

Une approche de la dynamique des peuplements de poissons démersaux exploités : analyse comparée de la diversité spécifique dans le golfe de Gascogne (océan Atlantique) et dans le golfe du Lion (mer Méditerranée)

Fabian Blanchard*

Ressources halieutiques, Ifremer, BP 70, 29280 Plouzané cedex, France

Reçu le 24 janvier 2000 ; accepté le 20 octobre 2000

Abstract – Dynamics of harvested demersal fish communities: analysis of the species diversity in the Bay of Biscay (Atlantic Ocean) and in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). Species diversity variations between the demersal fish assemblages of the Bay of Biscay (Atlantic Ocean) and of the Gulf of Lions (Mediterranean Sea) are analysed on a decade scale. The aim of this study is to interpret the dynamics of these two communities characterised by different level of fishing intensity. Data come from trawl surveys carried out for the direct evaluation of the demersal stocks abundance from 1983 to 1997. Diversity indices used are the Hill's indices $N1$ and $N2$, the species richness S , the evenness J' , the K-dominance curves and the life strategy of the dominant species. Three demersal fish assemblages are defined in the community of the Bay of Biscay and in that of the Gulf of Lions: coastal, continental shelf, and continental slope. There are neither significant differences between the assemblages of the Bay of Biscay nor between those of the Gulf of Lions. There are no significant differences between years. The assemblages of the Gulf of Lions are characterised by higher values of $N2$ and S than the assemblages of the Bay of Biscay. The K-dominance curves show that there is a lower number of dominant species in the Bay of Biscay than in the Gulf of Lions. Finally, there are more long-lived species among the dominant one in the Gulf of Lions than in the Bay of Biscay. Then the community of the Bay of Biscay corresponds to a system adjusted to perturbations (unpredictable mortalities) while the Gulf of Lions corresponds to a system adjusted to a less perturbed environment. There is no interpretation of the relationship between the level of fishing intensity and the chosen indices at the scale of this study. It is concluded that dynamics patterns of the communities can be interpreted from the species diversity indices when associated with K-dominance curves and life strategy characteristics. © 2001 Ifremer/CNRS/Inra/IRD/Cemagref/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

species diversity / community dynamics / demersal fish / Bay of Biscay / Gulf of Lions

Résumé – Les variations de la diversité spécifique entre les assemblages de poissons démersaux du golfe de Gascogne (océan Atlantique) et du golfe du Lion (mer Méditerranée) sont analysées à l'échelle d'une décennie. L'objectif est d'interpréter la dynamique de ces peuplements dont les niveaux d'exploitation par la pêche diffèrent. Les données utilisées sont issues des campagnes de chalutages réalisées de 1983 à 1997 pour l'évaluation des stocks de poissons démersaux. Les indicateurs de diversité analysés sont les indices $N1$ et $N2$ de Hill, la richesse spécifique S , la régularité J' , les courbes K-dominance et les stratégies démographiques des principales espèces. Chacun des deux peuplements est constitué de trois assemblages d'espèces (assemblage côtier, du plateau et de la pente continentale). Il n'existe de différence significative ni entre les assemblages du golfe de Gascogne, ni entre ceux du golfe du Lion. Il n'y a pas non plus de différence significative entre les années. L'ensemble du golfe du Lion est caractérisé par des valeurs $N2$ et des indices S plus élevés que dans le golfe de Gascogne. Selon les courbes K-dominance, le peuplement du golfe de Gascogne est caractérisé par un plus petit nombre d'espèces dominantes que dans le golfe du Lion. Enfin, les espèces dominantes du golfe du Lion sont caractérisées par une longévité et/ou une taille maximale plus grande que celles du golfe de Gascogne. Le golfe de Gascogne correspondrait à un système adapté à l'existence de perturbations (mortalités imprévisibles), tandis que le golfe du Lion correspondrait à un système adapté à un environnement moins perturbé. Un impact de l'exploitation n'a pu être interprété à partir des indices choisis, utilisés à cette échelle. Toutefois, lorsque les indices de diversité sont mis en relation avec la stratégie démographique des espèces, des éléments de dynamique des peuplements sont mis en évidence. © 2001 Ifremer/CNRS/Inra/IRD/Cemagref/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

diversité spécifique / dynamique des peuplements / poissons démersaux / golfe de Gascogne / golfe du Lion

1. INTRODUCTION

Devant l'obligation de préserver la biodiversité (convention de la diversité biologique, 1992) et face à

l'exploitation des écosystèmes marins par la pêche, il est nécessaire de connaître la diversité des espèces et les processus qui assurent son maintien. Ainsi, des méthodes de mesure de la biodiversité permettant

*Correspondance et tirés à part.

Adresse e-mail : fblancha@ifremer.fr (F. Blanchard).

d'établir un diagnostic de l'état des peuplements exploités sont recherchés.

