small only when the parameters were estimated by pseudo-MLE.

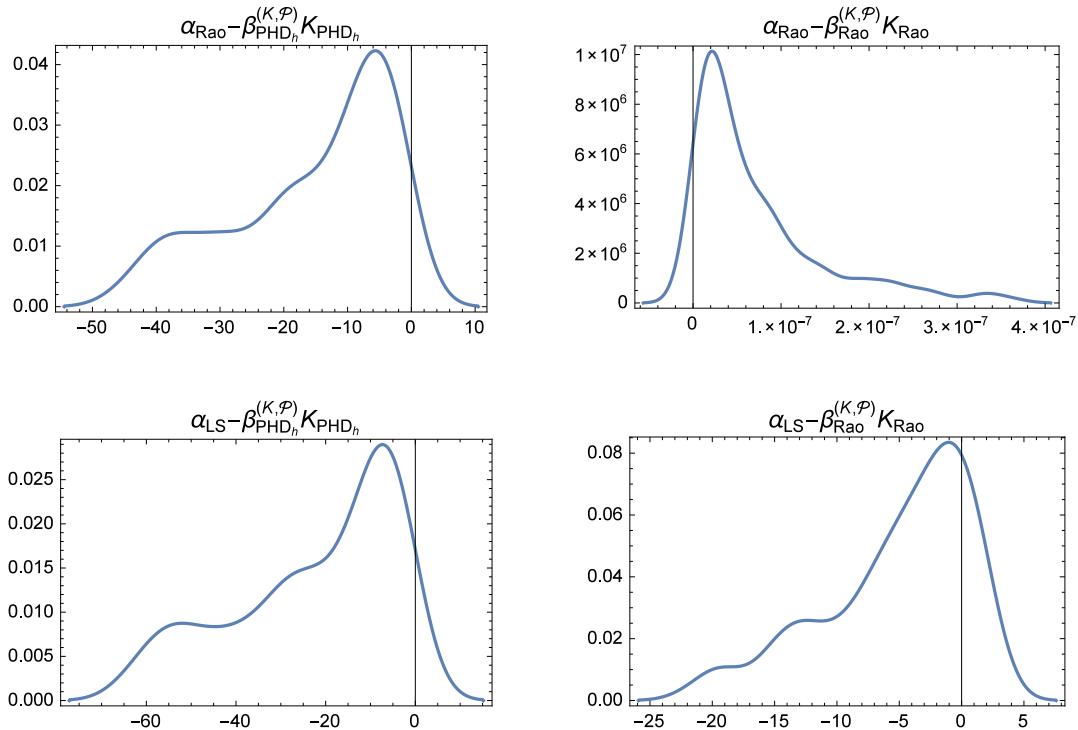


Figure 5-5: Empirical verification of Williams-Rao’s condition for the *MEEZ* data (20% of upper and 20% of lower values discarded).

5.6 Ecological results

A selection of “negative binomial species” found in the *MEEZ* are represented in Figure 5.6. These species were such that they were better fitted by some $\text{TNBD}(K, \mathfrak{P})_{\text{Best}}$ (the best of the three estimators, according to criterion (9)) than by $\text{ULSD}(\alpha, x)$. Since the counts of a number of species might not be correctly fitted by any standard distribution, we imposed the additional constraint:

$$d_H^T(p^e, \Pi_{(K, \mathfrak{P})_{\text{Best}}}^e) \leq 0.53$$

determined from a Monte Carlo experiment detailed in Appendix 1 (Annexe III). In other words, the species e is displayed in some panel of Figure 5.6 if its counts in the corresponding habitat were better fitted by TNBD than by ULSD, and if the goodness-of-fit was satisfactory. 84 species in C1, 67 in C2, 193 in C3 and 193 in C4 were retained in this way. The C3 and C4 habitats shared about 68% of the selected species, while 42 species were common to the four habitats.

It is interesting to examine the relationships between K and \mathfrak{P} , in connection with considerations in Section 5.2. If the right model for the data is the classical Gamma-Poisson

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

one, the estimated parameters could be independent. On the contrary, if the right model is Kendall's one, the relationship (1) between the parameters could hold. Finally, in the case of the group-size model, the parameters K and β would also be interrelated (Boswell and Patil, 1970, 1971), but the relationship would depend on unknown (social) groups and individual factors. Such models proved their efficiency for modeling primate social dynamics (Cohen, 1972), but are they well-suited for fish populations?

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

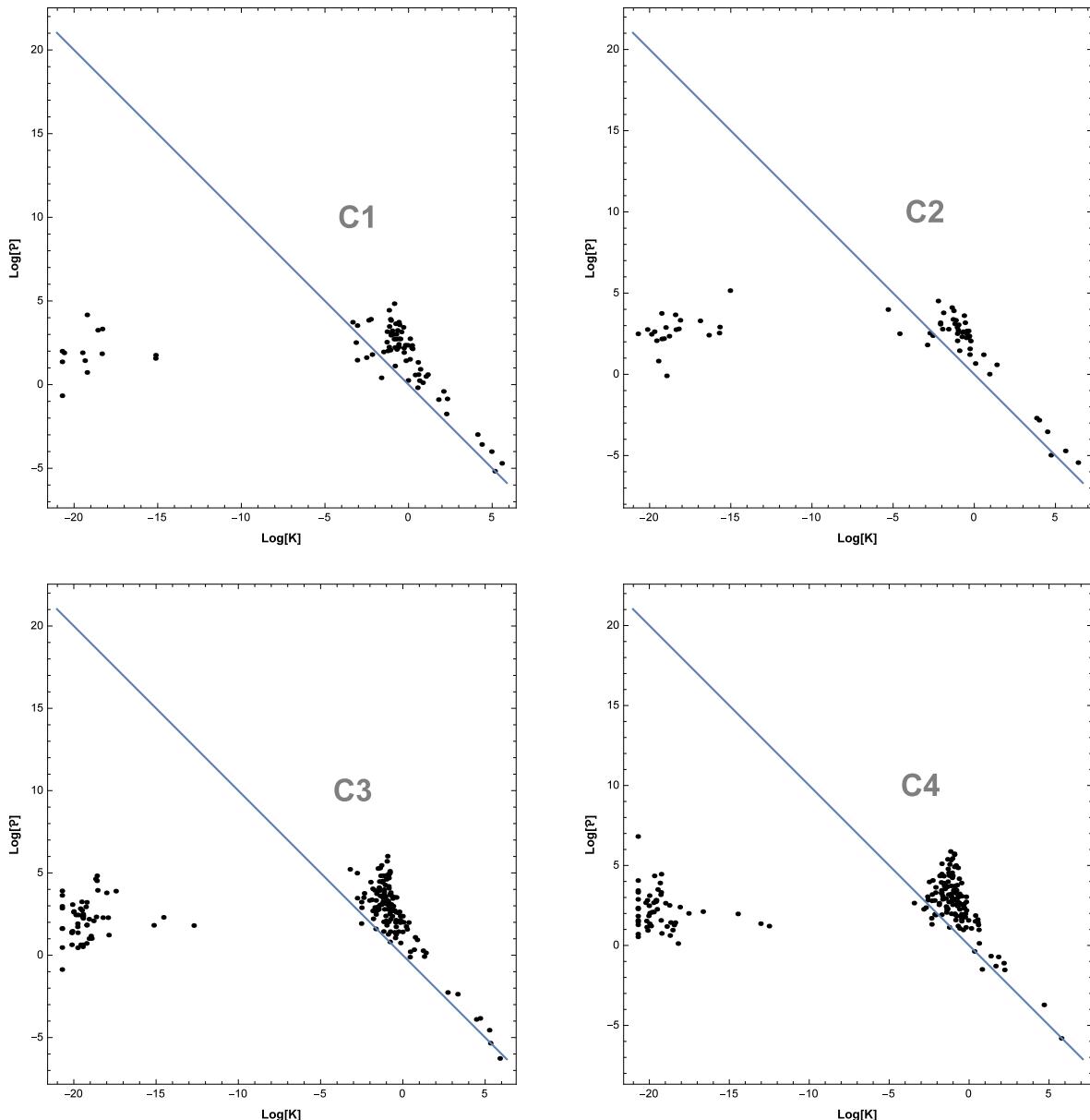


Figure 5-6: Parameters of the species satisfactorily fitted by TNBD

On Figure 5.6, we superimposed to these estimations the line $\text{Log}(\mathfrak{P}_e) = -\text{Log}(K_e)$ corresponding to Kendall's model (see Section 5.2.3) with $\iota_e \approx \mu_e$. It is noteworthy that most of the retained species seem compatible with this model, with (in general) a positive additional term $\text{Log}\left(\frac{\iota_e}{\mu_e}\right)$ - see Formula (1). Notice also that in the setting of Kendall's model, $\text{Log}(K_e) \leq 0 \Leftrightarrow K_e = \frac{\iota_e}{\mu_e} \leq 1$. Thus, for most of the displayed species, the mortality rate should slightly exceed the immigration rate. In all the habitats, most of the selected species compatible with the Kendall's model were such that $\iota_e \approx \mu_e$, but few species were such that $\mathfrak{P} < 1$, i.e. $\mu \gg \rho$. In each panel there is also a minority of aggregative species discordant with Kendall's model, associated with values of K smaller than e^{-10} .

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

Finally, the counts of very few species were better fitted and well represented by the ULSD: 13 species in C1, 6 in C2, 16 in C3 and 20 in C4.

5.7 Conclusion - Discussion

We investigated the performance and coherence of three statistical models for overdispersed positive counts: the truncated negative binomial distribution TNBD(K, β), the three-parameter variant UNBD(K, β, α) of (Rao, 1971) and the Fisher's log-series. We presented the results for one of the test habitats (C4), because similar results were obtained for all of the other habitats (C1, C2 and C3). Overall, the analysis of the MEEZ data showed that:

1. the Maximum Likelihood estimations of (K, β) for TNBD and UNBD were very close to each other
2. the estimators performed equally well when processing both real and simulated count data
3. the Williams-Rao's condition: $\beta K = \alpha$ was roughly fulfilled by most species
4. the penalized minimum Hellinger distance estimator of (K, β) for TNBD generally outperformed the other ones.

Satisfactory parameter estimates were obtained for less than half of the 543 species sampled. The reason being the rarity of most species; a general and problematic phenomenon: see (Kunin and Gaston, 1997; Manté *et al.*, 2003, 2005). Parameterized species could be split into two categories. The first category comprised very aggregative NB species, such that $K \approx 0$, as well as species obeying a Log-series distribution. The second category consisted of (more commonly found) moderately aggregative species, obeying some distribution TNBD(K, β): $K \gg 0$. It is worth noting that the behavior of these moderately aggregative species seemed consistent with that of the population growth model of (Kendall, 1948). Rather surprisingly, no species obeyed the Poisson distribution, i.e. was indifferent to the presence of fellow creatures.

We focused here on truncated negative binomial Distributions essentially because log-series are supported by strictly positive integers, and because many important references (Kendall, 1948)(Fisher *et al.*, 1943; Williams, 1944; Rao, 1971) only considered such counts. Furthermore, it is well known that the status of observed zeros is ambiguous in ecological surveys: are they stochastic, or structural? Zero-inflated models were designed for answering this question; according to some authors (Lewin *et al.*, 2010) they clearly outperform classical models, while other authors do not support them (Warton, 2005). Vaudor (Vaudor *et al.*, 2011) compared a number of models for counts, and selected the zero-inflated *NBD* model for only

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

1% of the samples! Another way to deal with extra zeros is the hurdle model, consisting in modeling the zeros by a separate process. O'Neill et Faddy (O'Neill and Faddy, 2003) processed recreational catch data this way, where the number of extra zeros (no fishing) largely depends on various events (holidays, bad weather, ability of fishers, etc.) which have nothing to do with the presence of fish. We agree with (Vaudor *et al.*, 2011) and think that this model is ill-suited for scientific systematic catches. Indeed, the motivation to fit truncated counts and gather data according to habitats was to avoid the unsolvable problem of zeros. Indeed, if a habitat is ill suited for a species, one should not find it frequently in this habitat. Since species, which were observed less than 6 times, were excluded from subsequent analysis, we should not observe mixtures of stochastic and structural zeros. In addition, notice that in generic cases (see Appendix 2 in Annexe III), the number of (possible) structural zeros can be satisfactorily estimated by $\beta^{(R,\emptyset)} - \beta^+$ while, in the case of aggregative species, the number of stochastic zeros could be really much bigger than the number of hauls (this could be named “zero-deflation”)! In the latter case, how could we determine the nature of some zero? For instance, suppose a theoretical “aggregative species” was found six times (the minimum to be taken into account in the study). With $(K, \emptyset) = (0.0001, 14.43)$, we should then have theoretically $\beta \approx \frac{6}{K \ln(1+\emptyset)} > 21 \times 10^3$, while the total number of hauls in this study is 4589 (1928 in C4).

Now, what about the spatio-temporal structure of the MEEZ data? The spatial side was taken into account in a special way, through a continuous random field of environmental characteristics (see Section 5.2), to build replicates for fitting NB or LS distributions to the 543 species caught, in order to investigate their collective behavior. The most important spatial feature of these data, the presence of upwellings, was then taken into account through a typology of trawl stations. Our results show that a number of species found in the MEEZ could probably be modeled through dynamical processes. But, to our knowledge, most spatio-temporal statistical models designed for similar count data (Nielsen *et al.*, 2014; Aidoo *et al.*, 2015) are too sophisticated for dealing with a large number of species. Nevertheless, our results could probably be used for parametrization of the Poisson intensity involved in spatio-temporal models focusing on species of interest (Hooten and Wikle, 2008). Spatio-temporal exploratory methods (Di Salvo *et al.*, 2015) are probably better suited for dealing with a large number of species, but supplementary issues should be addressed for processing marine ecological data:

- qualitative descriptive variables (such as sedimentology) should be included in the method

Chapitre 5 : Modélisation des distributions empiriques des abondances

- space cannot be considered as isotropic because of the major role of turbulence (more active vertically than horizontally).

Acknowledgments

We thank the Mauritanian Institute of Oceanographic Research and Fisheries (IMROP) and the Department of Cooperation and Cultural Action of the Embassy of France in Mauritania for their support for this study. We also thank all scientists who contributed to field surveys and data collection, Jean-Pierre Durbec for helpful discussions, and anonymous reviewers for their constructive comments. We are very grateful to Starrlight Augustine for greatly improving the English text.

**QUATRIEME PARTIE : APPROCHE
DIVERSITE**

CHAPITRE 6 : Les descripteurs de la diversité des assemblages d'espèces démersale et les facteurs structurants de la ZEEM

Le chapitre précédent nous a permis de comparer la performance et la cohérence de trois modèles statistiques pour les comptages d'abondance des assemblages d'espèces démersales de la ZEEM. Pour les quatre types d'habitats identifiés, les données d'abondance ont été ajustées par trois modèles de distribution: la loi binomiale négative tronqué TNBD(K, β), la variante à trois paramètres UNBD(K, β, α) de Rao (1971) et les log-series de Fisher. Dans les quatre types d'habitat, l'analyse des données a montré que : (1) les estimations du maximum de vraisemblance pour la TNBD et l'UNBD étaient très proches entre elles, (2) les estimateurs ont fonctionné avec des performances semblables sur des comptages réel ou simulés (3) l'estimateur du minimum de la distance de Hellinger (K, β) pénalisée pour TNBD a généralement surpassé les autres. Nous aborderons dans le chapitre qui va suivre, la diversité des assemblages d'espèces démersales de la ZEEM. Nous étudierons les effets des paramètres environnementaux et de la pêche sur la diversité des assemblages d'espèces démersales sur la base des indices d'abondance durant les 14 années d'échantillonnage (1997-2010) et à travers quatre strates bathymétriques. Nous ferons appel aux principales composantes de la diversité (la richesse spécifique, l'équitabilité et la diversité taxonomique). Dans nos analyses, nous identifierons des indices complémentaires et nous testerons les effets des variables structurantes sur ces indices par des modèles linéaires généralisés (GLM).

Article « Variabilité spatio-temporelle de la diversité et de la composition spécifique des assemblages de poissons démersaux de la ZEEM »

Article en préparation pour la revue *Biodiversity & Conservation*

Résumé

Les écosystèmes d'upwelling sont caractérisés par de fortes variations spatio-temporelle des conditions environnementales qui gouvernent les dynamiques des organismes marins. Nous étudions les effets de l'environnement et de la pression de pêche sur la diversité des espèces démersales dans la ZEEM, sur la base des campagnes scientifiques de chalutage sur le plateau continental (15-200 m). Nous avons analysé un total de 2158 traits de chaluts à travers le temps (14 années d'échantillonnage : 1997-2010) et dans l'espace (quatre strates bathymétriques), en fonction de l'effort de pêche (Journaux de bord de la pêche industrielle démersale) et de deux variables environnementales : la température de surface de la mer et la concentration en chlorophylle a. Premièrement, nous avons calculé 9 indices de diversité représentant les trois principales composantes de la diversité: (i) la richesse spécifique, (ii) l'équitabilité et (iii) la diversité taxonomique. Deuxièmement, parmi cet ensemble d'indices une analyse en composantes principales (ACP), a été conduite et a permis la visualisation de deux indices complémentaires pour les données analysées. La richesse spécifique et la dominance de Berger Parker ont été utilisés comme proxies des deux groupes d'indices complémentaires sur les données analysées. Enfin, nous avons analysé les effets des variables explicatives sur ces indices complémentaires par le biais de modèles linéaires généralisés (GLM). Le modèle GLM appliqué à ces indices complémentaires (19.55 % et 7.62 % de la déviance totale, respectivement de la richesse spécifique et de la dominance de Berger-Parker) a montré essentiellement un effet temporel (Année : 4.52 % et 3.8 %) et une interaction Année-Strates bathymétriques significative (3.20 % et 1.66 %). L'effort de pêche n'a eu aucun effet détectable sur la richesse spécifique (0.00% et $p = 7.27\text{E-}01$ ns) ni sur l'équitabilité ; de même, aucun effet de la concentration en chlorophylle a sur l'équitabilité n'a été détecté (0.08% et $p = 2.57\text{E-}01$ ns). Un gradient longitudinal de richesse a été mis en évidence, les strates bathymétriques du large et du rebord du plateau continental étant plus riches que les strates côtières et celles de la zone intermédiaire. Ce travail pourrait fournir aux gestionnaires et aux scientifiques des informations complémentaires sur la dynamique spatio-temporelle des assemblages d'espèces démersales exploités dans des écosystèmes d'upwelling.

6 Spatio-temporal variability of exploited groundfish assemblages diversity in upwelling ecosystems: application to the Mauritanian Exclusive Economic Zone

Kidé Saïkou Oumar^{1, 2*}, Manté Claude², Hervé Demarcq³, Mérigot Bastien⁴

¹Institut Mauritanien de Recherches Océanographiques et des Pêches, Laboratoire de Biologie et Ecologie des Organismes Aquatiques- BP 22 – Nouadhibou – Mauritanie.

²Aix-Marseille Université, Université du Sud Toulon-Var, CNRS/INSU, IRD, MIO, UM 110, 13288, Marseille, Cedex 09, France.

³Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR 9190 Marine Biodiversity, Exploitation & Conservation MARBEC (CNRS, IFREMER, IRD, UM), Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne, Avenue Jean Monnet – BP 171 – 34203 Sète Cedex – France.

⁴Université de Montpellier, UMR 9190 Marine Biodiversity, Exploitation & Conservation MARBEC (CNRS, IFREMER, IRD, UM), Station Ifremer, Avenue Jean Monnet – BP 171 – 34203 Sète Cedex – France.

*corresponding authors: sokidefr@yahoo.fr

Abstract

Upwelling ecosystems are characterized by strong spatio-temporal variations of environmental conditions that drive marine organisms dynamics. We studied the effects of environment and fishing pressures on the variability of groundfish species diversity in the Mauritanian Exclusive Economic Zone (MEEZ), based on abundance data collected from scientific trawl surveys on the continental shelf (15-200 m). We analyzed a total of 2158 hauls through time (14 years of sampling: 1997-2010) and space (four bathymetric strata), and the effects of fishing effort (logbooks of industrial fishery), and environmental variables (sea surface temperature, chlorophyll a concentration and substrate). First, we computed nine diversity indices representing the three main components of diversity: (i) species richness, (ii) evenness and (iii) taxonomic diversity. Secondly, a principal component analysis (PCA) was carried out in this set of indices and allowed the visualization of two complementary indices on the data analyzed. The richness and dominance of Berger Parker were used as proxies of the two groups of complementary indices on the data analyzed. Finally, we analyzed the effects of the explanatory variables on these complementary indices using generalized linear models

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

(GLM). The GLM model applied to these two complementary indices (19.55% and 7.62% of the total deviance, respectively the richness and the Berger-Parker dominance) showed essentially a temporal effect (Year: 4.52% and 3.8%) and the interaction Year-Bathymetric strata (3.20% and 1.66%). Negative effect of fishing effort on richness (0.00% and $p = 7.27E - 01$ ns) and of chlorophyll a concentration on evenness (0.08% and $p = 2.57E - 01$ ns). A longitudinal gradient of species richness was highlighted, the offshore and the mid-shelf strata being richer than the coastal and upper-shelf ones. Overall, our work may provide to managers and scientists complementary understanding on the spatial-temporal dynamics of exploited assemblages in upwelling ecosystems.

Key words: Trawl surveys, Groundfish, Richness, Evenness, Taxonomic diversity, SAC, PCA, GLM, and Continental Shelf, Mauritania.

6.1 Introduction

The first international treaty lighthouse on biodiversity was adopted at the Earth Summit (United Nations Conference on Environment and Development) in Rio de Janeiro in June 1992 under the name of the Convention on Biological Diversity (CBD). The conservation of biological diversity (or biodiversity) and the sustainable use of its components were among its main objectives ([www.cbd.int / convention](http://www.cbd.int/)). Since then, the scientific community has been increasingly concerned with the assessment and conservation of biodiversity and its direct implications on biological communities as well as its side effects on humanity (Cardinale *et al.*, 2012). This has led to an increase in biodiversity studies, including impacts of human and environmental disturbances on communities (Worm *et al.*, 2006; Bracken *et al.*, 2007; Sweeting *et al.*, 2011).

Faced to these forcings, marine resources management need to adopt an integrated view of ecosystems. Since the productivity of marine resources by fisheries depends on the ecological state of ecosystems (not only the dynamics of target species, but also the dynamics of non-target organisms) environmental factors and human impacts have to be considered (Cury *et al.*, 2008; Jannot and Holland, 2013). This can be achieved in the framework of the Ecosystem-based Approach to Fisheries (EAF) (Costanza *et al.*, 1998; Pauly *et al.*, 2002; Christensen and Maclean, 2011). In this context, recent studies have allowed improvements in the understanding of the changes of groundfish assemblages in response to various factors such as fishing or environmental changes in marine areas (Laurans *et al.*, 2004; Hooper *et al.*, 2005; Jaureguizar *et al.*, 2006; Ferreira *et al.*, 2007). These forcings have broad and varied impacts on the fish species, including the variability in abundance, productivity and the diversity of assemblages (Rice, 2000; Giller *et al.*, 2004; Hughes *et al.*, 2005; Harley *et al.*, 2006a). However, during the past two decades, studies around the world have been focused separately on the effects of fishing on the diversity of exploited assemblages (Greenstreet *et al.*, 1999; Blanchard *et al.*, 2004; Yemane *et al.*, 2005), while others were dedicated to the effects of environmental variables (Tolimieri and Levin, 2006; Bosman *et al.*, 2011). To our knowledge, there is a lack of studies that investigate simultaneously from a quantitative point of view the effects of both environmental and anthropogenic factors with a focus on the diversity of exploited (both targeted and non-targeted) groundfish fish assemblages at large spatio-temporal scales.

Several studies have been conducted in the African region on diversity evaluation of groundfish assemblages through several biodiversity indices. They focused on changes in the

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

diversity of assemblages under environmental or anthropogenic forcings (Koranteng, 2001b; Lobry *et al.*, 2003; Atkinson *et al.*, 2011). Located on the northwestern African side, the Mauritanian coast is characterized by the presence of two main systems of ocean currents determining the system of local currents: the Canary Current, coming from the north and moving south, and the equatorial countercurrent, coming from the west and moving east, towards the African coast where it forms the Guinea Current. These currents and the profile of the continental shelf are also at the origin of an upwelling phenomenon in this area, which play an important role in the transportation of the water masses. This oceanographic phenomenon is of variable intensity and duration depending on the latitude of the coast from the Cap Blanc area (Dubrovin *et al.*, 1991). This upwelling provides high plankton productivity, constituting a transition area where species of temperate affinity and species of tropical affinity coexist (Postel, 1968). This particular ecosystem supports large and abundant fish communities including many commercial species that maintain various fishing activities.

The existing data on marine biodiversity of Mauritanian Economic Exclusive Zone (MEEZ) are in general mostly from direct or indirect resources surveys. They focus on taxonomic descriptions and / or inventory of species observed in assessment surveys and / or targeting research programs on demersal resources in the area (Sevrin-Reyssac, 1980; Minas *et al.*, 1982; Kuipers *et al.*, 1993). Since 1980s, the Mauritanian Institute of Oceanographic Research and Fisheries (IMROP) conducted demersal trawl surveys on the continental shelf. These surveys aim at characterizing the spatio-temporal distribution and composition of species in response to environmental and anthropogenic forcings (Bianchi 1992; Araùjo *et al.* 2002; Laurans *et al.* 2004; Jaureguizar *et al.* 2006; Ferreira *et al.* 2007).

The objective of this study is to analyse the variability in space and time of diversity of MEEZ groundfish assemblages according to forcings factors. First, we studied the redundancy and complementarity between diversity indices on groundfish species assemblages of its three main components (species richness, evenness and taxonomic diversity). Secondly, we studied the spatio-temporal variability of the identified complementary indices in function of years, environment and fishing effort.

6.2 Materiel and methods

6.2.1 Study zone

The Mauritanian coast (see Fig. 6.1) situated on the Atlantic side of the northwestern African continent, embeds a wide long continental shelf of about 750 km and 36 000 km² with an exclusive economic zone of 230 000 km². The study area extends of 16°05' N in the South with the border of Senegal and up to 20°36' N in the North with the Western Sahara area. The trawling stations are located in three main areas (North, Center and South, Fig. 6.1) and they were divided into four main bathymetric strata: the coastal area (0-20 m), the intermediate area (20-50 m), the edge of the continental shelf (50-80) and the continental shelf (80-200 m). These bathymetric strata reflect trends in the distribution of fish based on environmental factors such as depth, bottom type or seasonal variations in hydrological conditions (Bergerard *et al.*, 1983; Domain, 1985; Gascuel *et al.*, 2006b).

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

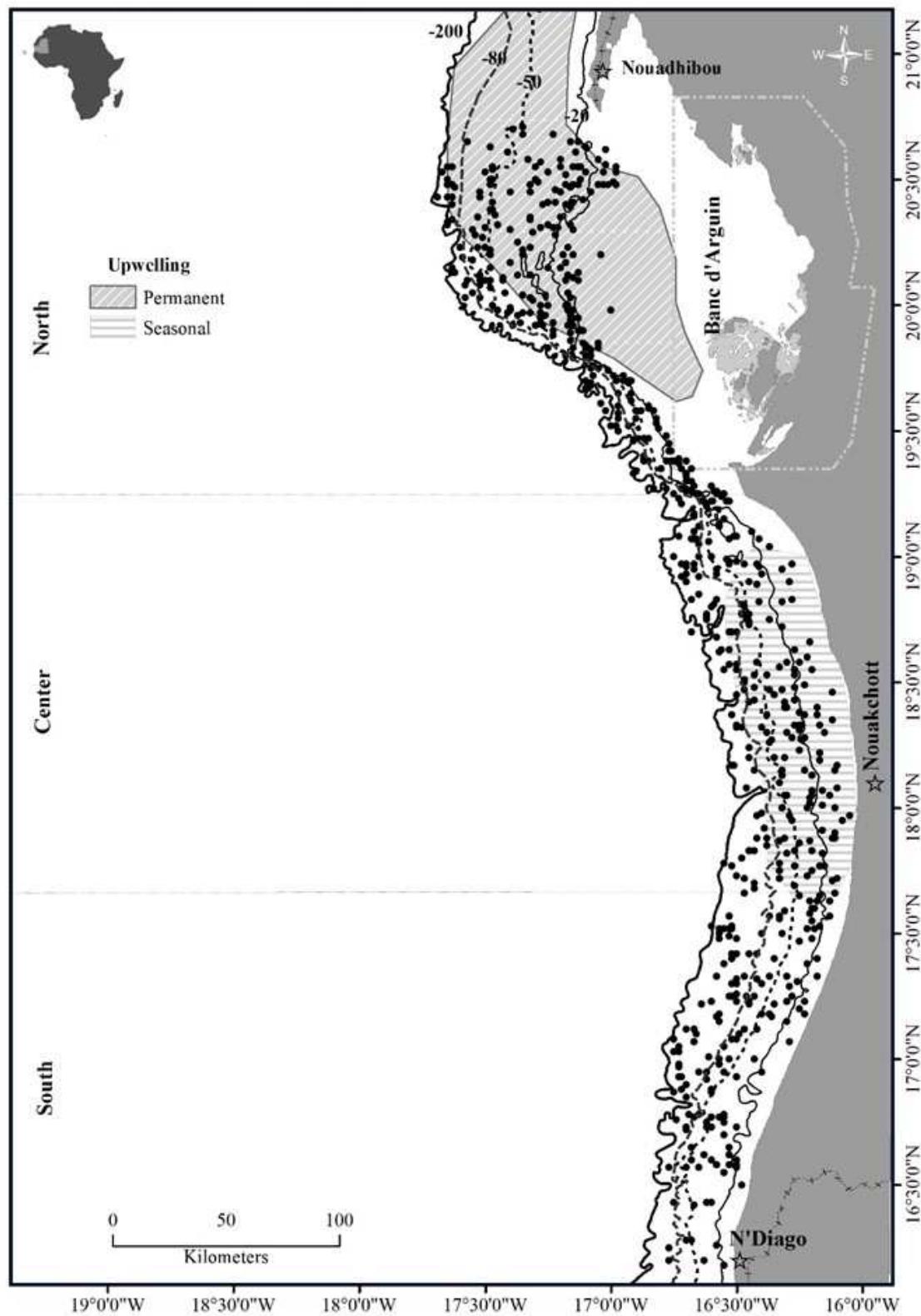


Figure 6-1: Map of trawl stations. Their locations (black points) are within four different bathymetric strata between 0 to 200 m depth (isobaths are in dotted lines)

6.2.2 Data collected

This study focuses on the analysis of groundfish diversity, from abundance data collected during annual scientific trawl surveys carried out on the continental shelf (<200 m deep) from the period 1997 to 2010. In order to test the effects of explanatory variables (environmental, fishing effort and time) on the diversity components, we used satellite data extraction of environmental parameters (sea surface temperature and chlorophyll a concentration) and fishing effort (logbooks) of demersal industrial fishing (see below for data description).

6.2.2.1 Biological data

The fish abundance data were collected during annual scientific trawl surveys performed by oceanographic vessel (Al Awam) of IMROP on the continental shelf (<200 m depth). The trawl used throughout surveys was a polyethylene bottom trawl net of “Irish” type with a 45 mm codend, and a 60 mm mesh in the wings. The height of the gear’s vertical opening at about 3 m and the horizontal opening were estimated at about 20 m. Trawling speed varied between 2.5 and 3.95 knots, and the duration of fishing ranged from 15 to 40 minutes. Abundance data were standardized per half an hour of trawling in order to adjust variability in trawling duration. All the species captured in a given station were identified, counted and then recorded on the database. The sampling strategy and the observation protocol remained the same during the study period and it consists in a random stratified sampling design (Bergerard *et al.*, 1983; Domain, 1985; Girardin *et al.*, 1990).

We analyzed 2158 hauls where 281 fish species belonging to 163 genera were sampled. All pelagic species were excluded from these analyzes because not properly sampled by the trawl net.

6.2.2.2 Fishing effort and environmental variables

Environmental variables, SST ($^{\circ}\text{C}$) and chl a (mg/m^3) concentration were obtained from satellite data. SST used is from the version 5 of the AVHRR Oceans Pathfinder SST data set obtained from the Physical Oceanography Distributed Active Archive Center (PO.DAAC) at the NASA Jet Propulsion Laboratory, Pasadena, CA. <http://podaac.jpl.nasa.gov>. Eight-day averaged day-time SST at 4.5 km resolution was extracted for the period 1997-2007 in order to match the study area. The sea surface and chla concentration were similarly extracted from the

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

SeaWiFS 8-day archive for the period 09/1997 to 12/2010 at the 4.5 km resolution, from the 2009.1 reprocessing data set made available from NASA at <http://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/>. Both variables were extracted based on the trawl positions. For each variable, we used the median value of the 3x3 pixels area (about 14 km wide) centered in the trawl position for the nearest 8-day period of the trawling date.

The fishing logbook database describes catches and effort (ship characteristics, fishing position, type of license, duration of the tide, types of gear, number of operations, duration of fishing, species and quantities caught) of industrial fishing vessels (national and foreigners) with license of access to the resource in the MEEZ. For computing the fishing effort, the observed number of fishing operations were monthly averaged for statistical squares measuring 0.5° of latitude by 0.5° of longitude. In our data, the number of fishing operations is well representative of the fishing catches (Spearman correlation coefficient $r = 0.62$). Consequently, this effort is used as a proxy of the fishing pressure in this ecosystem. To consider fishing effort in our analysis, we attributed the monthly fishing operation numbers of industrial fishing vessels to each geographic square, in which occurred monthly trawl stations of the scientific research vessel.

Maps of the mean annual values between 1997 to 2010 of the SST, Chl a and fishing effort are provided in Fig 6.2. Warm surface waters (annual average SST of $23.46 \pm 2.24^{\circ}\text{C}$), Chl a ($8.17 \pm 8.93 \text{ mg/m}^3$) and a variable fishing effort (85 fishing operations) characterize the southern zone. The central area encompassed lower SST ($22.26 \pm 3.22^{\circ}\text{C}$), Chl a relatively higher ($9.78 \pm 9.71 \text{ mg/m}^3$) and a lower fishing effort (39 operation numbers). In the northern area, SST was colder ($20.60 \pm 2.47^{\circ}\text{C}$), Chl a ($7.52 \pm 6.89 \text{ mg/m}^3$) and higher fishing effort (234 operation numbers) were high.

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

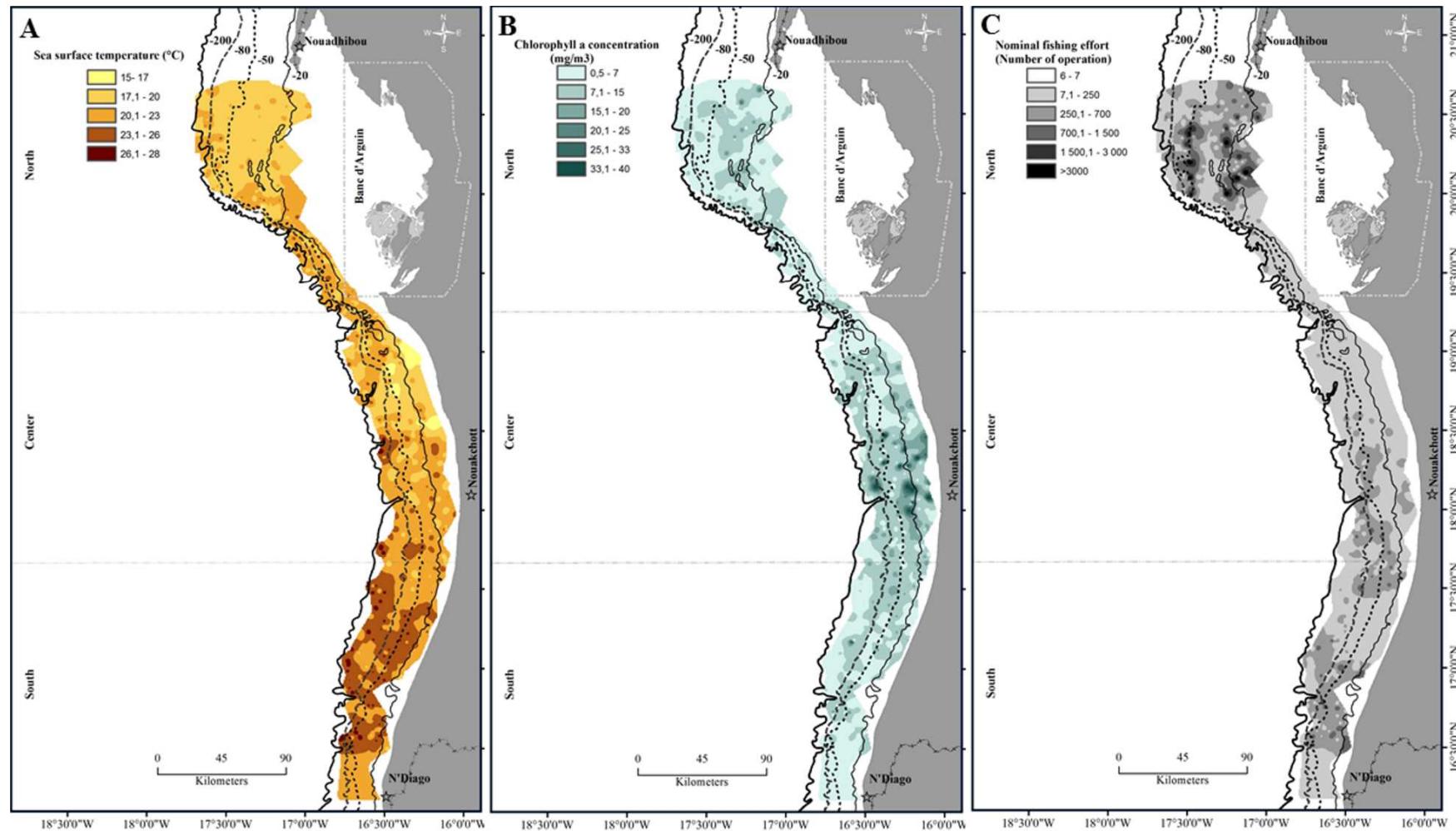


Figure 6-2: Mean annual spatial distribution of environmental and fishing variables on the Mauritanian continental shelf. (a) Sea surface temperature SST (°C), (b) chlorophyll a concentration Chl a (mg/m^3) and (c) Fishing effort (Operation numbers OpNu) during 1997 to 2010.

6.2.3 Data analysis

6.2.3.1 Diversity indices

We studied the patterns of diversity of groundfish assemblages of the Mauritanian continental shelf (15 to 200 m depth; 2158 hauls) from analysis of 9 diversity indices representing three components of diversity: (i) species richness (S , D_{mg}), (ii) evenness (E_{Heip} , E_{simp} , D_{bp}) and (iii) taxonomic diversity (Q , Q^+); in addition, the classical heterogeneous PIE and Shannon-Wiener (H') indices, combining both species richness and evenness, were computed.

The oldest and most fundamental diversity concept is the number of species S in an assemblage; the Margalef index (D_{mg}), aims to offset the effects of sampling by adjusting the number of species to the logarithm of the total number of individuals in the assemblage (see table 6.1). Evenness (or equitability) quantifies the distribution of the number of individuals among species. As evenness indices may be primarily sensitive to rare or abundant species according to the index used (Beisel et al. 2003), we have calculated i) the Heip evenness index (low sensitivity to changes in rare species, see Table 6.1), ii) the Berger-Parker dominance (expressing the proportional importance of most abundant species, Magurran 1988), iii) the Simpson evenness index (i.e. based on the complement form of the 1-D Simpson, Smith and Wilson 1996). In addition, we calculate the heterogeneous Shannon-Wiener index (Shannon and Weaver, 1949), and the PIE Hurlbert index which gives the probability that two individuals chosen at random from the assemblage belong to two different species, an unbiased form of the 1-D Simpson index (Hurlbert, 1971). Finally, we calculate two indices of taxonomic diversity. The first one, Q , is the quadratic entropy of Rao (Rao, 1982), which allows measuring the diversity of a given assemblage by incorporating both the relative abundance of species and species relatedness as pairwise taxonomic distances, based on the Linnaean taxonomy (Izsáki and Papp, 1995; Warwick and Clarke, 1995). It represents the mean taxonomic distance between two randomly chosen species in the assemblage. The second one, Q^+ , designed for presence/absence data, is a modified Q corresponding to the sum of the pairwise taxonomic distances between species (Izsak and Papp, 2000). A diversity map was created taking into account the mean species richness and the Berger-Parker dominance present on each of the 3×3 minutes cells in which the continental shelf was divided.

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

Table 6.1 : Diversity indices measures used for estimates of Mauritanian Economic Exclusive Zone (MEEZ) groundfish species assemblages

Component	Index	Symbol	Formula	Expected properties	Reference
Number of species	Species richness	S	$S = \text{number of species by haul}$	Standardize species richness per half hour by haul	
	Margalef	D_{mg}	$D_{mg} = \frac{(S - 1)}{\ln(N)}$	Adjusted species richness by N	Margalef (1958)
Evenness	Heip	E_{Heip}	$E_{Heip} \frac{\exp(H') - 1}{S - 1}$	Sensitive to rare species	(Heip and Engels, 1974)
	Simpson	E_{Simp}	$E_{1/D} = \frac{(1 - D)}{1 - 1/S}$ Where $D = \sum_{i=1}^s p_i^2$	Sensitive to dominant species	(Simpson, 1949)
	Berger-Parker	D_{bp}	$\frac{1}{d} = \frac{N}{N_{max}}$	Sensitive to the dominant species	(Berger and Parker, 1970)
	Probability of an Interspecific Encounter	PIE	$PIE = \left(\frac{N}{N - 1} \right) (1 - D)$	Sensitive to dominant species	(Hurlbert, 1971)

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

Table 6.1: To be continued

Component	Index	Symbol	Formula	Expected properties	Reference
Number of species and evenness	Shannon-Wiener	H'	$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_e p_i$	Sensitive to rare species	(Shannon and Weaver, 1949)
Taxonomic diversity	Entropy quadratic	Q	$Q = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S d_{ij} p_i p_j$		(Rao, 1982)
	Species distinctness	Q^+	$Q^+ = \sum_{i>j} d_{ij}$		(Izsak and Papp, 2000)

d_{ij} : dissimilarity between species i and j . S : the total species richness. N : the total number. p_i : relative abundance of species i .

6.2.3.2 Statistical analyses

We built a data set comprising all the diversity indices and the explanatory variables (SST, chl a, fishing effort, bathymetric strata and year). Two-way ANOVA was performed to test for significant differences in the means of the alpha diversity indices (species richness and Berger-Parker dominance) from main geographical areas at four bathymetric strata. Following a recently developed approach (Mérigot *et al.*, 2007a; Gaertner *et al.*, 2010, 2013) we first selected indices on the basis of the expected complementarity of their conceptual and statistical properties (as described in the literature, see the above sub-section). Second, we conducted a principal component analysis (PCA) on these indices to identify those who provided complementary responses on the data set analysed. Because atypical values of some descriptors could strongly influence the correlation coefficients, we performed a PCA based on the Spearman's rank correlation matrix (Jolliffe, 1986; Mérigot *et al.*, 2007a). We completed the procedure with a detailed analysis of the Spearman correlation matrix that gives the values by pairs of correlations between all indices studied. Third, effects of explanatory variables on the complementary diversity indices identified by the above approach were investigated by mean of Generalized Linear Model GLM (Zar, 2011). Among different available methods (e.g. GAM, BRT etc.), we have chosen GLM because of the linear and monotonic trends found between diversity indices and continuous quantitative explanatory variables in our data set.

Spatial distribution of trawl stations, environmental and fishing variables and diversity indices (Fig 6.1, 6.2 & 6.4) were plotted using ArcGis 10 software (version 10.0, ESRI, Inc.). Statistical analyses were performed with R software, using the BiodiversityR, vegan and ade4 packages (Kindt and Coe 2005; Dray and Dufour 2007; Oksanen *et al.* 2014; R core Team 2014).

6.3 Results

6.3.1 Groundfish diversity

Among the 2158 hauls spread over three geographic areas, 2058214 individuals belonging to 281 species, 163 genera and 93 families (average 954 individuals/hauls) were collected. The number of individuals per tows ranged from 20 to 45672 individuals/hauls (see Tableau 7-4 in Appendix IV). A vast majority of 209 species had a frequency of occurrence less than 5%. For a frequency of occurrence greater than or equal to 5%, only 72 species were

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

recorded and would represent a dominance cumulative of 68.70%. The percentages of dominance of these species were between 0.01% and 18.78% and the sea bream with red spots (*Pagellus bellottii*) holds maximum dominance and occupying the first position with a frequency of occurrence of 65.06% (Fig. 6.3, Tableau 7-5 in Appendix IV). The spatial distribution of diversity reveals us that 72 species were widely distributed in the sense that they appeared in the three main areas (and in the four bathymetric strata). Remaining species (209 species) presented irregular distribution in different areas and at the level of the bathymetric strata (Online Resource 1).