Dans cette perspective récente particulière, les principaux indicateurs de la diversité spécifique utilisés conjointement sont notamment la richesse spécifique, les indices de diversité spécifique de Shannon et de Hill, les indices de dominance. L'évolution temporelle de la diversité mesurée par ces indicateurs est analysée, parfois depuis la première moitié du siècle (Greenstreet et Hall, 1996 ; Rice et Gislason, 1996 ; Rogers et Ellis, 2000), ou au cours de la seconde moitié (Xianshi et Qisheng, 1996 ; Lekve et al., 1999 ; Bianchi et al., 2000), voire depuis 2000 ans (Wolff, 2000a, b). D'autres analyses mettent en évidence des variations spatiales de la diversité (McClanahan, 1994 ; Jennings et Polunin, 1997 ; Ungaro et al., 1998). Dans chacune de ces analyses, des changements de la diversité, en relation avec l'exploitation, sont mis en évidence à partir de l'un ou l'autre des indices, mais jamais de l'ensemble de ceux utilisés. De plus, les changements observés sont parfois contradictoires selon les études (augmentation ou diminution de la diversité). Outre l'effet de l'exploitation, il n'y a pas d'interprétation écologique de ces résultats dans ces travaux.

D'autres auteurs analysent la diversité dans la perspective d'identifier les facteurs qui déterminent ses variations. À l'échelle spatiale des grands bassins, tels que les océans et mers, c'est l'effet de la latitude (Horn et Allen, 1978 ; Macpherson et Duarte, 1994) ou de l'histoire biogéographique sur la diversité (Garibaldi et Caddy, 1998) qui est évoqué (Gaston, 2000). À une échelle spatiale plus fine, l'échelle d'un peuplement, l'effet de la profondeur sur la diversité est mis en évidence (Sanchez-Gil et al., 1981 ; McClatchie et al., 1997). Dans ce cas, les perturbations physiques de l'environnement et la productivité seraient les facteurs explicatifs liés à la bathymétrie. La composition et la distribution des sédiments influent aussi la diversité spécifique des peuplements de poissons démersaux (Rodriguez-Capetillo et al., 1987). Toutefois, les perturbations et la productivité sont des variables difficiles à mesurer (Boucher, 1997). Ainsi, il existe peu d'analyses de la diversité intégrant à la fois une interprétation écologique et l'impact de l'exploitation par la pêche.

Frontier et Pichod-Viale (1991) donnent une interprétation écologique de la dynamique des peuplements à partir de la structure de diversité spécifique selon une succession écologique. Un peuplement au stade pionnier, soumis à des perturbations, est constitué d'un nombre relativement faible d'espèces à multiplication rapide. Si les perturbations cessent, le peuplement se diversifie par apparition d'espèces à croissance plus lente, c'est le stade mature. Ainsi, selon ces auteurs, la stratégie démographique des espèces dominantes est un élément qui permet une première interprétation de la dynamique à partir de la structure de diversité sans avoir à mesurer des facteurs tels que la productivité et les perturbations.

Deux types d'effets de l'exploitation par la pêche sont mis en évidence sur les stratégies démographiques des espèces. D'une part, une diminution de l'âge et une augmentation de la taille à première maturité des populations exploitées est observée à court terme (Rochet, 1998). D'autre part, une décroissance de l'abondance des espèces ayant une croissance lente et un âge à première maturité tardif est mise en évidence en mer du Nord (Jennings et al., 1999). L'analyse des stratégies démographiques, utilisée en complément des indices de diversité spécifique, dans le cadre de l'interprétation donnée par Frontier et Pichod-Viale (1991), pourrait donc contribuer à l'interprétation des observations et à établir un diagnostic sur la dynamique des peuplements exploités.

Des éléments de la dynamique des peuplements de poissons démersaux du golfe du Lion et du golfe de Gascogne sont analysés par Blanchard et Boucher (2001) à partir des variations annuelles de la biomasse, pour une décennie. L'exploitation, mesurée par les débarquements commerciaux par unité de surface, plus forte dans le golfe du Lion que dans le golfe de Gascogne, modifie pour partie la dynamique des peuplements, en diminuant le rôle des interactions biotiques entre les espèces. Toutefois, la diversité n'est pas analysée.

Ici, l'objectif est d'interpréter la dynamique des peuplements exploités par la pêche à partir de la théorie de Frontier et Pichod-Viale (1991) à l'aide des indicateurs de diversité spécifique cités, complétés des stratégies démographiques des espèces.

Dans cette optique, l'existence de tendances temporelles ou spatiales, de variations de la diversité des poissons démersaux à l'échelle d'une décennie dans le golfe du Lion et dans le golfe de Gascogne est recherchée. La possibilité de mettre ces tendances en relation avec l'exploitation est discutée. Les variations de la diversité sont établies à partir des données de campagnes de chalutage scientifique menées de 1983 à 1997, pour les différents assemblages d'espèces du golfe du Lion et du golfe de Gascogne. Les indices de diversité spécifique utilisés sont les indices de Hill, de richesse spécifique, de dominance et les courbes K-dominance. Les stratégies démographiques des espèces dominantes dans chaque assemblage sont établies à partir de la longévité et de la longueur maximale à l'âge adulte (Adams, 1980).

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Données

Trois séries de données indépendantes issues de campagnes scientifiques de chalutage de fond menées par l'Ifremer pour l'évaluation des stocks halieutiques sont utilisées. La première série (EVHOE) est issue de 7 campagnes menées dans le golfe de Gascogne, en octobre/novembre, de 1987 à 1990, en 1992, 1994 et 1995. De 101 à 142 traits de chalut sont réalisés pendant chaque campagne. Les deux autres séries sont

issues de campagnes menées dans le golfe du Lion en mai/juin 1983, de 1985 à 1987, et en 1992 pour la seconde série (CHALIST) et de 1994 à 1997 pour la troisième série (MEDITS). De 57 à 110 traits de chalut sont réalisés pendant chaque campagne. Seules les espèces démersales communes aux échantillonnages de la deuxième et troisième série sont retenues dans nos analyses. L'échantillonnage ciblant les espèces démersales, les espèces pélagiques trouvées dans les échantillons ne sont prises en compte pour aucune des campagnes dans nos analyses.

Les stations sont réparties aléatoirement dans des strates définies selon la profondeur, de 10 à 600 m. Le nombre de stations est le même dans chaque strate. Le protocole d'échantillonnage des campagnes EVHOE est décrit par Amara et al. (1998). Les protocoles d'échantillonnage des campagnes CHALIST et MEDITS sont décrits respectivement par Gaertner et al. (1998) et Bertrand et al. (1997).

2.2. Répartition géographique des assemblages

Le peuplement de poissons démersaux du golfe de Gascogne, ainsi que celui du golfe du Lion, est constitué de plusieurs assemblages d'espèces (Poulard et Boucher, 1997 ; Gaertner et al., 1998). Ces assemblages sont définis par analyse factorielle et classification hiérarchique. Le nombre d'assemblages définis au sein d'un peuplement dépend du choix de niveau de coupure du dendrogramme obtenu. Une coupure en trois assemblages est retenue par Gaertner et al. (1998) : un assemblage côtier de 0 à 80 m, un assemblage du plateau continental de 80 à 150 m et un assemblage de la pente continentale au-delà de 150 m. Ce niveau de coupure, cohérent avec les résultats de Poulard et Boucher (1997) pour le golfe de Gascogne, est retenu ici. En effet, ce gradient bathymétrique pourrait induire un gradient de facteurs susceptibles de faire varier la diversité spécifique entre les assemblages. Ainsi, les variations annuelles de la diversité, sur la période de 1983 à 1997, sont analysées pour chacun de ces 6 assemblages d'espèces.

2.3. Indices de diversité

En mer du Nord, les indices de diversité $N1$ de Hill, fonction exponentielle de l'indice H' de Shannon, et $N2$, réciproque de l'indice de Simpson, ont été choisis (Greenstreet et Hall, 1996) pour leur complémentarité. En effet, l'indice $N2$ est sensible à la présence des espèces les plus abondantes puisque chaque proportion est élevée au carré, tandis que $N1$ l'est moins car dans ce cas chaque proportion est pondérée par son logarithme (Hill, 1973). $N1$ et $N2$ dépendent de la richesse spécifique (S), soit le nombre d'espèces, et de la régularité (J') de répartition des individus en espèces. Lorsque toutes les proportions sont identiques, $J' = 1$.

$$N1 = \exp\left(-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i\right) \quad (1)$$

$$N2 = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2} \quad (2)$$

$$J' = \frac{\ln N1}{\ln S} \quad (3)$$

avec p_i , proportion de l'espèce i en abondance et S le nombre d'espèces dans l'échantillon.

L'indice de diversité $N1$ et la richesse spécifique (S) sont sensibles à l'effort d'échantillonnage, mais non l'indice $N2$ (Hill, 1973 ; Lande, 1996). L'effort n'est pas le même dans les 6 assemblages géographiques définis. La méthode de raréfaction, classiquement utilisée, permet de modéliser les relations entre la richesse spécifique (S), l'indice $N1$ et l'effort d'échantillonnage (f). Ainsi, les valeurs de S et $N1$ sont calculées pour un effort identique entre campagnes de chalutage et assemblages (Lande, 1996 ; Warwick et Clarke, 1995 ; cf. annexes 1 et 2).