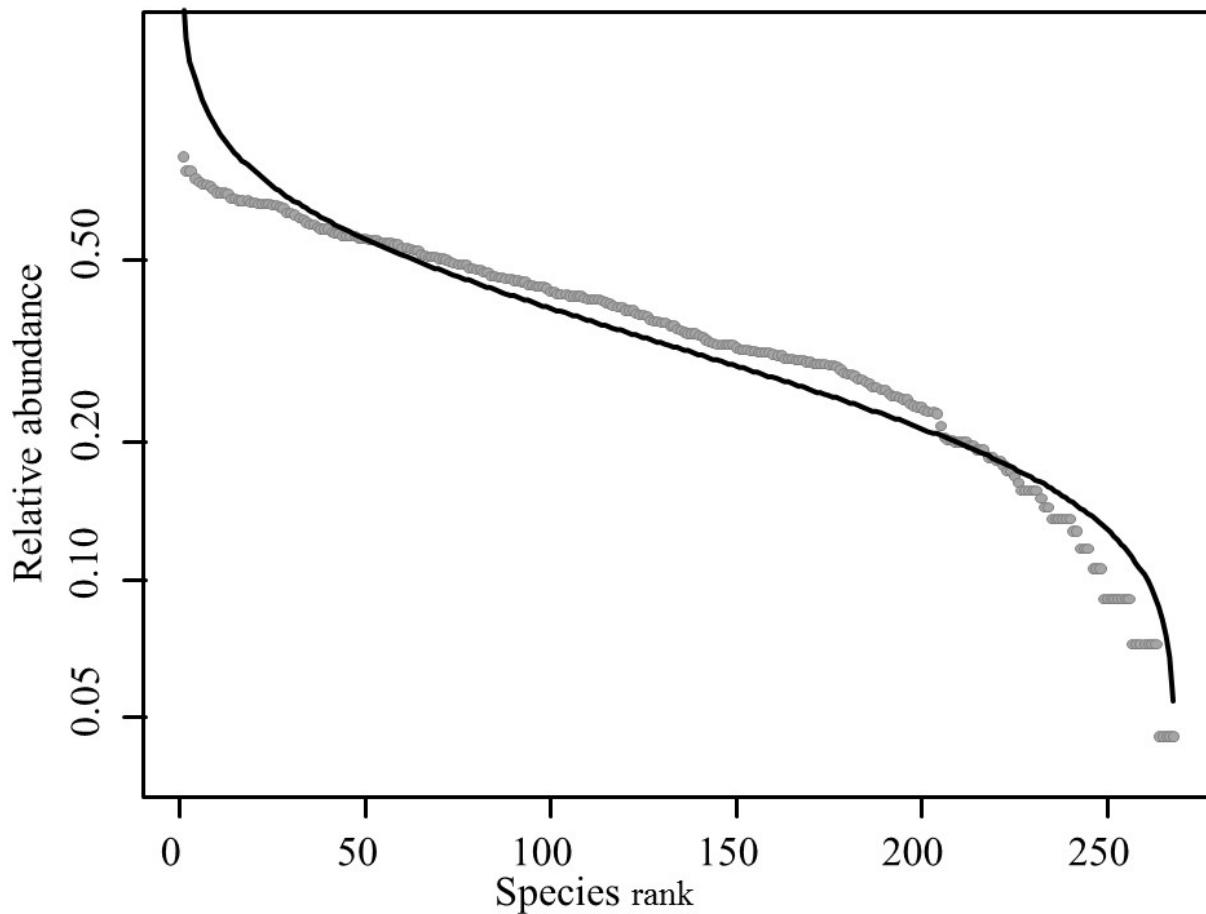


Figure 6-3: The log abundance species rank plot for each main groundfish species. The dots represent the species; the solid line represents the Log normal distribution fitted to the species abundance distribution for each assemblage.

6.3.2 Species richness, diversity and species turnover

The groudfish assemblages structure were constructed both at the level of bathymetric stratum (α diversity in terms of species richness and evenness) and at the level of species turnover between bathymetric strata (β diversity).

At the alpha diversity level, the averaged species richness and the Berger-Parker dominance of each bathymetric stratum was calculated. Results indicated that species richness at the four main strata ranged from 27 species (mid-shelf stratum, MS) to 33 species (coastal stratum, CS), with a mean of 12.47 ± 4.57 (confidence interval, CI) species sampled at a

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

bathymetric strata. However, the Berger-Parker dominance ranged from 5.75 (CS) to 8.25 (upper-shelf, US), with a mean of 6.90 ± 0.96 (CI).

For both alpha diversity indices, an interaction between geographical area and bathymetric strata was noted, however the difference is much more marked for the species richness index ($F = 4.09$, $p < 0.001$ and $F = 2.92$, $p = 0.007$; respectively for species richness and Berger-Parker dominance). This indicates that geographical area and bathymetric strata are not independent of each other. The species richness decreased with increasing depth ($F = 35.04$, $P < 0.001$), they displayed a similar pattern overall geographical areas ($F = 39.20$, $P < 0.001$) with a large difference between the costal stratum and the others bathymetric stratum (Fig. 6.4 and Table 6.2). The Berger-Parker dominance shows no similar evolution trends with increasing bathymetric strata ($F = 6.65$, $P < 0.001$) and between geographical areas ($F = 11.19$, $P < 0.001$). In the North and Center geographical areas, the Berger-Parker index decreases slightly from the coastal strata (CS) to the upper-shelf strata (US) and then increase substantially towards those offshore (MS and OS). In the South area, the situation is different, the Berger-Parker index decreases with increasing depth (Fig. 6.4 and Table 6.2).

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

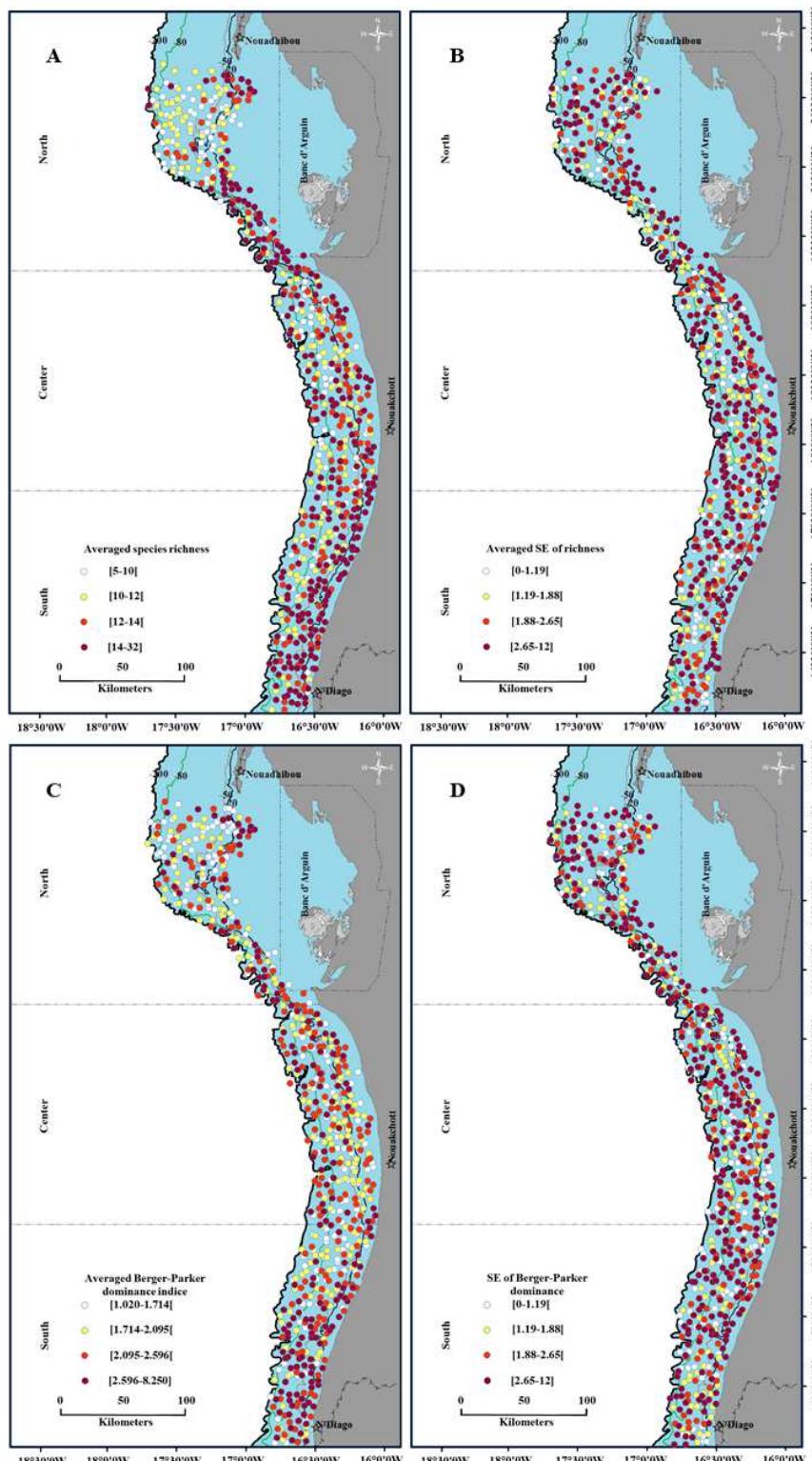


Figure 6-4: Maps displaying the average spatial patterns in alpha diversity per year in 3 × 3 minutes grid cells in the Mauritanian continental shelf during the period 1997 to 2010: (A-B) species richness with associated averaged SE values and (C-D) Berger-Parker dominance with associated averaged SE values. The Isobaths represent 20, 50, 80 and 200 m depth.

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

Table 6.2 : Main characteristics of the surveys during the period 1997-2010 on the continental shelf of the MEEZ, (CS: coastal, US: upper-shelf, MS: mid-shelf and OS: offshore bathymetric strata). Mean values and standard deviation values between brackets.

	North				Center				South			
	CS	US	MS	OS	CS	US	MS	OS	CS	US	MS	OS
Number of Stations	174	308	102	110	184	219	164	182	143	231	156	185
Number individuals per hauls	992 (7.63)	825 (4.83)	732 (10.88)	1414 (42.10)	889 (7.59)	745 (6.03)	769 (7.57)	919 (7.83)	1577 (17.09)	977 (5.64)	745 (5.42)	1156 (10.40)
Species richness	140	163	118	147	142	160	138	151	151	165	146	164
S	14 (5.02)	11 (3.7)	11 (3.9)	11 (4.4)	13 (5.4)	12 (4.41)	12 (4.19)	12 (4.24)	16 (5.11)	14 (4.23)	13 (4.35)	12 (3.74)
D_{mg}	2.07 (0.8)	1.68 (0.6)	1.72 (0.61)	1.74 (0.67)	2.1 (0.75)	1.93 (0.7)	1.83 (0.7)	1.81 (0.6)	2.22 (0.75)	2.12 (0.68)	2.02 (0.68)	1.83 (0.64)
H'	1.55 (0.45)	1.26 (0.46)	1.44 (0.46)	1.41 (0.56)	1.49 (0.45)	1.39 (0.48)	1.38 (0.57)	1.5 (0.46)	1.65 (0.43)	1.58 (0.46)	1.55 (0.5)	1.49 (0.46)
PIE	0.67 (0.16)	0.57 (0.19)	0.64 (0.18)	0.62 (0.22)	0.65 (0.17)	0.61 (0.19)	0.6 (0.24)	0.66 (0.18)	0.7 (0.15)	0.67 (0.18)	0.66 (0.19)	0.65 (0.18)

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

Table 6.2: to be continued

	North				Center				South			
	CS	US	MS	OS	CS	US	MS	OS	CS	US	MS	OS
E_{Simp}	0.73 (0.17)	0.63 (0.21)	0.71 (0.2)	0.69 (0.24)	0.71 (0.18)	0.67 (0.21)	0.66 (0.25)	0.72 (0.2)	0.75 (0.15)	0.72 (0.19)	0.71 (0.21)	0.72 (0.19)
E_{Heip}	0.35 (0.17)	0.31 (0.18)	0.39 (0.21)	0.38 (0.21)	0.34 (0.17)	0.33 (0.18)	0.35 (0.22)	0.39 (0.19)	0.33 (0.14)	0.35 (0.18)	0.35 (0.16)	0.37 (0.18)
D_{bp}	2.42 (0.94)	1.99 (0.85)	2.3 (1.01)	2.32 (1.03)	2.29 (0.9)	2.13 (0.81)	2.22 (1.03)	2.41 (0.99)	2.55 (0.93)	2.46 (1.06)	2.4 (0.96)	2.36 (0.95)
Q	2.48 (0.69)	2.12 (0.8)	2.42 (0.72)	2.34 (0.9)	2.24 (0.7)	2.19 (0.75)	2.2 (0.88)	2.47 (0.71)	2.49 (0.62)	2.49 (0.75)	2.49 (0.78)	2.48 (0.72)
Q+	554.17 (491.35)	297.04 (270.48)	347.8 (280.69)	361.44 (329.53)	476.78 (463.96)	380.03 (362.75)	356.92 (327.98)	398.81 (323.98)	686.38 (506.11)	539.33 (381.42)	518.03 (403.71)	405.15 (301.85)

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

Analyses of beta diversity levels by means of the species accumulation curves, with a 95% confidence interval, did not stabilise towards asymptotic values for any the bathymetric strata (Fig. 6.5), suggesting that the sampling effort, while being huge (i.e. ranging from 420 to 750 hauls depending the stratum), was not sufficient to collect in each stratum the total number of species potentially catchable with a trawl. When rarified for the same sampling effort (i.e. 420 hauls), the coastal and the upper-shelf (CS and US) showed slightly the same richness 196 species and for the mid-shelf and the offshore (MS and OS) bathymetric strata, they showed richness values respectively 191 and 204 species (Fig. 6.5). This result showed stable coastal richness and variable in offshore bathymetric strata. Highliting a longitudinal gradient diversity, the offshore seemed much richer than those mid-shelf and coastal bathymetric strata (Fig. 6.5).

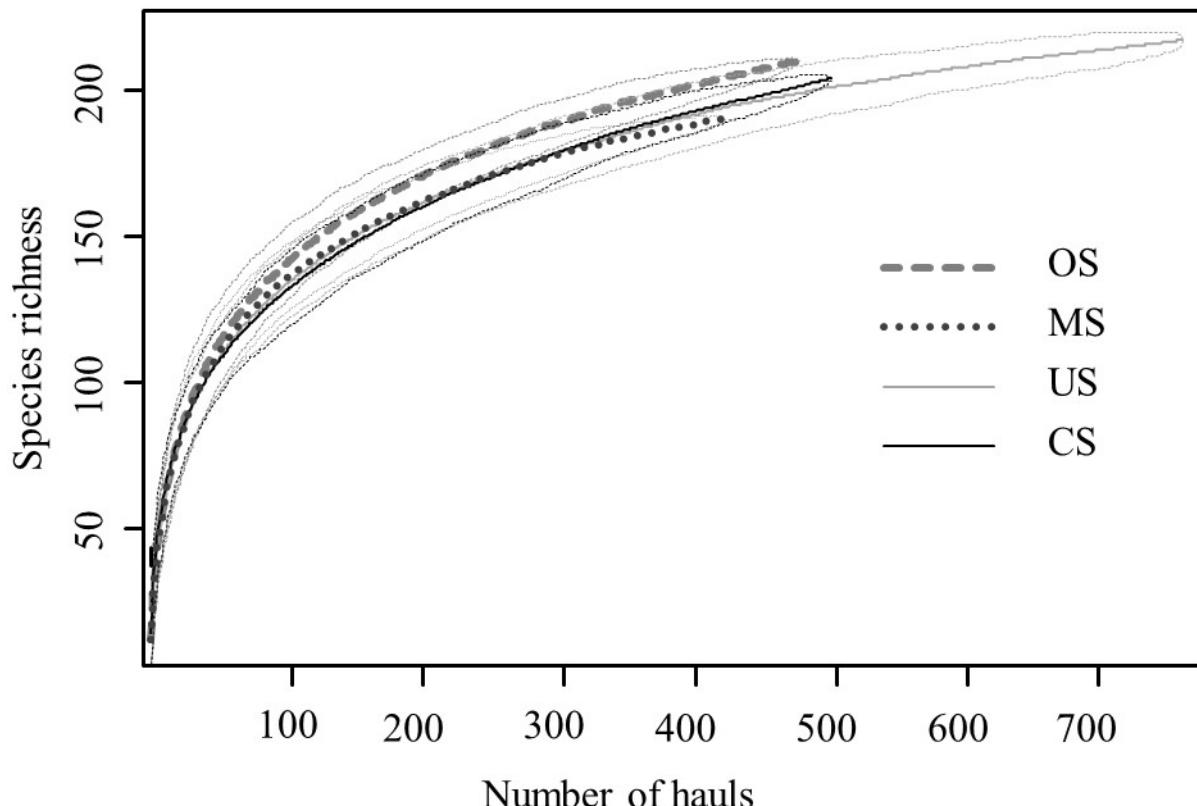


Figure 6-5 : Species accumulation curves of the Mauritanian continental shelf in four main bathymetric strata (CS: coastal. US: upper-shelf. MS: mid-shelf and OS: offshore bathymetric strata) during 1997 to 2010 and averaged values with a 95% confidence interval compute from 100 iterations of randomly chosen hauls

6.3.3 Empirical relationships between diversity indices

The two first components of the PCA carried out on the nine diversity indices represent 94.79% of the total inertia. The first principal component (70.52%) was highly correlated with all evenness indices (E_{Heip} , E_{Simp} , and D_{bp}), heterogeneous indices H' and PIE, and Q. The second one (24.27 %) was mainly explained by S, D_{mg} and Q^+ (Fig. 6.6). The Spearman's correlation coefficients matrix (Table 6.3) confirms on the one hand a strong correlation between PIE, H' , E_{Simp} , E_{Heip} , D_{bp} , and Q: the coefficient values ranged between 0.74 and 0.97. On the other hand, S, D_{mg} and Q^+ were also strongly correlated (ranged between 0.83 and 0.92). Thus, two groups of diversity indices provided complementary insights into the data. We chose for further analyses to study a single indice as a proxy per group for their simplicity of interpretation: species richness and Berger Parker dominance evenness.

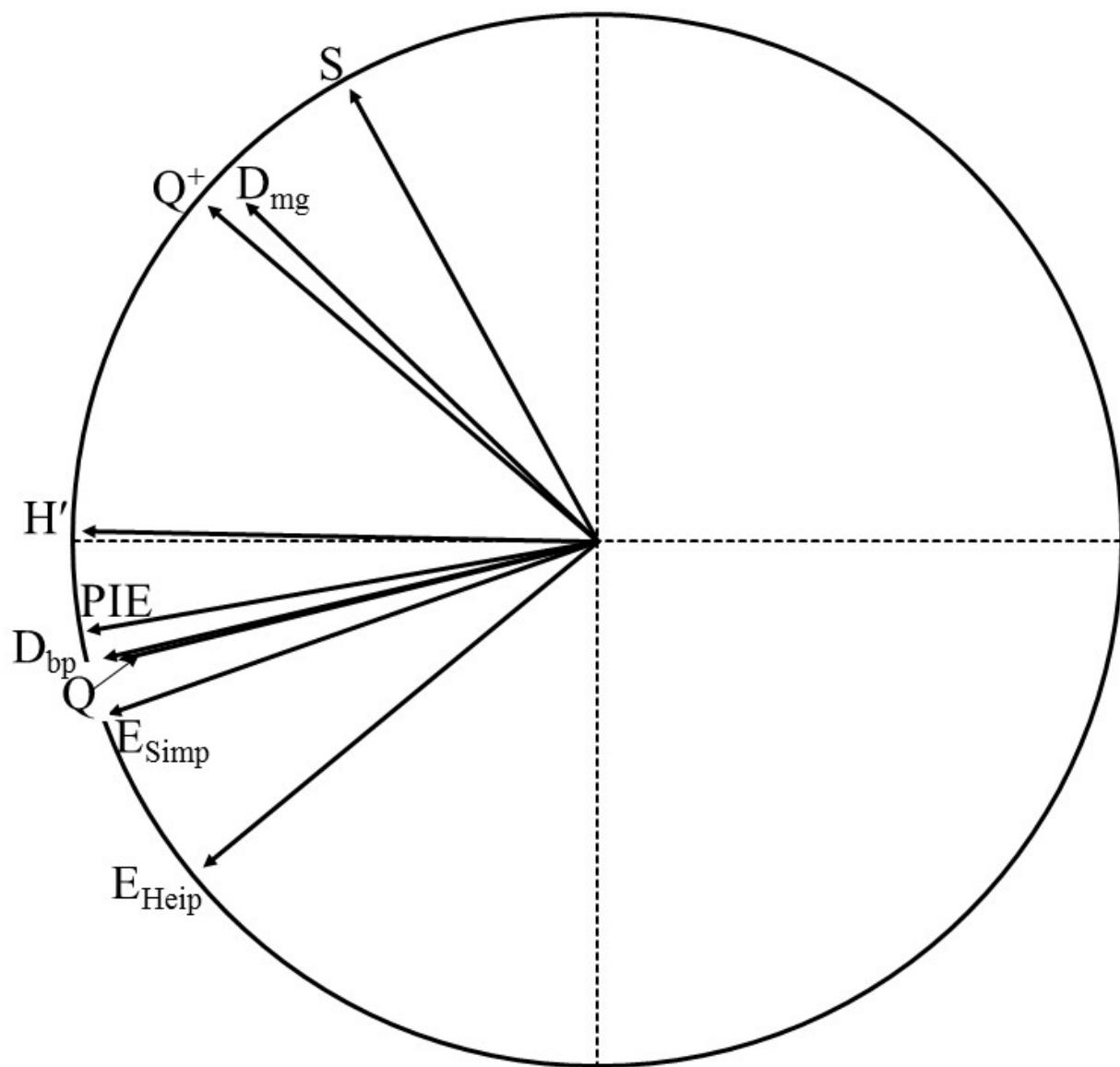


Figure 6-6: Principal components analysis (PCA) carried out on diversity indices variables. Correlation circles of the nine diversity indices variables are represented in the two first axes of the PCA (94.79% of inertia).

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

Table 6.3 : Coefficients of Spearman correlations between each pair of diversity indices

	S	D_{mg}	H'	PIE	E_{Simp}	E_{Heip}	D_{bp}	Q	Q⁺
S	1								
D_{mg}	0.79	1							
H'	0.44	0.66	1						
PIE	0.28	0.53	0.97	1					
E_{Simp}	0.16	0.42	0.93	0.99	1				
E_{Heip}	-0.17	0.20	0.78	0.86	0.91	1			
D_{bp}	0.25	0.45	0.91	0.97	0.97	0.83	1		
Q	0.19	0.45	0.88	0.91	0.91	0.84	0.88	1	
Q⁺	0.90	0.84	0.73	0.60	0.49	0.20	0.57	0.55	1

6.3.4 The effects of the environment and fishing variables on the spatio-temporal variability of diversity indices

To test the effects of environmental parameters, fishing effort and time (years) on the groundfish assemblages diversity, two complementary diversity indices were taken into account during 1997 to 2010. We consider the measurement of species number found in a haul, species richness (S) and which gives information about the evenness of the number of individuals within species in a haul, the Berger-Parker dominance (D_{bp}). The coefficients of the simple effects GLM models were presented more in detail to follow the contribution of each explanatory parameter for both complementary diversity indices in terms of significance of the deviance observed.

6.3.5 A GLM model for species richness

The Poisson error distribution and the logarithmic link function were used. The model explained 19.55% of the total deviance, most of which was linked to the difference between sea surface temperature (5.63%), followed by Bathymetry (4.70%) and years (4.52%), (Table 6.4). All variables have a significant effect, except fishing effort (NbreOperat) ($p = 0.727$). Although the Year-Bathymetry interaction and chlorophyll a concentration variables were also highly significant (both $p < 0.0001$), it was weak (3.20% and 1.48% of the explained deviance, respectively, Table 6.4).

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

Table 6.4 : Results of the GLMs fitted to species richness (S) computed with logarithmic link and poisson variance functions. Values of deviance for each variable, Df residual (Df Resid.), percentage of the total deviance explained by each variable (% Expl.), p-values according to the χ^2 statistic and Significance codes (Sig.) (non-significant ns: $p>0.05$, *: $p<0.05$, **: $p<0.01$, ***: $p<0.001$).

$S \sim SST + chl\ a + NberOperat + Year * Bathymetry$

Predictors	Df	Deviance	Df. Resid.	% Expl.	p-Value	Sig.
Null model			1679			
SST	1	155.34	1678	5.63	<2.20E-16	***
chl a	1	40.96	1677	1.48	1.55E-10	***
NbreOperat	1	0.12	1676	0.00	7.27E-01	ns
Year	12	124.80	1664	4.52	<2.20E-16	***
Bathymetry	3	129.67	1661	4.70	<2.20E-16	***
Year*Bathymetry	36	88.34	1625	3.20	2.73E-06	***
Total model	54	539.23		19.55		
Residuals	1576	2219.23				
Total	1684	2758.47				

The estimated values of coefficients in GLM model for the species richness were significantly higher for SST than those of chlorophyll a concentration and fishing effort. The annual trend of the estimated values of coefficients is characterized by the presence of two peaks during the study period in the years 1999 and 2006 (p value respectively coef. = -0.300, $p = 0.001$ and coef. = -.280, $p = 0.013$). This temporal pattern, first decreased roughly for 1997-1999 period, then increased in 2000 and still stable until 2003. Between the 2004-2006 period the estimated coefficients decrease significantly to reach the second peak (2006), then followed an increase (2008-2009) and finally a decline at the end of the study period. The differences detected between bathymetric strata have been significant for those deeper strata (MS: coef. = -0.430 and OS: coef = -0.380, both p values <0.0001) compared to the coastal bathymetric stratum (CS, reference). Among years and bathymetric strata interactions estimated richness coefficients in coastal strata (US) were not significant, they increased between 1997 at 2003 period (except for year 2001) alternated between an increase (2004-2006 period) a decrease (2007-2008) and increase in 2010. In mid-shelf stratum only at year, 1998 where interactions estimated richness coefficients were significant (coef. = 0.350, $p = 0.0072$). Between 1999-

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

2005 period, the estimated coefficients were substantially stable, followed by a slight increase in 2006 (coef. = 0.390 and p = 0.0235) and lowest values were observed in 2008 and 2010(respectively: coef. = 0.120 and p = 0.3560; coef. = 0.120 and p = 0.3646). In offshore strata, the interactions with some years (2002, 2003 and 2006) were significant (respectively; coef. = 0.500, p = 0.0016; coef. = 0.380, p = 0.0092 and coef. = 0.430, p = 0.0040). In this bathymetric stratum, the interaction estimated coefficients decreased from 1998 to 2000 period, they stabilized between 2001 and 2003, a trend increase between 2005 and 2009 and decrease at 2010 (coef. = 0.180 and p = 0.8833) (Fig. 6.7, Online Resource 2).

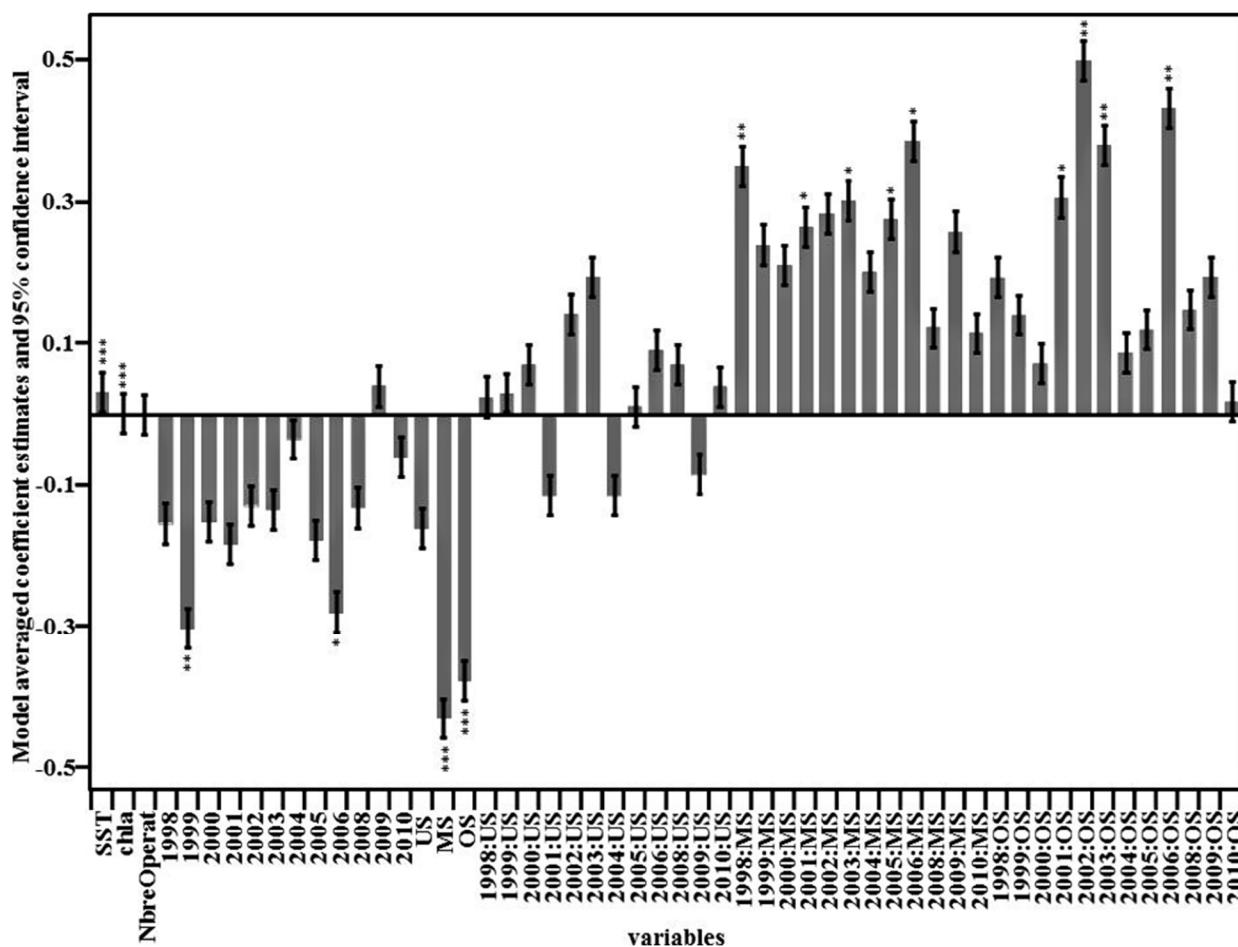


Figure 6-7 : Estimate values of coefficients of the GLM models computed for Species richness in function of each parameters: Sea Surface Temperature (SST), Chlorophyll a concentration (chl a), Fishing effort (NbreOperat), year, bathymetric strata and interactions between bathymetric strata and years effects. Significance codes (*: p<0.05, **: p<0.01, ***: p<0.001).

6.3.6 A GLM model for Berger-Parker dominance

The gamma error distribution and the logarithmic link function were used. The model explained 7.62% of the deviance (Table 6.5). The most contributed variables were the year (3.80% of deviance), followed by the Bathymetry (1.21%), and the sea surface temperature (0.87%). The effects of fishing effort and bathymetry were significant ($p = 0.002$ and $p = 0.022$, respectively), but weak (1.19% and 1.17%, Table 6.5). Effect of chlorophyll a concentration was not significant ($p=0.567$).

Table 6.5 : Results of the GLMs fitted to Berger-Parker Dominance (Dbp) computed with the logarithmic link and gamma variance functions. Values of deviance for each variable, Df residual (Df Resid.), percentage of the total deviance explained by each variable (% Expl.), p-values according to the χ^2 statistic and Significance codes (Sig.) (non-significant ns: $p>0.05$, *: $p<0.05$, **: $p<0.01$, ***: $p<0.001$).

$$D_{bp} \sim SST + chl\ a + NberOperat + Year * Bathymetry$$

Predictors	Df	Deviance	Df. Resid.	% Expl.	p-Value	Sig.
Null model			1679			
SST	1	2.29	1678	0.87	1.75E-04	***
chl a	1	0.21	1677	0.08	2.57E-01	ns
NbreOperat	1	0.00	1676	0.00	9.54E-01	ns
Year	12	10.01	1664	3.80	1.14E-08	***
Bathymetry	3	3.19	1661	1.21	2.05E-04	***
Year*Bathymetry	36	4.38	1625	1.66	8.61E-01	ns
Total model	54	20.08		7.62		
Residuals	1576	243.35				
Total	1684	263.42				

The estimated values of coefficients in GLM models for the Berger-Parker dominance evenness showed that they were significantly lowest among chl a and NbreOperat, and highest among SST (Fig. 6.8, Online Resource 2). Temporal trend of estimated values of coefficients were not significant. They were characterised by a decrease between 1998 to 2001 period and by slight increasing trend to the remaining study period. Through bathymetric strata, the estimated values of coefficients showed considerable increase from coastal strata (US) to those offshore (MS and OS). The interactions between bathymetric strata and years generally showed a

negative decrease trend, followed by a peak (2006-US: coef. = -0.220 and p = 0.2956; 2004-MS: coef. = -0.380 and p = 0.0493 and 2003-OS: coef. = -0.370 and p = 0.0970) and finally by a positive increase during the last years of the study period.

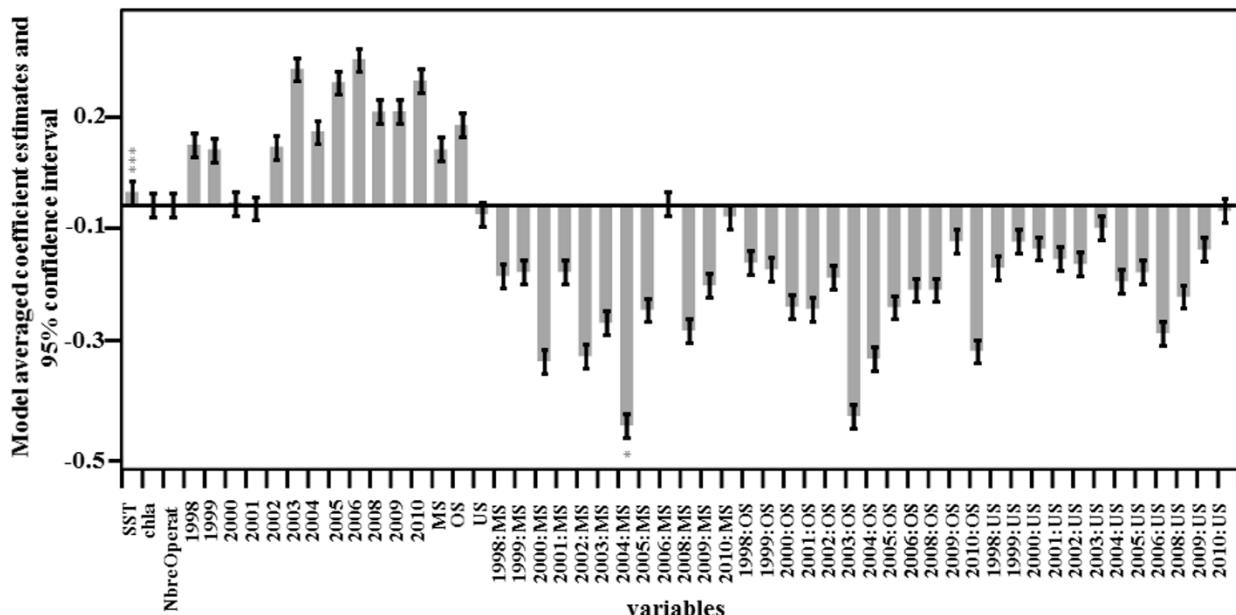


Figure 6-8: Estimate values of coefficients of the GLM models computed for Berger Parker dominance in function of each parameters: Sea Surface Temperature (SST), Chlorophyll a concentration (chl a), Fishing effort (NbreOperat), year, bathymetric strata and interactions between bathymetric strata and years effects. Significance codes (*: p<0.05, **: p<0.01, ***: p<0.001).

6.4 Discussion

6.4.1 Groundfish species assemblages

We evaluated the diversity of groundfish species assemblages from scientific trawl surveys on the Mauritanian continental shelf (indices computed for each haul, i.e. alpha diversity). A vast majority of the species recorded were rare (i.e. 209 species over 281 species), with a frequency of occurrence less than 5%, suggesting that they were either absent or too rare to be encountered in most areas. This study confirms the general feature of high proportion of rare species in community structure and dynamics in both marine and terrestrial systems (Chapman and Underwood, 2008; Flöder *et al.*, 2010; Borges *et al.*, 2011; Bracken and Low, 2012; Young *et al.*, 2012; Calba *et al.*, 2014). The proportion of these rare species will depend on the sampling procedures and the sample size, which may vary over time and space, and on the

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

immigration of species originating out of the sampling area (Magurran and Henderson, 2003; Gray *et al.*, 2005). In our case, only species considered as well sampled by a trawl has been kept in the analyses. The number of rare species in a site influences the evenness of this community and can increase the functional diversity of local communities (Lyons *et al.* 2005; Mouillot *et al.* 2013).

This high proportion of rare species led that the species accumulation curves (per stratum) to not reach an asymptote, even if the sampling effort was already huge (from 420 to 750 hauls, depending the stratum). A popular approach, based on both species abundance and occurrence, used “unique” and “duplicates” (i.e. species restricted to a single or 2 hauls, respectively) and/or singletons and doubletons (i.e. species represented by a single or only 2 individuals per hauls, respectively) (Chao, 1987; Colwell and Coddington, 1994) is to estimate the « true » species richness. However, the inherent high noise with trawl surveys limited our ability to estimate the absolute number of individuals/occurrence for each species with precision. The definition of rare species according to a pre-defined threshold based on low local abundance/occurrence would be particularly sensitive to this problem. Thus the precision of trawl survey data appeared to be insufficient to justify using indices such as singletons and doubletons (Mérigot *et al.*, 2007a, 2007b).

When species accumulation curves were rarefied to a common sampling effort (i.e. 420 hauls) to provide accurate comparisons between zones, we could evidence a longitudinal gradient of species richness, the offshore (OS) station being richer than the mid-shelf and coastal ones. It is known that in the Mauritanian continental shelf, two areas in the north ($20^{\circ}30'$ N to $19^{\circ}22'$ N) and south ($19^{\circ}22'$ N to $16^{\circ}05'$ N) embedded a coastal upwelling characterized with seasonal and interannual variability (Gabric *et al.*, 1993; Kostianoy and Zatsepina, 1996; Hagen, 2001; Pastor *et al.*, 2008), with different duration and intensity depending on the hydroclimatic conditions (Wooster *et al.*, 1976; Mittelstaedt, 1983; Binet, 1988; Van Camp *et al.*, 1991; Arístegui *et al.*, 2009). Therefore, the importance of richness in the offshore bathymetric stratum (OS) is restricted in central area faced to the Cape Timiris (between $19^{\circ}20'$ N and $19^{\circ}50'$ N) housing the largest canyons in the area (Mittelstaedt, 1983; Dubrovin *et al.*, 1991; Michel *et al.*, 2011). They would play important roles in the upwelling phenomena, by the channeling of upwelling along the continental slope (Domain, 1980; Ould-dedah *et al.*, 1999). These favorable factors combined in the Cape Timiris area, such as the hydroclimate-related environmental conditions in its eastern face adjacent to the Protected Marine Area

(PNBA) and the presence of offshore canyons in this area may have an influence on the distribution of the richness that would result between the bathymetric strata.

6.4.2 Relationships between diversity indices

The PCA based on the Spearman correlation coefficient matrix based on nine diversity indices revealed that the set of indices analysed in this study could be split into two distinct and complementary groups: 1) a group associated with species richness and 2) another group associated with evenness. These results suggest that a single component of diversity cannot represent the diversity of demersal fish of MEEZ. Earlier works dealing with relationships between diversity indices, made on terrestrial (Bock *et al.*, 2007; Wilsey and Stirling, 2007; Symonds and Johnson, 2008; Zhang *et al.*, 2012) and marine (Gaertner *et al.* 2010, 2013) communities were consistent with our results. They also corroborate those found from a theoretical point of view by Stirling and Wilsey (Stirling and Wilsey 2001), from field data in terrestrial plants (Wilsey *et al.*, 2005; Manier and Hobbs, 2006; Bock *et al.*, 2007; Wilsey and Stirling, 2007) and terrestrial birds (Symonds and Johnson, 2008). However, the relationships between the diversity indices may also be different within and between taxa (vertebrates, invertebrates) and ecosystems (terrestrial and marine, (Stirling and Wilsey, 2001; Ma, 2005; Manier and Hobbs, 2006; Bock *et al.*, 2007)). This suggests possible contrasted relationships between diversity indices according to the context of the study, and highlights the need to investigate these relationships for each case study.

To sum up, our results confirm the need to use several indices for fish diversity assessment, as previously advocated (Mérigot *et al.*, 2007a; Gaertner *et al.*, 2010, 2013; Stuart-Smith *et al.*, 2013; D'Agata *et al.*, 2014; Granger *et al.*, 2015b). In the case of fish assemblages in the Mauritanian shelf, our findings showed that the use of two indices are sufficient for evaluating patterns in species number, evenness and taxonomic diversity, and that species richness and Berger Parker dominance can provide proxies. Finally, our results support the framework of a short list of diversity indices proposed by Gaertner *et al.* (2010) for investigating the multi-component aspect of diversity to facilitate large scale studies and their comparisons (Gaertner *et al.*, 2013; Lefcheck *et al.*, 2014; Granger *et al.*, 2015b).

6.4.3 Effects of environment and fishing pressures on groundfish diversity

Two complementary indices (species richness and Berger-Parker dominance) were fitted by GLM models to analyse the effects of the spatiotemporal dynamic of environmental and fishing parameters. The obtained models explained respectively around 20 % and 8% of the deviance. For species richness model, the strongest effects were linked to SST, Bathymetry and Years (5.63%, 4.70% and 4.52% of deviance, respectively) and for the Berger-Parker dominance model, effects were mainly linked to Years and Bathymetry (3.80% and 1.21% of deviance, respectively). The interaction between Years-Bathymetric strata (3.20% and 1.66%, respectively). The chlorophyll a concentration and fishing effort variables have lower contributions on the diversity indices considered in the studied area. More precisely, two years show significant estimated values of the species richness coefficients model (1999 and 2006). Indeed, during these transitional seasons, the intensification of coastal upwelling and the variability of temperatures are important, creating latitudinal thermal gradients (Loktionov, 1988; Kostianoy, 1991; Hernández-Guerra *et al.*, 2002). Moreover the distribution of biological populations, as well as their abundance, appear often to be more related to the dynamic physical processes that control various patterns in the ecosystem than to direct effects of temperature itself (Bakun, 1990). Then the bathymetry strata revealed that estimated values of model coefficients decreased negatively from coastal to deeper areas for richness and inversely positive trend for evenness, suggesting highest diversity to the coastal strata for both indices. The Years-bathymetry strata interaction for species richness, coefficients estimates were significant in the mid-shelf and offshore strata 2003, in the mid-shelf strata 1998 and in offshore 2002 and in mid-shelf 2010 strata. Our results are similar to those obtained in the upwelling of benguela ecosystem (Mafwila, 2011) and in Iceland (Stefansdottir *et al.*, 2010), demonstrating a positive relationship between diversity and depth. However, some authors studying the patterns of diversity (richness and evenness) in relation to depth and latitude also showed a negative relationship (Rose, 2005; Tolimieri, 2007).

While our results showed that SST, Chl a and fishing effort variables have a lower effect on the diversity indices considered, several studies have highlighted similar and contrasted findings. SST can structure groundfish species diversity in some ecosystems (Jacob *et al.*, 1998; Jorgensen *et al.*, 2010; Tittensor *et al.*, 2010; Mafwila, 2011; Chang *et al.*, 2012a). No significant difference in fishing effort on species richness was identified. It is still difficult to

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

interpret the effects of fishing on the groundfish diversity indices (Rice, 2000; Blanchard *et al.*, 2004), and the impact of the fishery could first occurs on the structure and functioning of the communities by removal large fishes (Rogers *et al.*, 1999; Law, 2000; Fraser *et al.*, 2007) and which could have an indirect impact on the increase of species of small sizes (Dulvy *et al.*, 2004; Daan *et al.*, 2005) and therefore on diversity. Another no significant effect highlighted by our model was for chlorophyll a concentration on Berger-Parker dominance. It has been documented in similar studies to ours that diversity (both richness and evenness) is often not correlated with the chlorophyll a (Chang *et al.*, 2012a; Currie *et al.*, 2012). However this proxy is often positively correlated with fish community (abundance, assemblages or biomass) (Collie *et al.*, 2008; Currie *et al.*, 2012).

For management perspective, it should be interesting to provide maps of diversity indices in the overall studied area. However computing accurately such maps is far from being trivial (Granger *et al.*, 2015a). Indeed, kriging methods to directly interpolate diversity indices in unsampled locations are not suitable due to the non-respect of the mathematical property of additivity of diversity indices. An alternative approach consists in using models that include explanatory variables known in the overall studied area, such in our case, and to interpolate diversity values in unsampled locations from model estimates (see for details on the above statements (Granger *et al.*, 2015a). However, in our case this approach would not be accurate because of the relatively low total deviance explained by the models (about 20% and 8%), even if not negligible, also compared to previous studies performed on demersal fish assemblages (Leathwick *et al.*, 2006). This suggests that other variables than Years, Bathymetric strata, SST, chl a and fishing effort may structure the diversity of groundfishes assemblages. Indeed, it is known that three main drivers act on species distributions and diversity at different spatial scales: (i) abiotic constraints, (ii) dispersal and (iii) biotic interactions (e.g. predation, competition and facilitation, (see (Loreau and Mouquet, 1999; Soberón, 2007)). Ignoring in models a combination of these explicative variables may lead to a certain part of unexplained variability (Boulangeat *et al.*, 2012; Cavieres *et al.*, 2014). However, some of these variable values are not always known for every species in natural communities (e.g. biotic interactions or dispersal limitations). When biotic information is not available, it is usual to only deal with abiotic predictors, like in our case. For these reasons, we have chosen to provide map of diversity indices at sampled locations, without interpolation in unsampled locations.

In addition, it has been advocated recently that fish diversity of community can be also monitored through the assessment of phylogenetic and/or functional diversity (Mouillot *et al.*,

Chapitre 6 : La diversité des assemblages démersaux de la ZEEM

2011b; Lefcheck *et al.*, 2014; Granger *et al.*, 2015a), that take into account the degree of difference among species (like taxonomic diversity we used). These components allow the characterisation of species in terms of their evolutionary history (Webb *et al.*, 2002) or their functional role on the basis of their traits (McGill *et al.*, 2006). Notably, it has been shown that phylogenetic and functional diversity can be complementary in assessing changes in the functioning of an ecosystem in response to external disturbances (Cadotte *et al.*, 2009; D'Agata *et al.*, 2014), and even more sensitive to human pressure than species richness (D'Agata *et al.*, 2014). However, these approaches depend on data availability of species phylogeny and functional traits, which are not yet the case for groundfish species in the Mauritanian shelf, and will demand additional efforts and to complement sampling protocols in forthcoming surveys.

6.5 Conclusions

Scientific trawl surveys in the Mauritanian shelf showed that a majority of the groundfish species consists of rare species. Those observed in other regions confirm our results: the rarity is very common in natural communities. The set of diversity indices used in this work, suggest that a single component of diversity cannot represent the biodiversity of MEEZ groundfish and that species richness and Berger Parker dominance provided proxies of other indices to capture patterns of species number, evenness and taxonomic diversity components. The main environmental factors such as Years and Bathymetry strata were the main structuring variables on the groundfish diversity in the studied area. Years for which a substantial effect was identified were linked to particular transitional seasons affecting the environment and diversity. Species richness appeared to be lower in the coastal bathymetric strata than in offshore and increased Berger Parker dominance due to highest proportion of individuals among species in coastal areas. This situation is much more marked in the coastal upwelling areas.