Les différences entre les années et entre les assemblages sont testées par analyse de variance à deux critères de l'indice $N1$, $N2$, S et J' (Scherrer, 1983). Lorsque des différences sont significatives, le test de rangs multiples basé sur la plus petite différence significative permet de classer les valeurs (Scherrer, 1983).

2.4. Courbes K-dominance

En complément de ces mesures univariées, la représentation graphique des distributions de fréquence cumulée par ordre décroissant des espèces est présentée (Lambhead et al., 1983). Les distributions en abondance et en biomasse peuvent être présentées sur un même graphique (Warwick, 1986 ; Warwick et al., 1987 ; Warwick et Clarke, 1991). Lorsque la courbe de biomasse est plus élevée que la courbe d'abondance, l'assemblage est dominé par des espèces dont les individus sont peu nombreux mais de forte masse corporelle observée. À l'inverse, lorsque la courbe de biomasse est moins élevée que la courbe d'abondance, l'assemblage est dominé par des espèces dont les individus sont nombreux mais de faible masse corporelle.

Ces distributions sont calculées par campagne, pour l'ensemble des traits de chalut agrégés par assemblage. Chaque assemblage est caractérisé par ses distributions moyennes. La représentation graphique des distributions par campagne permet d'établir une éventuelle évolution temporelle.

2.5. Traits démographiques des espèces dominantes

Pour caractériser les stratégies démographiques des espèces, la longévité et la longueur maximale sont

deux traits démographiques classiquement utilisés. Ces paramètres sont utilisés pour établir le type de stratégie démographique des espèces dominantes dans chaque assemblage. Ils doivent aider à l'interprétation de la dynamique (Frontier et Pichod-Viale, 1991) : un assemblage dont les espèces dominantes ont une petite taille, une croissance rapide et une longévité courte (stratégie r), serait plus perturbé qu'un assemblage où dominant des espèces de taille plus grande, de croissance lente et de forte longévité (stratégie K).

La composition spécifique relative est déterminée dans chaque assemblage, à partir de la moyenne interannuelle des abondances et des biomasses par espèce. Les stratégies démographiques sont susceptibles d'être modifiées à court terme par un effet de la pêche (Rochet, 1998). Toutefois, il ne s'agit pas ici de mesurer des changements de stratégies liés à la plasticité pour des mêmes espèces entre deux régions, mais de mettre en évidence une différence de type d'espèces dominantes selon leur stratégie sur un gradient r - K . La précision et l'actualité des données de longévité et de taille maximale de l'espèce (longueur standard ou totale) données par Quéro (1984) et Whitehead et al. (1986) pour l'Atlantique Nord-Est et la Méditerranée sont donc adaptées pour ce travail.

3. RÉSULTATS

3.1. Indices de diversité spécifique

Les paramètres des modèles de raréfaction ajustés aux données sont indiqués en annexe 1 et 2. L'indice $N1$ de diversité de Hill et la richesse spécifique (S), sont simulés à partir de ces modèles pour un même effort d'échantillonnage, soit 100 traits de chalut.

Aucune tendance dans le temps n'est visible graphiquement pour $N1$, $N2$, S et J' (figure 1). Trois analyses de variance à deux critères, assemblages et années, sont réalisées pour chaque indice $N1$, $N2$, S et J' (tableau I) : une analyse avec les 6 assemblages, une analyse dans le golfe du Lion et une dans le golfe de Gascogne. Les analyses de l'indice $N1$ et de l'indice J'

n'indiquent de différences, ni entre années, ni entre zones. L'analyse de variance de l'indice $N2$ pour les 6 assemblages indique des différences significatives entre zones, tandis que les analyses pour chacun des golfes n'indiquent pas de différences. Il existe donc des différences selon l'indice $N2$ entre les assemblages du golfe du Lion et ceux du golfe de Gascogne. Les analyses de variance de l'indice S pour les 6 assemblages, pour le golfe de Gascogne et le golfe du Lion indiquent des différences entre zones. Le test de rangs multiples de l'indice S indique que le nombre d'espèce est plus grand dans le golfe du Lion.

L'indice $N2$ permet de mettre en évidence une différence de diversité entre le golfe du Lion et le golfe de Gascogne, contrairement à l'indice $N1$. $N2$ étant plus sensible que $N1$ aux espèces les plus abondantes, une différence entre ces deux systèmes biogéographiques serait donc liée à la présence de quelques espèces dominant fortement dans le système où $N2$ est plus faible, dans le golfe de Gascogne. L'indice S permet de mettre en évidence que le nombre d'espèces est plus grand dans le golfe du Lion.

3.2. Courbes K-dominance

Les distributions moyennes en biomasse et abondance permettent de savoir si les individus des espèces dominantes sont de petite taille observée et en forte abondance ou de forte taille observée et de faible abondance (figure 2). Dans le golfe de Gascogne, la distribution en abondance des espèces est plus élevée que la distribution en biomasse dans les trois assemblages, indiquant une forte dominance d'espèces dont les individus sont nombreux et de faible masse corporelle. Dans le golfe du Lion, la distribution en abondance et la distribution en biomasse des assemblages de la côte et du plateau sont quasiment confondues. L'assemblage de la pente continentale du golfe du Lion est caractérisé par des distributions similaires à celle du golfe de Gascogne. Le gradient de profondeur n'induit pas de tendance cohérente des distributions K-dominance pour les deux golfes. Selon cette méthode, le peuplement du golfe de Gascogne est caracté-

Tableau I. Analyse de variance à deux critères de $N1$, $N2$ (indices de diversité de Hill), S (richesse spécifique) et J' (régularité de Pielou), entre années et assemblages d'espèces (zones), générale (golfe du Lion et golfe de Gascogne) et par région.

Table I. Two-ways analysis of variance of $N1$, $N2$, S and J' , between years and species assemblages (zones), global (Gulf of Lions and Bay of Biscay) and within each area.

	Critère	ν	$N1$		$N2$		S		J'	
			F	P	F	P	F	P	F	P
Globale	Année	11	1,15	0,36	2,01	0,07	2,4	0,04	0,48	0,9
	Zone	5	2,6	0,05	12,32	0*	12,6	0*	1,5	0,21
golfe du Lion	Année	8	1,5	0,26	2,48	0,08	1,76	0,19	0,97	0,5
	Zone	2	4,8	0,03	0,71	0,51	8,7	0,005*	2,6	0,12
golfe de Gascogne	Année	6	0,59	0,73	0,77	0,61	2,31	0,11	0,49	0,8
	Zone	2	0,35	0,71	2,82	0,11	17,9	0*	0,49	0,63

* différence significative ($P < 0.01$). * significant difference ($P < 0.01$).

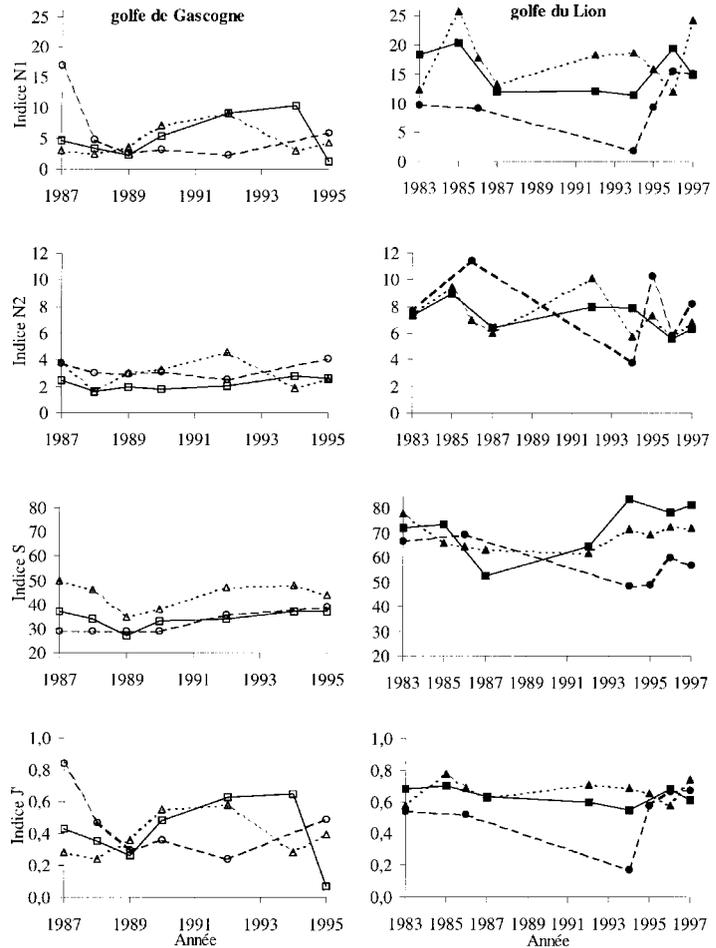


Figure 1. Temporal variations of the species diversity NI and $N2$ indices, the species richness S index, the evenness J' index in the demersal fish assemblages of the Bay of Biscay: Δ , coastal assemblage; \square , continental shelf assemblage; \circ , continental slope assemblage; and of the Gulf of Lions: \blacktriangle , coastal assemblage; \blacksquare , shelf assemblage; \bullet , slope assemblage.