Overall, our work may provide to managers and scientists guidances to assess the spatial-temporal dynamics of exploited assemblages under different conditions of fishing and environment in upwelling ecosystems.

Acknowledgements

We thank the Mauritanian Institute of Oceanographic Researches and Fisheries (IMROP) and the Department of Cooperation and Cultural Action of the Embassy of France in Mauritania for their support for this study. We also thank all scientists who contributed to field surveys and data collection.

CHAPITRE 7 : Discussion générale et perspectives

7 Synthèse et discussion des résultats

Cette thèse contribue à l'étude de la composition spécifique, de la structure et de la diversité des assemblages d'espèces démersales de la zone économique exclusive mauritanienne, en relation avec des variables environnementales et de l'activité de pêche. Elle s'articule entre autres sur l'étude de la structuration et la composition des assemblages des poissons démersaux face aux facteurs naturels et anthropiques (analyses multivariées par la méthode d'ordination STATICO), sur les modèles d'ajustement de la distribution des abondances (comparaison de trois modèles) et enfin l'étude de la diversité des assemblages (avec une analyse de la complémentarité des indices de la diversité).

Les principales étapes de la méthode d'ordination STATICO utilisée sur l'analyse simultanée de l'abondance-composition des assemblages des poissons démersaux (i.e. Béta diversité) et des paramètres environnement-pêche ont permis de souligner la structure et la distribution des assemblages des poissons démersaux suivant un gradient côte-large. Cette structure bathymétrique met en évidence quatre principaux assemblages sur le plateau continental mauritanien. En zone côtière, ils correspondent à la communauté des Sciaenidae et dans la zone intermédiaire à la communauté des Sparidae. Les zones les plus profondes abritent des assemblages d'espèces variées vivant dans des fonds sablo-vaseux et près des affleurements rocheux et elles sont rencontrées au niveau du rebord et sur le plateau continental. Ces assemblages en zones profondes (>80 m) correspondent à diverses familles. Les assemblages sont fortement associés aux conditions hydrologiques prédominantes dans les zones géographiques, à leurs variations annuelles et saisonnières. Les conditions hydrologiques sont ici caractérisées par un upwelling permanent au nord ou saisonnier au sud du Cap Timiris et des zones géographiques présentant des températures de surface (SST) et de concentration en chlorophylle a (Chl a) contrastées. L'effort de pêche était plus élevé dans la zone Nord (upwelling permanent) où le système est plus productif, et des niveaux intermédiaires d'effort de pêche caractérisent les zones Centre et Sud.

Pour étudier les relations entre la structure de la communauté et les variations spatio-temporelles des données d'abondance des espèces démersales de la ZEEM, des méthodes multidimensionnelles ont été utilisées. Concernant la modélisation des distributions de comptage des observations des tableaux de données campagnes (stations) et espèces (variables),

Chapitre 7 : Discussion et Conclusions

plusieurs problèmes d'ordre méthodologique et écologique ont été abordés. Tout d'abord, qui dit statistique inférentielle dit “échantillon”, ou répliquats. Pour modéliser les comptages disponibles, il était nécessaire de définir des habitats, de sorte que tous les comptages d'une espèce donnée prélevée dans un habitat donné constituent un échantillon de l'abondance de cette espèce dans cet habitat. Ce côté spatial a été pris en compte d'une manière spéciale, via un champ aléatoire continu de caractéristiques environnementales (bathymétrie et sédimentologie). Les zéros observés sont-ils structurels ou stochastiques ? Y a-t-il inflation ou déflation en zéro des distributions de comptages ? Ces questions ont été discutées. La nature des zéros semblant indécidable dans notre cas, nous avons préféré nous en passer, en ajustant chaque distribution, associée à une espèce et un habitat, par une loi binomiale négative tronquée. Nous avons ensuite mené une étude comparative de plusieurs estimateurs des paramètres de cette loi. L'ajustement par une variante asymptotique de cette loi (log-series de Fisher) a aussi été étudié. Ces paramètres ont été estimés de manière satisfaisante pour moins de la moitié des 543 espèces échantillonnées. Ces espèces pourraient être divisées en deux catégories, la première composée d'espèces très agrégatives ainsi que de celles obéissant à la distribution log-series, la seconde composée d'espèces modérément agrégatives, obéissant à une loi binomiale négative tronquée. L'examen des paramètres distributionnels des espèces non-agrégatives a montré une configuration compatible avec les résultats du modèle théorique de Kendall (1948). Cela permettrait donc, à partir de simples comptages, d'évaluer ces paramètres démographiques, et de voir si telle ou telle espèce est en danger d'extinction, etc. L'évaluation de tels paramètres (difficiles à mesurer sur le terrain) pourrait aussi être utile pour faire fonctionner des modèles plus sophistiqués de dynamique des populations.

La biodiversité des assemblages d'espèces démersales issues des campagnes annuelles de chalutages scientifiques sur le plateau continental mauritanien a été étudiée à travers trois principales composantes de la diversité (la richesse spécifique, l'équitabilité et la diversité taxonomique). Les résultats soulignent que la grande majorité des espèces observées étaient rares (209 espèces), avec une fréquence d'occurrence de moins de 5 %. A cause de cette forte proportion d'espèces rares, les courbes d'accumulation des espèces (par strate bathymétrique) n'atteignent pas une asymptote, comme observé généralement dans les études écologiques basées sur des données de terrain. La richesse spécifique des différentes strates bathymétriques a été comparée avec des courbes de raréfaction (car l'effort d'échantillonnage variait). Un gradient longitudinal de la richesse spécifique a été mis en évidence, les stations profondes (OS) étant plus riches que celles intermédiaires et côtières. L'ensemble des indices de diversité

Chapitre 7 : Discussion et Conclusions

analysés dans cette étude peut être divisée en deux groupes distincts et complémentaires : (1) un groupe associé à la richesse spécifique et (2) un autre associé à l'équitabilité. Cela suggère qu'une seule composante de la diversité ne peut pas représenter la diversité des espèces démersales de la ZEEM. Nos résultats ont montré que l'utilisation de deux indices, à savoir la richesse spécifique et la dominance de Berger Parker, peut suffire pour refléter les tendances (ie. Proxies) de la richesse spécifique, de l'équitabilité et de la diversité taxonomique. Ces deux indices complémentaires ont été ensuite ajustés par des modèles GLM pour analyser les effets de la dynamique spatio-temporelle des paramètres environnementaux et de la pêche. Pour le modèle ajusté sur la richesse spécifique, les effets ont été fortement liés aux variables SST, bathymétrie et année (19.55% de déviance). Pour celui ajusté à l'équitabilité (Dominance de Berger-Parker), les effets étaient principalement associés aux variables année et bathymétrie (7.62% de déviance).

7.1 Déterminants de la composition spécifique des poissons démersaux

L'approche traditionnelle en écologie des communautés étudiait la diversité des espèces comme une variable dépendante, contrôlée par les conditions environnementales et les contraintes à l'échelle des écosystèmes. Cet approche s'était surtout focalisée sur les espèces dominantes en tant que contrôleurs biotiques des processus écosystémiques, et sur la distribution spatiale des espèces (Snelgrove and Haedrich, 1985; Longhurst and Pauly, 1987; Crawford, 1991; Boero, 1994; Rosenberg, 1995; Relini et al., 1999; Ungaro et al., 1999; Demestre et al., 2000; Levin et al., 2001). Les récentes approches ont élargi les perspectives des deux sous-disciplines en évaluant le rôle de la biodiversité comme un potentiel modulateur des processus. En réalité, il existe des interactions mutuelles entre les changements de la biodiversité, le fonctionnement des écosystèmes et des facteurs environnementaux. Les changements dans la distribution et la diversité des assemblages d'espèces démersales dépendraient entre autres des facteurs biologiques et environnementaux et de leurs interactions (Stulland and Tang, 1996; Moranta et al., 1998; Ansari et al., 2003; Labropoulou and Papaconstantinou, 2004; Sampey et al., 2004; Azevedo et al., 2007; Borges et al., 2007; Jayaraj et al., 2008; Hajisamae and Yeesin, 2010; Silva et al., 2011).

Les facteurs abiotiques tels que les conditions hydrographiques, la pente du talus continental et le type de substrat sont parmi les principaux facteurs physiques qui ont une forte influence sur la composition et la diversité des assemblages d'espèces démersales (Bianchi, 1992c; Gomes et al., 1992; Francis et al., 2002; Campbell et al., 2011; Johnson et al., 2013;

Chapitre 7 : Discussion et Conclusions

Yemane et al., 2015; Clarke et al., 2016). La bathymétrie a été décrite à travers le monde comme étant un des facteurs physiques majeurs entrant dans l'organisation des assemblages d'espèces démersales (Tsutsumi et al., 1990; Bianchi, 1991; Gordon et al., 1992; Fujita et al., 1995; Stulland and Tang, 1996; Bergstad et al., 2008; Isari et al., 2008; Jayaraj et al., 2008; Hajisamae and Yeesin, 2010; Suyatna et al., 2010). Les résultats de cette thèse (chapitres 4 et 6) corroborent ces conclusions. En effet, les assemblages de poissons démersaux sont distribués suivant un gradient latitudinal (Nord-Sud) et bathymétrique (côte-large) (Bergerard et al., 1983; Josse and Garcia, 1985; Kidé, 2009). Cependant, cette variable environnementale peut être considérée comme un proxy pour d'autres variables (en corrélation avec la température, la salinité de l'eau et le type d'habitats), qui peuvent aussi influencer fortement la composition des assemblages d'espèces démersales (Jacob et al., 1998; Connell and Lincoln-Smith, 1999; Franco et al., 2012; Johnson et al., 2013; Seitz et al., 2014). Les assemblages de poissons démersaux de Mauritanie (quatre principaux assemblages identifiés sur le plateau continental) étaient fortement associées aux conditions hydrologiques prédominantes dans les zones géographiques et dans les strates bathymétriques, caractérisées par des remontées d'eaux permanentes (au Nord du cap Blanc) ou saisonnières (au Sud du Cap Blanc)(Wooster et al., 1976; Loktionov, 1989).

Les exigences biologiques telles que la disponibilité des ressources, les relations prédateur-proie et la compétition interspécifique constituent de facteurs biologiques influençant la composition et la diversité des assemblages d'espèces démersales. Les relations prédateur-proie et la compétition interspécifique peuvent également jouer un rôle fondamental dans le pattern de la zonation locale (Merrett and Marshall, 1981; Snelgrove and Haedrich, 1985; Stefanescu et al., 1993; Jacob et al., 1998; Leathwick et al., 2006; Gallo et al., 2015). Cette thèse ne tient pas compte de l'influence de ces processus. Cependant, la disponibilité des ressources due à la productivité induite par l'upwelling, le préférendum thermique et le cycle de vie de certaines principales espèces contribueraient à la distribution des assemblages démersaux de la Mauritanie (Maurin, 1968; Maurin et al., 1970; Domain, 1972, 1980).

7.2 Gradients de distribution latitudinale des assemblages démersaux

Un objectif essentiel de l'écologie des communautés est de décrire les tendances spatiales de la biodiversité (Stevens, 1989; Poore and Wilson, 1993; Rex *et al.*, 1993, 2000; Camilo Mora and Robertson, 2005; Oberdorff *et al.*, 2011). Un pattern souvent décrit de la biodiversité est “ le gradient latitudinal ”, bien connu dans les écosystèmes terrestres et aquatiques. Il a été largement étudié depuis des décennies et a été décrit pour un grand nombre d'organismes (Rex

Chapitre 7 : Discussion et Conclusions

et al., 1993; Roy *et al.*, 1994, 2000; Mcclatchie *et al.*, 1997; Tolimieri, 2007; Fraser *et al.*, 2008; Tittensor *et al.*, 2010). Un des thèmes omniprésents dans les études conduites par les écologistes sur les patterns de la biodiversité postule que : la diversité est plus élevée dans les régions tropicales et diminue avec la distance à l’Équateur, dans les deux directions (Nord et Sud) (Price *et al.*, 1999; Clarke and Lidgard, 2000; Zintzen *et al.*, 2011; Kraft *et al.*, 2012; McClain *et al.*, 2012). Dans les milieux marins il y a de forts gradients latitudinaux de biodiversité (Lyons and Willig, 1999, 2002; Macpherson, 2002; Willig *et al.*, 2003; Hillebrand, 2004), dont le pattern diffère en intensité à travers les types d’habitat (Fraser, 1998; Hurlbert and Haskell, 2003), les organismes (Loreau, 2000; Chase and Leibold, 2002) et l’échelle spatiale (Scheiner *et al.*, 2000; Willig *et al.*, 2000; Andelman and Willig, 2002).

Le cadre géographique de la zone d’étude correspond à une zone de transition où cohabitent les assemblages à affinité tempérée ou saharienne (d’eaux froides) situés au nord du cap Blanc et ceux à affinité tropicale ou guinéenne que l’on trouve au sud (Maurin, 1968; Postel, 1968; Berrit, 1973; Champagnat and Domain, 1978; Domain, 1980). Cette distribution latitudinale a été mise en évidence par les résultats des analyses réalisées au Chapitre 4. Les résultats des campagnes de chalutage conduites en 1971-1972 entre les latitudes de 12°00' à 21°00' N mettent en évidence une distribution latitudinale et des déplacements de quelques espèces. Les espèces à affinité saharienne montrent que leur abondance maximale se situe entre 20°00' et 21°00' N (août à octobre). Elles entreprennent une migration vers le sud en novembre et leur extension la plus méridionale en saison froide pour se stabiliser entre 12°00' et 16°00' N (février à mars). La remontée des eaux chaudes vers le nord (en début avril) correspond à la période de maturation sexuelle pour certaines espèces sahariennes et la reproduction atteindra son maximum entre 19°00' et 21°00' N (de mi-juin à mi-août). Des jeunes individus subsistent au sud de 19°00' N, dont certains se reproduisent pour la première fois (de juillet à novembre). Cependant, les espèces à affinité guinéenne traduisent l’existence de déplacements saisonniers du sud vers le nord en saison chaude (mai à juin) et pour atteindre un maximum de reproduction entre 19°00' et 21°00' N (fin juin à mi-août). Cette distribution latitudinale des espèces est liée en partie au cycle biologique de ces espèces. Au sein des espèces, il a été également mis en évidence une influence de l’âge, les juvéniles ayant une distribution plus méridionale que les adultes. Les espèces à affinité guinéenne sont concentrées dans une frange très côtière de l’embouchure du fleuve Sénégal. Une migration près de la côte d’adultes d’espèces pélagiques se met en place vers le nord (en juin). Ils se reproduisent entre l’embouchure du fleuve Sénégal

et le cap Timiris, puis se dispersent dans cette région et regagnent les zones d'estuaires (décembre).

7.3 Les assemblages des poissons démersaux

La compréhension des processus régissant la distribution et l'abondance des organismes est fondamentale pour la gestion des ressources vivantes et la conservation de l'environnement (Koranteng, 2001a; Pikitch *et al.*, 2004; Levin *et al.*, 2006; Francis *et al.*, 2007; Christensen and Maclean, 2011). D'importants facteurs abiotiques tels que la profondeur, le type d'habitats, les conditions océanographiques, influencent la structure des assemblages de poissons démersaux (Connell and Lincoln-Smith, 1999; Demestre *et al.*, 2000; Muto *et al.*, 2000; Koranteng, 2001a; Mueter and Norcross, 2002; Sánchez and Serrano, 2003; Cartes *et al.*, 2004; Arístegui *et al.*, 2009; Toole *et al.*, 2011; Zintzen *et al.*, 2012; Chang *et al.*, 2012a; Fitzpatrick *et al.*, 2012). Des études à long terme sur les assemblages de poissons ont montré que certains facteurs naturels et anthropiques pourraient également induire des changements dans la structure des assemblages d'espèces et affecter l'état général des ressources halieutiques (Connell and Sousa, 1983; Bianchi, 1991; Macpherson and Gordoa, 1992; Sánchez and Gil, 2000; Koranteng, 2001a; Labropoulou *et al.*, 2008). D'autres études ont par contre démontré la stabilité et la persistance des assemblages de poissons marins sur des périodes de plus d'une dizaine d'années après divers types de perturbations (Colvocoresses and Musick, 1984; Overholtz and Tyler, 1985; Sale and Steel, 1986; Gabriel, 1992; Gomes *et al.*, 1992, 2001; Jay, 1996).

Un ensemble de travaux ont été réalisés sur la structure des assemblages d'espèces démersales du plateau continental mauritanien, basés sur les données des campagnes de chalutage scientifique. Les résultats de ces travaux mettent en évidence une corrélation entre la structure des assemblages de poissons démersaux et les variables environnementales, plus précisément la profondeur et la latitude, sur le plateau continental mauritanien. Ils ont démontré la présence de quatre principaux assemblages stables et persistants au cours du temps et dans l'espace (Domain, 1980, 1986; Jouffre *et al.*, 2004; Kidé, 2009). Les analyses réalisées au Chapitre 4 par la méthode STATICo ont abouti à des résultats similaires. D'après Domain (1986), les quatre principaux assemblages (ou communautés) sont nommément : la communauté à *Sciaenidae*, la communauté à *Sparidae*, la communauté du rebord du plateau et La communauté de la pente continentale. (1) **La communauté à *Sciaenidae*** est rencontrée sur des fonds meubles (sablo-vaseux à vaso-sableux). Ce sont des espèces à affinités tropicales plutôt liées à la présence d'eaux chaudes (Domain, 1980). En saison froide à partir de 18°30 N,

Chapitre 7 : Discussion et Conclusions

ce peuplement est limité au banc d'Arguin ainsi qu'à une frange côtière qui s'étend vers le sud et jusqu'à 15-20 m de profondeur. En saison chaude, la limite inférieure de cette communauté se situe alors à une profondeur moyenne de 30 à 40 m. (2) **La communauté à Sparidae**, soumise aussi aux variations saisonnières des conditions environnementales du milieu, est composée d'espèces à affinités tempérées. Son extension est déterminée par les oscillations en profondeur de la thermocline et surtout par les mouvements des fronts séparant les eaux chaudes des eaux froides. En saison froide la distribution correspond sensiblement à la zone d'influence de l'upwelling et en fin de saison chaude s'amorce le processus inverse. La limite inférieure de cette communauté se situe vers 70 à 80 m de profondeur, les espèces la composant fréquenteraient divers types sédimentaires. Elles peuvent être rencontrées dans des fonds meubles généralement au-delà de 50 m, des fonds durs caractérisés par la présence de sables détritiques grossiers alternant avec des affleurements rocheux peu accentués, des fonds durs et rocheux où prédominent les bancs de roches et fonds mixtes que l'on rencontre sur tous les types de fonds. (3) **La communauté du rebord du plateau** est distribuée sur des fonds recouverts de vase, de vase sableuse ou de sable vaseux. Ces espèces vivent dans des eaux dont les caractéristiques physico-chimiques varient peu au cours de l'année. Cette communauté forme une bande continue encadrant sensiblement la rupture de pente que l'on observe vers 100–120 m. Son extension vers la côte semble limitée par les isobathes de 70 à 80 m. (4) **La communauté de la pente continentale** est constituée par des espèces que l'on rencontre au-delà de 200 m et jusqu'à 600 à 800 m. Au large de la Mauritanie les fonds de la pente continentale sont généralement accidentés en raison de la présence de nombreuses fosses (canyons) dont les parois sont souvent constituées de roches ou recouvertes par des formations coralliennes. Il en résulte que ces fonds sont difficilement chalutables et de ce fait mal connus.

7.4 Modèles de distribution des espèces de poissons

Le développement de modèles prédictifs de distribution des espèces pourrait aider les chercheurs à répondre à des questions telles que : comment et pourquoi les espèces sont-elles distribuées dans l'espace, quels facteurs limitent leurs dynamiques et comment elles sont susceptibles de répondre à la fois aux perturbations humaines et aux changements environnementaux globaux (Mackenzie et al., 2004; MacKenzie et al., 2006; Cheung et al., 2009; Monk et al., 2011; Webley et al., 2011; Ross and Howell, 2013; Monk, 2014) ? Lors des programmes de suivis biologiques (terrestres et aquatiques) les données de dénombrements de collectes sont souvent de nombre d'occurrences quantitatives (comptage d'abondance)

Chapitre 7 : Discussion et Conclusions

(Bigelow et al., 1999; Gray, 2005; Kéry et al., 2005; Ward and Myers, 2005; Minami et al., 2007; Chipeta et al., 2013; Aidoo et al., 2015; Hertel et al., 2016). Cependant, les échantillons de ce type de données de comptages peuvent contenir de nombreux zéros (Lee and Sampson, 2000; Gray, 2005; Banik and Kibria, 2009; Francisco et al., 2015). Diverses classes de modèles discrets univariés zéro-tronqués sont proposés pour modéliser ce type de données de nombres strictement positifs, tels que les distributions de Poisson, Géométrique, log-séries de Fisher, la Poisson tronquée et la Binomiale Négative tronquée (Grogger and Carson; Welsh et al., 1996; Dobbie and Welsh, 2001; Martin et al., 2005).

Baum et Myers (2004) ont traité les données de prises accidentelles de requins en utilisant une distribution Binomiale Négative tronquée pour estimer les tendances des effectifs de requin à partir seulement de leurs abondances positives (non nulles) (Baum and Myers, 2004). Brunio et al., (2011), décrit l'abondance de l'ichthyoplancton, de larves pélagiques de pomacentridés, en comparant de modèles statistiques tels que la distribution Binomiale Négative tronquée et de Poisson tronquée. Ils concluent que le modèle de la Binomiale Négative tronquée sélectionné a été capable de prédire le nombre réel de zéros et de poissons observés mieux que le modèle de Poisson (Brunio et al., 2011).

Dans le chapitre 5, les données de comptages associés à chaque espèce échantillonnée dans la ZEEM constituent une masse d'observations spatio-temporelles dont la nature des zéros semble indécidable. Nous avons ainsi ajusté chaque distribution, associée à une espèce et un habitat, par une loi binomiale négative tronquée. Ces espèces pourraient être divisées en deux catégories, la première composée d'espèces très agrégatives ainsi que de celles obéissant à la distribution log-series, la seconde composée d'espèces modérément agrégatives, obéissant aussi à une loi binomiale négative tronquée. L'examen des paramètres distributionnels des espèces non-agrégatives a montré une configuration compatible avec les résultats du modèle théorique de Kendall (1948). A partir de simples comptages, il a ainsi été possible d'évaluer les caractéristiques démographiques, et de voir si telle ou telle espèce est en danger d'extinction et/ou de maintien, etc. L'évaluation de tels paramètres (difficiles à mesurer sur le terrain) pourrait aussi être utile pour faire fonctionner des modèles sophistiqués de dynamique des populations.

7.5 La diversité des poissons démersaux

Les demandes d’ enrayer le déclin de la biomasse et de la biodiversité dans les océans du monde avaient conduit les gestionnaires et les chercheurs de recommander une étendue de gestion écosystémique (EBM) et des stratégies essayant de combiner la vie marine, l’environnement et les êtres humains (Gislason *et al.*, 2000; Pikitch *et al.*, 2004; Tolimieri and Anderson, 2010; Ainsworth *et al.*, 2012). La biodiversité devient de plus en plus une question primordiale dans la gestion des systèmes marins (Greenstreet, 2008; Rice and Garcia, 2011), à laquelle les chercheurs répondent par l’élaboration de descripteurs pour appuyer l’approche écosystémique à la gestion des pêches (Rice, 2003; Rochet and Trenkel, 2003; Trenkel and Rochet, 2003; Campbell *et al.*, 2011; Certain and Planque, 2015).

La description et la compréhension des tendances à relativement grande échelle de la biodiversité nous aide à développer des hypothèses sur les changements dans la composition des espèces et le fonctionnement des écosystèmes (Gaston *et al.*, 1995; Hillebrand, 2004; Rahbek, 2004; Tolimieri and Anderson, 2010; Anderson *et al.*, 2013). Le suivi des patterns de la biodiversité et l’identification des facteurs responsables de leurs changements, des analyses à grande échelle de la structuration des communautés sont d’actualité (Bianchi, 1991, Fujita *et al.*, 1995; Farina *et al.*, 1997; Labropoulou and Papaconstantinou, 2004; Gaertner *et al.*, 2013). L’abondance, la diversité des espèces (la richesse spécifique et l’équitabilité) et le degré de lien taxonomique offrent un ensemble utile de mesures complémentaires de la biodiversité des assemblages écologiques (Gaertner *et al.*, 2013; Smith *et al.*, 2014; Certain and Planque, 2015).

La diversité des espèces (la richesse spécifique et l’équitabilité) dans les écosystèmes marins varie en général avec la profondeur (Labropoulou and Papaconstantinou, 2004, 2005; Tolimieri and Levin, 2006; Tolimieri, 2007). Cependant, les patterns de la richesse spécifique avec la profondeur peuvent être variables et ont tendance à être spécifiques au contexte de la zone étudiée (Anderson *et al.*, 2013). Plusieurs auteurs ont documenté une relation négative de la richesse spécifique avec la profondeur, c’est-à-dire qu’elle diminue avec l’augmentation de ce paramètre physique (Labropoulou and Papaconstantinou, 2000; Rose, 2005; Stefansdottir *et al.*, 2009; Anderson *et al.*, 2013). Elle peut cependant aussi être positivement associée à la bathymétrie (Farina *et al.*, 1997; Mcclatchie *et al.*, 1997; Magnussen, 2002; Sousa *et al.*, 2006). Une relation unimodale ou l’absence de relation de cet indice avec la profondeur a aussi été mise en évidence (Mueter and Norcross, 2002; Colloca *et al.*, 2003). L’indice d’équitabilité tend aussi à augmenter avec la profondeur (corrélation positive) ; dans ce cas, les espèces de

Chapitre 7 : Discussion et Conclusions

poissons sont uniformément plus abondantes aux plus grandes profondeurs du plateau continental comparativement à celles des zones côtières (Snelgrove and Haedrich, 1985; Zintzen et al., 2012). La relation entre cet indice de diversité et la bathymétrie peut aussi être non monotone ou bien même absente (Fujita et al., 1995; Magnussen, 2002). D'autres travaux ont également examiné les patterns de l'équitabilité en relation avec la profondeur ; ils observent en général que cet indice de diversité est négativement lié à la bathymétrie, c'est-à-dire que les zones côtières du plateau continental sont caractérisées par des valeurs élevées d'équitabilité par rapport à celles des zones profondes (Labropoulou and Papaconstantinou, 2000, 2004; Tolimieri and Anderson, 2010).

Dans le chapitre 6, à travers les courbes d'accumulation d'espèces et les coefficients estimés du modèle GLM de la richesse spécifique, nous avons mis en évidence un gradient longitudinal par rapport à cet indice de diversité, les stations au large (OS) étant plus riches que celles des zones intermédiaire et côtière. Dans le cas de notre étude, la richesse est positivement corrélée avec la profondeur. L'importance de la richesse dans les strates bathymétriques du large (OS) est limitée dans la zone géographique au centre en face du cap Timiris (entre 19° 20' N et 19° 50' N) abritant les plus grands canyons de la région (Mittelstaedt, 1983; Dubrovin et al., 1991; Michel et al., 2011) et ils joueraient un rôle important dans les phénomènes d'upwelling (Domain, 1980; Ould-dedah et al., 1999). Le modèle GLM (Chapitre 6), utilisé pour tester l'effet de la profondeur sur les assemblages de poissons démersaux de la ZEEM par le biais de la dominance de Berger-Parker, montre que l'indice d'équitabilité est positivement corrélé avec la profondeur. En d'autres termes nous avons observé une augmentation considérable de la dominance de cet indice des strates côtières (US) à celles du large (MS et OS). Dans notre étude la profondeur a été un facteur structurant les assemblages démersaux de la ZEEM, la diversité (la richesse spécifique et l'équitabilité) était positivement corrélée à la profondeur, elle atteint de faibles valeurs dans les strates bathymétriques côtières et augmente avec l'augmentation de la profondeur.

7.6 Conclusions

Plusieurs études ont été conduites sur les assemblages de poissons, et durant ces dernières décennies des études ont été développées pour renforcer notre capacité de déterminer la structure des communautés portant sur les patterns de variation spatiale et temporelle de la composition, de l'abondance et de la distribution des assemblages de poissons démersaux sur le plateau et le talus continental à travers le monde. Le but de cette thèse est de fournir des

Chapitre 7 : Discussion et Conclusions

connaissances pertinentes sur la composition spécifique, la structure et la diversité des assemblages d'espèces démersales de la ZEEM, et à déterminer les variables structurantes sur la base des campagnes scientifiques démersales annuelles.

Dans le chapitre 4, la méthode multi-tableau STATICO appliquée sur l'abondance les assemblages des poissons démersaux a permis de souligner les principales caractéristiques du système étudié dans la ZEEM. Il a été mis en évidence dans cette étude que les facteurs abiotiques tels que la profondeur, le type d'habitats, les conditions océanographiques, influencent la structure des assemblages de poissons démersaux de la ZEEM. Cette structure distributionnelle des assemblages démersaux suit des gradients latitudinal et bathymétrique et dépendrait des conditions environnementales locales qui varient selon les zones géographiques et durant les années. Ces facteurs abiotiques mettent en évidence la structuration spatiale des quatre principaux assemblages démersaux stables et persistant au cours du temps. La zone nord attractive pour la pêche est aussi fortement associée aux conditions hydrologiques prédominantes au sein de strates bathymétriques, caractérisées par des conditions permanentes d'upwelling. La structuration spatiale des assemblages démersaux était principalement due aux paramètres environnementaux contrastés (SST et Chl a). L'effet de l'effort de la pêche n'a été observé que dans certaines années et strates bathymétriques spécifiques, en particulier durant 2007 et dans certaines strates côtières en zone nord.

Les résultats du chapitre 5 montrent qu'un certain nombre d'espèces présentes dans la ZEEM pourrait probablement être modélisées par le biais de processus dynamiques. La plupart des modèles statistiques spatio-temporelles conçus pour les données similaires sont trop sophistiqués pour faire face à un grand nombre d'espèces. Les méthodes exploratoires spatio-temporelle sont probablement mieux adaptées, mais on devrait aborder les questions complémentaires pour le traitement des données d'écologies marines : (1) en incluant dans la méthode des variables qualitatives descriptives (par exemple, la sédimentologie) et (2) l'espace ne pourrait pas être considéré comme isotrope en raison du rôle majeur de la turbulence (plus actif dans la colonne d'eau qu'à la surface).

Les enseignements sur la diversité des assemblages démersaux de la ZEEM soulignent que la rareté est très fréquente dans les communautés naturelles (chapitre 6). L'ensemble des indices de diversité utilisés dans ce travail, suggèrent qu'une seule composante de la diversité ne peut pas représenter la biodiversité des assemblages démersaux de la ZEEM. La richesse spécifique et l'équitabilité de Berger Parker fournissent de proxies à d'autres indices pour capturer les

Chapitre 7 : Discussion et Conclusions

patterns des composantes de la richesse spécifique, de l'équitabilité et de la diversité taxonomique. Les principaux facteurs temporel et environnemental tels que les années et les strates bathymétrique ont été les principales variables structurantes de la diversité des assemblages démersaux dans la zone d'étude. Les années pour lesquelles un effet substantiel a été identifié étaient liés aux saisons de transition particulières touchant l'environnement et la diversité des assemblages démersaux. Les indices de diversité complémentaires utilisés pour tester l'effet de la profondeur sur les assemblages démersaux de la ZEEM (richesse spécifique et la dominance de Berger-Parker), sont positivement corrélés avec la profondeur, les valeurs de ces indices sont faibles dans les strates bathymétriques littorales et plus élevées au large.

7.7 Perspectives

Cette thèse couvre un large éventail de divers thèmes analogues qui permettent une compréhension du fonctionnement de l'écosystème côtier mauritanien et plus particulièrement des assemblages démersaux. Elle peut être vue comme étant la base de recherches complémentaires sur plusieurs questions ouvertes à travers les approches utilisées. La composition, la structuration et la diversité des assemblages démersaux face aux facteurs structurants physiques et biologiques de la ZEEM ont été examinés. Pour des recherches futures, il serait nécessaire d'étudier d'autres groupes d'espèces tels que les poissons pélagiques et les céphalopodes (en particulier le poulpe commun : *Octopus vulgaris*) en raison de leur sensibilité face aux changements des conditions environnementales. La biodiversité est un enjeu important pour la pêche et doit être d'intérêt pour les gestionnaires des pêches. Du point de vue de la gestion des pêches à long terme, en plus de l'amélioration nécessaire des méthodes de pêche démersale expérimentales, des études écologiques détaillées de la dynamique du cycle de vie des espèces ciblées (d'intérêt économique), ainsi que des interactions interspécifiques spatiales et trophiques, sont nécessaires sur les ressources halieutiques en général et en particulier sur les assemblages démersaux de la ZEEM. Il est donc nécessaire de comprendre les perturbations que les variations des conditions environnementales, de la pêche et d'autres changements anthropiques ont causés sur la biodiversité marine et d'élaborer des stratégies qui permettront d'améliorer les changements écologiques futurs. Les résultats de l'étude sur les modèles de distribution des assemblages des espèces de la ZEEM pourraient probablement être utilisés pour la paramétrisation de l'intensité du modèle de Poisson impliqué dans des modèles spatio-temporels en se concentrant uniquement sur les espèces d'intérêts économiques et/ou écologiques (démersaux, pélagiques et céphalopodes).

Chapitre 7 : Discussion et Conclusions

Pour conclure, les analyses effectuées et les résultats de cette thèse peuvent fournir aux gestionnaires, aux scientifiques et aux acteurs de la pêche diverses importantes approches pour évaluer la dynamique spatio-temporelle, les modèles de distribution et la biodiversité des assemblages démersaux exploités dans des conditions environnementales changeantes et d'un effort de pêche devenant de plus en plus important au cours du temps.

Annexe I Les espèces démersales de la ZEEM et les analyses statistiques

Tableau 7-1 : Liste des espèces rencontrées lors des campagnes démersales annuelles de 1987 à 2010 sur le plateau continental mauritanien

Classes	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques
Ostéichthyens	Acanthuridae	Acanthurus	ACMO30	<i>Acanthurus monroviae</i>
	Acropomatidae	Synagrops	SYBE39	<i>Synagrops bellus</i>
		Synagrops	SYMI30	<i>Synagrops microlepis</i>
	Albulidae	Albula	ALVU94	<i>Albula vulpes</i>
		Pterothrissus	PTBE95	<i>Pterothrissus belloci</i>
	Alepocephalidae	Xenodermichthys	XEKO70	<i>Xenodermichthys copei</i>
	Anguillidae	Anguilla	ANSP50	<i>Anguilla sp</i>
	Antennariidae	Antennarius	ANPA80	<i>Antennarius pardalis</i>
			ANSE60	<i>Antennarius senegalensis</i>
			ANSP90	<i>Antennariidae</i>
	Apogonidae	Apogon	APSP95	<i>Apogon sp</i>
	Ariidae	Arius	ARHE70	<i>Arius heudelotii</i>
			ARLA90	<i>Arius latiscutatus</i>
			ARPA80	<i>Arius parkii</i>
			ARSP91	<i>Ariidae</i>
	Ariommatidae	Ariomma	ARBO40	<i>Ariomma bondi</i>
			ARME50	<i>Ariomma melanum</i>
	Ateleopodidae	Guntherus	GUAL10	<i>Guentherus altivelia</i>
		Ijimaia	IJLO20	<i>Ijimaia loppei</i>
	Aulopidae	Aulopus	AUCA30	<i>Aulopus cadenati</i>
			AUFI40	<i>Aulopus filamentosus</i>
	Balistidae	Balistes	BACA00	<i>Balistes capriscus</i>
			BAPU90	<i>Balistes punctatus</i>
	Batrachoididae	Halobatrachus	HADI20	<i>Halobatrachus didactylus</i>
		Halophryne	HAQU30	<i>Halophryne queenslandiae</i>
	Belonidae	Strongylura	STSP80	<i>Strongylura sp</i>
	Berycidae	Beryx	BESP40	<i>Beryx splendens</i>
	Blenniidae	Blennius	BEOC29	<i>Blennius ocellatus</i>
			BLNO38	<i>Blennius normani</i>
			BLSP40	<i>Blennius sp</i>
	Bothidae	Arnoglossus	ARCA60	<i>Arnoglossus capensis</i>
			ARIM70	<i>Arnoglossus imperialis</i>
		Bothus	BOPO50	<i>Bothus podas</i>
		Chascanopsetta	CHLU90	<i>Chascanopsetta lugubris</i>

Annexes

Suite Tableau 7.1

Classe	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques
Ostéichthyens	Bothidae	Monolene	MOMI00	<i>Monolene microstoma</i>
	Bramidae	Brama	BRBR19	<i>Brama brama</i>
		Taractes	TARU10	<i>Taracles rubescens</i>
	Callionymidae	Callionymus	CASP35	<i>Callionymidae</i>
		Synchiropus	SYPH30	<i>Synchiropus phaeton</i>
	Caproidae	Antigonia	ANCA60	<i>Antigonia capros</i>
		Capros	CAAP50	<i>Capros aper</i>
	Carangidae	Alectis	ALAL90	<i>Alectis alexandrinus</i>
		Campogramma	CAGL60	<i>Campogramma glaycos</i>
		Caranx	CAHI35	<i>Caranx crysos</i>
			CALA40	<i>Caranx latus</i>
			CARH20	<i>Caranx rhonchus</i>
			CASE30	<i>Caranx senegallus</i>
			CASP44	<i>Caranx sp</i>
		Chloroscombrus	CHCH70	<i>Chloroscombrus chrysurus</i>
		Decapterus	DEPU29	<i>Decapterus punctatus</i>
		Hemicaranx	HEBI30	<i>Hemicaranx bicolor</i>
		Lichia	LIAM70	<i>Lichia amia</i>
		Selene	SEDO60	<i>Selene dorsalis</i>
		Seriola	SECA00	<i>Seriola carpenteri</i>
		Trachinotus	TRGO59	<i>Trachinotus goreensis</i>
			TROV50	<i>Trachinotus ovatus</i>
			TRSP51	<i>Trachinotus sp</i>
		Trachurus	TRTR20	<i>Trachurus trecae</i>
			TRTR30	<i>Trachurus trachurus</i>
	Centracanthidae	Spicara	SPAL60	<i>Spiraca alta</i>
	Centrolophidae	Centrolophus	CENI30	<i>Centrolophus niger</i>
		Hyperoglyphe	HYMO40	<i>Hyperoglyphe moselli</i>
		Schedophilus	SCME50	<i>Schedophilus medusophagus</i>
			SCOV60	<i>Schedophilus ovalis</i>
			SCPE70	<i>Schedophilus permaco</i>
			SCSP75	<i>Schedophilus sp</i>
			CEPA60	<i>Cepola pauciradiata</i>
	Cepolidae	Cepola	CESP59	<i>Cepola sp</i>
	Chaetodontidae	Chaetodon	CHHO70	<i>Chaetodon hoefleri</i>
		Prognatode	PRMA60	<i>Chaetodon marcellae</i>
	Chaunacidae	Chaunax	CHPI00	<i>Chaunax pictus</i>

Annexes

Suite Tableau 7.1

Classe	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques	
Ostéichthys	Chlorophthalmidae	Chlorophthalmus	CHAT00	<i>Chlorophthalmus atlanticus</i>	
	Citharidae	Citharus	CHSP09	<i>Chlorophthalmus sp</i>	
			CILI10	<i>Citharus linguatula</i>	
	Clupeidae	Ethmalosa	ETFI10	<i>Ethmalosa fimbriata</i>	
		Sardina	SAPI20	<i>Sardina pilchardus</i>	
		Sardinella	SAAU30	<i>Sardinella aurita</i>	
		Ariosoma	SAMA40	<i>Sardinella maderensis</i>	
			ARBA10	<i>Ariosoma balearicum</i>	
	Cynoglossidae	conger	ARSP19	<i>Ariosoma sp</i>	
			COCO00	<i>Conger conger</i>	
		Xenomystax	COSP20	<i>Conger sp</i>	
			XESP61	<i>Xenomystax sp</i>	
		Cynoglossus	CYCA20	<i>Cynoglossus canariensis</i>	
		Symphurus	CYCD89	<i>Cynoglossus cadenati</i>	
	Dactylopteridae		CYMO30	<i>Cynoglossus monodi</i>	
			CYSE40	<i>Cynoglossus senegalensis</i>	
			CYSP60	<i>Cynoglossus sp</i>	
			SYNI90	<i>syphurus nigresuse</i>	
	Dactylopterus	SYSP99	<i>Syphurus sp</i>		
		DAVO00	<i>Dactylopterus volitans</i>		
	Diceratiidae	Bufoceratias	BUTH00	<i>Bufoaceratias wedli</i>	
	Diodontidae	Chiliomysterus	CHRE70	<i>Chiliomysterus reticulatus</i>	
	Drepaneidae	Diodon	CHSP50	<i>Chiliomysterus orbicularis</i>	
			CHSP72	<i>Chiliomysterus sp</i>	
			DIHY80	<i>Diodon hystrix</i>	
		Drepane	DRAF50	<i>Drepane africana</i>	
	Echeneidae	Echeneis	ECNA10	<i>Echeneis naucrates</i>	
	Elopidae	Remora	RERE45	<i>Remora remora</i>	
		Elops	RESP40	<i>Remora sp</i>	
			ELLA66	<i>Elops lacerta</i>	
	Emmelichthyidae	Erythrocles	ERMO70	<i>Erythrocles monodi</i>	
	Engraulidae	Engraulis	ENEN00	<i>Engraulis encrasiculus</i>	
	Ephippidae	Chaetodipterus	CHGO40	<i>Chaetodipterus goreensis</i>	
	Epigonidae	Epigonus	EPCO90	<i>Epigonus constanciae</i>	
	Fistulariidae	Fistularia	FIPE80	<i>Fistularia petimba</i>	
			FITA90	<i>Fistularia tabacaria</i>	

Annexes

Suite Tableau 7.1

Classe	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques
Ostéichthyens	Gempylidae	Ruvetus	RUPR10	<i>Ruvettus pretiosus</i>
	Gereidae	Eucinostomus	EUME00	<i>Eucinostomus melanopterus</i>
	Gobiidae	Gobbius	GOSP60	<i>Gobbis sp</i>
		Gorogobius	GONI95	<i>Gorogobius nigricinctus</i>
		Periophthalmus	PEBA90	<i>Periophthalmus papilio</i>
	Gonostomatidae	Thorogobius	THAN55	<i>Gobius angolensis</i>
		Gonostoma	GOBA38	<i>Gonostoma atlanticum</i>
	Grammicolepididae	Grammicolepis	GRBR09	<i>Xenolepidichthys dalgleishi</i>
	Haemulidae	Brachydeuterus	BRAU90	<i>Brachydeuterus auritus</i>
		Parapristipoma	PAOC00	<i>Parapristipoma octolineatum</i>
		Plectorhinchus	PLME10	<i>Plectorhinchus mediterraneus</i>
		Pomadasys	POIN50	<i>Pomadasys incisus</i>
			POJU60	<i>Pomadasys jubelini</i>
			POMP89	<i>Pomadasys spp</i>
			POPE70	<i>Pomadasys peroteti</i>
			PORO80	<i>Pomadasys rogeri</i>
	Halosauridae	Halosaurus	HAJO73	<i>Halosaurus johnsonianus</i>
	Holocentridae	Sargocentron	SAHA80	<i>Sargocentron hastatum</i>
	Labridae	Bodianus	BOSP10	<i>Bodianus speciosus</i>
			BOSP20	<i>Bodianus sp</i>
		Coris	COJU30	<i>Coris julis</i>
		Labrus	LASP40	<i>Labrus sp</i>
		Xyrichthys	XYNO00	<i>Xyrichtys novacula</i>
	Lethrinidae	Lethrinus	LEAT60	<i>Lethrinus atlanticus</i>
	Lophiidae	Lophiodes	LOKE30	<i>Lophiodes kempfi</i>
		Lophius	LOBU10	<i>Lophius budegassa</i>
			LOPI00	<i>Lophius piscatorius</i>
			LOSP21	<i>Lophius sp</i>
			LOVA20	<i>Lophius vaillanti</i>
	Lutjanidae	Lutjanus	LUSP80	<i>Lutjanus sp</i>
	Macrouridae	Coelorinchus	COCO50	<i>Coelorhincus coelorinchus</i>
			COFA60	<i>Coelorhynchus fasciatus</i>
			COSP62	<i>Coelorhincus sp</i>
		Malacocephalus	MALA30	<i>Malacocephalus laevis</i>
			MAOC40	<i>Malacocephalus occidentalis</i>
			MASP42	<i>Malacocephalus sp</i>
		Nezuma	NEAE10	<i>Nezumia aequalis</i>

Annexes

Suite Tableau 7.1

Classe	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques
Ostéichthyens	Macrouridae	Nezuma	NESP25	<i>Nezumia sp</i>
		Trachyrhinchus	TRSC60	<i>Trachyrincus scabrus</i>
	Macrouridae	Trachyrhinchus	TRSP69	<i>Trachyrincus sp</i>
	Malacanthidae	Branchiostegus	BRSE90	<i>Branchiostegus semifasciatus</i>
	Melanocetidae	Melanocetus	MEMU00	<i>Melanocetus johnsoni</i>
	Merlucciidae	Merluccius	MEME20	<i>Merluccius merluccius</i>
			MEPO40	<i>Merluccius polli</i>
			MESE30	<i>Merluccius senegalensis</i>
			MESP50	<i>Merluccius sp</i>
	Molidae	Mola	MOMO10	<i>Mola mola</i>
	Monacanthidae	Aluterus	ALHE45	<i>Aluterus heudelotii</i>
			ALPU30	<i>Aluterus punctatus</i>
			ALSC50	<i>Aluterus schoepfii</i>
			ALSP51	<i>Aluterus sp</i>
		Stephanolepis	STHI20	<i>Stephanolepis hispidus</i>
	Moridae	Gadella	GAIM63	<i>Gadella imberbis</i>
		Laemonema	LALA70	<i>Laemonema laureysi</i>
		Physiculus	PHDA75	<i>Physiculus dalwigki</i>
			PHHU76	<i>Physiculus huloti</i>
	Moronidae	Dicentrarchus	DIPU60	<i>Dicentrarchus punctatus</i>
	Mugilidae	Mugil	LIAU71	<i>Liza aurata</i>
			MUCA69	<i>Mugil capurrii</i>
			MUCE70	<i>Mugil cephalus</i>
			MUCU73	<i>Mugil curema</i>
			MUNB79	<i>Mugil bananensis</i>
			MUSP74	<i>Mugil sp</i>
	Mullidae	Mullus	MUBA40	<i>Mullus barbatus</i>
			MUSU30	<i>Mullus surmuletus</i>
		Pseudupeneus	PSPR50	<i>Pseudupeneus prayensis</i>
	Muraenesocidae	Cynoponticus	CYFE50	<i>Cynoponticus ferox</i>
		Lycodontis	LYSP40	<i>Lycodontis sp</i>
	Muraenidae	Muraena	MUHE30	<i>Muraena helena</i>
			MUSP00	<i>Muraena sp</i>
	Myctophidae	Lampanyctus	LAPH01	<i>Lampanyctus photonotus</i>
			LASP00	<i>Lampanyctus sp</i>
	Nemichthyidae	Avocettina	AVIN38	<i>Avocettina sp</i>