Figure 1. Variations temporelles des indices NI , $N2$ de diversité spécifique de Hill, de l'indice S de richesse spécifique et de l'indice de régularité J' de Pielou dans les assemblages de poissons démersaux du golfe de Gascogne : Δ , assemblage de la côte ; \square , assemblage du plateau ; \circ , assemblage de la pente ; et du golfe du Lion : \blacktriangle , assemblage de la côte ; \blacksquare , assemblage du plateau ; \bullet , assemblage de la pente.

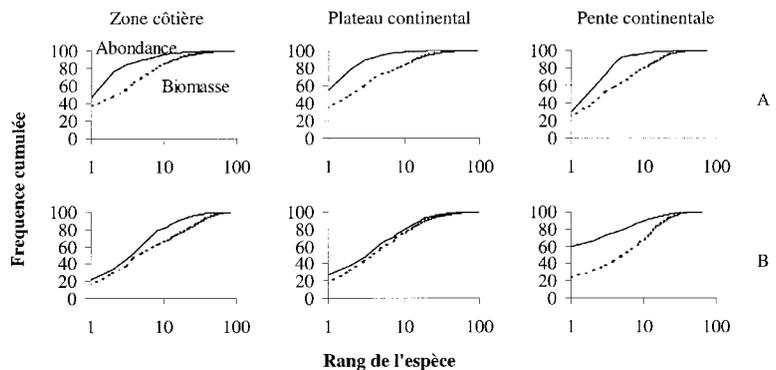


Figure 2. Average K-dominance curves in abundance (solid line) and biomass (dotted line) in the demersal fish assemblages of the Bay of Biscay (A) and of the Gulf of Lions (B).

Figure 2. Courbes K-dominance moyennes en abondance (trait plein) et en biomasse (trait pointillé) pour les assemblages de poissons démersaux du golfe de Gascogne (A) et du golfe du Lion (B).

térisé par des espèces dominantes dont les individus sont plus nombreux en proportion que dans le golfe du Lion et de plus petite taille.

L'ordonnée à l'origine des distributions annuelles en abondance de chaque assemblage varie au cours de la décennie analysée sans montrer de tendance (figure 3). L'assemblage de la pente du golfe du Lion est caractérisé par des variations plus fortes que les autres assemblages. Les 4 distributions de l'assemblage de la pente continentale du golfe du Lion dont les ordonnées

à l'origine sont les plus élevées, correspondent aux campagnes MEDITS tandis que les 2 distributions dont les ordonnées à l'origine sont les plus basses, correspondent aux campagnes CHALIST. Bien que dans les assemblages de la côte et du plateau du golfe du Lion, il n'y ait pas de variations explicables par les différences de protocole entre les deux types de campagnes, il n'est pas exclu que les différences de distributions observées à la pente soient dues aux différences de protocole.

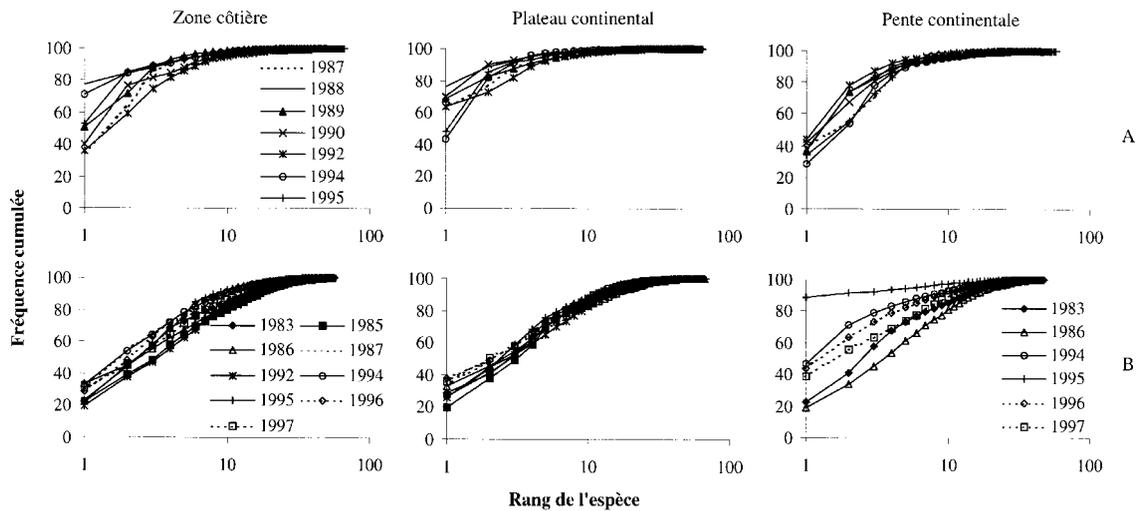


Figure 3. Courbes K-dominance annuelles en abondance pour les assemblages de poissons démersaux du golfe de Gascogne (A) et du golfe du Lion (B).