Annexes

Suite Tableau 7.1

Classe	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques
Ostéichthyens	Nemichthyidae	Nemichthys	NESC40	<i>Nemichthys scolopaceus</i>
	Nettastomatidae	Nettastoma	NEME92	<i>Nettastoma melanurum</i>
	Nomeidae	Cubiceps	CUGR90	<i>Cubiceps gracilis</i>
		Psenes	PSPE89	<i>Cubiceps niger</i>
	Notancanthidae	Notacanthus	NOCH88	<i>Notacanthus chemnitzii</i>
	Ogcocephalidae	Dibranchus	DIAT60	<i>Dibranchus atlanticus</i>
	Oneirodidae	Oneirodes	ONSP79	<i>Oneirodes sp</i>
	Ophichthidae	Echelus	ECPA21	<i>Echelus pachyrhyncus</i>
			ECSP40	<i>Echelus sp</i>
	Ophidiidae	Mystriophis	MYRO28	<i>Mystriophis rostellatus</i>
		Ophichthus	OPRU30	<i>Ophichthus rufus</i>
		Ophisurus	OPSE00	<i>Ophisurus serpens</i>
		Pisodonophis	PISE20	<i>Pisodonophis semicinctus</i>
		Brotula	BRBA40	<i>Brotula barbata</i>
			BRSP49	<i>Brotula sp</i>
		Genypterus	GECA50	<i>Genypterus capensis</i>
		Monomitopus	MOME46	<i>Monomitopus metriostoma</i>
		Ophidion	OPBA48	<i>Ophidion barbatum</i>
	Oreosomatidae	Oreosoma	ORSP09	<i>Oreosoma atlanticum</i>
	Paralichthyidae	Citharychthys	CIST15	<i>Citharichthys stampfili</i>
		Syacium	SYMI10	<i>Syacium micrurum</i>
	Percichthyidae	Howella	HOBR80	<i>Howella brodiei</i>
	Percophidae	Bembrops	BEGR41	<i>Bembrops greyi</i>
			BEHE40	<i>Bembrops heterurus</i>
	Peristediidae	Peristedion	PECA10	<i>Peristedion cataphractum</i>
	Phosichthyidae	Polymetme	POCO37	<i>Polymetme corythaeola</i>
		Yarrella	YABL39	<i>Yarrella blackfordi</i>
	Phycidae	Phycis	PHBL61	<i>Phycis blennoides</i>
			PHPH60	<i>Phycis phycis</i>
	Platycephalidae	Solitas	SOGR20	<i>Grammoplites gruveli</i>
	Platytroctidae	Maulisia	MAMI09	<i>Maulisia microlepis</i>
	Polynemidae	Galeoides	GADE70	<i>Galeoides decadactylus</i>
		Pentanemus	PEQU80	<i>Pentanemus quinquarius</i>
	Pomacentridae	Chromis	CHCA10	<i>Chromis cadenati</i>
			CHCH15	<i>Chromis chromis</i>
			CHLI20	<i>Chromis limbatus</i>
	Pomatomidae	Pomatomus	POSA00	<i>Pomatomus saltatrix</i>

Annexes

Suite Tableau 7.1

Classe	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques
Ostéichthyens	Priacanthidae	Priacanthus	PRAR70	<i>Priacanthus arenatus</i>
	Pristigasteridae	Ilisha	ILAF70	<i>Ilisha africana</i>
	Psettodidae	Psettodes	PSBE20	<i>Psettodes belcheri</i>
			PSBE30	<i>Psettodes bennetti</i>
			PSSP40	<i>Psettodes sp</i>
	Psychrolutidae	Psychrolutes	PSMA00	<i>Cottunculoides inermis</i>
			PSSP01	<i>Psychrolutes sp</i>
	Rachycentridae	Rachycentron	RACA61	<i>Rachycentron canadum</i>
	Scaridae	Nicholsina	NIUS50	<i>Nicholsina usta</i>
		Scarus	SCHO55	<i>Scarus hoefleri</i>
			SCSP59	<i>Scarus sp</i>
		Sparisoma	SPRU60	<i>Sparisoma rubipinne</i>
			SPSP69	<i>Sparisoma sp</i>
	Sciaenidae	Argyrosomus	ARHO49	<i>Argyrosomus hololepidotus</i>
			ARRE40	<i>Argyrosomus regius</i>
		Atractoscion	ATAE55	<i>Atractoscion aequidens</i>
		Miracorvina	MIAN20	<i>Miracorvina angolensis</i>
		Pentheroscion	PEMB34	<i>Pentheroscion mbizi</i>
		Pseudotolithus	PSSE50	<i>Pseudotolithus brachygnavathus</i>
			PSSE60	<i>Pseudotolithus senegalensis</i>
			PSSP85	<i>Pseudotolithus sp</i>
			PSTY70	<i>Pseudotolithus typus</i>
		Pteriscion	PTPE10	<i>Pteroscion peli</i>
		Sciaena	SCUM30	<i>Sciaena umbra</i>
		Umbrina	UMCA90	<i>Umbrina canariensis</i>
			UMRO00	<i>Umbrina rhonchus</i>
	Scombridae	Auxis	AUTH40	<i>Auxis thazard</i>
		Euthynnus	EUAL50	<i>Euthynnus alleteratus</i>
		Orcynopsis	ORUN90	<i>Orcynopsis unicolor</i>
		Sarda	SASA70	<i>Sarda sarda</i>
		Scomber	SCJA80	<i>Scomber japonicus</i>
			SCSC90	<i>Scomber scombrus</i>
		Scomberomorus	SCTR80	<i>Scomberomorus tritor</i>
	Scorpaenidae	Helicolenus	HEDA30	<i>Helicolenus dactylopterus</i>
		Neomerinthe	NEFO38	<i>Neomerinthe folgori</i>
		Pontinus	POAC60	<i>Pontinus accraensis</i>
			POKU50	<i>Pontinus kuhlii</i>

Annexes

Suite Tableau 7.1

Classe	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques
Ostéichthyes	Scorpaenidae	Scorpaena	Pontinus	<i>Pontinus sp</i>
			SCAN40	<i>Scorpaena angolensis</i>
			SCEL50	<i>Scorpaena elongata</i>
			SCLA70	<i>Scorpaena laevis</i>
			SCLO60	<i>Scorpaena lopei</i>
			SCNO10	<i>Scorpaena notata</i>
			SCNO80	<i>Scorpaena normani</i>
			SCSF90	<i>Scorpaena scrofa</i>
			SCSP71	<i>Scorpaena sp</i>
		Cephalopholus	SCST00	<i>Scorpaena stephanica</i>
			CENI01	<i>Cephalopholis nigri</i>
	Serranidae	Epinephelus	CETA00	<i>Cephalopholis taeniops</i>
			EPAE30	<i>Epinephelus aeneus</i>
			EPCA60	<i>Epinephelus caninus</i>
			EPFA80	<i>Epinephelus alexandrinus</i>
			EGPO65	<i>Epinephelus goreensis</i>
			EPGU50	<i>Epinephelus guaza</i>
			EPIT75	<i>Epinephelus esonue</i>
			EPSP70	<i>Epinipheles esonue</i>
		Mycteroperca	MYRU85	<i>Mycteroperca rubra</i>
		Rypticus	RYSA90	<i>Rypticus saponaceus</i>
	Setarchidae	Serranus	SEAC00	<i>Serranus accraensis</i>
			SEAF10	<i>Serranus africana</i>
			SECA80	<i>Serranus cabrilla</i>
			SESC90	<i>Serranus scriba</i>
			SESP11	<i>Serranus sp</i>
	Soleidae	Anthias	ANAN20	<i>Anthias anthias</i>
		Setarches	SEGU00	<i>Setarches guentheri</i>
		Bathysolea	BAPO70	<i>Bathysolea polli</i>
			BAPR90	<i>Bathysolea profundicola</i>
			BASP00	<i>Bathysolea sp</i>
		Buglossidium	BULU10	<i>Buglossidium luteum</i>
		Dicologlossa	DIHE30	<i>Dicologlossa hexophthalma</i>
		Microchirus	MIBO50	<i>Microchirus boscanion</i>
			MIFR60	<i>Microchirus frechkopi</i>
			MIOC70	<i>Microchirus ocellatus</i>
			MISP00	<i>Monochirus sp</i>

Annexes

Suite Tableau 7.1

Classe	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques
Ostéichthyens	Soleidae	Microchirus	MITH40	<i>Microchirus theophila</i>
			MIVA90	<i>Microchirus variegatus</i>
			MIWI80	<i>Microchirus wittei</i>
		Monochirus	MOHI60	<i>Monochirus hispidus</i>
			MOSP99	<i>Monochirus sp</i>
		Pegusa	PELA30	<i>Pegusa lascaris</i>
			PETR20	<i>Pegusa triophthalmus</i>
		Solea	SOCU50	<i>Dicologoglossa cuneata</i>
			SOSE40	<i>Solea senegalensis</i>
			SOSP30	<i>Solea sp</i>
		Solea	SOVU39	<i>Solea vulgaris</i>
		Synaptura	SYCA50	<i>Synaptura cadenati</i>
			SYLU60	<i>Synaptura lusitanica</i>
	Sparidae	Vanstraelenia	VACH80	<i>Vanstraelenia chiroptthalmus</i>
		Boops	BOBO30	<i>Boops boops</i>
		Chrysoblephus	CHGI40	<i>Chrysoblephus gibbiceps</i>
		Dentex	DEAN90	<i>Dentex angolensis</i>
			DECA50	<i>Dentex canariensis</i>
			DECO93	<i>Dentex congoensis</i>
			DEGI60	<i>Dentex gibbosus</i>
			DEMA70	<i>Dentex macrophthalmus</i>
			DEMA80	<i>Dentex maroccanus</i>
			DESP92	<i>Dentex sp</i>
	Sparidae	Diplodus	DIBE60	<i>Diplodus bellottii</i>
			DICE40	<i>Diplodus cervinus</i>
			DIFA20	<i>Diplodus fasciatus</i>
			DIPU70	<i>Diplodus puntazzo</i>
			DISA30	<i>Diplodus sargus</i>
			DISP71	<i>Diplodus sp</i>
			DIVU50	<i>Diplodus vulgaris</i>
	Sparidae	Lithognathus	LIMO80	<i>Lithognathus mormyrus</i>
		Pagellus	PAAC00	<i>Pagellus acarne</i>
			PABE10	<i>Pagellus bellottii</i>
	Sparidae	Pagrus	PAAU90	<i>Pagrus auriga</i>
			PACA00	<i>Pagrus caeruleostictus</i>
			PAPA10	<i>Sparus pagrus</i>
		sarpa	SASA50	<i>Sarpa salpa</i>

Annexes

Suite Tableau 7.1

Classe	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques
Ostéichthyens	Sparidae	Sparus	SPAU80	<i>Sparus aurata</i>
		Spondyliosoma	SPCA30	<i>Spondyliosoma cantharus</i>
	Sphyraenidae	Sphyraena	SPAF40	<i>Sphyraena afra</i>
			SPGU10	<i>Sphyraena guachancho</i>
			SPSP31	<i>Sphyraena sphyraena</i>
			SPSP72	<i>Sphyraena sp</i>
			SPVI20	<i>Sphyraena viridensis</i>
	Sternoptychidae	Polyipinus	POSP10	<i>Polyipnus sp</i>
	Stomiidae	Borostomias	BOMO50	<i>Borostomias mononema</i>
		Chauliodus	CHSP59	<i>Chauliodus schmidti</i>
		Stomias	STSP60	<i>Stomias boa boa</i>
	Stromateidae	Stromateus	STFI90	<i>Stromateus fiatola</i>
	Syngnathidae	Hippocampus	HISP00	<i>Hippocampus sp</i>
	Synodontidae	Saurida	SABR60	<i>Saurida brasiliensis</i>
		Synodus	SYSA71	<i>Synodus saurus</i>
			SYSY70	<i>Synodus synodus</i>
		Trachinocephalus	TRMY80	<i>Trachinocephalus myops</i>
	Tetraodontidae	Ephippion	EPGU60	<i>Ephippion guttifer</i>
		Lagocephalus	LALA60	<i>Lagocephalus lagocephalus</i>
			LALA80	<i>Lagocephalus laevigatus</i>
			LASP72	<i>Lagocephalus sp</i>
		Sphoeroides	SPPA10	<i>Liosaccus cutaneus</i>
			SPSP00	<i>Sphoeroides spengleri</i>
			SPSP20	<i>Sphoeroides sp</i>
	Trachichthyidae	Gephyroberyx	GEDA50	<i>Gephyroberyx darwinii</i>
		Hoplostethus	HOCA70	<i>Hoplostethus cadenati</i>
			HOME60	<i>Hoplostethus mediterraneus</i>
	Trachinidae	Trachinus	TRAR30	<i>Trachinus armatus</i>
			TRDR10	<i>Trachinus draco</i>
			TRLI40	<i>Trachinus lineolatus</i>
			TRRA20	<i>Trachinus radiatus</i>
			TRSP42	<i>Trachinus sp</i>
	Trichiuridae	Aphanopus	APCA50	<i>Aphanopus carbo</i>
		Lepidopus	LECA60	<i>Lepidopus caudatus</i>
		Trichiurus	TRLE30	<i>Trichiurus lepturus</i>
	Triglidae	Chelidonichthys	CHGA50	<i>Chelidonichthys gabonensis</i>

Annexes

Suite Tableau 7.1

Classe	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques
Ostéichthyens	Triglidae	Chelidonichthys	CHLU10	<i>Chelidonichthys lucerna</i>
			CHOB30	<i>Chelidonichthys obscurus</i>
			CHSP35	<i>Chelidonichthys sp</i>
		Lepidotrigla	LECA40	<i>Lepidotrigla cadmani</i>
			LECA80	<i>Lepidotrigla carolae</i>
			LESP90	<i>Lepidotrigla sp</i>
		Trigla	TRLY20	<i>Trigla lyra</i>
			TRSP15	<i>Trigla sp</i>
		Trigloporus	TRLA60	<i>Chelidonichthys lastoviza</i>
	Uranoscopidae	Uranoscopus	URAL15	<i>Uranoscopus albesca</i>
			URCA90	<i>Uranoscopus cadenati</i>
			URPO00	<i>Uranoscopus polli</i>
			URSC10	<i>Uranoscopus scaber</i>
			URSP11	<i>Uranoscopus sp</i>
	Zeidae	Zenopsis	ZECO20	<i>Zenopsis conchifer</i>
		Zeus	ZEFA10	<i>Zeus faber</i>
	Zenionidae	Zenion	ZEHO30	<i>Cyttus hololepis</i>
Chondrichthyens	Carcharhinidae	Carcharhinus	CASP79	<i>Carcharhinus sp</i>
		Rizoprionodon	RIAC70	<i>Rhizoprionodon acutus</i>
	Centrophoridae	Centrophorus	CEGR60	<i>Centrophorus granulosus</i>
			CESP99	<i>Centrophorus sp</i>
			CESQ90	<i>Centrophorus squamosus</i>
			CEUY80	<i>Centrophorus uyato</i>
		Deania	DECA20	<i>Deania calcea</i>
			DEPR30	<i>Deania profundorum</i>
	Chimaeridae	Hydroalagus	HYMI89	<i>Hydrolagus mirabilis</i>
	Dalatiidae	Dalatias	DALI58	<i>Dalatias licha</i>
		Etmopterus	ETEV48	<i>Etmopterus brachyurus</i>
			ETPR49	<i>Etmopterus princeps</i>
			ETPU50	<i>Etmopterus pusillus</i>
	Dasyatidae	Dasyatis	DACE70	<i>Dasyatis centroura</i>
			DAMA60	<i>Dasyatis margarita</i>
			DAMA80	<i>Dasyatis marmorata</i>
			DAPA90	<i>Dasyatis pastinaca</i>
			DASP92	<i>Dasyatis sp</i>
		Taeniura	TAGR00	<i>Taeniura grabata</i>
	Gymnuridae	Gymnura	GYAL10	<i>Gymnura altavela</i>

Annexes

Suite Tableau 7.1

Classe	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques
Chondrichthyens	Gymnuridae	Gymnura	GYMI20	<i>Gymnura micrura</i>
	Hemigaleidae	Paragaleus	PAPE60	<i>Paragaleus pectoralis</i>
	Hexanchidae	Heptranchias	HEPE10	<i>Heptranchias perlo</i>
	Leptochariidae	Leptocharias	LESM40	<i>Leptocharias smithii</i>
	Myliobatidae	Myliobatis	MYAQ25	<i>Myliobatis aquila</i>
		Pteromylaeus	PTBO30	<i>Pteromylaeus bovinus</i>
		Rhinoptera	RHBO50	<i>Rhinoptera bonasus</i>
			RHMA60	<i>Rhinoptera marginata</i>
			RHSP70	<i>Rhinoptera sp</i>
	Oxynotidae	Oxynotus	OXCE35	<i>Oxynotus centrina</i>
	Rajidae	Dipturus	DIBA81	<i>Dipturus batis</i>
		Raja	RACI70	<i>Leucoraja naevus</i>
			RACL80	<i>Raja circularis</i>
			RADO89	<i>Raja doltrei</i>
		Raja	RAMI30	<i>Raja miraletus</i>
			RAMI40	<i>Raja microocellata</i>
			RASP50	<i>Raja sp</i>
			RAST40	<i>Raja straeleni</i>
			RAUN90	<i>Raja undulata</i>
		Rajella	RALE60	<i>Raja barnardi</i>
		Rostroraja	ROAL61	<i>Rostroraja alba</i>
	Rhinobatidae	Rhinobatos	RHCE70	<i>Rhinobatos cemiculus</i>
			RHRH60	<i>Rhinobatos rhinobatos</i>
			RHSP80	<i>Rhinobatos sp</i>
		Zanobattus	ZASC50	<i>Zanobatus atlanticus</i>
			ZASP51	<i>Zanobatus sp</i>
	Scyliorhinidae	Galeus	GAME90	<i>Galeus melastomus</i>
			GAPO00	<i>Galeus pectoralis</i>
		Scyliorhinus	SCCA60	<i>Scyliorhinus canicula</i>
			SCCE62	<i>Scyliorhinus cervigoni</i>
			SCST61	<i>Scyliorhinus stellaris</i>
	Somniosidae	Scymnodon	SCSQ69	<i>Scymnodon squamulosus</i>
	Sphyrnidae	Sphyrna	SPLE00	<i>Sphyrna lewini</i>
			SPSP30	<i>Sphyrna sp</i>
	Squalidae	Squalus	SQBL50	<i>Squalus blainvillei</i>
	Squatinidae	Squatina	SQAC36	<i>Squatina aculeata</i>
			SQSQ37	<i>Squatina squatina</i>

Annexes

Suite Tableau 7.1

Classe	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques
Mollusques	Torpedinidae	Torpedo	TOMA10	<i>Torpedo marmorata</i>
			TONO20	<i>Torpedo nobiliana</i>
			TOSP99	<i>Torpedo sp</i>
			TOTO00	<i>Torpedo torpedo</i>
	Triakidae	Galeorhinus	GAGA45	<i>Galeorhinus galeus</i>
		Mustelus	MUMU50	<i>Mustelus mustelus</i>
Echinoderme	Holothuriidae	Holothuria	HOAR00	<i>Concombre de mer</i>
Chalcidoidae	Venus	VEVE09	<i>Venus verrucosa</i>	
Mollusques	Cranchiidae	Liocranchia	LISP00	<i>Liocranchia reinhardtii</i>
	Glycimerididae	Glycymerus	GLGL10	<i>Glycymeris glycymeris</i>
	Loliginidae	Alloteuthis	LOAF50	<i>Alloteuthis africana</i>
			ALSP60	<i>Allotheutis sp</i>
	Loliginidae	Loligo	LOVU40	<i>Loligo vulgaris</i>
	Octopodidae	Eledone	ELSP10	<i>Eledone sp</i>
		Octopus	OCSP20	<i>Octopus sp</i>
	Octopodidae	Octopus	OCVU00	<i>Octopus vulgaris</i>
		Pteroctopus	PTTE09	<i>Pteroctopus tetricirrus</i>
	Ommastrephidae	Illex	ILCO80	<i>Illex coindetii</i>
		Ommastrephes	OMSP90	<i>Ommastrephes sp</i>
		Todarodes	TOSA71	<i>Todarodes sagittatus</i>
		Todaropsis	TOEB70	<i>Todaropsis eblanae</i>
			TOSP69	<i>Todaropsis sp</i>
	Ostreidae	Ostrea	OSDE04	<i>Ostrea denticulata</i>
	Pectinidae	Pecten	PESP84	<i>Pecten sp</i>
	Sepiidae	Sepia	SEBE20	<i>Sepia bertheloti</i>
			SEEL30	<i>Sepia elegans</i>
			SEOF10	<i>Sepia officinalis</i>
			SEOR25	<i>Sepia orbignyana</i>
			SESP35	<i>Sepia sp</i>
			SEOR39	<i>Sepiella ornata</i>
	Sepiolidae	Heteroteuthis	HEDI40	<i>Rossia sp</i>
		Rossia	ROMA70	<i>Rossia macrosoma</i>
			ROSP79	<i>Rossia sp</i>
	Veneridae	Venus	VECR90	<i>Venus rosalina</i>
			VESP82	<i>Venus sp</i>
	Volutidae	Cymbium	CYCY87	<i>Cymbium cymbium</i>
		Voluta	VOSP83	<i>Cymbium sp</i>

Annexes

Suite Tableau 7.1

Classe	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques
Crustacés	Aristeidae	Aristaeopsis	ARSP81	<i>Plesionika sp</i>
		Aristeus	ARSP60	<i>Aristeus sp</i>
			ARVA50	<i>Aristeus varidens</i>
	Calappidae	Calappa	CAGA09	<i>Calappa gallus</i>
			CAGR10	<i>Calappa granulata</i>
			CAPE51	<i>Calappa pellii</i>
			CARU20	<i>Calappa rubroguttata</i>
			CASP30	<i>Calappa sp</i>
	Cancridae	Cancer	CASP89	<i>Cancer sp</i>
	Coenobitidae	Pagurus	PASP90	<i>Pagurus sp</i>
	Crangonidae	Crangon	CRSP97	<i>Crangon crangon</i>
		Pontocaris	POLA95	<i>Pontocaris lacazei</i>
	Dorippidae	Ethusa	ETLA10	<i>Medioripa lantana</i>
	Galatheidae	Munida	MUSP60	<i>Munida speciosa</i>
			MUSP69	<i>Munida sp</i>
	Geryonidae	Chaceon	CHMA00	<i>Geryon maritae</i>
		Liocarcinus	LICO10	<i>Liocarcinus corrugatus</i>
	Grapsidae	Grapsus	GRSP98	<i>Grapsidae</i>
	Homolidae	Paromola	PACU90	<i>Paramola cuvieri</i>
	Majidae	Maja	MASP04	<i>Maja sp</i>
			MASQ00	<i>Maja squinado</i>
	Nematocarcinoidea	Nematocarcinus	NEAF40	<i>Nematocarcinus africanus</i>
			NESP49	<i>Nematocarcinus sp</i>
	Oplophoroidea	Acanthephyra	ACCU98	<i>Acanthephyra sp</i>
		Oplophorus	OPSP97	<i>Oplophorus spinosus</i>
	Pandalidae	Heterocarpus	HEEN90	<i>Heterocarpus ensifer</i>
		Pandalus	PASP99	<i>Pandalus sp</i>
		Parapandalus	PANA80	<i>Parapandalus narval</i>
			PASP89	<i>Parapandalus sp</i>
		Plesionika	PLCA30	<i>Plesionika carinata</i>
			PLED36	<i>Plesionika edwardsi</i>
			PLHE50	<i>Plesionika heterocarpus</i>
			PLMA35	<i>Plesionika martia</i>
	Panuliridae	Palinurus	PAMA00	<i>Palinurus mauritanicus</i>
			PARE10	<i>Panulirus regius</i>
	Pasiphaeidae	Glyphus	GLMA60	<i>Glyphus marsupialis</i>
		Pasiphaea	PAMU45	<i>Pasiphaea multidentata</i>

Annexes

Suite Tableau 7.1

Classe	Famille	Genre	Codes	Noms taxonomiques
Crustacés	Penaeidae	Farfantepenaeus	FANO40	<i>Farfantepenaeus notialis</i>
		Melicertus	MEKE50	<i>Penaeus kerathurus</i>
		Metapenaeopsis	MEMI28	<i>Metapenaeopsis miersi</i>
		Parapenaeopsis	PAAT20	<i>Parapenaeopsis atlantica</i>
		Parapenaeus	PALO60	<i>Parapenaeus longirostris</i>
		Penaeus	PEMO45	<i>Penaeus monodon</i>
			PESP39	<i>Penaeus sp</i>
	Penaeoidea	Aristaeopsis	ARED99	<i>Aristaeopsis adwardsiana</i>
		Plesiopenaeus	PLSP98	<i>Plesiopenaeus spp</i>
	Polychelidae	Polycheles	POSP89	<i>Polychelidae</i>
	Portunidae	Bathynectes	BATH00	<i>Bathynectes sp</i>
		Callinectes	CAAM01	<i>Callinectes amnicola</i>
			CASP05	<i>Callinectes sp</i>
		Cronius	CRRU03	<i>Cronius ruber</i>
		Portunus	POSP00	<i>Portunus sp</i>
			POVA98	<i>Portunus validus</i>
	Scyllaridae	Scyllarides	SCHE98	<i>Scyllarides herklotssii</i>
		Scyllarides	SCSP00	<i>Scyllarides sp</i>
	Sergestidae	Sergestes	SESP00	<i>Sergestes sp</i>
	Sicyonidae	Sicyonia	SICA80	<i>Sicyonia carinata</i>
			SIGA70	<i>Sicyonia galeata</i>
			SISP90	<i>Sicyonia sp</i>
	Solenoceridae	Solenocera	SOAF90	<i>Solenocera africana</i>
			SOSP99	<i>Solenocera sp</i>
	Squillidae	Squilla	SQMA00	<i>Squilla mantis</i>
			SQSP30	<i>Squilla sp</i>
Echinoderme	Asterinidae	Anseropoda	ANSP88	<i>Anseropoda placenta</i>
Tortue	Cheloniidae	Chelonia	CHSP93	<i>Chelonia mydas</i>

Annexes

Annexe II Structuration des assemblages des espèces démersales du plateau continental mauritanien de 1997 à 2010

Tableau 7-2 : Vue d'ensemble de quelques méthodes d'analyses multivariées d'ordination appliquées à des cas de données de communautés écologiques

Méthodes	Abréviations	Variables réponses	Prédicteurs	Références
Analyses de Co-Correspondances	CO-CA	Données de communautés	Données de communautés	(Noss, 1990; Ter Braak and Schaffers, 2004; Yeung <i>et al.</i> , 2010, 2013)
Analyse en Composantes Principales et/ou Analyse en Composantes Principales entre Classe	PCA et/ou BPCA	Données de communautés	Traits d'espèces correspondant aux variables environnementales	(Badiane <i>et al.</i> , 2001; Hinden <i>et al.</i> , 2005; Snelder <i>et al.</i> , 2005; Esperschütz <i>et al.</i> , 2009; Chang <i>et al.</i> , 2012a)
Analyses RLQ	RLQ	Données de communautés	Traits d'espèces correspondant aux variables environnementales	(Lyon <i>et al.</i> , 1996; Dray <i>et al.</i> , 2003; Kleyer, 2009; Fried <i>et al.</i> , 2012)
Double Analyse en Coordonnées Principales	DPCoA	Données de communautés	Traits d'espèces correspondant aux variables environnementales	(Pavoine <i>et al.</i> , 2004, 2013; Eckburg <i>et al.</i> , 2005; Paillex <i>et al.</i> , 2013; Fukuyama <i>et al.</i> , 2015)

Annexes

Suite Tableau 7-2

Méthodes	Abréviations	Variables réponses	Prédicteurs	Références
Analyse Canonique des Coordonnées Principales		Données de communautés	Traits d'espèces correspondant aux variables environnementales	(Anderson and Willis, 2003; Anderson, 2006; Watson <i>et al.</i> , 2007; Baker <i>et al.</i> , 2009)
Analyse Canonique des Correspondances	CA et/ou CCA	Données de communautés	Traits d'espèces correspondant aux variables environnementales	(Chardy <i>et al.</i> , 1976; Pinel-Alloul <i>et al.</i> , 1995; McCune, 1997)
Analyse Discriminante		Données de communautés	Traits d'espèces Et/ou Variables environnementales	(Jay, 1996; Kodama <i>et al.</i> , 2002; Marques <i>et al.</i> , 2006; Marmion <i>et al.</i> , 2009; Rahayu <i>et al.</i> , 2010; Moh <i>et al.</i> , 2013)
Analyse en Coordonnées Principales et/ou Double Analyse en Coordonnées Principales	PCoA et/ou DPCoA	Données de communautés	Traits d'espèces correspondant aux variables environnementales	(Pavoine <i>et al.</i> , 2004, 2013; PEAKALL and SMOUSE, 2006; Mouillot <i>et al.</i> , 2011a; Fukuyama <i>et al.</i> , 2015)

Annexes

S2: Description of the STATICO method following Thioulouse et al. (2004)

Consider a list of k pairs $\{(X_i, Y_i): 1 \leq i \leq k\}$ of tables. In our case, each pair is associated with a depth stratum. For one depth stratum i , $X_i (n \times p)$ is a table of p environmental or fishing effort variables sampled n times, and $Y_i (n \times q)$ corresponds to q species abundance sampled *the same way* (n is the year number in our case). $D_p (p \times p)$ and $D_q (q \times q)$ are the diagonal matrices of column weights (variables) and $D_n (n \times n)$ is the diagonal matrix of row weights (years). STATICO results from merging two multivariate analysis methods: Co-inertia analysis, and Partial Triadic Analysis.

(1) Co-inertia analysis of a pair of tables:

The co-inertia analysis of X_i and Y_i is the eigen analysis of the matrix Z_i :

$$Z_i = X_i^T D_n Y_i D_q Y_i^T D_n X_i D_p$$

Following Dray et al. (2003), the analysis of Z_i gives the common geometry of the two tables. It searches for axes that maximize the covariance between the coordinates of the rows (sampling years) of the two tables (environmental and fishing effort variables, and species abundance).

(2) Partial Triadic Analysis (PTA) of a series of tables:

Consider a series of tables $\{Z_i: 1 \leq i \leq k\}$ with p rows and q columns (identical); $D_p (p \times p)$ and $D_q (q \times q)$ are the diagonal matrices of row and column weights, respectively. The analysis of this series of tables by PTA consists in three steps.

(2-a) Interstructure analysis:

A matrix of scalar products is computed between all the tables Z_i . It is the vector covariance matrix (Escoufier, 1973), of general term

$$\text{Cov}(Z_i; Z_j) = \text{Trace}(Z_i^T D_n Z_j D_p) \text{ for } i=1, \dots, k \text{ and } j=1, \dots, k.$$

The vector variance of table Z_i is:

$$\text{Vav}(Z_i) = \text{Trace}(Z_i^T D_n Z_i D_p) \text{ for } i=1, \dots, k$$

And the matrix of vector correlations is defined by:

$$\text{Rv}(Z_i; Z_j) = \text{Covv}(Z_i; Z_j) \times [\text{Vav}(Z_i) \times \text{Vav}(Z_j)]^{-0.5} \text{ for } i=1, \dots, k \text{ and } j=1, \dots, k$$

The eigen analysis of this matrix gives a first eigenvector α , whose components are used as weights to compute the compromise table:

$$Z_c = \sum_k \alpha_k Z_k$$

(2-b) Compromise analysis:

The principal component analysis (PCA) of Z_c gives factor maps that are used to interpret the similarities or dissimilarities between original tables, in reference with common structures revealed by the PCA.

(2-c) trajectories:

The rows (*i.e.*, years) and columns (*i.e.*, variables) of the initial tables are then projected onto the factor maps.

STATICO consists in carrying PTA on the series of co-inertia matrices associated with the original pairs $\{(X_i, Y_i): 1 \leq i \leq k\}$ of tables. In our case, species, environmental and fishing effort variables and sampling years can be projected (trajectories) as additional elements on the compromise principal axes in order to summarize the reproducibility of the structure across the depth strata.

STATICO is quite simple to run because it requires only matrix and eigensystem computation. However, the variable scaling and the matrix of row and column weights have to be chosen with great care because they imply different ecological considerations (Dray et al. 2003). In our case, the separate analysis of each table was performed using a PCA because the species responses to the environmental and fishing effort variables are roughly linear (this was previously carefully verified graphically using a scatterplot). Then the PCA for the environmental and fishing effort variables was normalized because of the large scale variability. The PCA of the species abundances was performed on the log +1 transformed data to reduce the data variance as well as to simplify the graphical representation. Weighting matrices were considered uniform because the sampling method was homogeneous throughout the time and the taxonomic identification was performed carefully.

Annexes

Tableau 7-3 : (Suppl. Mat. S2)- Fish assemblages, with species list, identified by mean of average linkage classification (UPGMA), with their sedimentary types and depth stratum (CS: Coastal, US: Upper shelf, MS: Mid-shelf and OS: Outer shelf)

Depth strata	Sedimentary types	Taxonomic names	Family
CS	Muddy	<i>Merluccius senegalensis</i>	Merlucciidae
		<i>Pseudotolithus senegalensis</i>	Sciaenidae
	Rocky	<i>Capros aper</i>	Caproidae
		<i>Merluccius polli</i>	Merlucciidae
		<i>Scorpaena elongata</i>	
		<i>Helicolenus dactylopterus</i>	Scorpaenidae
		<i>Pontinus kuhlii</i>	
		<i>Lepidotrigla cadmani</i>	Triglidae
	Sandy	<i>Pterothrissus belloci</i>	Albulidae
		<i>Arnoglossus imperialis</i>	Bothidae
		<i>Chlorophthalmus atlanticus</i>	Chlorophthalmidae
		<i>Gobiidae</i>	Gobiidae
		<i>Gymnura altavela</i>	Gymnuridae
		<i>Branchiostegus semifasciatus</i>	Malacanthidae
		<i>Psettodes belcheri</i>	Psettodidae
		<i>Raja straeleni</i>	Rajidae
		<i>Raja undulata</i>	
		<i>Rhinobatos rhinobatos</i>	Rhinobatidae
		<i>Scorpaena normani</i>	
		<i>Scorpaena stephanica</i>	Scorpaenidae
		<i>Serranus cabrilla</i>	Serranidae
US	Sandy	<i>Microchirus theophaila</i>	Soleidae
		<i>Dentex angolensis</i>	
		<i>Diplodus sargus</i>	Sparidae
		<i>Mustelus mustelus</i>	Triakidae
		<i>Uranoscopus polli</i>	Uranoscopidae
	Sand-muddy	<i>Cynoglossus spp.</i>	Cynoglossidae
		<i>Grammoplites gruveli</i>	Platycephalidae
		<i>Umbrina canariensis</i>	Sciaenidae
		<i>Microchirus boscanion</i>	Soleidae

Annexes

To be continued

Depth strata	Sedimentary types	Taxonomic names	Family
US	Sand-muddy	<i>Dicologoglossa cuneata</i>	
		<i>Trachinus draco</i>	Trachinidae
	Muddy	<i>Priacanthus arenatus</i>	Priacanthidae
		<i>Zanobatus schoenleinii</i>	Rhinobatidae
	Rocky	<i>Selene dorsalis</i>	Carangidae
		<i>Fistularia petimba</i>	Fistulariidae
US	Sandy	<i>Dasyatis marmorata</i>	Dasyatidae
		<i>Pomadasys incisus</i>	Haemulidae
		<i>Pomadasys jubelini</i>	
		<i>Leptocharias smithii</i>	Leptochariidae
		<i>Boops boops</i>	Sparidae
		<i>Pagellus bellottii</i>	
		<i>Chelidonichthys gabonensis</i>	Triglidae
	Sand-muddy	<i>Galeoides decadactylus</i>	Polynemidae
MS	Sandy	<i>Halobatrachus didactylus</i>	Batrachoididae
		<i>Bothus podas</i>	Bothidae
		<i>Chaetodon hoefleri</i>	Chaetodontidae
		<i>Citharus linguatula</i>	Citharidae
		<i>Dactylopterus volitans</i>	Dactylopteridae
		<i>Fistularia tabacaria</i>	Fistulariidae
		<i>Eucinostomus melanopterus</i>	Gereidae
		<i>Plectorhinchus mediterraneus</i>	Haemulidae
		<i>Stephanolepis hispidus</i>	Monacanthidae
		<i>Brotula barbata</i>	Ophidiidae
		<i>Rhinobatos spp.</i>	Rhinobatidae
		<i>Scorpaena angolensis</i>	Scorpaenidae
		<i>Scorpaena spp.</i>	
		<i>Scyliorhinus canicula</i>	Scyliorhinidae
		<i>Epinephelus alexandrinus</i>	Serranidae
		<i>Epinephelus aeneus</i>	
		<i>Serranus scriba</i>	

Annexes

To be continued

Depth strata	Sedimentary types	Taxonomic names	Family
MS	Sandy	<i>Solea senegalensis</i>	Soleidae
		<i>Lithognathus mormyrus</i>	Sparidae
		<i>Uranoscopus</i> spp.	Uranoscopidae
OS	Sand-muddy	<i>Dentex maroccanus</i>	Sparidae
	Sandy	<i>Pseudupeneus prayensis</i>	Mullidae
		<i>Raja miraletus</i>	Rajidae
		<i>Dentex canariensis</i>	Sparidae
	Sand-muddy	<i>Chilomycterus orbicularis</i>	Diodontidae
		<i>Sphoeroides spengleri</i>	Tetraodontidae
		<i>Torpedo torpedo</i>	Torpedinidae

Annexe III Les modèles de distributions des assemblages des espèces démersales sur le plateau continental mauritanien de 1987 à 2010

Appendix 1: Determination of a threshold for the truncated Hellinger distance

While results about the asymptotic distribution of our estimators abound, nothing is known about the distribution of the goodness-of-fit index (see Formula (9))

$$d_H^T \left(TNBD(\hat{K}, \hat{\mathfrak{P}}), TNBD(K, \mathfrak{P}) \right) \quad (10)$$

where $(\hat{K}, \hat{\mathfrak{P}})$ is an estimate of (K, \mathfrak{P}) . In order to determine from d_H^T the species which were correctly fitted, we performed a Monte Carlo study. It consisted in generating a sample of the statistics (10) for each one of the three estimators used, from a population of “Negative Binomial species” similar to the genuine population of the C4 habitat considered as a reference structure. This study is detailed hereunder.

7.8 The reference distribution of (K, \mathfrak{P})

We plotted on Figure 7.1 the minimum PHD_h estimates of the vector (K, \mathfrak{P}) associated with the species collected in the C4 habitat. About 35.6% of the species were associated with very small values of the first parameter ($\hat{K} \leq e^{-10}$); discarding these species, we could fit a bi-dimensional log-normal distribution of parameters (μ_B, Σ_B) to the remaining vectors of estimates, whose confidence ellipsoids are also represented on Figure 7.1. Neither $\text{Log}(\hat{K})$ nor $\text{Log}(\hat{\mathfrak{P}})$ strictly obeyed a normal distribution, but this model was retained for the sake of simplicity, since the corresponding 95% confidence region widely covers the data (see Figure 7.1). As for the discarded species, we postulated that $\text{Log}(\hat{\mathfrak{P}})$ could be considered as obeying some Gaussian distribution, $\mathcal{N}(\mu_S, \sigma_S)$.

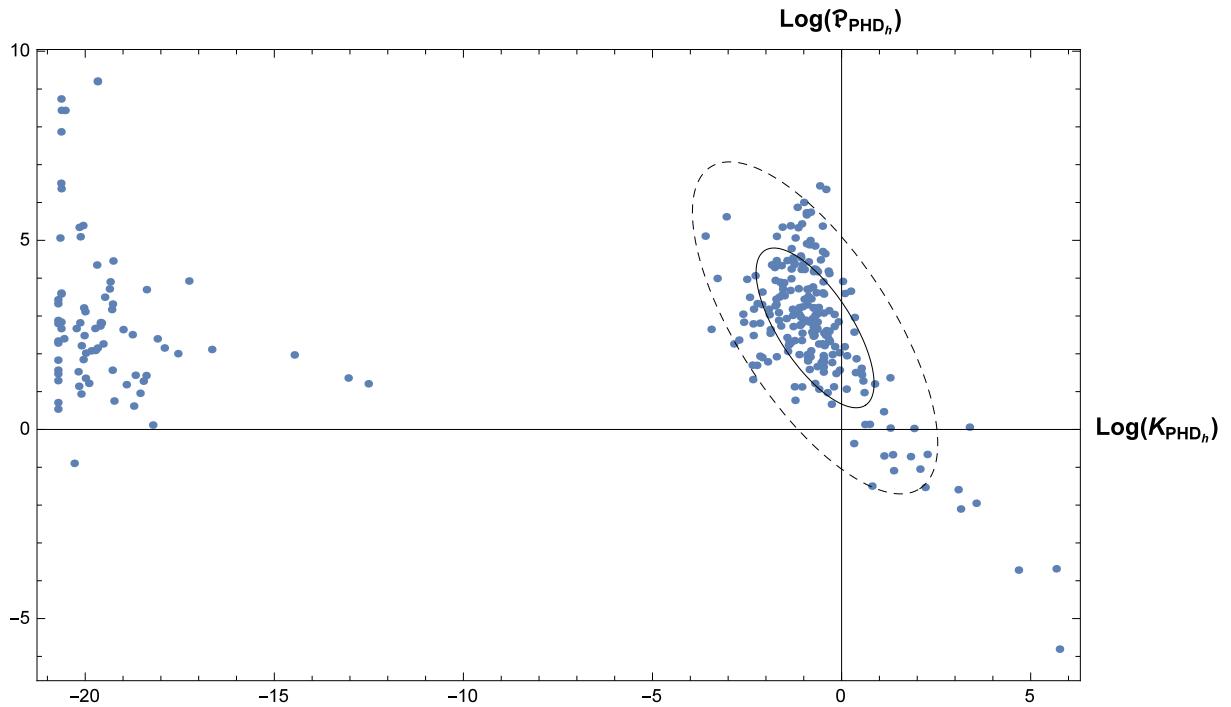


Figure 7-1 : Fit of the estimated parameters for the C4 data. The ellipsoids correspond to 50% and 95% confidence regions for the reference distribution, $\mathcal{N}(\mu_B, \Sigma_B)$.

7.9 Generating a “population” consistent with the reference distribution

To build a sample of $d_H^T \left(TNBD(\hat{K}, \hat{\mathfrak{P}}), TNBD(K, \mathfrak{P}) \right)$ for counts having the same overall characteristics as the C4 data, we generated random counts of 300 “NB species”, whose random parameters obeyed the mixture distribution

$$\mathcal{M} := 0.356 \mathcal{U}([e^{-12}, e^{-8}]) \otimes \mathcal{LN}(\mu_S, \sigma_S) + 0.644 \mathcal{LN}(\mu_B, \Sigma_B)$$

where $(\mu_S, \sigma_S) = (-0.701062, 2.68525)$ and (μ_B, Σ_B) were estimated from the C4 data. In practice, the parameters (k, p) of each species were first drawn according to \mathcal{M} ; then a sample of $\beta = 3000$ (or $\beta = 6000$ when $k \leq e^{-8}$) counts obeying $NBD(k, p)$ were drawn. The simulated data were then processed the same way as the MEEZ ones.

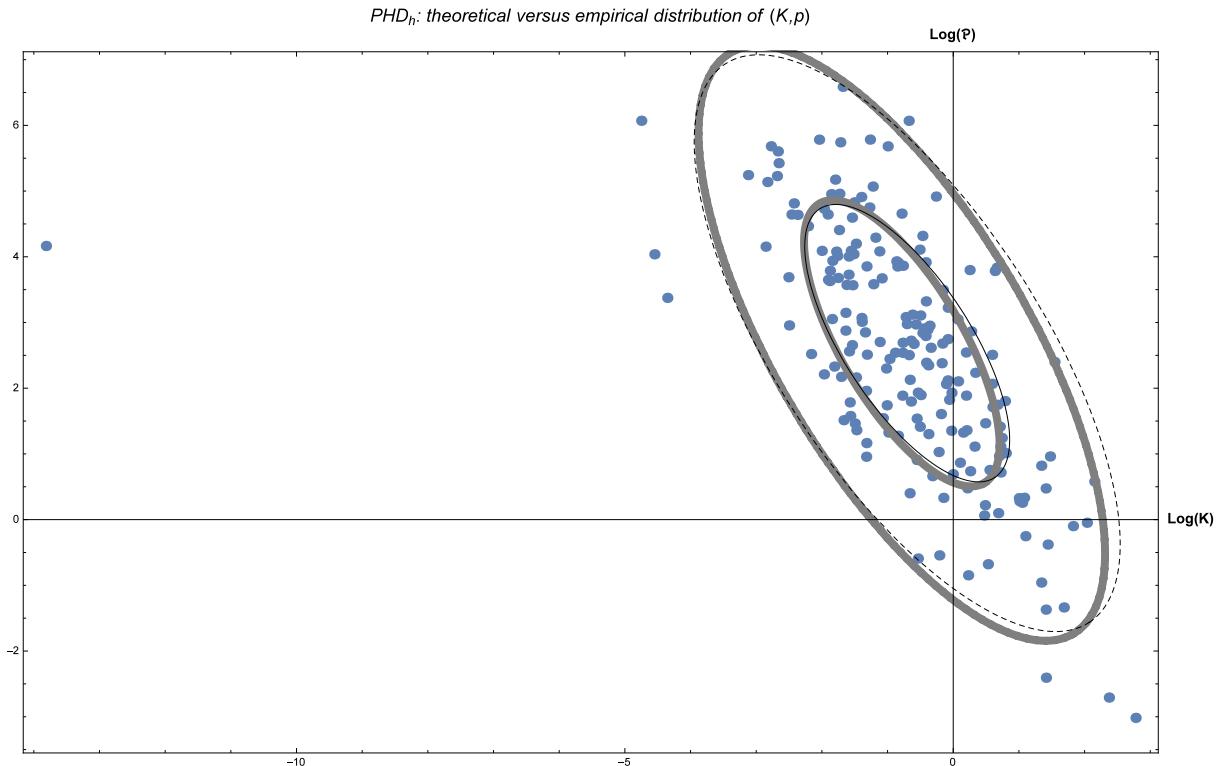


Figure 7-2 : In black: 50% and 95% confidence ellipsoids for the reference distribution $\mathcal{N}(\mu_B, \Sigma_B)$; in gray: same confidence ellipsoids for the distribution $\mathcal{N}(\widehat{\mu}_B, \widehat{\Sigma}_B)$ obtained from the mixture distribution \mathcal{M} . Dots correspond to the parameters of the “NB species”, estimated by PHD_h .

On Figure 7.2, we superimposed to the parameters of the species (estimated by PHD_h), confidence ellipsoids of the reference distribution $\mathcal{LN}(\mu_B, \Sigma_B)$ and of the distribution $\mathcal{LN}(\widehat{\mu}_B, \widehat{\Sigma}_B)$, whose parameters were estimated from the independent draws of \mathcal{M} . It is worth noting that in this case, there was no significant difference between the empirical distribution of $(\widehat{K}, \widehat{P})$ and the reference distribution $\mathcal{LN}(\mu_B, \Sigma_B)$ (P-values: Cramer-Von Mises = 0.544087; Pearson χ^2 = 0.523489).

7.10 Results

About 30% (93) of the “species” were observed less than 6 times, and discarded. The goodness-of-fit density estimates for the remaining ones are plotted on Figure 7.3. The three estimators perform equally well. In the case of genuine TNB distributions, while the goodness-of-fit by *ULSD* is very different. Among the 207 remaining species, only 3% (6) were better fitted by *ULSD*, while the best estimator for *TNBD* was PHD_h (185 species: 89% of the total),

followed by MLE (10 species) and pseudo-MLE (6 species). Thus almost all “aggregative species” were discarded due to their rarity.

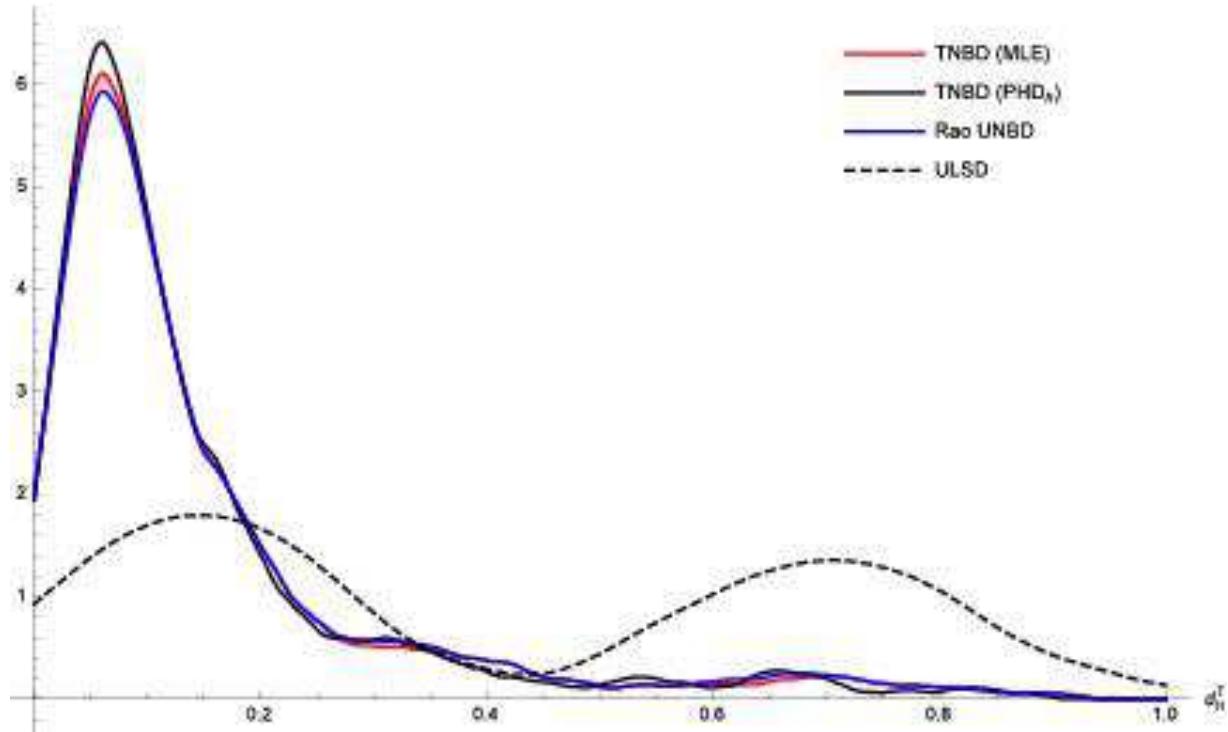


Figure 7-3 : Simulations: density estimates of the four goodness-of-fit criteria.

The quantile of order 0.95 of the goodness-of-fit associated with PHD_h was 0.531096; consequently, we considered that $d_H^T = 0.53$ is an appropriate threshold value that would not be exceeded by genuine negative binomial species. This threshold was used in Section 5.6.

Appendix 2: The Williams-Rao's condition and the estimation of β

Notice that the equality $\alpha = K\beta$ is implicit in equation (4), but that it is not a constraint in the root finding of the pseudo-MLE system (6). Consequently, this relationship must be considered as a sign of consistency of the estimation of $(K, \mathfrak{P}, \alpha)$. If in addition, the first condition of (5) is fulfilled, we should also have: $\frac{\alpha_{LS}}{K\beta} \approx \frac{\alpha_{Rao}}{K\beta} \approx 1$. We investigated the validity of this relationship by performing 50 Monte Carlo experiments with “negative binomial species” random draws, in each one of four typical cases:

- the “mean” one: $(K, \mathfrak{P}) = (1.193, 73.15)$ is the mean of the bivariate Log-normal distribution fitting the C4 habitat non-aggregative species (see Section 5.2 and Appendix 1)

Annexes

- the “common” one: $(K, \beta) = (0.7767, 14.43)$ is the spatial median (Serfling, 2004) of the parameters of the simulated “NB species”; in this case, we chose $\beta = 10^5$ as the sample size of each one of the 50 simulations
- an “aggregative” case: $(K, \beta) = (0.0001, 14.43)$, with $\beta = 10^7$
- a “bell-shaped” case: $(K, \beta) = (10, 14.43)$, with $\beta = 10^4$.

In these four cases, the best fit was obtained with PHD_h , and we observed that α_{LS} and α_{Rao} could be considered as normally distributed (according to the Cramer-von Mises test), and that the mean of α_{Rao} was always close to $K\beta$ (T test), while the relationship $\frac{\alpha_{LS}}{K\beta} \approx 1$ was verified only in the aggregative case (see Figure 7.6). The equality $\alpha_{LS} = K\beta$ was unacceptable in the “common” case (see Figure 7.5), as well as in the bell-shaped one (Figure 7.4) and in the “mean” case (not shown).

Annexes

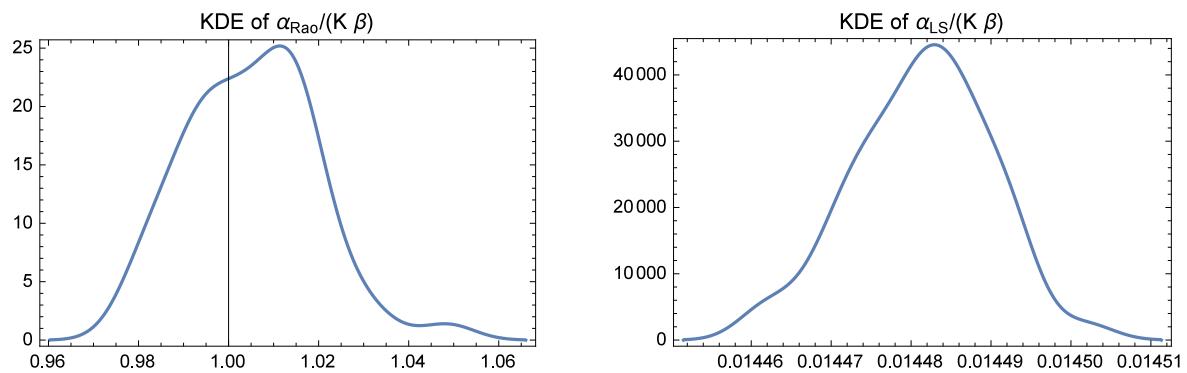


Figure 7-4 : The Williams-Rao's condition in the bell-shaped case

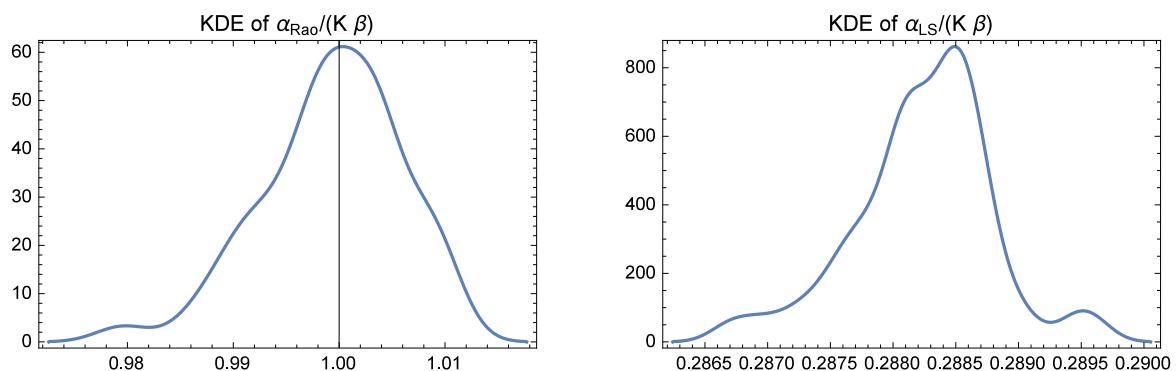


Figure 7-5 : The Williams-Rao's condition in the “common” case

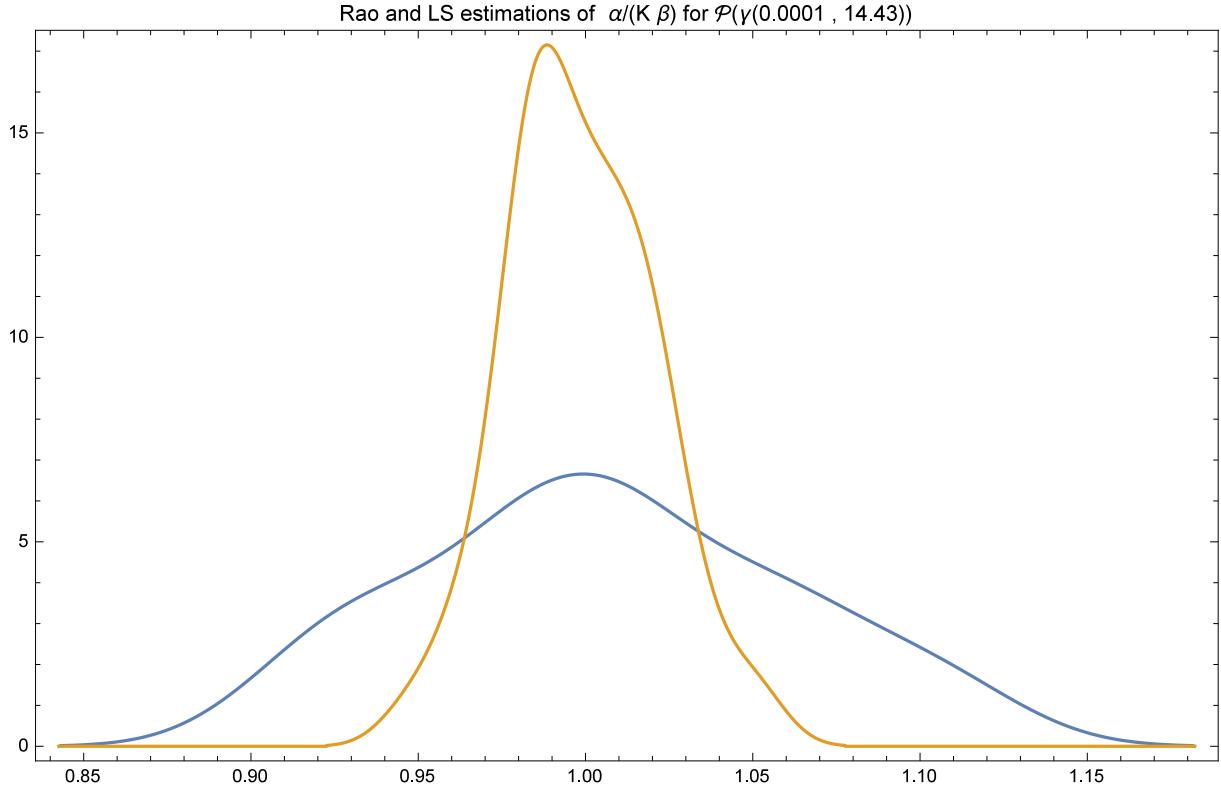


Figure 7-6 : The Williams-Rao's condition in the aggregative case - the blue density is $\frac{\alpha_{Rao}}{K\beta}$; the yellow one is $\frac{\alpha_{LS}}{K\beta}$

From another side, dealing with real data, we often have to face an additional estimation task: because of the dubious nature of the collected zeros (if there are), the true value of β is unknown and we only know the number β^+ of strictly positive counts. Then, it is classical to estimate β by:

$$\beta^{(\hat{K}, \hat{\beta})} := \frac{\beta^+}{\left(1 - 1/(1 + \hat{\beta})^{\hat{K}}\right)} \quad (11)$$

where $(\hat{K}, \hat{\beta})$ is an estimation of the TNBD parameters, obtained either from pseudo-MLE or PHD_h . The bell-shaped case is problem-free, because the probability of zero is extremely weak.

Let us now examine the most interesting case: the “common” one. On Figure 7.7, we plotted on the left panel KDE estimates of the 50 values of the expression (11) obtained with $(\hat{K}, \hat{\beta}, \hat{\alpha}) = (K_{Rao}, \hat{\beta}_{Rao}, \alpha_{Rao})$ and divided by β : they were very close to 1. On the right panel, we plotted the values of (11) obtained with $(\hat{K}, \hat{\beta}) = (K_{PHD_h}, \hat{\beta}_{PHD_h})$. Thus, this figure shows that all estimates of β are excellent in the “common” case; as a consequence, the results above concerning the Williams-Rao’s condition (see Figure 7.5) stay valid in this case.

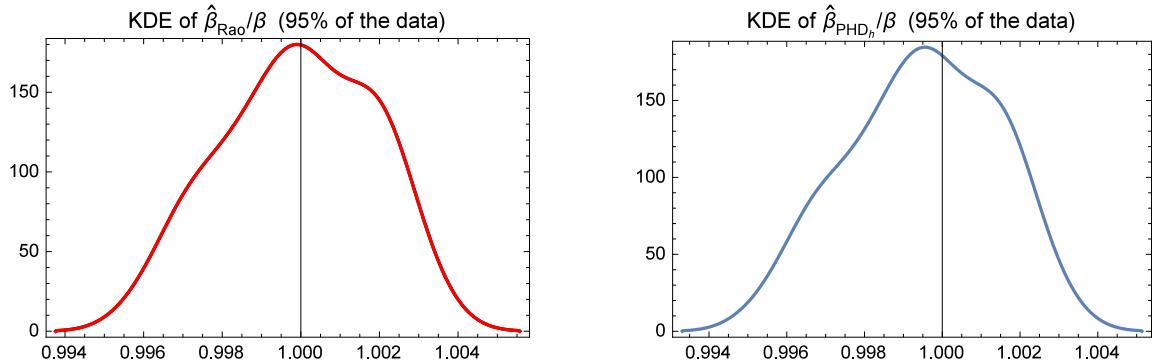


Figure 7-7 : Estimating β : the “common” case

Quite similar results were obtained in the “mean” case, as the reader can see on Figure 7.8.

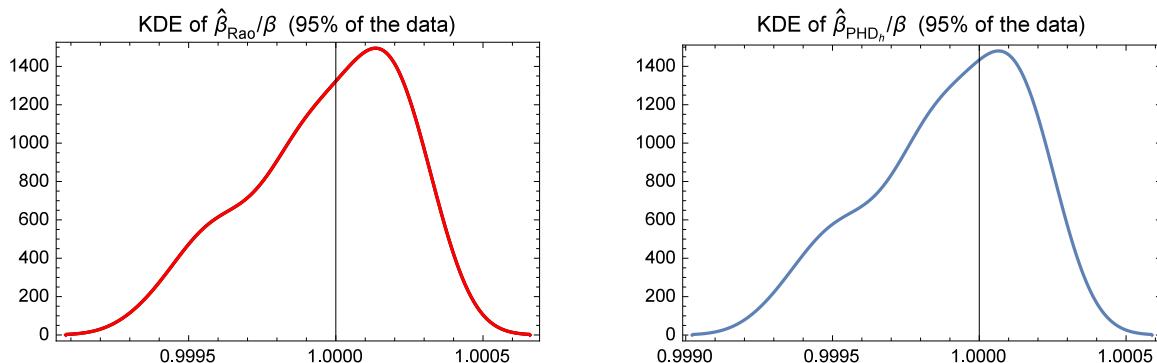


Figure 7-8 : Estimating β : the “mean” case

Things are very different in the aggregative situation, as the reader can see on Figure 7.9: the estimator (11) based on $(K_{Rao}, \mathfrak{P}_{Rao}, \alpha_{Rao})$ strongly underestimates or overestimates β . More precisely, in about 40% of the samples, β was highly overestimated, which is natural, since $\hat{K} \rightarrow 0 \lim \beta^{(\hat{K}, \hat{\mathfrak{P}})} = \frac{\beta^+}{\hat{K} \ln(1+\hat{\mathfrak{P}})}$. As for the estimator (11) associated with $(\hat{K}, \hat{\mathfrak{P}}) = (K_{PHD_h}, \mathfrak{P}_{PHD_h})$, it always underestimated β . Consequently, when K is very small, the consistency of the estimations of the parameters of $UNBD(K, \mathfrak{P}, \alpha)$ is questionable and the log-

Annexes

series model is probably more sound - even if the fit is not quite as good as with $UNBD(K, \beta, \alpha)$. This is undoubtedly the meaning of Figure 7.6.

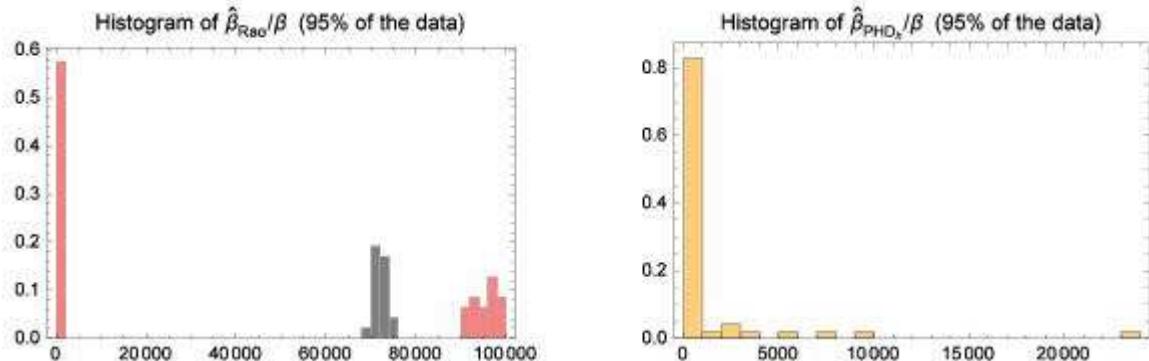


Figure 7-9 : Estimating β in the aggregative case; the 5% upper values were dropped

Annexes

Annexe IV Diversité des assemblages des espèces démersales de la ZEEM

Tableau 7-4 : Ranking of most abundant groundfish species with frequency of occurrence more than 5% in the Mauritanian Exclusive Economic zone, through main areas and under bathymetric strata. Frequency of occurrence (FO), Abundance (Abund.), Percentage of dominance (%D)

Codes	Taxonomic name	Diversity parameters				Areas			Bathymetric strata			
		FO	Abund.	%D	%Cumul.	North	Center	South	CS	US	MS	OS
PABE10	<i>Pagellus bellottii</i>	65.06	389100	18.78	18.78	X	X	X	X	X	X	X
PSPR50	<i>Pseudupeneus prayensis</i>	41.71	72906	3.52	47.03	X	X	X	X	X	X	X
POIN50	<i>Pomadasys incisus</i>	38.00	165009	7.97	34.79	X	X	X	X	X	X	X
RAMI30	<i>Raja miraletus</i>	35.17	14510	0.70	86.76	X	X	X	X	X	X	X
DECA50	<i>Dentex canariensis</i>	34.24	31178	1.51	71.08	X	X	X	X	X	X	X
SPSP00	<i>Sphoeroides spengleri</i>	28.68	24533	1.18	82.49	X	X	X	X	X	X	X
CILI10	<i>Citharus linguatula</i>	28.04	25670	1.24	77.70	X	X	X	X	X	X	X
HADI20	<i>Halobatrachus didactylus</i>	26.09	16430	0.79	85.30	X	X	X	X	X	X	X
PLME10	<i>Plectorhinchus mediterraneus</i>	26.09	68500	3.31	50.34	X	X	X	X	X	X	X
RHRH60	<i>Rhinobatos rhinobatos</i>	25.12	4738	0.23	94.35	X	X	X	X	X	X	X
SCST00	<i>Scorpaena stephanica</i>	23.86	12129	0.59	87.97	X	X	X	X	X	X	X
SOCU50	<i>Dicologlossa cuneata</i>	23.68	8843	0.43	89.81	X	X	X	X	X	X	X
TOTO00	<i>Torpedo torpedo</i>	21.50	3108	0.15	96.35	X	X	X	X	X	X	X
DEMA80	<i>Dentex maroccanus</i>	21.32	47834	2.31	60.71	X	X	X	X	X	X	X
LESP90	<i>Lepidotrigla sp</i>	21.08	24925	1.20	80.11	X	X	X	X	X	X	X
ZASC50	<i>Zanobatus schoenleinii</i>	20.39	4128	0.20	95.16	X	X	X	X	X	X	X
GADE70	<i>Galeoides decadactylus</i>	19.32	166537	8.04	26.82	X	X	X	X	X	X	X
ARIM70	<i>Arnoglossus imperialis</i>	19.05	9756	0.47	89.39	X	X	X	X	X	X	X
DAMA80	<i>Dasyatis marmorata</i>	18.44	3174	0.15	96.05	X	X	X	X	X	X	X

Annexes

Codes	Taxonomic name	FO	Abund.	%D	%Cumul.	North	Center	South	CS	US	MS	OS
GOSP60	<i>Gobius sp</i>	17.93	99547	4.81	39.60	X	X	X	X	X	X	X
BOPO50	<i>Bothus podas</i>	17.61	6170	0.30	91.86	X	X	X	X	X	X	X
EPAE30	<i>Epinephelus aeneus</i>	17.61	1499	0.07	98.00	X	X	X	X	X	X	X
BRBA40	<i>Brotula barbata</i>	17.52	5611	0.27	92.40	X	X	X	X	X	X	X
CHGA50	<i>Chelidonichthys gabonensis</i>	17.05	15675	0.76	86.06	X	X	X	X	X	X	X
UMCA90	<i>Umbrina canariensis</i>	16.08	24801	1.20	81.31	X	X	X	X	X	X	X
MUMU50	<i>Mustelus mustelus</i>	15.89	31781	1.53	68.05	X	X	X	X	X	X	X
CHSP50	<i>Chilomycterus spinosus mauretanicus</i>	13.95	2433	0.12	96.60	X	X	X	X	X	X	X
POKU50	<i>Pontinus kuhlii</i>	13.95	55305	2.67	56.09	X	X	X	X	X	X	X
BOBO30	<i>Boops boops</i>	13.62	21641	1.04	83.54	X	X	X	X	X	X	X
MESE30	<i>Merluccius senegalensis</i>	13.62	47942	2.31	58.40	X	X	X	X	X	X	X
SECA80	<i>Serranus cabrilla</i>	13.16	4200	0.20	94.76	X	X	X	X	X	X	X
PTBE95	<i>Pterothriussus belloci</i>	12.79	63732	3.08	53.42	X	X	X	X	X	X	X
MIBO50	<i>Microchirus boscanion</i>	12.23	6389	0.31	91.56	X	X	X	X	X	X	X
URPO00	<i>Uranoscopus polli</i>	12.05	1504	0.07	97.93	X	X	X	X	X	X	X
SEDO60	<i>Selene dorsalis</i>	11.63	31699	1.53	69.58	X	X	X	X	X	X	X
ARHE70	<i>Arius heudeletii</i>	11.40	29216	1.41	72.49	X	X	X	X	X	X	X
SOSE40	<i>Solea senegalensis</i>	11.26	2017	0.10	97.36	X	X	X	X	X	X	X
FITA90	<i>Fistularia tabacaria</i>	10.94	1520	0.07	97.78	X	X	X	X	X	X	X
TRDR10	<i>Trachinus draco</i>	10.89	5686	0.27	92.13	X	X	X	X	X	X	X
SOGR20	<i>Solitas gruveli</i>	10.57	4043	0.20	95.36	X	X	X	X	X	X	X
URSP11	<i>Uranoscopus sp</i>	10.01	1747	0.08	97.71	X	X	X	X	X	X	X
LESM40	<i>Leptocharias smithii</i>	9.87	2320	0.11	96.94	X	X	X	X	X	X	X
POJU60	<i>Pomadasys jubelini</i>	9.82	20186	0.97	84.51	X	X	X	X	X	X	X
PRAR70	<i>Priacanthus arenatus</i>	9.27	7896	0.38	90.19	X	X	X	X	X	X	X
RAUN90	<i>Raja undulata</i>	9.13	3111	0.15	96.20	X	X	X	X	X	X	X

Annexes

Codes	Taxonomic name	FO	Abund.	%D	%Cumul.	North	Center	South	CS	US	MS	OS
PSSE60	<i>Pseudotolithus senegalensis</i>	8.90	33934	1.64	66.51	X	X	X	X	X	X	X
SESC90	<i>Serranus scriba</i>	8.67	2658	0.13	96.48	X	X	X	X	X	X	X
LIMO80	<i>Lithognathus mormyrus</i>	8.53	4264	0.21	94.56	X	X	X	X	X	X	X
ARPA80	<i>Arius parkii</i>	8.39	28156	1.36	73.85	X	X	X	X	X	X	X
FIPE80	<i>Fistularia petimba</i>	7.92	1320	0.06	98.13	X	X	X	X	X	X	X
RAST40	<i>Raja straeleni</i>	7.92	1796	0.09	97.54	X	X	X	X	X	X	X
DAVO00	<i>Dactylopterus volitans</i>	7.60	3486	0.17	95.90	X	X	X	X	X	X	X
EUME00	<i>Eucinostomus melanopterus</i>	7.37	12828	0.62	87.38	X	X	X	X	X	X	X
CAAP50	<i>Capros aper</i>	7.32	81156	3.92	43.51	X	X	X	X	X	X	X
DISA30	<i>Diplodus sargus sargus</i>	7.09	7679	0.37	90.57	X	X	X	X	X	X	X
MEPO40	<i>Merluccius polli</i>	7.09	27333	1.32	75.17	X	X	X		X	X	X
SCNO80	<i>Scorpaena normani</i>	6.86	6687	0.32	91.25	X	X	X	X	X	X	X
CHHO70	<i>Chaetodon hoefleri</i>	6.81	2365	0.11	96.83	X	X	X	X	X	X	X
DEAN90	<i>Dentex angolensis</i>	6.81	4171	0.20	94.96	X	X	X	X	X	X	X
SCSP71	<i>Scorpaena sp</i>	6.53	3877	0.19	95.55	X	X	X	X	X	X	X
MITH40	<i>Microchirus theophila</i>	6.49	1181	0.06	98.19	X	X	X	X	X	X	X
PSBE20	<i>Psettodes belcheri</i>	6.44	514	0.02	99.29	X	X	X	X	X	X	X
ANSP90	<i>Antennarius sp</i>	6.39	601	0.03	99.05	X	X	X	X	X	X	X
BRSE90	<i>Branchiostegus semifasciatus</i>	6.30	410	0.02	99.39	X	X	X	X	X	X	X
GYAL10	<i>Gymnura altavela</i>	6.30	283	0.01	99.54	X	X	X	X	X	X	X
CHAT00	<i>Chlorophthalmus atlanticus</i>	5.79	44703	2.16	62.87	X	X	X		X	X	X
STHI20	<i>Stephanolepis hispidus</i>	5.65	2317	0.11	97.06	X	X	X	X	X	X	X
LECA40	<i>Lepidotrigla cadmani</i>	5.61	3867	0.19	95.73	X	X	X	X	X	X	X
SCCA60	<i>Scyliorhinus canicula</i>	5.61	611	0.03	99.02	X	X	X	X	X	X	X
CEPA60	<i>Cepola pauciradiata</i>	5.28	1341	0.06	98.07	X	X	X	X	X	X	X
ALHE45	<i>Aluterus heudelotii</i>	5.14	573	0.03	99.13	X	X	X	X	X	X	X

Annexes

Tableau 7-5 : Coefficients from the generalized linear models fitted to the complementary diversity indices: (a) Species richness (S), (b) Berger-Parker Dominance (D_{bp}) according to the explanatory variables Sea Surface Temperature (SST), Chlorophyll a concentration (chl a), Fishing effort (NbrOper), year and bathymetry. SE: standart error.

	Estimate	SE	z value	Pr(> z)	Sig.		Estimate	SE	z value	Pr(> z)	Sig.
Intercept	2.1E+00	1.0E-01	20.13	<2.00E-16	***		3.0E-01	1.6E-01	1.86	0.0636	.
SST	3.3E-02	2.6E-03	12.69	<2.00E-16	***		2.1E-02	3.6E-03	5.65	1.94E-08	***
chl a	1.3E-03	9.5E-04	1.39	0.164435			1.8E-04	1.4E-03	0.13	0.8949	
NbrOper	2.0E-05	3.3E-05	0.60	0.547902			6.0E-07	4.7E-05	0.01	0.9898	
1998	-1.5E-01	1.0E-01	-1.49	0.135621			1.0E-01	1.7E-01	0.62	0.5331	
1999	-3.0E-01	9.2E-02	-3.27	0.00108	**		9.5E-02	1.5E-01	0.64	0.5255	
2000	-1.5E-01	9.0E-02	-1.68	0.093983	.		2.4E-03	1.5E-01	0.02	0.9871	
2001	-1.8E-01	9.5E-02	-1.92	0.055374	.		-6.0E-03	1.6E-01	-0.04	0.9697	
2002	-1.3E-01	1.2E-01	-1.10	0.272582			1.0E-01	1.9E-01	0.54	0.5926	
2003	-1.3E-01	9.5E-02	-1.39	0.163826			2.3E-01	1.5E-01	1.51	0.1302	
2004	-3.4E-02	9.0E-02	-0.38	0.703776			1.3E-01	1.5E-01	0.83	0.4048	
2005	-1.8E-01	9.4E-02	-1.86	0.06249	.		2.1E-01	1.5E-01	1.37	0.1712	
2006	-2.8E-01	1.1E-01	-2.49	0.012894	*		2.5E-01	1.7E-01	1.46	0.1447	
2008	-1.3E-01	9.3E-02	-1.41	0.158633			1.6E-01	1.5E-01	1.06	0.2905	
2009	4.1E-02	9.8E-02	0.42	0.677712			1.6E-01	1.6E-01	0.99	0.3241	
2010	-5.9E-02	8.7E-02	-0.68	0.495494			2.2E-01	1.5E-01	1.47	0.1414	
US	-1.6E-01	9.9E-02	-1.61	0.107291			-1.7E-02	1.6E-01	-0.10	0.9194	
MS	-4.3E-01	1.1E-01	-4.06	4.95E-05	***		9.6E-02	1.6E-01	0.58	0.5598	
OS	-3.8E-01	1.1E-01	-3.51	0.000442	***		1.4E-01	1.7E-01	0.82	0.4111	
1998:US	2.5E-02	1.2E-01	0.20	0.839252			-1.1E-01	2.0E-01	-0.55	0.5807	
1999:US	3.0E-02	1.1E-01	0.27	0.788718			-6.4E-02	1.8E-01	-0.36	0.7228	
2000:US	7.1E-02	1.1E-01	0.63	0.530858			-7.5E-02	1.8E-01	-0.41	0.6833	
2001:US	-1.1E-01	1.2E-01	-0.95	0.344286			-9.3E-02	1.9E-01	-0.49	0.6243	
2002:US	1.4E-01	1.4E-01	1.02	0.309119			-1.0E-01	2.2E-01	-0.46	0.6439	
2003:US	2.0E-01	1.2E-01	1.65	0.099651	.		-4.0E-02	1.9E-01	-0.21	0.835	
2004:US	-1.1E-01	1.2E-01	-0.96	0.335627			-1.3E-01	1.9E-01	-0.70	0.4833	
2005:US	1.1E-02	1.2E-01	0.10	0.922888			-1.2E-01	1.9E-01	-0.62	0.5358	
2006:US	9.1E-02	1.4E-01	0.64	0.522739			-2.2E-01	2.1E-01	-1.05	0.2956	

Annexes

	Estimate	SE	z value	Pr(> z)	Sig.		Estimate	SE	z value	Pr(> z)	Sig.
2006:US	9.1E-02	1.4E-01	0.64	0.522739		-2.2E-01	2.1E-01	-1.05	0.2956		
2008:US	7.0E-02	1.2E-01	0.61	0.541349		-1.6E-01	1.9E-01	-0.86	0.3928		
2009:US	-8.4E-02	1.3E-01	-0.65	0.5158		-7.7E-02	2.1E-01	-0.37	0.7105		
2010:US	3.9E-02	1.1E-01	0.36	0.721889		-9.9E-03	1.8E-01	-0.06	0.9558		
1998:MS	3.5E-01	1.3E-01	2.69	0.007205	**	-1.2E-01	2.0E-01	-0.62	0.5386		
1999:MS	2.4E-01	1.2E-01	1.94	0.052285	.	-1.2E-01	1.9E-01	-0.62	0.5347		
2000:MS	2.1E-01	1.2E-01	1.73	0.084599	.	-2.7E-01	1.9E-01	-1.42	0.1547		
2001:MS	2.7E-01	1.3E-01	1.99	0.047188	*	-1.2E-01	2.0E-01	-0.57	0.5718		
2002:MS	2.8E-01	1.5E-01	1.85	0.06407	.	-2.6E-01	2.3E-01	-1.13	0.2587		
2003:MS	3.0E-01	1.3E-01	2.30	0.021332	*	-2.0E-01	2.0E-01	-1.03	0.3031		
2004:MS	2.0E-01	1.3E-01	1.61	0.107514		-3.8E-01	1.9E-01	-1.97	0.0493	*	
2005:MS	2.8E-01	1.3E-01	2.09	0.036578	*	-1.8E-01	2.0E-01	-0.91	0.3636		
2006:MS	3.9E-01	1.7E-01	2.27	0.023503	*	1.8E-03	2.4E-01	0.01	0.994		
2008:MS	1.2E-01	1.3E-01	0.92	0.356095		-2.2E-01	2.0E-01	-1.08	0.2796		
2009:MS	2.6E-01	1.4E-01	1.91	0.056747	.	-1.4E-01	2.1E-01	-0.65	0.513		
2010:MS	1.2E-01	1.3E-01	0.91	0.364644		-2.1E-02	1.9E-01	-0.11	0.9154		
1998:OS	1.9E-01	1.3E-01	1.46	0.14369		-1.0E-01	2.0E-01	-0.49	0.6231		
1999:OS	1.4E-01	1.3E-01	1.12	0.261027		-1.1E-01	1.9E-01	-0.59	0.5571		
2000:OS	7.2E-02	1.2E-01	0.59	0.554763		-1.8E-01	1.9E-01	-0.94	0.35		
2001:OS	3.1E-01	1.3E-01	2.42	0.015441	*	-1.8E-01	2.0E-01	-0.91	0.3625		
2002:OS	5.0E-01	1.6E-01	3.16	0.001561	**	-1.3E-01	2.5E-01	-0.51	0.61		
2003:OS	3.8E-01	1.5E-01	2.61	0.009168	**	-3.7E-01	2.2E-01	-1.66	0.097	.	
2004:OS	8.8E-02	1.2E-01	0.71	0.479552		-2.7E-01	1.9E-01	-1.38	0.1668		
2005:OS	1.2E-01	1.3E-01	0.94	0.350018		-1.8E-01	2.0E-01	-0.91	0.3652		
2006:OS	4.3E-01	1.5E-01	2.88	0.004041	**	-1.5E-01	2.2E-01	-0.66	0.5093		
2008:OS	1.5E-01	1.2E-01	1.20	0.232063		-1.5E-01	1.9E-01	-0.77	0.443		
2009:OS	2.0E-01	1.4E-01	1.45	0.14759		-6.3E-02	2.1E-01	-0.30	0.7681		
2010:OS	1.8E-02	1.2E-01	0.15	0.883295		-2.5E-01	1.9E-01	-1.35	0.1779		

Annexes

Tableau 7-6 : Species collected during the study period on the continental shelf of MEEZ, by classes and families of groundfish

Class	Order	Family	Genus	Codes	Taxonomic name
Osteichthyes	Albuliformes	Albulidae	Albula	ALVU94	<i>Albula vulpes</i> (Linnaeus, 1758)
			Pterothrissus	PTBE95	<i>Pterothrissus belloci</i> (Cadenat, 1937)
	Anguilliformes	Anguillidae	Anguilla	ANSP50	<i>Anguilla</i> sp
			Ariosoma	ARBA10	<i>Ariosoma balearicum</i> (Delaroche, 1809)
		Congridae	conger	ARSP19	<i>Ariosoma</i> sp
				COCO00	<i>Conger conger</i> (Linnaeus, 1758)
				COSP20	<i>Conger</i> sp
			Xenomystax	XESP61	<i>Xenomystax</i> sp
		Muraenesocidae	Cynoponticus	CYFE50	<i>Cynoponticus ferox</i> Costa, 1846
		Muraenidae	Muraena	MUHE30	<i>Muraena helena</i> (Linnaeus, 1758)
				MUSP00	<i>Muraena</i> sp
	Ateleopodiformes	Nettastomatidae	Nettastoma	NEME92	<i>Nettastoma melanurum</i> (Rafinesque, 1810)
		Ophichthidae	Echelus	ECPA21	<i>Echelus pachyrhynchus</i> (Vaillant, 1888)
				ECSP40	<i>Echelus</i> sp
			Mystriophis	MYRO28	<i>Mystriophis rostellatus</i> (Richardson, 1848)
			Ophisurus	OPSE00	<i>Ophisurus serpens</i> (Linnaeus, 1758)
			Pisodonophis	PISE20	<i>Pisodonophis semicinctus</i> (Richardson, 1848)
		Ateleopodidae	Guntherus	GUAL10	<i>Guenterus altivelia</i> (Osório, 1917)
Aulopiformes	Aulopidae	Aulopus	Aulopus	AUCA30	<i>Aulopus cadenati</i> (Poll, 1953)
				AUFI40	<i>Aulopus filamentosus</i> (Bloch, 1792)
	Chlorophthalmidae	Chlorophthalmus	Chlorophthalmus	CHAT00	<i>Chlorophthalmus atlanticus</i> (Poll, 1953)
				CHSP09	<i>Chlorophthalmus</i> sp

Annexes

Class	Order	Family	Genus	Codes	Taxonomic name
Osteichthyes	Aulopiformes	Synodontidae	Saurida	SABR60	<i>Saurida brasiliensis</i> (Norman, 1935)
			Synodus	SYSA71	<i>Synodus saurus</i> (Linnaeus, 1758)
				SYSY70	<i>Synodus synodus</i> (Linnaeus, 1758)
	Batrachoidiformes	Batrachoididae	Trachinocephalus	TRMY80	<i>Trachinocephalus myops</i> (Forster, 1801)
			Halobatrachus	HADI20	<i>Halobatrachus didactylus</i> (Bloch & Schneider,)
	Beloniformes	Belonidae	Halophryne	HAQU30	<i>Halophryne queenslandiae</i> (De Vis, 1882)
			Strongylura	STSP80	<i>Strongylura sp</i>
	Beryciformes	Homocentridae	Sargocentron	SAHA80	<i>Sargocentron hastatum</i> (Cuvier, 1829)
	Dactylopteriformes	Dactylopteridae	Dactylopterus	DAVO00	<i>Dactylopterus volitans</i> (Linnaeus, 1758)
	Gadiformes	Macrouridae	Coelorinchus	COFA60	<i>Coelorinchus fasciatus</i> (Günther, 1878)
			Malacocephalus	MALA30	<i>Malacocephalus laevis</i> (Lowe, 1843)
				MAOC40	<i>Malacocephalus occidentalis</i> (Goode & Bean,)
		Merlucciidae	Merluccius	MEME20	<i>Merluccius merluccius</i> (Linnaeus, 1758)
				MEPO40	<i>Merluccius polli</i> (Cadenat, 1950)
				MESE30	<i>Merluccius senegalensis</i> (Cadenat, 1950)
				MESP50	<i>Merluccius sp</i>
		Moridae	Laemonema	LALA70	<i>Laemonema laureysi</i> (Poll, 1953)
	Lophiiformes	Antennariidae	Antennarius	ANPA80	<i>Antennarius pardalis</i> (Valenciennes, 1837)
				ANSE60	<i>Antennarius senegalensis</i> (Cadenat, 1959)
				ANSP90	<i>Antennarius sp</i>
		Chaunacidae	Chaunax	CHPI00	<i>Chaunax pictus</i> (Lowe, 1846)
		Lophiidae	Lophiodes	LOKE30	<i>Lophiodes kempfi</i> (Norman, 1935)
			Lophius	LOBU10	<i>Lophius budegassa</i> (Spinola, 1807)
				LOPI00	<i>Lophius piscatorius</i> (Linnaeus, 1758)

Annexes

Class	Order	Family	Genus	Codes	Taxonomic name
Osteichthyes	Lophiiformes	Lophiidae	Lophius	LOSP21	<i>Lophius sp</i>
				LOVA20	<i>Lophius vaillanti (Regan, 1903)</i>
		Ogcocephalidae	Dibranchus	DIAT60	<i>Dibranchus atlanticus (Peters, 1876)</i>
	ophidiiformes	Ophichthidae	Ophichthus	OPRU30	<i>Ophichthus rufus (Rafinesque, 1810)</i>
			Brotula	BRBA40	<i>Brotula barbata (Bloch & Schneider, 1801)</i>
				BRSP49	<i>Brotula sp</i>
		Ophidiidae	Monomitopus	MOSP51	<i>Monomitopus sp</i>
			Ophidion	OPBA48	<i>Ophidion barbatum (Linnaeus, 1758)</i>
	Perciformes	Acanthuridae	Acanthurus	ACMO30	<i>Acanthurus monroviae (Steindachner, 1876)</i>
		Acropomatidae	Synagrops	SYBE39	<i>Synagrops bellus (Goode & Bean, 1896)</i>
		Apogonidae	Apogon	APSP95	<i>Apogon sp</i>
		Ariommatidae	Ariomma	ARBO40	<i>Ariomma bondi Fowler, 1930</i>
		Blenniidae	Blennius	BEOC29	<i>Blennius ocellaris (Linnaeus, 1758)</i>
				BLNO38	<i>Blennius normani (Poll, 1949)</i>
				BLSP40	<i>Bodianus sp</i>
		Callionymidae	Callionymus	CASP35	<i>Synchiropus sp</i>
			Synchiropus	SYPH30	<i>Synchiropus phaeton (Günther, 1861)</i>
		Carangidae	Decapterus	DEPU29	<i>Decapterus punctatus (Cuvier, 1829)</i>
			Selene	SEDO60	<i>Selene dorsalis (Gill, 1863)</i>
		Cepolidae	Cepola	CEPA60	<i>Cepola pauciradiata (Cadenat, 1950)</i>
				CESP59	<i>Cepola sp</i>
		Chaetodontidae	Chaetodon	CHHO70	<i>Chaetodon hoefleri (Steindachner, 1881)</i>
			Prognatode	PRMA60	<i>Prognathodes marcellae (Poll, 1950)</i>
		Echeneidae	Echeneis	ECNA10	<i>Echeneis naucrates (Linnaeus, 1758)</i>

Annexes

Class	Order	Family	Genus	Codes	Taxonomic name
Osteichthyes	Perciformes	Echeneidae	Remora	RERE45	<i>Remora remora</i> (Linnaeus, 1758)
				RESP40	<i>Remora sp</i>
		Emmelichthyidae	Erythrocles	ERMO70	<i>Erythrocles monodi</i> (Poll & Cadenat, 1954)
		Ephippidae	Chaetodipterus	CHGO40	<i>Chaetodipterus lippei</i> (Steindachner, 1895)
		Epigonidae	Epigonus	EPCO90	<i>Epigonus constanciae</i> (Giglioli, 1880)
		Gereidae	Eucinostomus	EUME00	<i>Eucinostomus melanopterus</i> (Bleeker, 1863)
		Gobiidae	Gobius	GOSP60	<i>Gobius sp</i>
			Gorogobius	GONI95	<i>Gorogobius nigricinctus</i> (Delais, 1951)
			Periophthalmus	PEBA90	<i>Periophthalmus barbarus</i> (Linnaeus, 1766)
			Thorogobius	THAN55	<i>Thorogobius angolensis</i> (Norman, 1935)
		Haemulidae	Parapristipoma	PAOC00	<i>Parapristipoma octolineatum</i> (Valenciennes,)
			Plectorrhinchus	PLME10	<i>Plectorrhinchus mediterraneus</i> (Guichenot, 1850)
			Pomadasys	POIN50	<i>Pomadasys incisus</i> (Bowdich, 1825)
				POJU60	<i>Pomadasys jubelini</i> (Cuvier, 1830)
		Labridae	Bodianus	BOSP10	<i>Bodianus speciosus</i> (Bowdich, 1825)
				BOSP20	<i>Bodianus sp</i>
			Coris	COJU30	<i>Coris julis</i> (Linnaeus, 1758)
			Labrus	LASP40	<i>Labrus sp</i>
			Xyrichtys	XYNO00	<i>Xyrichtys novacula</i> (Linnaeus, 1758)
		Lethrinidae	Lethrinus	LEAT60	<i>Lethrinus atlanticus</i> (Valenciennes, 1830)
		Malacanthidae	Branchiostegus	BRSE90	<i>Branchiostegus semifasciatus</i> (Norman, 1931)
		Mugilidae	Mugil	MUCU73	<i>Mugil curema</i> (Valenciennes, 1836)
		Mullidae	Mullus	MUBA40	<i>Mullus barbatus</i> (Linnaeus, 1758)
				MUSU30	<i>Mullus surmuletus</i> (Linnaeus, 1758)