Figure 3. Yearly K-dominance curves in abundance in the demersal fish assemblages of the Bay of Biscay (A) and of the Gulf of Lions (B).

Les courbes K-dominance annuelles ne montrent pas de tendance dans le temps. Le golfe de Gascogne est caractérisé par des courbes K-dominance indiquant un système dominé par quelques espèces dont les individus sont de petite taille. Il s'agit soit d'espèces représentées par les juvéniles ou des espèces de stratégie démographique de type r. Le golfe du Lion est caractérisé par des courbes K-dominance indiquant un système dominé par des espèces dont les individus sont de plus grande taille. Il s'agit soit d'espèces représentées par les adultes ou des espèces de stratégie démographique de type K.

3.3. Composition relative en espèces et stratégies démographiques

La composition en espèces, en abondances et biomasses relatives (moyennes pour la période étudiée) permet d'identifier les espèces dominantes dont la stratégie démographique doit être analysée. Pour plus de lisibilité des graphiques, seuls 90% de la biomasse et de l'abondance des assemblages sont représentés.

Dans le golfe de Gascogne (figure 4a), 5 espèces constituent plus de 50% de la biomasse et de l'abondance. Les assemblages sont donc dominés par un petit nombre d'espèces : le tacaud commun (*Trisopterus luscus*), le petit tacaud (*Trisopterus minutus*), le sanglier (*Capros aper*), la grande argentine (*Argentina silus*) et le merlu européen (*Merluccius merluccius*).

Dans le golfe du Lion (figure 4b), 11 espèces constituent plus de 50% de la biomasse et de l'abondance. Le petit tacaud (*Trisopterus minutus capellanus*), la rascasse du nord (*Helicolenus dactylopterus*), le gadicule argenté (*Gadiculus argenteus*), le grondin gris (*Eutrigla gurnardus*), la petite roussette (*Scyliorhinus canicula*), le congre (*Conger conger*), le merlu européen (*Merluccius merluccius*), la baudroie rousse

et la baudroie commune (*Lophius budegassa* et *L. piscatorius*), le chien espagnol (*Galeus melastomus*) et le grenadier (*Trachyrhynchus trachyrhynchus*).

Les traits démographiques de ces espèces sont donnés : la taille maximale et la longévité que l'espèce peut atteindre (tableau III). Les espèces dominantes du golfe de Gascogne sont caractérisées par une taille maximale plus petite et une longévité plus faible que les espèces dominantes du golfe du Lion. Pour illustrer ce propos, la taille moyenne des espèces dominantes est calculée dans les 2 golfes, soit la somme des tailles individuelles figurant au tableau III, divisée par le nombre d'espèces concernées (5 pour le golfe de Gascogne et 11 pour le golfe du Lion). Cette taille moyenne est environ de 50 cm pour les espèces dominantes du golfe de Gascogne et environ de 100 cm pour les espèces dominantes du golfe du Lion.

4. DISCUSSION

Les grandes caractéristiques des variations de la diversité apparaissent. La variabilité interannuelle est forte quel que soit l'assemblage et les indices n'indiquent pas de tendance croissante ou décroissante dans le temps. Il n'y a pas de gradient de diversité selon la bathymétrie correspondant aux assemblages choisis. La diversité spécifique est plus élevée dans le golfe du Lion selon l'indice $N2$ et l'indice S que dans le golfe de Gascogne. A l'exception de l'assemblage de la pente continentale, fortement dominé par une espèce de petite taille (*Gadiculus argenteus*), les assemblages du golfe du Lion sont caractérisés par des espèces dominantes dont les individus sont de plus forte taille observée que ceux des espèces dominantes du golfe de Gascogne. Enfin, parmi les espèces dominantes, la proportion d'espèces de forte longévité, de croissance