Annexes

Class	Order	Family	Genus	Codes	Taxonomic name
Osteichthyes	Perciformes	Mullidae	Pseudupeneus	PSPR50	<i>Pseudupeneus prayensis</i> (Cuvier, 1829)
		Percophidae	Bembrops	BEGR41	<i>Bembrops greyi</i> (Poll, 1959)
				BEHE40	<i>Bembrops heterurus</i> (Miranda Ribeiro, 1903)
		Polynemidae	Galeoides	GADE70	<i>Galeoides decadactylus</i> (Bloch, 1795)
			Pentanemus	PEQU80	<i>Pentanemus quinquarius</i> (Linnaeus, 1758)
		Pomacentridae	Chromis	CHCA10	<i>Chromis cadehati</i> (Whitley, 1951)
				CHCH15	<i>Chromis chromis</i> (Linnaeus, 1758)
				CHLI20	<i>Chromis limbata</i> (Valenciennes, 1833)
		Priacanthidae	Priacanthus	PRAR70	<i>Priacanthus arenatus</i> (Cuvier, 1829)
		Scaridae	Nicholsina	NIUS50	<i>Nicholsina usta collettei</i> (Schultz, 1968)
			Scarus	SCHO55	<i>Scarus hoefleri</i> (Steindachner, 1881)
				SCSP59	<i>Scarus sp</i>
			Sparisoma	SPRU60	<i>Sparisoma rubripinne</i> (Valenciennes, 1840)
		Sciaenidae	Miracorvina	MIAN20	<i>Miracorvina angolensis</i> (Norman, 1935)
			Pentheroscion	PEMB34	<i>Pentheroscion mbizi</i> (Poll, 1950)
			Pseudotolithus	PSSE50	<i>Pseudotolithus senegallus</i> (Cuvier, 1830)
				PSSE60	<i>Pseudotolithus senegalensis</i> (Valenciennes, 1833)
				PSSP85	<i>Pseudotolithus sp</i>
				PSTY70	<i>Pseudotolithus typus</i> (Bleeker, 1863)
			Sciaena	SCUM30	<i>Sciaena umbra</i> (Linnaeus, 1758)
		Scombridae	Umbrina	UMCA90	<i>Umbrina canariensis</i> (Valenciennes, 1843)
			Euthynnus	EUAL50	<i>Euthynnus alletteratus</i> (Rafinesque, 1810)
			Orcynopsis	ORUN90	<i>Orcynopsis unicolor</i> (Geoffroy St.Hilaire, 1817)
		Serranidae	Cephalopholus	CENI01	<i>Cephalopholis nigri</i> (Gunther, 1859)

Annexes

Class	Order	Family	Genus	Codes	Taxonomic name
Osteichthyes	Perciformes	Serranidae	Cephalopholus	CETA00	<i>Cephalopholis taeniops</i> (Valenciennes, 1828)
				EPAE30	<i>Epinephelus aeneus</i> (Geoffroy St.Hilaire, 1817)
			Epinephelus	EPCA60	<i>Epinephelus caninus</i> (Valenciennes, 1843)
				EPFA80	<i>Epinephelus fasciatus</i> (Forsskål, 1775)
				EPGO65	<i>Epinephelus goreensis</i> (Valenciennes, 1830)
				EPGU50	<i>Epinephelus marginatus</i> (Lowe, 1834)
				EPIT75	<i>Epinephelus itajara</i> (Lichtenstein, 1822)
			Mycteroperca	MYRU85	<i>Mycteroperca rubra</i> (Bloch, 1793)
			Rypticus	RYSA90	<i>Rypticus saponaceus</i> (Bloch & Schneider, 1801)
			Serranus	SEAC00	<i>Serranus accraensis</i> (Norman, 1931)
				SEAF10	<i>Serranus africanus</i> (Cadenat, 1960)
				SECA80	<i>Serranus cabrilla</i> (Linnaeus, 1758)
				SESC90	<i>Serranus scriba</i> (Linnaeus, 1758)
				SESP11	<i>Serranus sp</i>
		Sparidae	Anthias	ANAN20	<i>Anthias anthias</i> (Linnaeus, 1758)
			Boops	BOBO30	<i>Boops boops</i> (Linnaeus, 1758)
			Chrysoblephus	CHGI40	<i>Chrysoblephus gibbiceps</i> (Valenciennes, 1830)
			Dentex	DEAN90	<i>Dentex angolensis</i> (Poll & Maul, 1953)
				DECA50	<i>Dentex canariensis</i> (Steindachner, 1881)
				DECO93	<i>Dentex congoensis</i> (Poll, 1954)
				DEMA80	<i>Dentex maroccanus</i> (Valenciennes, 1830)
			Diplodus	DICE40	<i>Diplodus cervinus</i> (Lowe, 1838)
				DISA30	<i>Diplodus sargus sargus</i> (Linnaeus, 1758)
				DISP71	<i>Diplodus sp</i>

Annexes

Class	Order	Family	Genus	Codes	Taxonomic name
Osteichthyes	Perciformes	Sparidae	Lithognathus	LIMO80	<i>Lithognathus mormyrus</i> (Linnaeus, 1758)
			Pagellus	PABE10	<i>Pagellus bellottii</i> (Steindachner, 1882)
			Sparus	SPAU80	<i>Sparus aurata</i> (Linnaeus, 1758)
		Trachinidae	Trachinus	TRAR30	<i>Trachinus armatus</i> (Bleeker, 1861)
				TRDR10	<i>Trachinus draco</i> (Linnaeus, 1758)
				TRLI40	<i>Trachinus lineolatus</i> (Fischer, 1885)
				TRRA20	<i>Trachinus radiatus</i> (Cuvier, 1829)
				TRSP42	<i>Trachinus sp</i>
		Uranoscopidae	Uranoscopus	URAL15	<i>Uranoscopus albesca</i> (Regan, 1915)
				URCA90	<i>Uranoscopus cadenati</i> (Poll, 1959)
				URPO00	<i>Uranoscopus polli</i> (Cadenat, 1951)
				URSC10	<i>Uranoscopus scaber</i> (Linnaeus, 1758)
				URSP11	<i>Uranoscopus sp</i>
	Pleuronectiformes	Bothidae	Arnoglossus	ARCA60	<i>Arnoglossus capensis</i> (Boulenger, 1898)
				ARIM70	<i>Arnoglossus imperialis</i> (Rafinesque, 1810)
			Bothus	BOPO50	<i>Bothus podas</i> (Delaroche, 1809)
			Chascanopsetta	CHLU90	<i>Chascanopsetta lugubris</i> (Alcock, 1894)
		Citharidae	Citharus	CILI10	<i>Citharus linguatula</i> (Linnaeus, 1758)
		Cynoglossidae	Cynoglossus	CYCA20	<i>Cynoglossus canariensis</i> (Steindachner, 1882)
				CYMO30	<i>Cynoglossus monodi</i> (Chabanaud, 1949)
				CYSE40	<i>Cynoglossus senegalensis</i> (Kaup, 1858)
				CYSP60	<i>Cynoglossus sp</i>
		Paralichthyidae	Citharychthys	CIST15	<i>Citharichthys stampfli</i> (Steindachner, 1894)
		Psettodidae	Psettodes	PSBE20	<i>Psettodes belcheri</i> (Bennett, 1831)

Annexes

Class	Order	Family	Genus	Codes	Taxonomic name
Osteichthyes	Pleuronectiformes	Soleidae	Psettodidae	Psettodes	PSBE30 <i>Psettodes bennetti</i> (Steindachner, 1870)
					PSSP40 <i>Psettodes</i> sp
			Bathysolea	BAPO70 <i>Bathysolea polli</i> (Chabanaud, 1950)	
				BASP00 <i>Bathysolea</i> sp	
			Buglossidium	BULU10 <i>Buglossidium luteum</i> (Risso, 1810)	
			Dicologlossa	DIHE30 <i>Dicologlossa hexophthalma</i> (Bennett, 1831)	
			Microchirus	MIBO50 <i>Microchirus boscanion</i> (Chabanaud, 1926)	
				MIFR60 <i>Microchirus frechkopi</i> (Chabanaud, 1952)	
				MIOC70 <i>Microchirus ocellatus</i> (Linnaeus, 1758)	
				MISP00 <i>Microchirus</i> sp	
				MITH40 <i>Microchirus theophila</i> (Risso, 1810)	
				MIVA90 <i>Microchirus variegatus</i> (Donovan, 1808)	
				MIWI80 <i>Microchirus wittei</i> (Chabanaud, 1950)	
			Monochirus	MOHI60 <i>Monochirus hispidus</i> (Rafinesque, 1814)	
				MOSP99 <i>Monochirus</i> sp	
			Pegusa	PELA30 <i>Pegusa lascaris</i> (Risso, 1810)	
				PETR20 <i>Pegusa triophthalma</i> (Bleeker, 1863)	
			Solea	SOCU50 <i>Dicologlossa cuneata</i> (Moreau, 1881)	
				SOSE40 <i>Solea senegalensis</i> (Kaup, 1858)	
				SOSP30 <i>Solea</i> sp	
				SOVU39 <i>Solea solea</i> (Linnaeus, 1758)	
			Synaptura	SYCA50 <i>Synaptura cadenati</i> (Chabanaud, 1948)	
				SYLU60 <i>Synaptura lusitanica</i> (Capello, 1868)	
			Vanstraelenia	VACH80 <i>Vanstraelenia chirophthalmus</i> (Regan, 1915)	

Annexes

Class	Order	Family	Genus	Codes	Taxonomic name
Osteichthyes	Scopaeniformes	Peristediidae	Peristedion	PECA10	<i>Peristedion cataphractum</i> (Linnaeus, 1758)
			Solitas	SOGR20	<i>Solitas gruveli</i> (Pellegrin, 1905)
			Psychrolutes	PSMA00	<i>Psychrolutes macrocephalus</i> (Gilchrist, 1904)
		Scorpaenidae	Helicolenus	HEDA30	<i>Helicolenus dactylopterus</i> (Delaroche, 1809)
			Neomerinthe	NEFO38	<i>Neomerinthe folgori</i> (Postel & Roux, 1964)
			Pontinus	POKU50	<i>Pontinus kuhlii</i> (Bowdich, 1825)
				POSP80	<i>Pontinus sp</i>
		Scorpaena	Scorpaena	SCAN40	<i>Scorpaena angolensis</i> (Norman, 1935)
				SCEL50	<i>Scorpaena elongata</i> (Cadenat, 1943)
			Scorpaena	SCLA70	<i>Scorpaena laevis</i> (Troschel, 1866)
				SCLO60	<i>Scorpaena loppei</i> (Cadenat, 1943)
			Scorpaena	SCNO80	<i>Scorpaena normani</i> (Cadenat, 1943)
				SCSF90	<i>Scorpaena scrofa</i> (Linnaeus, 1758)
			Scorpaena	SCSP71	<i>Scorpaena sp</i>
				SCST00	<i>Scorpaena stephanica</i> (Cadenat, 1943)
		Triglidae	Chelidonichthys	CHGA50	<i>Chelidonichthys gabonensis</i> (Poll & Roux, 1955)
				CHLU10	<i>Chelidonichthys lucerna</i> (Linnaeus, 1758)
				CHOB30	<i>Chelidonichthys obscurus</i> (Bloch & Schneider,)
				CHSP35	<i>Chelidonichthys sp</i>
		Triglidae	Lepidotrigla	LECA40	<i>Lepidotrigla cadmani</i> (Regan, 1915)
				LECA80	<i>Lepidotrigla carolae</i> (Richards, 1968)
				LESP90	<i>Lepidotrigla sp</i>
		Triglidae	Trigla	TRLY20	<i>Trigla lyra</i> (Linnaeus, 1758)
				TRSP15	<i>Trigla sp</i>

Annexes

Class	Order	Family	Genus	Codes	Taxonomic name
Osteichthyes	Scopaeniformes	Triglidae	Trigloporus	TRLA60	<i>Trigloporus lastoviza</i> (Bonnaterre, 1788)
				ARHE70	<i>Arius heudelotii</i> (Valenciennes, 1840)
	Siluriformes	Ariidae	Arius	ARLA90	<i>Arius latiscutatus</i> (Günther, 1864)
				ARPA80	<i>Arius parkii</i> (Günther, 1864)
				ARSP91	<i>Arius sp</i>
				FIPE80	<i>Fistularia petimba</i> (Lacepède, 1803)
	Sygnathiformes	Fistulariidae	Fistularia	FITA90	<i>Fistularia tabacaria</i> (Linnaeus, 1758)
				HISP00	<i>Hippocampus sp</i>
		Syngnathidae	Hippocampus		
	Tetraodontiformes	Balistidae	Balistes	BACA00	<i>Balistes capriscus</i> (Gmelin, 1789)
				BAPU90	<i>Balistes punctatus</i> (Gmelin, 1789)
		Diodontidae	Chiliomysterus	CHRE70	<i>Chiliomysterus reticulatus</i> (Linnaeus, 1758)
				CHSP50	<i>Chiliomysterus spinosus mauretanicus</i> (Le Danois, 1954)
				CHSP72	<i>Chiliomysterus sp</i>
		Monacanthidae	Diodon	DIHY80	<i>Diodon hystrix</i> (Linnaeus, 1758)
			Aluterus	ALHE45	<i>Aluterus heudelotii</i> (Hollard, 1855)
				ALPU30	<i>Aluterus punctata</i> (Walbaum, 1792)
				ALSC50	<i>Aluterus schoepfii</i> (Walbaum, 1792)
				ALSP51	<i>Aluterus sp</i>
		Tetraodontidae	Stephanolepis	STHI20	<i>Stephanolepis hispidus</i> (Linnaeus, 1766)
			Ephippion	EPGU60	<i>Ephippion guttifer</i> (Bennett, 1831)
			Sphoeroides	SPPA10	<i>Sphoeroides pachygaster</i> (Müller & Troschel,)
				SPSP00	<i>Sphoeroides spengleri</i> (Bloch, 1785)
				SPSP20	<i>Sphoeroides sp</i>
	Zeiformes	Caproidae	Antigonia	ANCA60	<i>Antigonia capros</i> (Lowe, 1843)

Annexes

Class	Order	Family	Genus	Codes	Taxonomic name	
Osteichthyes	Zeiformes	Caproidae	Capros	CAAP50	<i>Capros aper</i> (Linnaeus, 1758)	
		Oreosomatidae	Oreosoma	ORSP09	<i>Oreosoma sp</i>	
		Zenionidae	Zenion	ZEHO30	<i>Zenion hololepis</i> (Goode & Bean, 1896)	
Chondrichthyes	Carcharhiniformes	Hemigaleidae	Paragaleus	PAPE60	<i>Paragaleus pectoralis</i> (Garman, 1906)	
		Leptochariidae	Leptocharias	LESM40	<i>Leptocharias smithii</i> (Müller & Henle, 1839)	
		Scyliorhinidae	Galeus	GAME90	<i>Galeus melastomus</i> (Rafinesque, 1810)	
				GAPO00	<i>Galeus polli</i> (Cadenat, 1959)	
			Scyliorhinus	SCCA60	<i>Scyliorhinus canicula</i> (Linnaeus, 1758)	
		Sphyrnidae		SCCE62	<i>Scyliorhinus cervigoni</i> (Maurin & Bonnet, 1970)	
				SCST61	<i>Scyliorhinus cervigoni</i> (Maurin & Bonnet, 1970)	
		Triakidae	Sphyrna	SPLE00	<i>Sphyrna lewini</i> (Griffith & Smith, 1834)	
				SPSP30	<i>Sphyrna sp</i>	
		Mustelidae	Mustelus	MUMU50	<i>Mustelus mustelus</i> (Linnaeus, 1758)	
	Chimaeriformes	Chimaeridae	Hydroalagus	HYMI89	<i>Hydrolagus mirabilis</i> (Collett, 1904)	
	Hexanchiformes	Hexanchidae	Heptranchias	HEPE10	<i>Heptranchias perlo</i> (Bonnaterre, 1788)	
	Rajiformes	Dasyatidae	Dasyatis	DACE70	<i>Dasyatis centroura</i> (Mitchill, 1815)	
				DAMA60	<i>Dasyatis margarita</i> (Günther, 1870)	
				DAMA80	<i>Dasyatis marmorata</i> (Steindachner, 1892)	
				DAPA90	<i>Dasyatis pastinaca</i> (Linnaeus, 1758)	
				DASP92	<i>Dasyatis sp</i>	
		Gymnuridae	Taeniura	TAGR00	<i>Taeniura grabata</i> (Geoffroy St.Hilaire, 1817)	
			Gymnura	GYAL10	<i>Gymnura altavela</i> (Linnaeus, 1758)	
				GYMI20	<i>Gymnura micrura</i> (Bloch & Schneider, 1801)	
		Rajidae	Raja	RACI70	<i>Leucoraja circularis</i> (Couch, 1838)	

Annexes

Class	Order	Family	Genus	Codes	Taxonomic name
Chondrichthyes	Rajiformes	Rajidae	Raja	RACL80	<i>Raja clavata</i> (Linnaeus, 1758)
				RAMI30	<i>Raja miraletus</i> (Linnaeus, 1758)
				RAMI40	<i>Raja microocellata</i> (Montagu, 1818)
				RASP50	<i>Raja sp</i>
				RAST40	<i>Raja straeleni</i> (Poll, 1951)
				RAUN90	<i>Raja undulata</i> (Lacepède, 1802)
			Rajella	RALE60	<i>Rajella leopardus</i> (von Bonde & Swart, 1923)
		Rhinobatidae	Rhinobatos	RHCE70	<i>Rhinobatos cemiculus</i> (Geoffroy St.Hilaire, 1817)
				RHRH60	<i>Rhinobatos rhinobatos</i> (Linnaeus, 1758)
				RHSP80	<i>Rhinobatos sp</i>
	Squaliformes	Centrophoridae	Zanobattus	ZASC50	<i>Zanobatus schoenleinii</i> (Müller & Henle, 1841)
				ZASP51	<i>Zanobatus sp</i>
		Centrophoridae	Centrophorus	CEUY80	<i>Centrophorus uyato</i> (Rafinesque, 1810)
		Dalatiidae	Deania	DEPR30	<i>Deania profundorum</i> (Smith & Radcliffe, 1912)
		Oxynotidae	Etmopterus	ETPR49	<i>Etmopterus princeps</i> (Collett, 1904)
	Torpediniformes	Squalidae	Oxynotus	OXCE35	<i>Oxynotus centrina</i> (Linnaeus, 1758)
		Torpedinidae	Squalus	SQBL50	<i>Squalus blainville</i> (Risso, 1827)
		Torpedinidae	Torpedo	TOMA10	<i>Torpedo marmorata</i> (Risso, 1810)
				TOTO00	<i>Torpedo torpedo</i> (Linnaeus, 1758)

Bibliographie

- Aidoo EN, Mueller U, Goovaerts P, Hyndes GA. 2015. Evaluation of geostatistical estimators and their applicability to characterise the spatial patterns of recreational fishing catch rates. *Fisheries Research* **168**: 20–32.
- Ainsworth CH, Morzaria-Luna H, Kaplan IC, Levin PS, Fulton E a., Cudney-Bueno R, Turk-Boyer P, Torre J, Danemann GD, Pfister T. 2012. Effective ecosystem-based management must encourage regulatory compliance: A Gulf of California case study. *Marine Policy* **36**: 1275–1283.
- Alatalo R V. 1981. Problems in the Measurement of Evenness in Ecology. *Oikos* **37**: 199–204.
- Andelman SJ, Willig MR. 2002. Alternative Configurations of Conservation Reserves for Paraguayan Bats: Considerations of Spatial Scale. *Conservation Biology* **16**: 1352–1363.
- Anderson MJ. 2006. Canonical analysis of principal coordinates: *Austral Ecology* **26**: 32–46.
- Anderson MJ, Willis TJ. 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* **84**: 511–525.
- Anderson MJM, Tolimieri N, Millar RBR. 2013. Beta diversity of demersal fish assemblages in the North-Eastern Pacific: interactions of latitude and depth. *PLoS ONE* **8**: e57918.
- Ansari A, Chatterji A, Ingole BS, Sreepada R, Rivonkar C, Parulkar A. 1995. Community Structure and Seasonal Variation of an Inshore Demersal Fish Community at Goa , West Coast of India. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **41**: 593–610.
- Ansari ZA, Sreepada RA, Dalal SG, Ingole BS, Chatterji A. 2003. Environmental influences on the trawl catches in a bay-estuarine system of Goa, west coast of India. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **56**: 503–515.
- Anscombe FJ. 1950. Sampling theory of the Negative binomial and logarithmic series distributions. *Biometrika* **37**: 358–382.
- Antobreh A a., Krastel S. 2006. Morphology, seismic characteristics and development of Cap Timiris Canyon, offshore Mauritania: A newly discovered canyon preserved-off a major arid climatic region. *Marine and Petroleum Geology* **23**: 37–59.
- Araùjo FG, Azevedo MCC De, Silva M de A, Pessanha ALM, Gomes ID, Da Cruz-Filho AG.

Bibliographie

2002. Environmental Influences on the Environmental Influences on the Demersal Fish Assemblages in the Sepetiba Bay, Brazil. *Estuaries* **25**: 441–450.
- Arfi R. 1987. Variabilité interannuelle de l'hydrologie d'une région d'upwelling (bouée Bayadère, Cap Blanc, Mauritanie). *Oceanologica Acta* **10**: 151–159.
- Arístegui J, Álvarez-salgado XA, Barton ED, Figueiras FG, Hernández-león S, Roy C, Santos AMP. 2006. Oceanography and fisheries of the Canary Current/Iberian region of the Eastern North Atlantic (18a, E). In *The global coastal ocean: Interdisciplinary regional studies and syntheses* 877–932.
- Arístegui J, Barton ED, Álvarez-Salgado XA, Santos AMP, Figueiras FG, Kifani S, Hernández-León S, Mason E, Machú E, Demarcq H. 2009. Sub-regional ecosystem variability in the Canary Current upwelling. *Progress in Oceanography* **83**: 33–48.
- Atkinson L, Field J, Hutchings L. 2011. Effects of demersal trawling along the west coast of southern Africa: multivariate analysis of benthic assemblages. *Marine Ecology Progress Series* **430**: 241–255.
- Auger P a., Machu E, Gorgues T, Grima N, Waeles M. 2015. Comparative study of potential transfer of natural and anthropogenic cadmium to plankton communities in the North-West African upwelling. *Science of The Total Environment* **505**: 870–888.
- Azevedo C De, Arau FG, Paula A, Guedes P. 2007. Demersal fishes in a tropical bay in southeastern Brazil : Partitioning the spatial , temporal and environmental components of ecological variation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **75**: 468–480.
- Badiane NNY, Chotte JL, Pate E, Masse D, Rouland C. 2001. Use of soil enzyme activities to monitor soil quality in natural and improved fallows in semi-arid tropical regions. *Applied Soil Ecology* **18**: 229–238.
- Baeta F, Batista M, Maia A, Costa MJ, Cabral H. 2010. Elasmobranch bycatch in a trammel net fishery in the Portuguese west coast. *Fisheries Research* **102**: 123–129.
- Baker KL, Langenheder S, Nicol GW, Ricketts D, Killham K, Campbell CD, Prosser JI. 2009. Environmental and spatial characterisation of bacterial community composition in soil to inform sampling strategies. *Soil Biology and Biochemistry* **41**: 2292–2298.
- Bakun A. 1990. Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science* **247**: 198–201.

Bibliographie

- Banik S, Kibria GBM. 2009. On Some Discrete Distributions and their Applications with Real Life Data. *Journal of Modern Applied Statistical Methods* **8**: 423–447.
- Banque Centrale de Mauritanie. 2016. Rapport annuel 2016., Nouakchott.
- Barbault R. 1992. *Écologie des peuplements: Structure, dynamique et évolution* (Masson, Ed). Paris.
- Bart J, Droege S, Geissler P, Peterjohn B, Ralph CJ. 2004. Density estimation in wildlife surveys. *Wildlife Society Bulletin* **32**: 1242–1247.
- Barton ED. 1998. Eastern boundary of the north Atlantic: Northwest Africa and Iberia coastal segment (18,E). In *The Sea*, Brink ARR and KH (ed). John Wiley & Sons, Inc; 633–657.
- Barton ED, Huyer A, Smith RL. 1977. Temporal variation observed in the hydrographic regime near Cabo Corveiro in the northwest African upwelling region, February to April 1974. *Deep Sea Research* **24**: 7–23.
- Barton ED, Arístegui J, Tett P, Cantón M, García-Braun J, Hernández-León S, Nykjaer L, Almeida C, Almunia J, Ballesteros S, et al. 1998. The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Progress in Oceanography* **41**: 455–504.
- Bast D, Bergerard P, Lambert K, Jacques M, Bertrand Richer de Forges, Soukhovershine V. 1983. Exploration par chalutage du talus continental des côtes mauritanienes (Mission du N/R ‘Ernst Haechek’ et du ‘Walter Barth’ Mars-Avril 1982). *Bull. Cent. Nat. Rech. Océan. Pêches* **11**: 157–215.
- Bast D, Lambert K, Forges R de, Weiss R. 1984a. Evaluatiun des ressources demersales du Talus continental Mauritanien (N/R ‘Eisbar’ Février-Mars 1983. *Bull. Cent. Nat. Rech. Océan. Pêches*: 127–148.
- Bast D, Lambert K, Forges R de, Weiss R. 1984b. Etude des principales espèces de crevettes des eaux mauritanienes (N/R ‘Eisbar’ Mars 1983). *Bull. Cent. Nat. Rech. Océan. Pêches* **12**: 149–163.
- Basu A, Shioya H, Park C. 2011. Statistical inference: the minimum distance approach. In *Monographs on statistics and applied probability*, Hall/CRC C& (ed).
- Baum JK, Myers R a. 2004. Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the Gulf of Mexico. *Ecology Letters* **7**: 135–145.
- Baum JK, Worm B. 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator

Bibliographie

- abundances. *The Journal of animal ecology* **78**: 699–714.
- Beisel J-N, Usseglio-Polatera P, Bachmann Vi, Moreteau J-C. 2003. A Comparative Analysis of Evenness Index Sensitivity. *International Review of Hydrobiolgy* **88**: 3–15.
- Beran R. 1977. Minimum Hellinger Distance Estimates for Parametric Models. *The Annals of Statistics* **5**: 445–463.
- Berger WH, Parker FL. 1970. Diversity of Planktonic Foraminifera in Deep-Sea Sediments. *Science* **168**: 1345–1347.
- Bergerard P, Domain F, B R de F. 1983. Evaluation par chalutage des ressources démersales du plateau continental mauritanien. *Bull. Cent. Nat. Rech. Océan. Pêches* **11**: 217–250.
- Bergstad O a., Menezes G, Høines ÅS. 2008. Demersal fish on a mid-ocean ridge: Distribution patterns and structuring factors. *Deep-Sea Research Part II* **55**: 185–202.
- Bernardon M, Labrosse P. 2006. Pêche artisanale et côtière. In *Rapport du sixième groupe travail ‘Evaluations des ressources et aménagement des pêcheries de la ZEE Mauritanienne’* IMROP: Nouadhibou, Mauritanie; 23–32.
- Berrit G-R. 1973. Recherches hydroclimatiques dans les régions côtières de l’Atlantique tropical oriental: Etat des connaissances et perspectives. *Bulletin du Muséum National d’Histoire Naturelle* **3**: 85–99.
- Bianchi G. 1991. Demersal assemblages of the continental shelf and slope edge between the Gulf of Tehuantepec (Mexico) and the Gulf of Papagayo (Costa Rica). *Marine Ecology Progress Series* **73**: 121–140.
- Bianchi G. 1992a. Demersal assemblages of the continental shelf and upper slope of Angola. *Marine Ecology Progress Series* **81**: 101–120.
- Bianchi G. 1992b. Study of the demersal Study of the demersal assemblages of the continental shelf and upper slope off Congo and Gabon, based on the trawl surveys of the RV ‘Dr Fridtjof Nansen’. *Marine Ecology Progress Series* **85**: 9–23.
- Bianchi G. 1992c. Demersal assemblages of tropical continental shelves. University of Bergen, Norway.
- Bigelow KA, Boggs CHCH, He X. 1999. Environmental effects on swordfish and blue shark catch rates inn the U.S. North Pacific longline fishery. *Fisheries Oceanography* **8**: 178–198.

Bibliographie

- Billeter R, Liira J, Bailey D, Bugter R, Arens P, Augenstein I, Aviron S, Baudry J, Bukacek R, Burel F, et al. 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: A pan-European study. *Journal of Applied Ecology* **45**: 141–150.
- Binet D. 1988. Rôle possible d'une intensification des alizés sur le changement de répartition des sardines et sardinelles le long de la côte Ouest africaine. *Aquatic Living Resources* **1**: 115–132.
- Binet T, Failler P, Chavance PN, Mayif MA. 2013. First international payment for marine ecosystem services: The case of the Banc d'Arguin National Park, Mauritania. *Global Environmental Change* **23**: 1434–1443.
- Blaber S. 2000. Effects of fishing on the structure and functioning of estuarine and nearshore ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* **57**: 590–602.
- Blanchard F, LeLoc'h F, Hily C, Boucher J. 2004. Fishing effects on diversity, size and community structure of the benthic invertebrate and fish megafauna on the Bay of Biscay coast of France. *Marine Ecology Progress Series* **280**: 249–260.
- Bliss CI, Fisher RA. 1953. Fitting the Negative Binomial Distribution to Biological Data. *Biometrics* **9**: 176–200.
- Bock CE, Jones ZF, Bock JH. 2007. Relationships between Species Richness, Evenness, and Abundance in a Southwestern Savanna. *Ecology* **88**: 1322–1327.
- Boero F. 1994. Fluctuations and Variations in Coastal Marine Environments. *Marine Ecology* **15**: 3–25.
- Bonnet M, Duclerc J, Pichot P. 1971. Nouvelle étude sur les fonds de pêche du banc d'Arguin et de ses abords campagne de la «Thalassa», Janvier-février 1971. *Science et Pêche* **203**: 1–15.
- Borges PA V, Gaspar C, Santos AMC, Ribeiro SP, Cardoso P, Triantis KA, Amorim IR. 2011. Patterns of Colonization and Species Distribution for Azorean Arthropods: Evolution, Diversity, Rarity and Extinction. *AÇOREANA Suplemento*: 93–123.
- Borges R, Ben-Hamadou R, Chícharo MA, Ré P, Gonçalves EJ. 2007. Horizontal spatial and temporal distribution patterns of nearshore larval fish assemblages at a temperate rocky shore. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **71**: 412–428.
- Bosman SH, Methven D a., Courtenay SC, Hanson JM. 2011. Fish assemblages in a north

Bibliographie

- Atlantic coastal ecosystem: Spatial patterns and environmental correlates. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **92**: 232–245.
- Boswell MT, Patil GP. 1970. Chance mechanisms generating the negative binomial distribution. *Patil GP (eds) Random counts in models and structures* **1**: 3–22.
- Boswell MT, Patil GP. 1971. Chance mechanisms generating logarithmic series distribution used in the analysis of number of species and individuals. *Statistical ecology* **3**: 99–130.
- Boulangeat I, Gravel D, Thuiller W. 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecology Letters* **15**: 584–593.
- Ter Braak CJF. 1994. Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience* **1**: 127–140.
- Ter Braak CJF, Schaffers AP. 2004. Co-Correspondence Analysis : A New Ordination Method to Relate Two Community Compositions. *Ecology* **85**: 834–846.
- Bracken ME, Bracken ME, Bracken BE, Bracken BE, Rogers-bennett L, Rogers-bennett L. 2007. Species diversity and foundation species: potential indicators of fisheries yeilds and marine ecosystem functioning. *CalCOFI Reports* **48**: 1–10.
- Bracken MES, Low NHN. 2012. Realistic losses of rare species disproportionately impact higher trophic levels. *Ecology Letters* **15**: 461–467.
- Brahim K, Jouffre D, Guitton J, Kidé SO, Ould Ejiwan M. 2006. Evolution de la pêche industrielle démersalle de 1991 à 2005. In *Rapport du sixième groupe travail ‘Evaluations des ressources et aménagement des pêcheries de la ZEE Mauritanienne’* 43–56.
- Bricaud A, Morel A, André J-M. 1987. Spatial/temporal variability of algal biomass and potential productivity in the Mauritanian upwelling zone, as estimated from CZCS data. *Advances in Space Research* **7**: 53–62.
- Bruhlet J, Jacques M. 1973. résultats préliminaires de la campagne de chalutage expérimental (Janvier-Juin 1972). *Bull. Cent. Nat. Rech. Océan. Pêches* **2**: 57–112.
- Bruhlet J, Jacques M, Arouna SM. 1974. Résultats de la campagne de chalutage expérimental autour du Banc d'Arguin. 2 ème partie-1972/1973. *Bull. Cent. Nat. Rech. Océan. Pêches* **3**: 77–111.

Bibliographie

- Brunio EO, Hermosilla JJ, Sotto FB, Tanaka E. 2011. Zeroes do matter: the tale of the missing fishes in Cabilao Island Bohol, Philippines. *Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation International Journal of the Bioflux Society* **4**: 10–14.
- Buckland ST, Elston DA. 1993. Empirical Models for the Spatial Distribution of Wildlife. *Journal of Applied Ecology* **30**: 478–495.
- Bulla L. 1994. An Index of Evenness and Its Associated Diversity Measure. *Oikos* **70**: 167–171.
- Bunn SE. 1986. Spatial and temporal variation in the macroinvertebrate fauna of streams of the northern jarrah forest, western australia: functional organization. *Freshwater Biology* **16**: 621–632.
- Busby JR. 1991. BIOCLIM - A Bioclimatic Analysis and Prediction System. In *Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis*.
- Cadotte MW, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley TH. 2009. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE* **4**: e5695.
- Calba S, Maris V, Devictor V. 2014. Measuring and explaining large-scale distribution of functional and phylogenetic diversity in birds: Separating ecological drivers from methodological choices. *Global Ecology and Biogeography* **23**: 669–678.
- Camilo Mora, Robertson DR. 2005. Causes of Latitudinal Gradients in Species Richness: a Test With Fishes of the Tropical Eastern Pacific. *Ecology* **86**: 1771–1782.
- Van Camp L, Nykjaer L, Mittelstaedt E, Schlittenhardt P. 1991. Upwelling and boundary circulation off Northwest Africa as depicted by infrared and visible satellite observations. *Progress in Oceanography* **26**: 357–402.
- Campbell N, Neat F, Burns F, Kunzlik P. 2011. Species richness, taxonomic diversity, and taxonomic distinctness of the deep-water demersal fish community on the Northeast Atlantic continental slope (ICES Subdivision VIa). *ICES Journal of Marine Science* **68**: 365–376.
- Campbell R a. 2004. CPUE standardisation and the construction of indices of stock abundance in a spatially varying fishery using general linear models. *Fisheries Research* **70**: 209–227.

Bibliographie

- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle D a, et al. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* **486**: 59–67.
- Carpenter G, Gillison AN, Winter J. 1993. Domain - a Flexible Modeling Procedure for Mapping Potential Distributions of Plants and Animals. *Biodiversity and Conservation* **2**: 667–680.
- Cartes JE, Maynou F, Moranta J, Massuti E, Lloris D, Morales-Nin B. 2004. Patterns of bathymetric distribution among deep-sea fauna at local spatial scale: Comparison of mainland vs. insular areas. *Progress in Oceanography* **60**: 29–45.
- Casazza TL, Ross SW. 2008. Fishes associated with pelagic Sargassum and open water lacking Sargassum in the Gulf Stream off North Carolina. *Fishery Bulletin* **106**: 348–363.
- Cavieres LLA, Brooker RW, Butterfield BJ, Cook BJ, Kikvidze Z, Lortie CJ, Michalet R, Pugnaire FI, Schöb C, Xiao S, et al. 2014. Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecology Letters* **17**: 193–202.
- Certain G, Planque B. 2015. Biodiversity baseline for large marine ecosystems: an example from the Barents Sea. *ICES Journal of Marine Science* **72**: 1756–1768.
- Champagnat C, Domain F. 1978. Migrations des poissons démersaux le long des ouest-africaines de 10 à 24° de latitude nord. *Cahiers ORSTOM. Série Océanographie* **16**: 239–261.
- Chang N, Shiao J, Gong G. 2012a. Diversity of demersal fish in the East China Sea : Implication of eutrophication and fishery. *Continental Shelf Research* **47**: 42–54.
- Chang Y-J, Sun C-L, Chen Y, Yeh S-Z, Dinardo G. 2012b. Habitat suitability analysis and identification of potential fishing grounds for swordfish, Xiphias gladius, in the South Atlantic Ocean. *International Journal of Remote Sensing* **33**: 7523–7541.
- Chao A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* **43**: 783–791.
- Chapman MG, Underwood a. J. 2008. Scales of variation of gastropod densities over multiple spatial scales: Comparison of common and rare species. *Marine Ecology Progress Series* **354**: 147–160.

Bibliographie

- Chardy P, Glemarec M, Laurec A. 1976. Application of inertia methods to benthic marine ecology: Practical implications of the basic options. *Estuarine and Coastal Marine Science* **4**: 179–205.
- Chase JM, Leibold MA. 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* **416**: 427–430.
- Chen J, Rubin H. 1986. Bounds for the difference between median and mean of gamma and poisson distributions. *Statistics & Probability Letters* **4**: 281–283.
- Cheung WWL, Lam VWY, Sarmiento JL, Kearney K, Watson R, Pauly D. 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries* **10**: 235–251.
- Cheung WWL, Lam VWY, Sarmiento JL, Kearney K, Watson R, Zeller D, Pauly D. 2010. Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change. *Global Change Biology* **16**: 24–35.
- Cheung WWL, Watson R, Pauly D. 2013. Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature* **497**: 365–8.
- Chipeta MG, Ngwira B, Kazembe LN. 2013. Analysis of Schistosomiasis haematobium Infection Prevalence and Intensity in Chikhwawa, Malawi: An Application of a Two Part Model. *PLoS Neglected Tropical Diseases* **7**: e2131.
- Christensen V. 1998. Fishery-induced changes in a marine ecosystem : insight from models of the Gulf of Thailand. *Journal of Fish Biology* **53**: 128–142.
- Christensen V, Maclean J. 2011. *Ecosystem approaches to fisheries: a global perspective*. Cambridge University Press.
- Cimprich DA. 2009. Effect of count duration on abundance estimates of Black-capped Vireos. *Journal of Field Ornithology* **80**: 94–100.
- Clarke A, Lidgard S. 2000. Spatial patterns of diversity in the sea: Bryozoan species richness the North Atlantic. *Journal of Animal Ecology* **69**: 799–814.
- Clarke KR, Green RH. 1988. Clarke y Green, 1988 - Statistical design and analysis for a ‘biological effects’ study. *Marine Ecology Progress Series* **46**: 213–226.
- Clarke TM, Espinoza M, Ahrens R, Wehrtmann IS. 2016. Elasmobranch bycatch associated with the shrimp trawl fishery off the pacific coast of Costa Rica, Central America.

Bibliographie

- Fishery Bulletin* **114**: 1–17.
- Cohen JE. 1972. Markov Population Process as Models of Primate Social and Population Dynamics. *Theoretical Population Biology* **3**: 119–134.
- Collie JS, Wood AD, Jeffries HP. 2008. Long-term shifts in the species composition of a coastal fish community. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**: 1352–1365.
- Colloca F, Cardinale M, Belluscio a, Ardizzone G. 2003. Pattern of distribution and diversity of demersal assemblages in the central Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **56**: 469–480.
- Colman JG, Gordon DM, Lane AP, Forde MJ, Fitzpatrick JJ. 2005. *Carbonate mounds off Mauritania, Northwest Africa: status of deep-water corals and implications for management of fishing and oil exploration activities* (A Freiwald and JM Roberts, Eds). Springer: Berlin Heidelberg.
- Colvocoresses JA, Musick JA. 1984. Species associations and community composition of Middle Atlantic Bight continental shelf demersal fishes. *Fishery Bulletin* **82**: 295–313.
- Colwell RK, Coddington JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences* **345**: 101–108.
- Colwell RK, Chang XM, Chang J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* **85**: 2717–2727.
- Connell JH, Sousa WP. 1983. On the Evidence Needed to Judge Ecological Stability or Persistence. *The American Naturalist* **121**: 789.
- Connell SD, Lincoln-Smith MP. 1999. Depth and the Structure of Assemblages of Demersal Fish: Experimental Trawling Along a Temperate Coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **48**: 483–495.
- Costanza R, Andrade F, Antunes P, den Belt M, Boersma D, Boesch D, Catarino F, Hanna S, Limburg K, Low B, et al. 1998. Principles for Sustainable Governance of the Oceans. *Science* **281**: 198–9.
- Costanza R, Fisher B, Mulder K, Liu S, Christopher T. 2007. Biodiversity and ecosystem services: A multi-scale empirical study of the relationship between species richness and net primary production. *Ecological Economics* **61**: 478–491.

Bibliographie

- Crawford RJM. 1991. Factors influencing population trends of some abundant vertebrates in sardine-rich coastal ecosystems. *South African Journal of Marine Science* **10**: 365–381.
- Cropper TE, Hanna E, Bigg GR. 2014. Spatial and temporal seasonal trends in coastal upwelling off Northwest Africa, 1981–2012. *Deep-Sea Research Part I* **86**: 94–111.
- Currie DR, McClatchie S, Middleton JF, Nayar S. 2012. Biophysical factors affecting the distribution of demersal fish around the head of a submarine canyon off the bonney coast, South Australia. *PLoS ONE* **7**: e30138.
- Cury P, Shin Y, Planque B, Durant J, Fromentin J, Kramerschadt S, Stenseth N, Travers M, Grimm V. 2008. Ecosystem oceanography for global change in fisheries. *Trends in Ecology & Evolution* **23**: 338–346.
- D'Agata S, Mouillot D, Kulbicki M, Andréfouët S, Bellwood DR, Cinner JE, Cowman PF, Kronen M, Pinca S, Vigliola L. 2014. Human-mediated loss of phylogenetic and functional diversity in coral reef fishes. *Current Biology* **24**: 555–560.
- Daan N, Gislason H, Pope JG, Rice JC. 2005. Changes in the North Sea fish community: Evidence of indirect effects of fishing? *ICES Journal of Marine Science* **62**: 177–188.
- Dabo-Niang S, Ferraty F, Vieu P. 2007. On the using of modal curves for radar waveforms classification. *Computational Statistics and Data Analysis* **51**: 4878–4890.
- Dabo-Niang S, Yao AF, Pischedda L, Cuny P, Gilbert F. 2010. Spatial mode estimation for functional random fields with application to bioturbation problem. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment* **24**: 487–497.
- Dabo-Niang S, Hamdad L, Ternynck C, Yao AF. 2014. A kernel spatial density estimation allowing for the analysis of spatial clustering. Application to Monsoon Asia Drought Atlas data: A kernel spatial density estimation with some applications. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment* **28**: 2075–2099.
- Dayton PK. 2003. The Importance of the Natural Sciences to Conservation. *The American Naturalist* **162**: 1–13.
- Demestre M, Sánchez P, Abelló P. 2000. Demersal fish assemblages and habitat characteristics on the continental shelf and upper slope of the north-western Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **80**: 981–988.

Bibliographie

- Di Salvo F, Ruggieri M, Plaia A. 2015. Functional principal component analysis for multivariate multidimensional environmental data. *Environmental and Ecological Statistics* **22**: 739–757.
- Diserud OH. 2001. Detecting changes in diversity in a fluctuating environment based on simulation of stochastic processes. *Oceanologica Acta* **24**: 505–517.
- Dobbie MJ, Welsh AHH. 2001. Modelling correlated zero-inflated count data. *Australian & New Zealand Zoological Journal of Statisticst* **43**: 431–444.
- Doledec S, Chessel D. 1994. Co-inertia analysis - an alternative method for studying species environment relationships. *Freshwater Biology* **31**: 277–294.
- Dolédec S, Chessel D, ter Braak CJF, Champely S. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* **3**: 143–166.
- Domain F. 1972. Poissons démersaux du plateau continental sénégalais: Application de l'analyse en composantes principales à l'étude d'une série de chalutages. *Cah. ORSTOM Sér. Océanogr.* **10**: 111–123.
- Domain F. 1979. Etude des températures de la mer au voisinage des côtes de Mauritanie et du Sénégal. *ORSTOM* **42**: 48.
- Domain F. 1980. Contribution à la connaissance de l'écologie des poissons démersaux du plateau continental Sénégalo-Mauritanien: Les ressources démersales dans le contexte général du Golfe de Guinée. Thèse de Doctorat. Université de Pierre et Marie Curie-Paris VI. 421p.
- Domain F. 1985. Etude par chalutage des ressources démersales du plateau continental mauritanien. In *Rapport du Groupe de travail CNROP/FAO/ORSTOM* 248–273.
- Domain F. 1986. Les peuplements démersaux du plateau continental mauritanien. In *Rapport du Groupe de travail CNROP/FAO/ORSTOM. Description et évaluation des ressources halieutiques de la ZEE mauritanienne.*, 86/37 CS (ed). Nouadhibou, Mauritanie; 15–28.
- Domain F, Richer de Forges B. 1985. Carte sédimentologique du plateau continental mauritanien (entre le Cap Blanc et 17°N). *ORSTOM* **105**: 22.
- Domain F, Chavance P, Diallo A. 1999. La pêche côtière en Guinée : ressources et exploitation. *IRD/CNSHB, Paris*: 395.

Bibliographie

- Dove ADM, Cribb TH. 2006. Species accumulation curves and their applications in parasite ecology. *Trends in Parasitology* **22**: 568–574.
- Drake JA. 1990. The mechanics of community assembly and succession. *Journal of Theoretical Biology* **147**: 213–233.
- Dray S. 2011. Multivariate analysis of ecological data with ade4 ephane Dray.
- Dray S, Dufour A-B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* **22**: 1–20.
- Dray S, Chessel D, Thioulouse J. 2003. Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology* **84**: 3078–3089.
- Dray S, Pélassier R, P C, M-J F, Legendre P, Peres-Neto PR, Bellier E, Bivand R, Blanchet FG, M DC, et al. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* **82**: 257–275.
- Dubrovin B, Ould Mohamed Mahfoudh M, Ould Sidina D. 1991. La ZEE mauritanienne et son environnement géographique geomorphologique et hydroclimatique. *Bull. Cent. Nat. Rech. Océan. Pêches* **23**: 6–27.
- Duelli P, Obrist MK. 2003. Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic and Applied Ecology* **4**: 129–138.
- Dulvy NK, Polunin NV, Mill a C, Graham NA. 2004. Size structural change in lightly exploited coral reef fish communities: evidence for weak indirect effects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**: 466–475.
- Eckburg PB, Bik EM, Bernstein CN, Purdom E, Dethlefsen L, Sargent M, Gill SR, Nelson KE, Relman DA. 2005. Diversity of the human intestinal microbial flora. *Science* **308**: 1635–1638.
- Ekman VW. 1905. On the influence of the earth's rotation on ocean currents. *Arkiv för matematik, astronomi och fysik* **2**: 1–53.
- Elith J, Leathwick JR. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**: 677–697.
- Elliot JM. 1977. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Ambleside: Freshwater Biological Association* **25**: 160–160.

Bibliographie

- Erzini K, Ould Inejih CA, Stobberup KA. 2005. An application of two techniques for the analysis of short, multivariate non-stationary time-series of Mauritanian trawl survey data. *ICES Journal of Marine Science* **62**: 353–359.
- Esperschütz J, Pritsch K, Gattinger A, Welzl G, Haesler F, Buegger F, Winkler JB, Munch JC, Schloter M. 2009. Influence of chronic ozone stress on carbon translocation pattern into rhizosphere microbial communities of beech trees (*Fagus sylvatica* L.) during a growing season. *Plant and Soil* **323**: 85–95.
- von Euler F, Svensson S. 2001. Taxonomic distinctness and species richness as measures of functional structure in bird assemblages. *Oecologia* **129**: 304–311.
- Fager EW, Longhurst AR. 1968. Recurrent Group Analysis of Species Assemblages of Demersal Fish in the Gulf of Guinea. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **25**: 1405–1421.
- Faith DP. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* **61**: 1–10.
- Farina AC, Freire J, Gonzalez-Gurriaran E. 1997. Demersal Fish Assemblages in the Galician Continental Shelf and Upper Slope (NW Spain): Spatial Structure and Long-term Changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **44**: 435–454.
- Fauth JE, Bernardo J, Camara M, Resetarits WJ, Buskirk JJ Van, McCollum SA. 1996. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *The American Naturalist* **147**: 282–286.
- Feld CK, Da Silva PM, Sousa JP, De Bello F, Bugter R, Grandin U, Hering D, Lavorel S, Mountford O, Pardo I, et al. 2009. Indicators of biodiversity and ecosystem services: A synthesis across ecosystems and spatial scales. *Oikos* **118**: 1862–1871.
- Féral JP. 2002. How useful are the genetic markers in attempts to understand and manage marine biodiversity? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **268**: 121–145.
- Ferraty F, Vieu P. 2006. *Nonparametric functional data analysis: theory and practice* (Springer, Ed). Springer series in statistics: New York.
- Ferreira T, Oliveira J, Caiola N, De Sosta A, Casals F, Cortes R, Economou A, Zogaris S, Garcia-Jalon D, Ilheu M, et al. 2007. Ecological traits of fish assemblages from

Bibliographie

- Mediterranean Europe and their responses to human disturbance. *Fisheries Management and Ecology* **14**: 473–481.
- Fieldr I, Hindell M, Slip D, Michael K. 2017. *leonina*) in relation to frontal zones and water masses. **13**: 371–379.
- Filipsson HL, Romero OE, Stuut J-BW, Donner B. 2011. Relationships between primary productivity and bottom-water oxygenation off northwest Africa during the last deglaciation. *Journal of Quaternary Science* **26**: 448–456.
- Fisher RA, Corbet AS, Williams CB. 1943. The Relation Between the Number of Species and the Number of Individuals in a Random Sample of an Animal Population. *Journal of Animal Ecology* **12**: 42–58.
- Fitzpatrick BM, Harvey ES, Heyward AJ, Twiggs EJ, Colquhoun J. 2012. Habitat specialization in tropical continental shelf demersal fish assemblages. *PLoS ONE* **7**: e39634.
- Flöder S, Jaschinski S, Wells G, Burns CW. 2010. Dominance and compensatory growth in phytoplankton communities under salinity stress. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **395**: 223–231.
- Foote KG. 1996. *Quantitative fisheries research surveys, with special reference to computers* (Springer, Ed). Computers in Fisheries Research: Netherlands.
- Francis MP, Hurst RJ, Mcardle BH, Bagley NW, Anderson OF. 2002. New Zealand demersal fish assemblages. *Environmental Biology of Fishes* **65**: 215–234.
- Francis RC, Hixon MA, Clarke E, Murawski SA, Ralston S. 2007. Ten Commandments for Ecosystem-Based Fisheries Scientists. *Fisheries* **32**: 217–233.
- Francisco D V, Silveira LF, Beissinger SR. 2015. Estimating abundance of unmarked animal populations: accounting for imperfect detection and other sources of zero inflation. *Methods in Ecology and Evolution* **6**: 543–556.
- Franco A, Pérez-Ruzafa A, Drouineau H, Franzoi P, Koutrakis ET, Lepage M, Verdiell-Cubedo D, Bouchoucha M, López-Capel A, Riccato F, et al. 2012. Assessment of fish assemblages in coastal lagoon habitats: Effect of sampling method. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **112**: 115–125.
- Fraser HM, Greenstreet SPR, Piet GJ. 2007. Taking account of catchability in groundfish

Bibliographie

- survey trawls: Implications for estimating demersal fish biomass. *ICES Journal of Marine Science* **64**: 1800–1819.
- Fraser HM, Greenstreet SPR, Fryer RJ, Piet GJ. 2008. Mapping spatial variation in demersal fish species diversity and composition in the North Sea: accounting for species- and size-related catchability in survey trawls. *ICES Journal of Marine Science* **65**: 531–538.
- Fraser RH. 1998. Vertebrate Species Richness at the Mesoscale: Relative Roles of Energy and Heterogeneity. *Global Ecology and Biogeography Letters* **7**: 215–220.
- Freon P, Alheit J, Barton ED, Kifani S, Marchesiello P, Vere Shannon. 2006. 9 Modelling, Forecasting and Scenarios in Comparable Upwelling Ecosystems: California, Canary and Humboldt. *Large Marine Ecosystems* **14**: 185–220.
- Freudenthal T, Meggers H, Henderiks J, Kuhlmann H, Moreno A, Wefer G. 2002. Upwelling intensity and filament activity off Morocco during the last 250,000 years. *Deep-Sea Research Part II* **49**: 3655–3674.
- Fried G, Kazakou E, Gaba S. 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **158**: 147–155.
- Friedman J, Hastie T, Tibshirani R. 2000. Additive logistic regression: A statistical view of boosting. *The Annals of Statistics* **28**: 337–407.
- Frontier S. 1983. L'échantillonnage de la diversité spécifique. Stratégies d'échantillonnage en écologie. Paris; 416–436.
- Fujita T, Inada T, Ishito Y. 1995. Depth-gradient structure of the demersal fish community on the continental shelf and upper slope off Sendai Bay, Japan. *Marine Ecology Progress Series* **118**: 13–23.
- Fukuyama J, McMurdie PJ, Dethlefsen LES, Holmes S. 2015. Covariates and Abundances in Microbiome Studies. *Pac Symp Biocomput*: 213–224.
- Gabric AJ, Garcia L, Van Camp L, Nykjaer L, Eifler W, Schrimpf W. 1993. Offshore Export of Shelf Production in the Cape Blanc (Mauritania) Giant Filament as Derived From Coastal Zone Color Scanner Imagery. *Journal of Geophysical Research* **98**: 4697–4712.
- Gabriel WL. 1992. Persistence of Demersal Fish Assemblages Between Cape Hatteras and Nova Scotia , Northwest Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **14**: 29–

Bibliographie

46.

- Gaertner J-C, Mazouni N, Sabatier R, Millet B. 1999. Spatial structure and habitat associations of demersal assemblages in the Gulf of Lions: a multicompartamental approach. *Marine Biology* **135**: 199–208.
- Gaertner J-C, Mérigot B, Rélini G, Bertrand J a., Mazouni N, Politou C-Y, Gil de Sola L, Kallianiotis A, Carpentieri P, Murenu M, et al. 2010. Reproducibility of the multi-component aspect of species diversity across different areas and scales: towards the constitution of a shortlist of complementary indices for monitoring fish diversity? *Ecography* **33**: 1123–1135.
- Gaertner J-C, Maiorano P, Mérigot B, Colloca F, Politou C-Y, Gil De Sola L, Bertrand J a, Murenu M, Durbec J-P, Kallianiotis A, et al. 2013. Large-scale diversity of slope fishes: pattern inconsistency between multiple diversity indices. *PLoS ONE* **8**: e66753.
- Gallo ND, James Cameron, Kevin Hardy, Patricia Fryer, Douglas HB, Lisa AL. 2015. Submersible- and lander-observed community patterns in the Mariana and New Britain trenches: Influence of productivity and depth on epibenthic and scavenging communities. *Deep-Sea Research Part I* **99**: 119–133.
- Garcia CB, Duarte LO, Schiller D Von. 1998. Demersal fish assemblages of the Gulf of Salamanca, Colombia (southern Caribbean Sea). *Marine Ecology Progress Series* **174**: 13–25.
- Gardi C, Montanarella L, Arrouays D, Bispo A, Lemanceau P, Jolivet C, Mulder C, Ranjard L, Römbke J, Rutgers M, et al. 2009. Soil biodiversity monitoring in Europe: Ongoing activities and challenges. *European Journal of Soil Science* **60**: 807–819.
- Gascuel D, Monteiro C, Yahya S, Brahim K, Ould Bouzouma MEM, Ould Vally Y. 2006a. Estimations des captures par espèces pour les différentes flottilles opérant en Mauritanie de 1991 à 2005. In *Rapport 6ème groupe travail ‘Evaluations des ressources et aménagement des pêcheries de la ZEE Mauritanienne’* 57–70.
- Gascuel D, Ould Samba A, Ould Vally Y, Beyahh M, Guittot J. 2006b. estimation des captures par espèce, pour les différentes flottilles opérant en Mauritanie de 1991 à 2005. In *Rapport 6ème groupe travail ‘Evaluations des ressources et aménagement des pêcheries de la ZEE Mauritanienne’* 14.
- Gascuel D, Labrosse P, Meissa B, Sidi MT, Guenette S. 2007. Decline of demersal resources

Bibliographie

- in North-West Africa: an analysis of Mauritanian trawl-survey data over the past 25 years. *African Journal of Marine Science* **29**: 331–345.
- Gasser T, Hall P, Presnell B. 1998. Nonparametric Estimation of the Mode of a Distribution of Random Curves. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B* **60**: 681–691.
- Gaston KJ. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* **405**: 220–227.
- Gaston KJ, Williams PH, Eggleton P, Humphries CJ. 1995. Large scale patterns of biodiversity: spatial variation in family richness. *Proceedings of the Royal Society of London B* **260**: 149–154.
- Gattermayr M, Ragger C, Pollheimer J, Frühauf J. 2013. Distribution , abundance and habitat requirements of protected bird species in the Hohe Tauern National Park (Austria): combining field work and habitat modelling. In *5th Symposium for Research in Protected Areas* Mittersill; 211–214.
- Gaudechoux J-P. 1984. Evaluation des ressources démersales dans la baie du Levrier et dans la partie nord du Banc d'Arguin en situation de saison froide (Décembre 1983-Janvier 1984). *Bull. Cent. Nat. Rech. Océan. Pêches*: 114–126.
- Gehring C, Denich M, Kanashiro M, Vlek PLG. 1999. Response of secondary vegetation in Eastern Amazonia to relaxed nutrient availability constraints. *Biogeochemistry* **45**: 223–241.
- Genner MJ, Sims DW, Southward AJ, Budd GC, Masterson P, McHugh M, Rendle P, Southall EJ, Wearmouth VJ, Hawkins SJ. 2009. Body size-dependent responses of a marine fish assemblage to climate change and fishing over a century-long scale. *Global Change Biology* **16**: 517–527.
- Gibbs AL, Su FE. 2002. On Choosing and Bounding Probability Metrics. *International Statistical Review* **70**: 419–435.
- Gillbricht M. 1977. Phytoplankton distribution in the upwelling area off N W Africa. *Helgoländer wiss. Meeresunters* **29**: 417438.
- Giller PS, Hillebrand H, Berninger U, Gessner MO, Hawkins S, Inchausti P, Inglis C, Leslie H, Monaghan MT, Morin PJ, et al. 2004. Biodiversity effects on ecosystem functioning : emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos* **104**: 423–436.

Bibliographie

- Girardin M, Dia M, Ould Inejih CA. 1990. Comparaison de l'efficacité du chalut du N'Diago avant et depuis 1989. Suite au changement de panneaux: missions ND8906D et ND9002D (Juin 1986 et Février 1990). *Bull. Cent. Nat. Rech. Océan. Pêches* **43**: 9.
- Gislason H, Sinclair M, Sainsbury K, O'Boyle R. 2000. Symposium overview: incorporating ecosystem objectives within fisheries management. *ICES Journal of Marine Science* **57**: 468–475.
- Giuffre M. 1997. Survey Design Part Two. *Journal of PeriAnesthesia Nursing* **12**: 358–362.
- Glowka L, Burhenne-Guilmin F, Synge H. 1994. A Guide to the Convention on Biological Diversity. *IUCN--the World Conservation Union*: xii + 161pp.
- Godø OR, Patel R, Torkelsen T, Vagle S. 2005. Observatory technology in fish resources monitoring. In *Proceedings of the International Conference 'Underwater Acoustic Measurements: Technologies & Results'*.
- Golovan GA. 1978. Composition and distribution of the ichthyofauna of the continental slope off North-Western Africa. *Trudy Instituta Okeanologii* **111**: 195–258.
- Gomes MC, Haedrich RL, Rice JC. 1992. Biogeography of groundfish assemblages on the Grand Bank. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **14**: 13–27.
- Gomes MC, Serrão E, Borges M de F. 2001. Spatial patterns of groundfish assemblages on the continental shelf of Portugal. *ICES Journal of Marine Science* **58**: 633–647.
- Gomez-Gesteira M, Moreira C, Alvarez I, DeCastro M. 2006. Ekman transport along the Galician coast (northwest Spain) calculated from forecasted winds. *Journal of Geophysical Research* **111**: C10005.
- Gómez-Gesteira M, De Castro M, Álvarez I, Lorenzo MN, Gesteira JLG, Crespo AJC. 2008. Spatio-temporal upwelling trends along the Canary upwelling system (1967-2006). *Annals of the New York Academy of Sciences* **1146**: 320–337.
- González-Oreja JA, Garbisu C, Mendarte S, Ibarra A, Albizu I. 2010. Assessing the performance of nonparametric estimators of species richness in meadows. *Biodiversity and Conservation* **19**: 1417–1436.
- Gordon JD. JDM, Bergstad OA, Gordon JD. JDM, Duncan JA. AR, Gordon JD. JDM, Duncan JA. AR, Haedrich RL, Merrett NRNR, Haedrich RL, Merrett NRNR, et al. 1992. Species composition of demersal fish in the Rockall Trough, north-eastern Atlantic, as

Bibliographie

- determined by different trawls. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **72**: 213–230.
- Gotelli NJ, Colwell RK. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**: 379–391.
- Granger V, Bez N, Fromentin J-M, Meynard C, Jadaud A, Mérigot B. 2015a. Mapping diversity indices: not a trivial issue. *Methods in Ecology and Evolution* **6**: 688–696.
- Granger V, Fromentin JM, Bez N, Relini G, Meynard CN, Gaertner J-CC, Maiorano P, Garcia Ruiz C, Follesa C, Gristina M, et al. 2015b. Large-scale spatio-temporal monitoring highlights hotspots of demersal fish diversity in the Mediterranean Sea. *Progress in Oceanography* **130**: 65–74.
- Gray BR. 2005. Selecting a distributional assumption for modelling relative densities of benthic macroinvertebrates. *Ecological Modelling* **185**: 1–12.
- Gray J. 2000. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of experimental marine biology and ecology* **250**: 23–49.
- Gray JS. 2001. Marine diversity : the paradigms in patterns of species richness examined. *Scientia Marina* **65**: 41–56.
- Gray JS, Bjørgesæter A, Ugland KI. 2005. The impact of rare species on natural assemblages. *Journal of Animal Ecology* **74**: 1131–1139.
- Greenstreet SPR. 2008. Biodiversity of North Sea fish : why do the politicians care but marine scientists appear oblivious to this issue ? *ICES Journal of Marine Science* **65**: 1515–1519.
- Greenstreet SPR, Hall SJ. 1996. Fishing and the ground-fish assemblage structure in the North Sea : an analysis of long-term and. *Journal of Animal Ecology* **65**: 577–598.
- Greenstreet SPR, Rogers SI. 2006. Indicators of the health of the North Sea fish community: identifying reference levels for an ecosystem approach to management. *ICES Journal of Marine Science* **63**: 573–593.
- Greenstreet SPR, Spence FB, Shanks AM, Mcmillan JA. 1999. Fishing effects in northeast Atlantic shelf seas: patterns in fishing effort, diversity and community structure. II. Trends in fishing effort in the North Sea by UK registered vessels landing in Scotland.

Bibliographie

- Fisheries Research **40**: 107–124.
- Groger JT, Carson RT. Models for Truncated Counts. *Journal of Applied Econometrics* **6**: 225–238.
- Gruvel A. 1909. *Mission en Mauritanie: études climatologiques, océanographiques et zoologiques sur les côtes de la Mauritanie et du Sénégal, appliquées à l'industrie de Pêches Maritimes* (H des sociétés Savantes, Ed).
- Gruvel A, Bouyat A. 1906. *Les pêcheries de la côte occidentale d'Afrique* (A Challamel, Ed). Paris.
- Haedrich RL, Barnes SM. 1997. Changes over time of the size structure in an exploited shelf fish community. *Fisheries Research* **31**: 229–239.
- Hagen E. 2001. Northwest African upwelling scenario. *Oceanologica Acta* **24**: 113–128.
- Hajisamae S, Yeesin P. 2010. Patterns in Community Structure of Trawl Catches Along Coastal Area of the South China Sea. *Raffles Bulletin of Zoology* **58**: 357–368.
- Hall-Arber M, Pederson J. 1999. Habitat Observed from the Decks of Fishing Vessels. *Fisheries* **24**: 6–13.
- Halliday RG, Pinhorn AT. 2009. The roles of fishing and environmental change in the decline of Northwest Atlantic groundfish populations in the early 1990s. *Fisheries Research* **97**: 163–182.
- Hamilton LC. 2007. Climate, fishery and society interactions: Observations from the North Atlantic. *Deep-Sea Research Part II* **54**: 2958–2969.
- Harley CDG, Hughes AR, Kristin M, Miner BG, Sorte CJB, Carol S, Randall Hughes A, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, et al. 2006a. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology letters* **9**: 228–241.
- Harley CDG, Randall Hughes A, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, Thornber CS, Rodriguez LF, Tomanek L, Williams SL. 2006b. The impacts of climate change in coastal marine systems: Climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* **9**: 228–241.
- Harris LN, Moore JS, Galpern P, Tallman RF, Taylor EB. 2013. Geographic influences on fine-scale, hierarchical population structure in northern Canadian populations of anadromous Arctic Char (*Salvelinus alpinus*). *Environmental Biology of Fishes* **97**:

Bibliographie

- 1233–1252.
- Hastie TJ, Tibshirani RJ. 1990. *Generalized Additive Models*.
- Heip C, Engels P. 1974. Comparing species diversity and evenness indices. *Journal of marine biology Association* **54**: 559–563.
- Heip CHR, Herman PMJ, Soetaert K. 1998. Indices of diversity and evenness *. *Océanis* **24**: 61–87.
- Helmke vorgelegt von P. 2003. Remote sensing of the Northwest African upwelling and its production dynamics. der Universität Bremen.
- Helser TE, Hayes DB. 1995. Providing Quantitative Management Advice From Stock Abundance Indexes Based on Research Surveys. *Fishery Bulletin* **93**: 290–298.
- Henrich R, Cherubini Y, Meggers H. 2010. Climate and sea level induced turbidite activity in a canyon system offshore the hyperarid Western Sahara (Mauritania): The Timiris Canyon. *Marine Geology* **275**: 178–198.
- Hernández-Guerra A, Machín F, Antoranz A, Cisneros-Aguirre J, Gordo C, Marrero-Díaz A, Martínez A, Ratsimandresy AW, Rodríguez-Santana A, Sangrá P, et al. 2002. Temporal variability of mass transport in the Canary Current. *Deep-Sea Research Part II* **49**: 3415–3426.
- Hertel AG, Steyaert SMJG, Zedrosser A, Mysterud A, Lodberg-Holm HK, Gelink HW, Kindberg J, Swenson JE. 2016. Bears and berries: species-specific selective foraging on a patchily distributed food resource in a human-altered landscape. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **70**: 831–842.
- Hess GR, Bartel RA, Leidner AK, Rosenfeld KM, Rubino MJ, Snider SB, Ricketts TH. 2006. Effectiveness of biodiversity indicators varies with extent, grain, and region. *Biological Conservation* **132**: 448–457.
- Hillebrand H. 2004. Strength , slope and variability of marine latitudinal gradients. *Marine Ecology Progress Series* **273**: 251–267.
- Hinden H, Oertli B, Menetrey N, Sager L, Lachavanne J-B. 2005. Alpine pond biodiversity: what are the related environmental variables? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **15**: 613–624.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM,

Bibliographie

- Loreau M, Naeem S, et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**: 3–35.
- Hooten MB, Wikle CK. 2008. A hierarchical Bayesian non-linear spatio-temporal model for the spread of invasive species with application to the Eurasian Collared-Dove. *Environmental and Ecological Statistics* **15**: 59–70.
- Hughes P, Barton ED. 1974. Stratification and water mass structure in the upwelling area off northwest Africa in April / May 1969. *Deep-Sea Research Part I* **21**: 611–628.
- Hughes TP, Bellwood DR, Folke C, Steneck RS, Wilson J. 2005. New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends in ecology & evolution* **20**: 380–386.
- Huntsman SA, Barber RT. 1977. Primary production off northwest Africa: the relationship to wind and nutrient conditions. *Deep-Sea Research Part I* **24**: 25–33.
- Hurlbert AH, Haskell JP. 2003. The effect of energy and seasonality on avian species richness and community composition. *The American naturalist* **161**: 83–97.
- Hurlbert SH. 1971. The Nonconcept of Species Diversity: A Critique and Alternative Parameters. *Ecology* **52**: 577–586.
- ICES, Hollingworth C. 2000. Ecosystem effects of fishing. *ICES Journal of Marine Science* **57**: 465–792.
- Inouye DI, Yang E, Allen GI, Ravikumar P. 2016. A Review of Multivariate Distributions for Count Data Derived from the Poisson Distribution. *arXiv preprint arXiv:1609.00066*.
- Isari S, Fragopoulou N, Somarakis S. 2008. Interrannual variability in horizontal patterns of larval fish assemblages in the northeastern Aegean Sea (eastern Mediterranean) during early summer. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **79**: 607–619.
- Isemer H-J, Hasse L. 1987. The Bunker climate atlas of the North Atlantic Ocean, Air-Sea Interactions Vol 2. *Springer, New York*.
- Izsak J, Papp L. 2000. A link between ecological diversity indices and measures of biodiversity. *Ecological Modelling* **130**: 151–156.
- Izsáki J, Papp L. 1995. Application of the quadratic entropy indices for diversity studies of drosophilid assemblages. *Environmental and Ecological Statistics* **2**: 213–224.

Bibliographie

- Jaccard HH. 2008. Letter to the Editor On species – area and species accumulation curves : A comment on Chong and Stohlgren ' s index. *Conservation Ecology* **8**: 327–329.
- Jacob W, McClatchie S, Probert PKK, Hurst RJJ. 1998. Demersal fish assemblages off southern New Zealand in relation to depth and temperature. *Deep-Sea Research Part I* **45**: 2119–2155.
- Jakobsen T, Korsbrekke K, Mehl S, Nakken O. 1997. Norwegian combined acoustic and bottom trawl surveys for demersal fish in the Barents Sea during winter. *ICES CM 1997/Y:17*: 26 pp.
- Jannot JE, Holland DS. 2013. Identifying ecological and fishing drivers of bycatch in a U.S. groundfish fishery. *Ecological Applications* **23**: 1645–1658.
- Jaureguizar AJ, Menni RC, Lasta C, Guerrero R. 2006. Fish assemblages of the northern Argentine coastal system : spatial patterns and their temporal variations. *Fisheries Oceanography* **15**: 326–344.
- Jay C V. 1996. Distribution of bottom-trawl fish assemblages over the continental shelf and upper slope of the US west coast, 1977-1992. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**: 1203–1225.
- Jayaraj KAK, Sheeba P, Jacob J, Revichandran C, Arun PK, Praseeda KS, Nisha PA, Rasheed KA. 2008. Response of infaunal macrobenthos to the sediment granulometry in a tropical continental margin—southwest coast of India. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **77**: 743–754.
- John H-C, Zelck C. 1997. Features, boundaries and connecting mechanisms of the Mauritanian Province exemplified by oceanic fish larvae. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. **51**: 213–240.
- Johnson AF, Jenkins SR, Hiddink JG, Hinz H. 2013. Linking temperate demersal fish species to habitat: Scales, patterns and future directions. *Fish and Fisheries* **14**: 256–280.
- Johnson J, Stevens I. 2000. A fine resolution model of the eastern North Atlantic between the Azores, the Canary Islands and the Gibraltar Strait. *Deep-Sea Research Part I* **47**: 875–899.
- Johnson JB, Omland KS. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 101–108.

Bibliographie

- Jolliffe IT. 1986. Principal Component Analysis. *Springer-Verlag*: 271.
- Jørgensen OA, Hvingel C, Treble MA. 2010. Identification and mapping of bottom fish assemblages in northern Baffin Bay. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **43**: 65–79.
- Jørgensen OA, Hvingel C, Møller PR, Treble MA. 2005. Identification and mapping of bottom fish assemblages in Davis Strait and southern Baffin Bay. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**: 1833–1852.
- Josse E, Garcia SM. 1985. Description et evaluation des ressources halieutiques de la ZEE mauritanienne. In *Rapport du Groupe de travail CNROP/FAO/ORSTOM* 1–27.
- Jouffre D, Inejih CA. 2005. Assessing the impact of fisheries on demersal fish assemblages of the Mauritanian continental shelf, 1987e1999, using dominance curves. *ICES Journal of Marine Science* **62**: 380–383.
- Jouffre D, Domalain G, Thiam D, Traoré S, Caverivière A, Domain F, Inejih CA. 2004. Demersal fish communities off West Africa 1987-1999 changes in distribution and species composition derived from bottom trawl surveys. In *Actes du symposium international, Dakar (Sénégal), 24-28 juin 2002* Dakar; 20.
- Kasulo V. 2003. Measuring the Ecological and Economic Diversity of Fish. *Aqua-Fish Technical Report* **2**: 2–5.
- Kasulo V, Charles Perrings. 2004. Fishing down the value chain: modelling the impact of biodiversity loss in freshwater fisheries - the case of Malawi. *Arizona State University, Tempe*: 23p.
- Katsanevakis S, Maravelias CD, Damalas D, Karageorgis AP, Tsitsika E V., Anagnostou C, Papaconstantinou C. 2009. Spatiotemporal distribution and habitat use of commercial demersal species in the eastern Mediterranean Sea. *Fisheries Oceanography* **18**: 439–457.
- Kendall DG. 1948. On some modes of population growth leading to R. A. Fisher's logarithmic series distribution. *Biometrika* **35**: 6–15.
- Kéry M, Royle JA, Schmid H. 2005. Modeling avian abundance from replicated counts using binomial mixture models. *Ecological Applications* **15**: 1450–1461.
- Kidé SO. 2009. Evolution spatiotemporelle des indices d'abondance d'assemblages

Bibliographie

- (ichtyofaunes) benthiques. Application aux campagnes océanographiques dans la zone économique exclusive mauritanienne. Master 2 BEM, Université Aix-Marseille II, 47 p.
- Kidé SO, Manté C, Dubroca L, Demarcq H, Mérigot B. 2015. Spatio-Temporal Dynamics of Exploited Groundfish Species Assemblages Faced to Environmental and Fishing Forcings: Insights from the Mauritanian Exclusive Economic Zone. *PLoS ONE* **10**: e0141566.
- Kindt R, Coe R. 2005. *Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. World Agroforestry Centre (ICRAF): Nairobi (Kenya).
- Klaoudatos D, Kapiris C, Conides A, Papaconstantinou C, Glykokokkalos S. 2010. International Aquatic Research Assessment of demersal distribution between two fishing areas in North and Central Greece. *International Aquatic Research* **2**: 143–154.
- Klein B, Tomczak M. 1994. Identification of diapycnal mixing through optimum multiparameter analysis 2. Evidence for unidirectional diapycnal mixing in the front between North and South Atlantic Central Water. *Journal of Geophysical Research* **99**: 25275–25280.
- Kleyer M. 2009. Tutorial : Methods for assessing functional responses to environmental gradients Reading the data. *R tutorials*: 1–46.
- Köbrich IMI. 2008. Seasonal dynamics and characterization of coccolithophore export production in two major upwelling regions Nw-africa, Cape Blanc (NW-Africa) & Chile (30°S). Fachbereich Geowissenschaften. der Universität Bremen. 151 pp.
- Kock A, Gebhardt S, Bangs HW. 2008. Methane emissions from the upwelling area off Mauritania (NW Africa). *Biogeosciences* **5**: 1119–1125.
- Kodama K, Aoki I, Shimizu M, Taniuchi T. 2002. Long-term changes in the assemblage of demersal fishes and invertebrates in relation to environmental variations in Tokyo Bay, Japan. *Fisheries Management and Ecology* **9**: 303–313.
- Konstantinos T, Chryssi M, John H, Pascal L, Chrissi-yianna P, John D. 2013. Mesoscale spatio-temporal dynamics of demersal assemblages of the Eastern Ionian Sea in relationship with natural and fisheries factors. *Aquatic Living Resources* **26**: 381–397.
- Koranteng KA. 2001a. Structure and dynamics of demersal assemblages on the continental

Bibliographie

- shelf and upper slope off Ghana , West Africa. *Marine Ecology Progress Series* **220**: 1–12.
- Koranteng KA. 2001b. Diversity and stability of demersal species assemblages in the Gulf of Guinea.pdf. *West African Journal of Applied Ecology* **2**: 49–63.
- Kostianoy a. G, Zatsepин a. G. 1996. The West African coastal upwelling filaments and cross-frontal water exchange conditioned by them. *Journal of Marine Systems* **7**: 349–359.
- Kostianoy AG. 1991. System of filaments in the Canary upwelling region. *Soviet Journal of Remote Sensing* **5**: 78–86.
- Kracker LM. 1999. The Geography of Fish : The Use of Remote Sensing and Spatial Analysis Tools in Fisheries Research *. *The Professional Geographer* **51**: 440–450.
- Kraft NJB, Comita LS, Chase JM, Sanders NJ, Swenson NG, Crist TO, Stegen JC, Vellend M, Boyle B, Anderson MJ, et al. 2012. Disentangling the Drivers of B Diversity Along Latitudinal and Elevational Gradients. *Science* **333**: 1755–1759.
- Krastel S, Hanebuth TJ, Antobreh AA, Henrich R, C H, Kölling M, Schulz HD, Wien K. 2004. CapTimiris Canyon: A Newly Discovered Channel System offshore of Mauritania. *Eos, Transactions American Geophysical Union* **85**: 417–432.
- Krastel S, Wynn RB, Hanebuth TJ, Henrich R, Holz C, Meggers H, Kuhlmann H, Georgioupolou A, Schulz HD. 2006. Mapping of seabed morphology and shallow sediment structure of the Mauritania continental margin, Northwest Africa: Some implications for geohazard potential. *Norwegian Journal of Geology* **86**: 163–176.
- Kuhlmann H. 2003. Reconstruction of the sedimentary history offshore NW Africa : Application of core-logging tools. des Doktorgrades am,Bremen, der Universität Bremen. 103pp.
- Kuipers BR, Witte HJ, Gonzalez SR. 1993. Zooplankton Distribution in the Coastal Upwelling System Along the Banc-Darguin, Mauritania. *Hydrobiologia* **258**: 133–149.
- Kunin WE, Gaston KJ. 1997. *The biology of rarity: Causes and consequence of rare-common differences*. Chapman & Hall: London.
- Labropoulou M, Papaconstantinou C. 2000. Community structure of deep-sea demersal fish in the North Aegean Sea (northeastern Mediterranean). *Hydrobiologia* **440**: 281–296.

Bibliographie

- Labropoulou M, Papaconstantinou C. 2004. Community structure and diversity of demersal fish assemblages: the role of fishery. *Scientia Marina* **68**: 215–226.
- Labropoulou M, Papaconstantinou C. 2005. Effect of fishing on community structure of demersal fish assemblages. *Belgian Journal of Zoology* **135**: 191–197.
- Labropoulou M, Damalas D, Papaconstantinou C. 2008. Bathymetric trends in distribution and size of demersal fish species in the north Aegean Sea. *Journal of Natural History* **42**: 673–686.
- Lamouroux N, Capra H, Pouilly M, Souchon Y. 1999. Fish habitat preferences in large streams of southern France. *Freshwater Biology* **42**: 673–687.
- Langel L. 2012. Use of Demersal Bycatch Data O Determine the Distribution of Soft-bottom Assemblages Off the West and South Coasts of South Africa. Degree of Doctor of Philosophy, Cape Town, University of Cape Town. 180pp.
- Lathuilière C, Echevin V, Lévy M. 2008. Seasonal and intraseasonal surface chlorophyll-a variability along the northwest African coast. *Journal of Geophysical Research: Oceans* **113**: 2000–2004.
- Laurans M, Gascuel D, Chassot E, Thiam D. 2004. Changes in the trophic structure of fish demersal communities in West Africa in the three last decades. *Aquatic Living Resources* **17**: 163–173.
- Lavit C, Escoufier Y, Sabatier R, Traissac P. 1994. The ACT (STATIS method). *Computational Statistics and Data Analysis* **18**: 97–119.
- Law R. 2000. Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science* **57**: 659–668.
- Leathwick J, Elith J, Francis M, Hastie T, Taylor P. 2006. Variation in demersal fish species richness in the oceans surrounding New Zealand: an analysis using boosted regression trees. *Marine Ecology Progress Series* **321**: 267–281.
- Lee Y-W, Sampson DB. 2000. Spatial and temporal stability of commercial groundfish assemblages off Oregon and Washington as inferred from Oregon trawl logbooks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**: 2443–2454.
- Lefcheck JS, Buchheister A, Laumann K atie M, Stratton MA, Sobocinski KL, Chak STC, Clardy T od R, Reynolds PL, Latour RJ, Duffy JE. 2014. Dimensions of biodiversity in

Bibliographie

- Chesapeake Bay demersal fishes : patterns and drivers through space and time.
Ecosphere **5**: 1–48.
- Legendre P, Legendre L. 1998. *Numerical ecology: Second English Edition* (D in environmental modelling 20, Ed).
- Lele S, Wilshusen P, Brockington D, Seidler R, Bawa K. 2010. Beyond exclusion: Alternative approaches to biodiversity conservation in the developing tropics. *Current Opinion in Environmental Sustainability* **2**: 94–100.
- Levin LA, Etter RJ, Rex MA, Gooday AJ, Smith CR, Pineda JJ, Stuart CT, Hessler RR, Pawson D. 2001. Environmental Influences on Regional Deep-Sea Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**: 51–93.
- Levin PS, Holmes EE, Piner KR, Harvey CJ. 2006. Shifts in a Pacific Ocean Fish Assemblage: the Potential Influence of Exploitation. *Conservation Biology* **20**: 1181–1190.
- Levin PS, Fogarty MJ, Murawski SA, Fluharty D. 2009a. Integrated Ecosystem Assessments: Developing the Scientific Basis for Ecosystem-Based Management of the Ocean. *PLoS Biology* **7**: e1000014.
- Levin PS, Kaplan I, Grober-Dunsmore R, Chittaro PM, Oyamada S, Andrews K, Mangel M. 2009b. A framework for assessing the biodiversity and fishery aspects of marine reserves. *Journal of Applied Ecology* **46**: 735–742.
- Levrel H, Bouamrane M. 2005. Indicateurs d’interactions et réserves de biosphère : approche et perspectives en Afrique de l’ouest. In *Actes du 9ème Colloque international des spécialistes francophones en évaluation d’impacts. L’évaluation environnementale: un outil pour l’évaluation du développement durable* 17pp.
- Levrel H, Fossat J, Pelletier D. 2010. Les indicateurs de biodiversité marine et cotière: état des lieux institutionnel. *VertigO* **10**: 1–22.
- Lewin WC, Freyhof J, Huckstorf V, Mehner T, Wolter C. 2010. When no catches matter: Coping with zeros in environmental assessments. *Ecological Indicators* **10**: 572–583.
- Lim LS. 2012. Assemblage and genetic structure of insectivorous bats in Peninsular Malaysia. Queen Mary University of London. 189pp.
- Liu M. 2012. Evaluation of transient tracer measurements from three cruises to the

Bibliographie

- Mauritanian upwelling region: estimation of transit time distribution and ventilation.
Department of Chemical Oceanography, Universität Kiel. 52 pp.
- Llinas O, Gonzalez JA, Rueda M-J. 1996. *Oceanografia y recursos marinos en el Atlántico Centro-Oriental* (IC de C Marinas, Ed). Las Palmas de Gran Canaria.
- Lloret J, Palomera I, Salat J, Sole I. 2004. Impact of freshwater input and wind on landings of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in shelf waters surrounding the Ebre (Ebro) River delta (north-western Mediterranean). *Fisheries Oceanography* **13**: 102–110.
- Lobry J, Gascuel D, Domain F. 2003. La biodiversité spécifique des ressources démersales du plateau continental guinéen : utilisation d'indices classiques pour un diagnostic sur l'évolution de l'écosystème. *Aquatic Living Resources* **16**: 59–68.
- Loktionov Y. 1988. Analyse des variabilités saisonnière et interannuelle de la température des eaux de surface dans la ZEE mauritanienne. In *Rapport du deuxième Groupe de travail CNROP/FAO/ORSTOM* Nouadhibou, Mauritanie; 98–109.
- Loktionov Y. 1989. Contribution à l'analyse d'intensité de l'upwelling près du Cap Blanc (Mauritanie) à partir des températures d'eau de la station «standard» Bayadère. *Bull. Cent. Nat. Rech. Océan. Pêches* **18**.
- Longhurst AR. 1969. Species assemblages of tropical demersal fish. *FAO Fisheries Report* **151**: 1–48.
- Longhurst AR, Pauly D (Daniel). 1987. *Ecology of tropical oceans*. Academic Press: San Diego CA.
- Longino JT, Colwell RK. 1997. Biodiversity Assessment Using Structured Inventory : Capturing the Ant Fauna of a Tropical Rain Forest. *Ecological Applications* **7**: 1263–1277.
- Loreau M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology Letters* **3**: 73–76.
- Loreau M, Mouquet N. 1999. Immigration and the maintenance of local species diversity. *The American Naturalist* **154**: 427–440.
- Lozano Cabo Fernando. 1950. Datos sobre la reparticion geografica de especies de peces de la costa de NW de Africa. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*,

Bibliographie

Sección Biológica **48**: 5–14.

- Lozano Cabo Fernando. 1968. Les cartes de pêches du Sahara espagnol. In *Symposium sur les ressources vivantes du plateau continental africain du détroit de Gibraltar au cap Vert* Santa Cruz de Tenerife; 4, 6 Cartes.
- Ludwig JA, Reynolds JF. 1988. *Statistical ecology: a primer on methods and computing* (Wiley, Ed). New York.
- Ly A. 2009. Fonctionnement écologique et évolution du contexte socio-économique économique de la baie de l'Etoile Une contribution à l'aménagement du littoral mauritanien et au développement d'un réseau d'aires marines protégées en Afrique de l'Ouest. Thèse de Doctorat, Ecologie et gestion de la biodiversité, Paris, Museum National d'Histoire Naturelle de Paris. 328pp.
- Lyons KG, Brigham CA, Traut BH, Schwartz MW. 2005. Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biology* **19**: 1019–1024.
- Lyons SK, Willig MR. 1999. A hemispheric assessment of scale dependence in latitudinal gradients of species richness. *Ecology* **80**: 2483–2491.
- Lyons SK, Willig MR. 2002. Species richness, latitude, and scale-sensitivity. *Ecology* **83**: 47–58.
- Ma M. 2005. Species richness vs evenness: independent relationship and different responses to edafic factors. *Oikos* **111**: 192–198.
- MacKenzie BR, Alheit J, Conley DJ, Holm P, Kinze CC. 2002. Ecological hypotheses for a historical reconstruction of upper trophic level biomass in the Baltic Sea and Skagerrak. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 173–190.
- Mackenzie DI, Bailey LL, Nichols JD. 2004. Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *Journal of Animal Ecology* **73**: 546–555.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey LL, Hines JE. 2006. *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*.
- Macpherson E. 2002. Large-scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **269**: 1715–20.
- Macpherson E, Gordoa A. 1992. Trends in the demersal fish community off Namibia from 1983 to 1990. *South African Journal of Marine Science* **12**: 635–649.

Bibliographie

- Mafwila SK. 2011. Ecosystem effects of bottom trawling in the Benguela Current System : experimental and retrospective data analyses. Doctor of Philosiphy, Cape Town, University of Cape Town, 334 pp.
- Magnussen E. 2002. Demersal fish assemblages of Faroe Bank: species composition, distribution, biomass spectrum and diversity. *Marine Ecology Progress Series* **238**: 211–225.
- Magurran AE. 1988. Diversity indices and species abundance models. In *Ecological Diversity and Its Measurement* 7–45.
- Magurran AE. 2005. Species abundance distributions: pattern or process? *Functional Ecology* **19**: 177–181.
- Magurran AE. 2006. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing: Oxford.
- Magurran AE, Henderson PA. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* **422**: 714–716.
- Mainwaring L. 2001. Biodiversity, Biocomplexity, and the Economics of Genetic Dissimilarity. *Land Economics* **77**: 79–83.
- Mandal A, Basu A. 2013. Minimum disparity estimation: Improved efficiency through inlier modification. *Computational Statistics and Data Analysis* **64**: 71–86.
- Manier DJ, Hobbs NT. 2006. Large herbivores influence the composition and diversity of shrub-steppe communities in the Rocky Mountains, USA. *Oecologia* **146**: 641–651.
- Manjarrés-Martínez LM, Gutiérrez-Estrada JC, Hernando J a., Soriguer MC. 2012. The performance of three ordination methods applied to demersal fish data sets: Stability and interpretability. *Fisheries Management and Ecology* **19**: 200–213.
- Manté C, Claudet J, Rebzani-Zahaf C. 2003. Fairly Processing Rare and Common Species in Multivariate Analysis of Ecological Series Application To Macrobenthic Communities From Algiers Harbour. *Acta Biotheoretica* **51**: 277–294.
- Manté C, Durbec J, Dauvin J. 2005. A functional data-analytic approach to the classification of species according to their spatial dispersion. Application to a marine macrobenthic community from the Bay. *Journal of Applied Statistics* **32**: 831–840.
- Margalef DR. 1958. Information theory in ecology. *General Systems* **3**: 36–71.

Bibliographie

- Marmion M, Parviainen M, Luoto M, Heikkinen RK, Thuiller W. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions* **15**: 59–69.
- Marques JF, Teixeira CM, Cabral HN. 2006. Differentiation of commercially important flatfish populations along the Portuguese coast: Evidence from morphology and parasitology. *Fisheries Research* **81**: 293–305.
- St. Martin K. 2001. Making Space for Community Resource Management in Fisheries. *Annals of the Association of American Geographers* **91**: 122–142.
- Martin TG, Wintle BA, Rhodes JR, Kuhnert PM, Field SA, Low-Choy SJ, Tyre AJ, Possingham HP. 2005. Zero tolerance ecology: Improving ecological inference by modelling the source of zero observations. *Ecology Letters* **8**: 1235–1246.
- Maunder MN, Langley AD. 2004. Integrating the standardization of catch-per-unit-of-effort into stock assessment models: testing a population dynamics model and using multiple data types. *Fisheries Research* **70**: 389–395.
- Maunder MN, Punt AE. 2004. Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches. *Fisheries Research* **70**: 141–159.
- Maurin C. 1963. Resultats préliminaires de la campagne ‘thalassa’ au large du rio de oro et de la Mauritanie. *Revue des Travaux de l’Institut des Pêches Maritimes* **112**: 1–12.
- Maurin C. 1968. Ecologie ichthyologique des fonds chalutables atlantiques (de la Baie Ibéro-Marocaine à la Mauritanie) de la Méditerranée Occidentale. *Revue des Travaux de l’Institut des Pêches Maritimes* **32**: 6–147.
- Maurin C, Bonnet M. 1969. Le Chalutage au Large des Cotes Nordouest Africaines. Resultats des Campagnes de la Thalassa. *Science et Pêche* **177**: 1–17.
- Maurin C, Lozano Cabo Fernando, Bonnet M. 1970. Inventaire faunistique des principales especies ichthyologiques fréquentant les côtes nord-ouest africaines. *Rapport PV Réunion Conseil International d’Exploitation de la Mer* **159**: 15–21.
- Maurin C, Bonnet M, Quero J-C. 1977. Poissons des Cotes Nord-Ouest Africaines (Campagnes de la ‘Thalassa’ 1962, 1968, 1971 et 1973). *Revue des Travaux de l’Institut des Pêches Maritimes* **41**: 5–92.
- Mazzocchi MG, Dubroca L, García-Comas C, Capua I Di, Ribera d’Alcalà M. 2012. Stability

Bibliographie

- and resilience in coastal copepod assemblages: The case of the Mediterranean long-term ecological research at Station MC (LTER-MC). *Progress in Oceanography* **97–100**: 135–151.
- McClain CR, Stegen JC, Hurlbert AH. 2012. Dispersal, environmental niches and oceanic-scale turnover in deep-sea bivalves. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **279**: 1993–2002.
- Mcclatchie S, Millar RB, Webster F, Lester JP, Hurst R, Bagley N. 1997. Demersal fish community diversity off New Zealand: Is it related to depth, latitude and regional surface phytoplankton? *Deep-Sea Research Part I* **44**: 647–667.
- McClure SB. 2013. Domesticated animals and biodiversity: Early agriculture at the gates of Europe and long-term ecological consequences. *Anthropocene* **4**: 57–68.
- McCullagh P, Nelder JA. 1989. *Generalized Linear Models*.
- McCune B. 1997. Influence of noisy environmental data on canonical correspondence analysis. *Ecology* **78**: 2617–2623.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* **21**: 178–185.
- Mcmaster RL, Lachance TP. 1969. Northwestern African continental shelf sediments. *Marine Geology* **7**: 57–67.
- Meissa B, Gascuel D. 2015. Overfishing of marine resources: some lessons from the assessment of demersal stocks off Mauritania. *ICES Journal of Marine Science* **72**: 414–427.
- Menezes G, Sigler M, Silva H, Pinho M. 2006. Structure and zonation of demersal fish assemblages off the Azores Archipelago (mid-Atlantic). *Marine Ecology Progress Series* **324**: 241–260.
- Mérigot B, Bertrand JA, Gaertner J-C, Durbec J-P, Mazouni N, Manté C. 2007a. The multi-component structuration of the species diversity of groundfish assemblages of the east coast of Corsica (Mediterranean Sea): Variation according to the bathymetric strata. *Fisheries Research* **88**: 120–132.
- Mérigot B, Bertrand JA, Mazouni N, Manté C, Durbec J-P, Gaertner J-C. 2007b. A multi-component analysis of species diversity of groundfish assemblages on the continental

Bibliographie

- shelf of the Gulf of Lions (north-western Mediterranean Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **73**: 123–136.
- Mérigot B, Durbec J-P, Gaertner J-C. 2010. On goodness-of-fit measure for dendrogram-based analyses.pdf. *Ecology* **91**: 1850–1859.
- Merrett NR, Domanski PA. 1985. Observations on the Ecology of Deep-Sea Bottom-Living Fishes Collected off Northwest Africa: II. The Moroccan Slope (27° – 34° N), with Special Reference to *Synaphobranchus kaupi*. *Biological Oceanography* **3**: 349–399.
- Merrett NR, Marshall NB. 1981. Observations on the ecology of deep-sea bottom-living fishes collected off northwest Africa (08° – 27° N). *Progress in Oceanography* **9**: 185–244.
- Michel J, Vicens GM, Westphal H. 2011. Modern Heterozoan Carbonates from A Eutrophic Tropical Shelf (Mauritania). *Journal of Sedimentary Research* **81**: 641–655.
- Milliman JD. 1977. Effects of the arid climate and upwelling upon the sedimentary regime off southern Spanish Sahara. *Deep-Sea Research Part I* **24**: 95–103.
- Minami M, Lennert-Cody CE, Gao W, Román-Verdesoto M. 2007. Modeling shark bycatch: The zero-inflated negative binomial regression model with smoothing. *Fisheries Research* **84**: 210–221.
- Minas HJ, Codispoti LA, Dugdale RC. 1982. Nutrients and primary production in the upwelling region off Northwest Africa. *Rapp. Proc. Reun. Cons. Int. Expl. Mer* **180**: 148–183.
- Miranda PMA, Alves JMR, Serra N. 2013. Climate change and upwelling: Response of Iberian upwelling to atmospheric forcing in a regional climate scenario. *Climate Dynamics* **40**: 2813–2824.
- Mittelstaedt E. 1983. The Upwelling Area Off Northwest Africa--A Description of Phenomena Related to Coastal Upwelling. *Progress in Oceanography* **12**: 307–331.
- Mittelstaedt E. 1986. Upwelling regions. *Landolt-Börnstein, New Series* **3**: 135–166.
- Mittelstaedt E. 1991a. The ocean boundary along the northwest African coast: Circulation and oceanographic properties at the sea surface. *Progress in Oceanography* **26**: 307–355.
- Mittelstaedt E. 1991b. The subsurface circulation along the Moroccan slope. In Poleward Flows Along Eastern Ocean Boundaries. *Springer New York* **26**: 96–109.

Bibliographie

- Moh HH, Chong VC, Lim PE, Tan J, Dally G. 2013. Verification of four species of the mud lobster genus Thalassina (Crustacea : Decapoda : Gebiidea : Thalassinidae). *The Raffles Bulletin of Zoology* **61**: 579–588.
- Molinari J. 1989. A calibrated index for the measurement of evenness. *Oikos* **56**: 319–326.
- Monk J. 2014. How long should we ignore imperfect detection of species in the marine environment when modelling their distribution? *Fish and Fisheries* **15**: 352–358.
- Monk J, Ierodiaconou D, Bellgrove A, Harvey E, Laurenson L. 2011. Remotely sensed hydroacoustics and observation data for predicting fish habitat suitability. *Continental Shelf Research* **31**: 17–27.
- Moorthy AS, Eberl HJ. 2014. Assessing the influence of reactor system design criteria on the performance of model colon fermentation units. *Journal of Bioscience and Bioengineering* **117**: 478–484.
- Moranta J, Stefanescu C, Massutí E, Morales-Nin B, Lloris D. 1998. Fish community structure and depth-related trends on the continental slope of the Balearic Islands (Algerian basin , western Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* **171**: 247–259.
- Moreno CE, Halffter G. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* **37**: 149–158.
- Mouillot D, Albouy C, Guilhaumon F, Ben Rais Lasram F, Coll M, Devictor V, Meynard CN, Pauly D, Tomasini JA, Troussellier M, et al. 2011a. Protected and threatened components of fish biodiversity in the mediterranean sea. *Current Biology* **21**: 1044–1050.
- Mouillot D, Villeger S, Scherer-Lorenzen M, Mason NWH. 2011b. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS ONE* **6**: e17476.
- Mueter FJ, Norcross BL. 2002. Spatial and temporal patterns in the demersal fish community on the shelf and upper slope regions of the Gulf of Alaska. *Fishery Bulletin* **100**: 559–581.
- Murawski SA. 1996. Factors influencing bycatch and discard rates: Analyses from multispecies multifishery sea sampling. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **19**: 31–39.

Bibliographie

- Muto EY, Soares LSH, Rossi-wongtschowski CLDB. 2000. Demersal fish assemblages off São Sebastião, southeastern Brazil: structure and environmental conditioning factors (summer 1994). *Revista Brasileira de Oceanografia* **48**: 9–27.
- Nave S, Salgueiro E, Abrantes F. 2003. Siliceous sedimentary record of the last 280 kyr in the Canary basin (NW Africa). *Marine Geology* **196**: 21–35.
- Nehring D, Schemainda R, Schulz S. 1975. Beitrag der DDR zur Erforschung der küstennahen Wasserauftriebsprozesse im Ostteil des nördlichen Zentralatlantiks, Teil Vb: Das ozeanographische Beobachtungsmaterial des Reiseabschnitts vom 4.2. bis 18.4.1973. *Geodätische und geophysikalische Veröffentlichungen Reihe IV*.
- Neumann M, Starlinger F. 2001. The significance of different indices for stand structure and diversity in forests. *Forest Ecology and Management* **145**: 91–106.
- Nicolas D. 2010. Des poissons sous influence? Une analyse à large échelle des relations entre les gradients abiotiques et l'ichtyofaune des estuaires tidaux européens. Thèse de Doctorat. Université de Bordeaux I. 252pp.
- Nielsen JR, Kristensen K, Lewy P, Bastardie F. 2014. A statistical model for estimation of fish density including correlation in size, space, time and between species from research survey data. *PLoS ONE* **9**: e99151.
- Nishida T, Chen D-G. 2004. Incorporating spatial autocorrelation into the general linear model with an application to the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) longline CPUE data. *Fisheries Research* **70**: 265–274.
- Norse EA, Watling L. 1999. Impacts of Mobile Fishing Gear : The Biodiversity Perspective. *American Fisheries Society Symposium* **22**: 31–40.
- Noss RF. 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity : A Hierarchical Approach. *Conservation Biology* **4**: 355–364.
- Nykjaer L, Van Camp L. 1994. Seasonal and interannual variability of coastal upwelling along northwest Africa and Portugal from 1981 to 1991. *Journal of Geophysical Research* **99**: 14197–14207.
- O'Neill MF, Faddy MJ. 2003. Use of binary and truncated negative binomial modelling in the analysis of recreational catch data. *Fisheries Research* **60**: 471–477.
- Oberdorff T, Tedesco P, Hugueny B. 2011. Global and regional patterns in riverine fish

Bibliographie

- species richness: a review. *International Journal of Ecology* **2011**: 12p.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Peter Solymos M, Wagner HHS and H. 2014. vegan: Community Ecology Package
- Ould-dedah S, Wiseman WJ, Shaw RF. 1999. Spatial and temporal trends of sea surface temperature in the northwest African region. *Oceanologica Acta* **22**: 265–279.
- Ould Hamady HOB, Weigel J-Y. 1998. La pêche en Mauritanie: une reconquête difficile. *Afrique contemporaine* **187**: 79–97.
- Ould Taleb Sidi MM, Souad K. 2006. Description des pêches industrielles pélagiques. In *Rapport du sixième groupe travail ‘Evaluations des ressources et aménagement des pêches de la ZEE Mauritanienne’* 33–42.
- Overholtz WJ, Tyler A V. 1985. Long-term responses of the demersal fish assemblages of Georges Bank. *Fishery Bulletin* **83**: 507–520.
- Paillex A, Dolédec S, Castella E, Mérigoux S, Aldridge DC. 2013. Functional diversity in a large river floodplain: Anticipating the response of native and alien macroinvertebrates to the restoration of hydrological connectivity. *Journal of Applied Ecology* **50**: 97–106.
- Park Y-S, Céréghino R, Compin A, Lek S. 2003. Applications of artificial neural networks for patterning and predicting aquatic insect species richness in running waters. *Ecological Modelling* **160**: 265–280.
- Pastor M V, Pelegrí JL, Hernández-Guerra A, Font J, Salat J, Emelianov M. 2008. Water and nutrient fluxes off Northwest Africa. *Continental Shelf Research* **28**: 915–936.
- Pauly D, Christensen V. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* **374**: 255–257.
- Pauly D, Christensen V, Guénette S, Pitcher TJ, Sumaila UR, Walters CJ, Watson R, Zeller D. 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* **418**: 689–695.
- Pavoine S, Dufour A-B, Chessel D. 2004. From dissimilarities among species to dissimilarities among communities: a double principal coordinate analysis. *Journal of theoretical biology* **228**: 523–37.
- Pavoine S, Blondel J, Dufour AB, Gasc A, Bonsall MB. 2013. A New Technique for Analysing Interacting Factors Affecting Biodiversity Patterns: Crossed-DPCoA. *PLoS ONE* **8**: e54530.

Bibliographie

- PEAKALL R, SMOUSE PE. 2006. genalex 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* **6**: 288–295.
- Peet RK. 1974. the Measurement of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**: 285–307.
- Pennington M, Strømme T. 1998. Surveys as a research tool for managing dynamic stocks. *Fisheries Research* **37**: 97–106.
- Philander SGH, Gu D, Halpern D, Lambert G, Lau NC, Li T, Pacanowski RC. 1996. Why the ITCZ is mostly north of the equator. *Journal of Climate* **9**: 2958–2972.
- Pielou EC. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* **13**: 131–144.
- Pikitch EK, Santora C, Babcock EA, Bakun A, Bonfil R, Conover DO, Dayton P, Doukakis P, Fluharty D, Heneman B, et al. 2004. Ecosystem-Based Fishery Management. *Science* **305**: 346–347.
- Pinel-Alloul B, Niyonsenga T, Legendre P, Gril G. 1995. Spatial and environmental components of freshwater zooplankton structure. *Écoscience* **2**: 1–19.
- Pinnegar JK, S. Jennings, C. M. O'Brien, Polunin NVC. 2002. Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. *Journal of Applied Ecology* **39**: 377–390.
- Poore GCB, Wilson GDF. 1993. Marine species richness. *Nature* **361**: 597–598.
- Postel E. 1949. Campagne du chalutier ‘Gérard Tréca’. Avril-septembre 1949., Dakar.
- Postel E. 1954. Le plateau continental guinéen et ses ressources ichthyologiques. *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire* **16**: 553–564.
- Postel E. 1968. Hydrologie et biogéographie marines dans l'Ouest Africain. *West African International Atlas*: 13–17.
- Potts JM, Elith J. 2006. Comparing species abundance models. *Ecological Modelling* **199**: 153–163.
- Pradhan Y, Lavender SJ, Hardman-Mountford NJ, Aiken J. 2006. Seasonal and inter-annual variability of chlorophyll-a concentration in the Mauritanian upwelling: Observation of an anomalous event during 1998-1999. *Deep-Sea Research Part II* **53**: 1548–1559.

Bibliographie

- Price ARG, Keeling MJ, O'Callaghan CJ. 1999. Ocean-scale patterns of 'biodiversity' of Atlantic asteroids determined from taxonomic distinctness and other measures. *Biological Journal of the Linnean Society* **66**: 187–203.
- Puente A, Juanes JA. 2008. Testing taxonomic resolution, data transformation and selection of species for monitoring macroalgae communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **78**: 327–340.
- Queirolo D, Erzini K, Hurtado CF, Gaete E, Soriguer MC. 2011. Species composition and bycatches of a new crustacean trawl in Chile. *Fisheries Research* **110**: 149–159.
- Quenouille MH. 1949. A Relation between the Logarithmic , Poisson , and Negative Binomial Series. *Biometrics* **5**: 162–164.
- Rahayu S, Jusuf M, Suharsono, Kusmana C, Abdulhadi R, Suharsono C, Kusmana RA. 2010. Morphological variation of Hoya multiflora Blume at different habitat type of Bodogol Research Station of Gunung Gede Pangrango National Park, Indonesia. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity* **11**: 187–193.
- Rahbek C. 2004. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* **8**: 224–239.
- Ramos A, Sánchez JL, Pascual P, López V, Ramil F, Fernández L, Presas C, Salmerón F, Fernández F, Rey J, et al. 2010. Estudio de los ecosistemas de la plataforma y margen continental de Mauritania. Informe de resultados de la campaña Maurit-0911;.
- Rao CR. 1962. Efficient Estimates and Optimum Inference Procedures in Large Samples. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodological)* **24**: 46–72.
- Rao CR. 1971. Some comments on the logarithmic series distribution in the analysis of insect trap data. *Statistical ecology* **1**: 131–142.
- Rao CR. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology* **21**: 24–43.
- Rees AP, Brown IJ, Clark DR, Torres R. 2011. The Lagrangian progression of nitrous oxide within filaments formed in the Mauritanian upwelling. *Geophysical Research Letters* **38**: 1–6.
- Reiss H, Greenstreet SPR, Sieben K, Ehrich S, Piet GJ, Quirijns F, Robinson L, Wolff WJ, Kröncke I. 2009. Effects of fishing disturbance on benthic communities and secondary

Bibliographie

- production within an intensively fished area. *Marine Ecology Progress Series* **394**: 201–213.
- Relini G, Bertrand JA, Zamboni A. 1999. Synthesis of the knowledge on Bottom fishery resources in central Mediterranean (Italy and Corsica). *Biologia Marina Mediterranea* **6**: 314–322.
- Rex MA, Stuart CT, Hessler RR, Allen JA, Sanders HL, Wilson GDF. 1993. Global-scale latitudinal patterns of species diversity in the deep-sea benthos. *Nature* **365**: 636–639.
- Rex M a., Stuart CT, Coyne G. 2000. Latitudinal gradients of species richness in the deep-sea benthos of the North Atlantic. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **97**: 4082–4085.
- Rice J. 2000. Evaluating fishery impacts using metrics of community structure. *ICES Journal of Marine Science* **57**: 682–688.
- Rice J. 2003. Environmental health indicators. *Ocean and Coastal Management* **46**: 235–259.
- Rice J, Gislason H. 1996. Patterns of change in the size spectra of numbers and diversity of the North Sea fish assemblage , as reflected in surveys and models. *ICES Journal of Marine Science* **53**: 1214–1225.
- Rice JC, Garcia SM. 2011. Rice and Garcia 2011- Fisheries, food security, climate change and biodiversity, characteristics of the sector and perspectives on emerging issues.pdf. *ICES Journal of Marine Science* **68**: 1343–1353.
- Riffell S, Verschuy J, Miller D, Wigley TB. 2011. Biofuel harvests, coarse woody debris, and biodiversity - A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* **261**: 878–887.
- Rochet M-J, Trenkel VM. 2003. Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**: 86–99.
- Roe D, Fancourt M, Sandbrook C, Sibanda M, Giuliani A, Gordon-Maclean A. 2014. Which components or attributes of biodiversity influence which dimensions of poverty? *Environmental Evidence* **3**: 3.
- Rogers SI, Clarke KR, Reynolds JD. 1999. The taxonomic distinctness of coastal bottom dwelling-fish communities of the North-east Atlantic. *Journal of Animal Ecology* **68**: 769–782.

Bibliographie

- Romero OE, Kim J-H, Hebbeln D. 2006. Paleoproductivity evolution off central Chile from the Last Glacial Maximum to the Early Holocene. *Quaternary Research* **65**: 519–525.
- Romero OE, Kim J-H, Donner B. 2008. Submillennial-to-millennial variability of diatom production off Mauritania, NW Africa, during the last glacial cycle. *Paleoceanography* **23**: 1–17.
- Rose GA. 2005. On distributional responses of North Atlantic fish to climate change. *ICES Journal of Marine Science* **62**: 1360–1374.
- Rosenberg R. 1995. Benthic marine fauna structured by hydrodynamic processes and food availability. *Netherlands Journal of Sea Research* **34**: 303–317.
- Rosenzweig ML. 1995. *Species diversity in space and time* (CU Press, Ed). Cambridge University Press.
- Ross RE, Howell KL. 2013. Use of predictive habitat modelling to assess the distribution and extent of the current protection of ‘listed’ deep-sea habitats. *Diversity and Distributions* **19**: 433–445.
- Routledge RD. 1983. Evenness Indices : Are Any Admissible ? *Oikos* **40**: 149–151.
- Roy C, Cury P, Kifani S. 1992. Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromises. *South African Journal of Marine Science* **12**: 135–146.
- Roy K, Jablonski D, Valentine JW. 1994. Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient: no evidence for ‘Rapoport’s rule’. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **91**: 8871–8874.
- Roy K, Jablonski D, Valentine JW. 2000. Dissecting latitudinal diversity gradients: functional groups and clades of marine bivalves. *Proceedings of the Royal Society of London B* **267**: 293–299.
- Royle JA. 2004. N - Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics* **60**: 108–115.
- Royle JA, Nichols JD. 2003. Estimating abundance from repeated presence–absence data or point counts. *Ecology* **84**: 777–790.
- Saetersdal G, Bianchi G, Stromme T, Venema S. 1999. *The Dr. Fridtjof Nansen Programme 1975–1993*.

Bibliographie

- Sale PF, Steel WJ. 1986. Random placement and the distribution of fishes among coral patch reefs. *Marine Ecology Progress Series* **28**: 1–2.
- Sampey A, Meekan MG, Carleton JH, McKinnon AD, McCormick MI. 2004. Temporal patterns in distributions of tropical fish larvae on the North West Shelf of Australia. *Marine and Freshwater Research* **55**: 473–487.
- Sánchez F, Gil J. 2000. Hydrographic mesoscale structures and Poleward Current as a determinant of hake (*Merluccius merluccius*) recruitment in southern Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* **57**: 152–170.
- Sánchez F, Serrano A. 2003. Variability of groundfish communities of the Cantabrian Sea during the 1990s. *ICES Marine Science Symposia* **219**: 249–260.
- Sanders HL. 1968. Marine Benthic Diversity: a Comparative Study. *The American naturalist* **102**: 243–282.
- Scheiner SM, Cox SB, Willig M, Mittelbach GG, Osenberg C, Kaspari M. 2000. Species richness , species – area curves and Simpson ’ s paradox. *Evolutionary Ecology Research* **2**: 791–802.
- Schemainda R, Nehring D, Schulz S. 1975. Ozeanologische Untersuchungen zum Produktionspotential der nordwestafrikanischen Wasserauftriebsregion 1970-1973. *[neunzehnhundertsiebzig bis neunzehnhundertdreundsiebzig]: diese Arbeit wurde Prof. Dr. habil. Erich Bruns zum 75. Geburtstag gewidmet. Nationalkomitee für Geodäsie u. Geophysik bei d. Akad. d. Wiss. d. Dt. Demokrat. Republik.*
- Seitz RD, Wennhage H, Bergström U, Lipcius RN, Ysebaert T. 2014. and Ecologically Important Species. *ICES Journal of Marine Science* **71**: 648–665.
- Serfling R. 2004. Nonparametric multivariate descriptive measures based on spatial quantiles. *Journal of Statistical Planning and Inference* **123**: 259–278.
- Sevrin-Reyssac J. 1980. Chlorophylle a et production primaire dans les eaux de la Baie du Lévrier et du Parc national du Banc d’Arguin (Septembre–Octobre 1980). *Bull. Cent. Nat. Rech. Océan. Pêches* **9**: 56–65.
- Shannon. 1948. A mathematical theory of information. *The Bell System Technical Journal* **27**: 379-423-656.
- Shannon C, Weaver W. 1963. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana.

Bibliographie

- Shannon CE, Weaver W. 1949. The mathematical theory of information. *Univ. Illinois* **19**: 1.
- Shimatani K. 2001. On the measurement of species diversity incorporating species differences. *Oikos* **93**: 135–147.
- Signorini SR, Murtugudde RG, McClain CR, Christian JR, Picaut J, Busalacchi AJ. 1999. Biological and physical signatures in the tropical and subtropical Atlantic. *Journal of Geophysical Research* **104**: 367–382.
- Sileshi G. 2008. The excess-zero problem in soil animal count data and choice of appropriate models for statistical inference. *Pedobiologia* **52**: 1–17.
- Sileshi G, Mafongoya PL. 2006. The short-term impact of forest fire on soil invertebrates in the miombo. *Biodiversity and Conservation* **15**: 3153–3160.
- Sileshi G, Mafongoya PL. 2007. Quantity and quality of organic inputs from coppicing leguminous trees influence abundance of soil macrofauna in maize crops in eastern Zambia. *Biology and Fertility of Soils* **43**: 333–340.
- Silva L, Vila Y, Ángeles Torres M, Sobrino I, Acosta JJ. 2011. Cephalopod assemblages, abundance and species distribution in the Gulf of Cadiz (SW Spain). *Aquatic Living Resources* **24**: 13–26.
- Simier M, Blanc L, Pellegrin F, Nandris D. 1999. Approche simultanée de K couples de tableaux : application à l'étude des relations pathologie végétale - environnement. *Revue de Statistique Appliquée* **47**: 31–46.
- Simpson D. 1987. Minimum Hellinger Distance Estimation the Analysis of Count Data. *The Journal of the American Statistical Association* **82**: 802–807.
- Simpson EH. 1949. Measurement of Diversity. *Nature* **163**: 688.
- Simpson SD, Jennings S, Johnson MP, Blanchard JL, Schön P-JJ, Sims DW, Genner MJ. 2011. Continental shelf-wide response of a fish assemblage to rapid warming of the sea. *Current biology* **21**: 1565–70.
- Smith B, Wilson JB. 1996. A Consumer's Guide to Evenness Indices. *Oikos* **76**: 70–82.
- Smith HL, Anderson MJ, Gillanders BM, Connell SD. 2014. Longitudinal variation and effects of habitat on biodiversity of Australasian temperate reef fishes. *Journal of Biogeography* **41**: 2128–2139.

Bibliographie

- Smith KD, Potter IC, Hall NG. 2004. Biological and fisheries data for managing the deep-sea crabs Hypothalassia acerba and Chaceon bicolour in Western Australia. In *Fisheries Research and Development Council, Canberra, projects 1999/154 and 2001/055* 151pp.
- Smith SL, Whitledge TE. 1977. The role of zooplankton in the regeneration of nitrogen in a coastal upwelling system off northwest Africa. *Deep Sea Research* **24**: 49–56.
- Snelder TH, Biggs BJF, Woods RA. 2005. Improved eco-hydrological classification of rivers. *River Research and Applications* **21**: 609–628.
- Snelgrove PVR, Haedrich RL. 1985. Structure of the deep demersal fish fauna off Newfoundland. *Marine Ecology Progress Series* **27**: 99–107.
- Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* **10**: 1115–1123.
- Soberón JM, Llorente JB, Soberón M. J, Llorente B. J. 1993. The Use of Species Accumulation Functions for the Prediction of Species Richness. *Conservation Biology* **7**: 480–488.
- Solow A. 1993. Measuring Biological Diversity. *Environmental Science & Technology* **27**: 25–26.
- Somerfield PJ, Clarke KR. 1997. A comparison of some methods commonly used for the collection of sublittoral sediments and their associated fauna. *Marine Environmental Research* **43**: 145–156.
- Sousa P, Azevedo M, Gomes MC. 2005. Demersal assemblages off Portugal: Mapping, seasonal, and temporal patterns. *Fisheries Research* **75**: 120–137.
- Sousa P, Azevedo M, Gomes MC. 2006. Species-richness patterns in space, depth, and time (1989-1999) of the Portuguese fauna sampled by bottom trawl. *Aquatic Living Resources* **19**: 93–103.
- Sprengel C, Baumann KH, Henderiks J, Henrich R, Neuer S. 2002. Modern coccolithophore and carbonate sedimentation along a productivity gradient in the Canary Islands region: Seasonal export production and surface accumulation rates. *Deep-Sea Research Part II* **49**: 3577–3598.
- Stefanescu C, Lloris D, Rocabado J. 1993. Deep-sea fish assemblages in the Catalan Sea (western Mediterranean) below a depth of 1000 m. *Deep-Sea Research Part I* **40**: 695–

Bibliographie

707.

- Stefansdottir L, Solmundsson J, Marteinsdottir G, Kristinsson K, Jonasson JP. 2010. Groundfish species diversity and assemblage structure in Icelandic waters during recent years of warming. *Fisheries Oceanography* **19**: 42–62.
- Stevens GC. 1989. The Latitudinal Gradient in Geographical Range : How so Many Species Coexist in the Tropics. *The American Naturalist* **133**: 240–256.
- Stirling G, Wilsey B. 2001. Empirical Relationships between Species Richness, Evenness, and Proportional Diversity. *The American naturalist* **158**: 286–299.
- Stobberup KA, Inejih CAO, Traoré S, Monteiro C, Amorim P, Erzini K. 2005. Analysis of size spectra off northwest Africa: a useful indicator in tropical areas? *ICES Journal of Marine Science* **62**: 424–429.
- Stockwell DRB, Noble IR. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* **33**: 385–390.
- Stroud JT, Bush MR, Ladd MC, Nowicki RJ, Shantz AA, Sweatman J. 2015. Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecology and Evolution* **5**: 4757–4765.
- Stuart-Smith RD, Bates AE, Lefcheck JS, Duffy JE, Baker SC, Thomson RJ, Stuart-Smith JF, Hill N a., Kininmonth SJ, Airolidi L, et al. 2013. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature* **501**: 539–42.
- Stulland J, Tang C-L. 1996. Demersal fish trawls off Palos Verdes, southern California, 1973–1993. *CalCOFI Reports* **37**: 211–240.
- Summerhayes CP, Kroon D, Rosell-Melé A, Jordan RW, Schrader HJ, Hearn R, Villanueva J, Grimalt JO, Eglinton G. 1995. Variability in the Benguela Current upwelling system over the past 70,000 years. *Progress in Oceanography* **35**: 207–251.
- Sun C, Su N, Yeh S. 2012. Cpue Standardization of Blue Marlin (Makaira Nigricans) for the Taiwanese Longline Fishery in the Atlantic Ocean. *68*: 1470–1478.
- Suyatna I, Bratawinata A chmad A, Sidik AS, Ruchaemi A. 2010. Demersal fishes and their distribution in estuarine waters of Mahakam Delta, East Kalimantan. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity* **11**: 204–210.

Bibliographie

- Sweeting CJ, Armstrong I, Berney P, Armstrong N, Hardy MH. 2011. Science-Fishing Industry Partnership for Assessing Marine Biodiversity: Final Report. Marine Management Organisation
- Symonds MRE, Johnson CN. 2008. Species richness and evenness in Australian birds. *The American naturalist* **171**: 480–490.
- Tamdrari H, Brêthes J-C, Archambault D. 2015. Spatio-temporal variations in demersal fish assemblages and diversity in the northern Gulf of St. Lawrence (Canada). *Marine Ecology* **36**: 557–571.
- Taylor L. 1984. Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. *Annual Review of Entomology* **29**: 321–357.
- Taylor LR, Kempton RA, Woiwod IP. 1976. Diversity Statistics and the Log-Series Model. *Journal of Animal Ecology* **45**: 255–272.
- Taylor LR, Woiwod IP, Perry JN. 1979. The Negative Binomial as a Dynamic Ecological Model for Aggregation, and the Density Dependence of k. *Journal of Animal Ecology* **48**: 289–304.
- Team RDC. 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing., Vienna, Austria.
- Teder T, Moora M, Roosaluste E, Zobel K, Pärtel M, Kõlalg U, Zobel M. 2007. Monitoring of biological diversity: A common-ground approach. *Conservation Biology* **21**: 313–317.
- Thioulouse J, Chessel D. 1987. Les analyses multitableaux en écologie factorielle. I. De la typologie d'état à la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique. *Acta Oecologica, Oecologia Generalis* **8**: 463–480.
- Thioulouse J, Simier M, Chessel D. 2004. Simultaneous Analysis of a Sequence of Paired Ecological Tables. *Ecology* **85**: 272–283.
- Tian Y, Kidokoro H, Fujino T. 2011. Interannual-decadal variability of demersal fish assemblages in the Tsushima Warm Current region of the Japan Sea: Impacts of climate regime shifts and trawl fisheries with implications for ecosystem-based management. *Fisheries Research* **112**: 140–153.
- Tibshirani R, Walther G, Hastie T. 2001. Estimating the number of clusters in a data set via the gap statistic. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)* **58**: 575–589.

Bibliographie

- Methodology*) **63**: 411–423.
- Tittensor DP, Mora C, Jetz W, Lotze HK, Ricard D, Berghe E, Vanden, Worm B. 2010. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature* **466**: 1098–1101.
- Tixerant G. 1968. Chalutage expérimental (1963-1965) dans les parages du Cap Blanc. *C.I.E.M. Symposium sur les ressources vivantes du plateau continental Atlantique africain du détroit de Gibraltar au cap Vert. Tenerife Comm* **43**.
- Tolimieri N. 2007. Patterns in species richness , species density , and evenness in groundfish assemblages on the continental slope of the U . S . Pacific coast. *Environmental Biology of Fishes* **78**: 241–256.
- Tolimieri N, Anderson MJ. 2010. Taxonomic distinctness of demersal fishes of the California current: Moving beyond simple measures of diversity for marine ecosystem-based management. *PLoS ONE* **5**: e10653.
- Tolimieri N, Levin PS. 2006. Assemblage Structure of Eastern Pacific Groundfishes on the U.S. Continental Slope in Relation to Physical and Environmental Variables. *Transactions of the American Fisheries Society* **135**: 317–332.
- Toole CL, Brodeur RD, Donohoe CJ, Markle DF. 2011. Seasonal and interannual variability in the community structure of small demersal fishes off the central Oregon coast. *Marine Ecology Progress Series* **428**: 201–217.
- Trenkel VM, Rochet M-J. 2003. Performance of indicators derived from abundance estimates for detecting the impact of fishing on a fish community. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**: 67–85.
- Tsutsumi H, Fukunaga S, Fujita N, Sumida M. 1990. Relationship between growth of *Capitella* sp. and organic enrichment of the sediment. *Marine Ecology Progress Series* **63**: 157–162.
- Ungaro N, Marano CA, Marsan R, Martino M, Marzano MC, Strippoli G, Vlora A. 1999. Analysis of demersal species assemblages from trawl surveys in the South Adriatic sea. *Aquatic Living Resources* **12**: 177–185.
- Vandewalle M, de Bello F, Berg MP, Bolger T, Dolédec S, Dubs F, Feld CK, Harrington R, Harrison PA, Lavorel S, et al. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity

Bibliographie

- response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* **19**: 2921–2947.
- VaneWright RI, Humphries CJ, Williams PH. 1991. What to Protect - Systematics and the Agony of Choice. *Biological Conservation* **55**: 235–254.
- Vaudor L, Lamouroux N, Olivier JM. 2011. Comparing distribution models for small samples of overdispersed counts of freshwater fish. *Acta Oecologica* **37**: 170–178.
- Vaz S, Carpentier A, Coppin F. 2007. Eastern English Channel fish assemblages : measuring the structuring effect of habitats on distinct sub-communities. *ICES Journal of Marine Science* **64**: 1–17.
- Venables WN, Dichmont CM. 2004. GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. *Fisheries Research* **70**: 319–337.
- Villegas L, Garcia SM. 1983. Demersal fish assemblages in Liberia, Ghana, Togo, Benin and Cameroon (FAO, Ed). *Rome, FAO CECAF. ECAF Series* **83**: 1–16.
- Walz U, Syrbe RU. 2013. Linking landscape structure and biodiversity. *Ecological Indicators* **31**: 1–5.
- Wang Y. 1996. Estimation problems for the two-parameter negative binomial distribution. *Statistics & Probability Letters* **26**: 113–114.
- Ward P, Myers R a. 2005. Shifts in Open-Ocean Fish Communities Coinciding With the Commencement of Commercial Fishing. *Ecology* **86**: 835–847.
- Warton DI. 2005. Many zeros does not mean zero inflation: Comparing the goodness-of-fit of parametric models to multivariate abundance data. *Environmetrics* **16**: 275–289.
- Warwick RM, Clarke KR. 1995. New ‘biodiversity’ measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series* **129**: 301–305.
- Washington HG. 1984. Diversity, biotic and similarity indices. *Water Research* **18**: 653–694.
- Watson DL, Harvey ES, Kendrick GA, Nardi K, Anderson MJ. 2007. Protection from fishing alters the species composition of fish assemblages in a temperate-tropical transition zone. *Marine Biology* **152**: 1197–1206.
- Watterson GAA. 1974. Models for the Logarithmic Species Abundance Distributions. *Theoretical Population Biology* **6**: 217–250.

Bibliographie

- Wear R, Tanner J. 2007. Spatio-temporal variability in faunal assemblages surrounding the discharge of secondary treated sewage. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **73**: 630–638.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeek M a., Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 475–505.
- Webley JAC, Mayer DG, Taylor SM. 2011. Investigating confidence intervals generated by zero-inflated count models: Implications for fisheries management. *Fisheries Research* **110**: 177–182.
- Welsh AH, Cunningham RB, Donnelly CF, Lindenmayer DB. 1996. Modelling the abundance of rare species: statistical models for counts with extra zeros. *Ecological Modelling* **88**: 297–308.
- White R, Molina R. 2006. The Pacific Northwest Research Station Biodiversity Initiative: Scoping out the Challenges in Managing for Biodiversity. *Northwestern Naturalist* **87**: 10–17.
- Whittaker RH. 1972. Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon* **21**: 213–251.
- Wikelski M, Cooke SJ. 2006. Conservation physiology. *Trends in Ecology and Evolution* **21**: 38–46.
- Williams C. 1952. Sequences of wet and of dry days considered in relation to the logarithmic series. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* **78**: 91–96.
- Williams CB. 1944. Some Applications of the Logarithmic Series and the Index of Diversity to Ecological Problems. *Journal of Ecology* **32**: 1–44.
- Williams CB. 1947. The Logarithmic Series and Its Application to Biological Problems. *Journal of Ecology* **34**: 253–272.
- Willig MR, Presley SJ, Owen RD, López-González C. 2000. Composition and structure of bat assemblages in Paraguay: a subtropical–temperate interface. *Journal of Mammalogy* **81**: 386–401.
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD. 2003. Latitudinal Gradients of Biodiversity : Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**: 273–309.
- Wilsey B, Stirling G. 2007. Species richness and evenness respond in a different manner to

Bibliographie

- propagule density in developing prairie microcosm communities. *Plant Ecology* **190**: 259–273.
- Wilsey BJ, Chalcraft DR, Bowles CM, Willig MR. 2005. Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. *Ecology* **86**: 1178–1184.
- Wolf G, Kaiser W. 1978. Über den Jahreszyklus der TS-Eigenschaften quasipermanenter Wasserarten und Variationen produktionsbiologischer Parameter auf dem Schelf vor Cap Blanc.
- Wooster W, Bakun A, McLain D. 1976. Seasonal upwelling cycle along eastern boundary of North-Atlantic. *Journal of Marine Research* **34**: 131–141.
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, et al. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* **314**: 787–90.
- Wyshak G. 1974. Algorithm AS 68: A Program for Estimating the Parameters of the Truncated Negative. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)* **23**: 87–91.
- Xu B, Jin X. 2005. Variations in fish community structure during winter in the southern Yellow Sea over the period 1985-2002. *Fisheries Research* **71**: 79–91.
- Yeh J, Drazen JC. 2009. Deep-Sea Research I Depth zonation and bathymetric trends of deep-sea megafaunal scavengers of the Hawaiian Islands. *Deep-Sea Research Part I* **56**: 251–266.
- Yemane D, Field JG, Leslie RW. 2005. Exploring the effects of fishing on fish assemblages using Abundance Biomass Comparison (ABC) curves. *ICES Journal of Marine Science* **62**: 374–379.
- Yemane D, Mafwila SK, Kathena J, Nsiangango SE, Kirkman SP. 2015. Spatio-temporal trends in diversity of demersal fish species in the Benguela current large marine ecosystem region. *Fisheries Oceanography* **24**: 102–121.
- Yeung C, Yang M-S, McConaughey R a. 2010. Polychaete assemblages in the south-eastern Bering Sea: linkage with groundfish distribution and diet. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **90**: 903–917.

Bibliographie

- Yeung C, Yang MS, Jewett SC, Naidu AS. 2013. Polychaete assemblage as surrogate for prey availability in assessing southeastern Bering Sea flatfish habitat. *Journal of Sea Research* **76**: 211–221.
- Yoklavich MM, Love MS, Forney K a, St. Martin K, Hall-Arber M, Pederson J. 2007. A fishery-independent assessment of an overfished rockfish stock, cowcod (*Sebastodes levis*), using direct observations from an occupied submersible. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**: 1795–1804.
- Young MR, Behan-Pelletier VM, Hebert PDN. 2012. Revealing the Hyperdiverse Mite Fauna of Subarctic Canada through DNA Barcoding. *PLoS ONE* **7**: e48755.
- Zar JH. 2011. *Biostatistical Analysis* (PC Division, Ed).
- Zeeberg J, Corten A, de Graaf E. 2006. Bycatch and release of pelagic megafauna in industrial trawler fisheries off Northwest Africa. *Fisheries Research* **78**: 186–195.
- Zenk W, Klein B, Schroder M. 1991. Cape Verde Frontal Zone. *Deep-Sea Research Part I* **38**: S505–S530.
- Zhang H, John R, Peng Z, Yuan J, Chu C, Du G, Zhou S. 2012. The Relationship between Species Richness and Evenness in Plant Communities along a Successional Gradient: A Study from Sub-Alpine Meadows of the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau, China. *PLoS ONE* **7**: e49024.
- Zhou M, Paduan JD, Niiler PP. 2000. Surface currents in the Canary Basin from drifter observations. *Journal of Geophysical Research* **105**: 893–910.
- Zintzen V, Anderson MJ, Roberts CD, Diebel CE. 2011. Increasing variation in taxonomic distinctness reveals clusters of specialists in the deep sea. *Ecography* **34**: 306–317.
- Zintzen V, Anderson MJ, Roberts CD, Harvey ES, Stewart AL, Struthers CD. 2012. Diversity and composition of demersal fishes along a depth gradient assessed by baited remote underwater stereo-video. *PLoS ONE* **7**: e48522.
- Züldsdorff C, Wien K, Stuut JBW, Henrich R. 2007. Late Quaternary sedimentation within a submarine channel-levee system offshore Cap Timiris, Mauritania. *Marine Geology* **240**: 217–234.

Résumé

Un défi majeur pour les écologistes est la compréhension du fonctionnement et de la dynamique des écosystèmes face aux changements naturels et aux activités humaines, qui peuvent avoir d'importants impacts sur la biodiversité des assemblages d'espèces démersales. La zone économique exclusive Mauritanienne (ZEEM) constitue une zone de transition où cohabitent des espèces d'affinité tempérée et des espèces d'affinité tropicale. Pour répondre à ces préoccupations écologiques, nous devons comprendre le comportement des assemblages démersaux au cours du temps et dans l'espace du point de vue de : (1) leur composition, leur structuration face aux forçages naturels et anthropiques ; (2) des modèles de distribution de probabilité qui s'ajustent bien sur ces données d'abondances ; et (3) des principales composantes de la diversité et des effets des facteurs structurants sur les indices de diversité classiques. Premièrement, la méthode multivariée et multi-tableaux STATICO a été utilisée sur ces données d'abondance. Ensuite, les performances de plusieurs modèles statistiques de l'abondance d'espèces démersales ont été comparées, pour estimer au mieux leurs paramètres. Enfin, une étude de la variabilité spatio-temporelle de la diversité des espèces démersales (indices de diversité) et des effets de l'environnement et de la pression de la pêche a été entreprise.

La première partie de la thèse souligne que les facteurs abiotiques contribuent principalement à la structuration de quatre principaux assemblages d'espèces démersales persistants au cours du temps. Les effets de la pêche sur la composition et l'abondance des assemblages d'espèces démersales étaient relativement faibles, bien que non négligeables durant certaines années et dans quelques zones géographiques. Les trajectoires temporelles entre les assemblages et les conditions environnementales ont été mises en évidence pour certaines années et des zones spécifiques.

Dans la seconde partie, nous avons dû commencer par déterminer dans la ZEEM un nombre adéquat d'habitats (4), pour pouvoir ensuite répartir les comptages en « réplicats » associés aux habitats. Dans chacun des quatre types d'habitats, deux groupes d'espèces ont été identifiés : un groupe minoritaire d'espèces très agrégatives obéissant au modèle de distribution en log-séries de Fisher et un autre, majoritaire, d'espèces peu ou pas du tout agrégatives obéissant au modèle de distribution binomiale négative tronquée.

Dans la troisième partie de la thèse, les neuf indices de diversité analysés révèlent que cet ensemble peut être divisé en deux groupes distincts et complémentaires : (1) un groupe associé

Résumé & Abstract

à la richesse spécifique et (2) un autre groupe associé à l'équitabilité. Un seul composant de la diversité ne peut donc pas représenter la diversité des poissons démersaux de la zone étudiée. Les GLM des indices complémentaires ont montré essentiellement un effet temporel et l'interaction Année-Strates bathymétriques. Aucun effet de l'effort de pêche n'a été observé sur la richesse spécifique, ni de la concentration en chlorophylle a sur l'équitabilité.

Ce travail pourrait fournir aux gestionnaires et aux scientifiques des connaissances complémentaires sur la dynamique spatio-temporelle des assemblages d'espèces démersales exploités dans des écosystèmes d'upwelling.

Mots clés : campagnes démersales, plateau continental, assemblages d'espèces, indices d'abondance, effort de pêche, température de surface, concentration en chlorophylle a, types d'habitats, STATICO, modèles de distributions d'espèces, indices de diversité, GLM, ZEE Mauritanie

Abstract

A major challenge for ecologists is to understand the functioning and dynamics of ecosystems faced to natural changes and human activities that can have significant impacts on biodiversity of groundfish species assemblages. The Mauritanian Exclusive Economic Zone (MEEZ) is a transitional area where temperate and tropical affinity species coexist. To address these ecological concerns, we need to understand the behavior of groundfish assemblages over time and space on: (1) Composition and structure facing to natural and anthropogenic forcings. (2) Parametric probability distribution models that adjust these abundances data; and (3) Main diversity components and the structural factors effects on classical diversity indices. First, the multivariate and multi-table STATICO method was used on these abundance data. Then, the performance of several statistical models of groundfish species assemblages abundance were compared, to better estimate their parameters. Finally, a study of spatio-temporal variability on groundfish species assemblages' (diversity indices) and the environmental and the fishing pressure effects.

The first part of this thesis underlines that the abiotic factors mainly contribute in the structuring of four major persistent groundfish species assemblages over time. The fishing effects on the composition and abundance of groundfish species assemblages were relatively low, although significant in some years and in some specific geographic areas. Temporal trajectories between groundfish species assemblages and environmental conditions have been highlighted for some years and in some specific areas.

In the second part, we had to start by determining in the MEEZ and adequate number of habitats (4), to distribute counts data in “replicates” associated with habitats. In each of four type habitats, two species groups were identified: a minority group of species very aggregative well fitted by Fisher's log-series distribution and another majority of species little or not aggregative well fitted by the truncated negative binomial distribution.

In the third part of the thesis, nine diversity indices analyzed reveal that this set can be split into two distinct and complementary groups: (1) a group associated with the species richness and (2) another group associated with evenness. One component of diversity may not represent the diversity of the groundfish in the study area. GLMs of complementary indices showed essentially a temporal effect and Bathymetric strata-Year interaction. No effect of fishing effort was observed on the species richness and neither was the concentration of chlorophyll a on the evenness.

Résumé & Abstract

This work could provide managers and scientists to further knowledge on the spatio-temporal dynamics of groundfish species assemblages exploited in upwelling ecosystems.

Key words: demersal surveys, continental shelf, species assemblages, abundance indices, fishing effort, sea surface temperature, chlorophyll a concentration, habitat types, STATICO, species distribution models, diversity indices, GLM, Mauritania EEZ