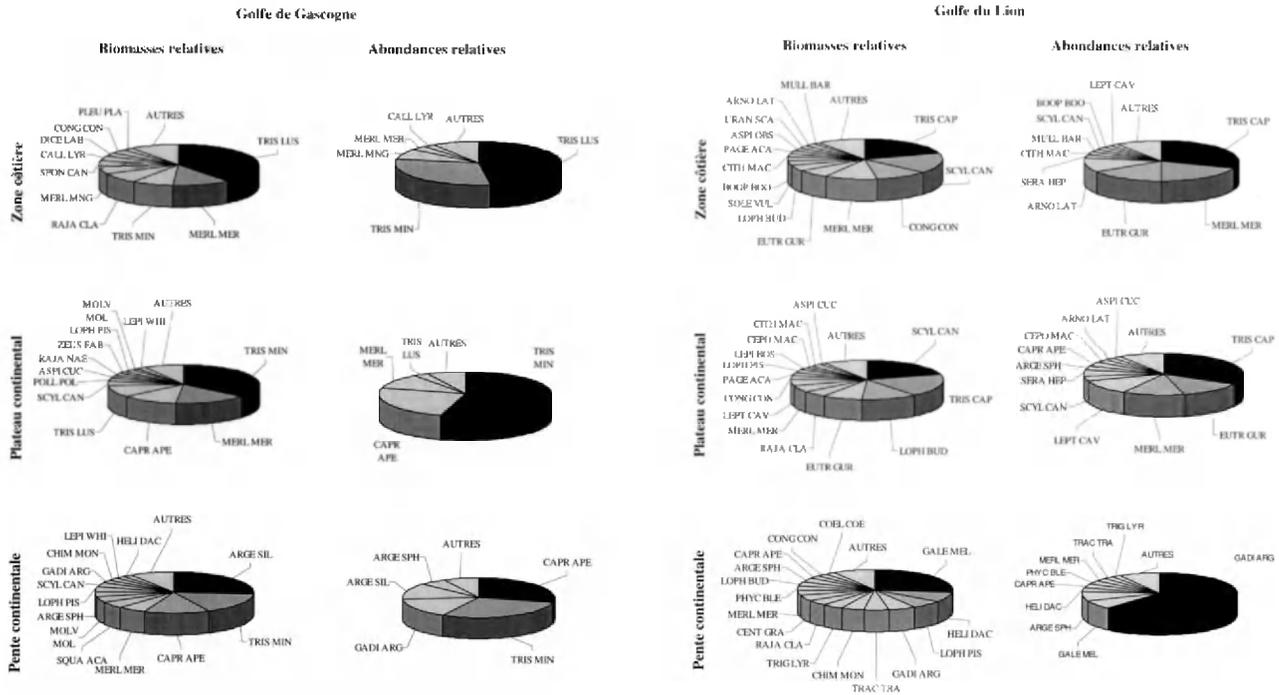


Figure 4. Biomasses et abondances relatives des espèces des trois assemblages de poissons démersaux du golfe de Gascogne et du golfe du Lion. La signification des codes est donnée dans le *tableau II*.

Figure 4. Relative biomass and abundance of species in the three demersal fish assemblages of the Bay of Biscay and of the Gulf of Lions. Species codes, scientific and common names are given in *table II*.

plus lente et d'âge à maturité plus tardif, est plus grande dans le golfe du Lion que dans le golfe de Gascogne. Même si des modifications par l'exploitation ont pu intervenir et réduire les longévités, des espèces comme *Lophius piscatorius*, *L. budegassa*, *Galeus melastomus* et *Conger conger*, dominantes dans le golfe du Lion, restent des espèces de stratégie démographique de type K comparées à des espèces telles que *Trisopterus minutus* et *T. luscus*, dominantes dans le golfe de Gascogne.

Ainsi, selon les principes énoncés par Frontier et Pichod-Viale (1991), le golfe de Gascogne, où les espèces dominantes sont de faible taille et de longévité courte, correspondrait à un système adapté à l'existence de perturbations. Le golfe du Lion, plus diversifié, où dominant des espèces de forte longévité et de taille plus grande, correspondrait à un système moins perturbé. Les perturbations sont définies ici par la mortalité due à l'environnement hydroclimatique (tempêtes, anomalies de températures, de vents) et aux activités anthropiques (pollution, surexploitation). Le peuplement du golfe de Gascogne est donc un système adapté à des mortalités plus fortes et/ou plus fréquentes que le peuplement du golfe du Lion. Une analyse de la variabilité des biomasses, à partir de ces mêmes données, a permis de mettre en évidence une différence du rôle des interactions biotiques entre les espèces dans la dynamique de ces peuplements (Blanchard et Boucher, 2001). Ici, c'est le rôle du régime de

perturbations dans la dynamique des peuplements qui est mis en évidence.

La pression de pêche exercée sur les stocks de poissons démersaux est généralement maximale pour les gros individus. Ainsi, la proportion d'espèces dominantes de stratégie r, petite taille et faible longévité, devrait théoriquement augmenter avec l'intensité l'exploitation (Jennings et Kaiser, 1998). La pression de pêche est plus forte dans le golfe du Lion que dans le golfe de Gascogne, comme le montrent les débarquements commerciaux en poissons démersaux, rapportés à la surface de la région exploitée (Blanchard et Boucher, 2001). Ainsi, à cause de l'exploitation, la proportion d'espèces de stratégie r devrait théoriquement augmenter plus fortement dans le golfe du Lion que dans le golfe de Gascogne. Toutefois, selon nos résultats, la proportion de telles espèces est plus forte dans le golfe de Gascogne que dans le golfe du Lion. De plus, à l'échelle de temps de cette étude, une décennie, il n'y a pas d'augmentation de la proportion d'individus de petites tailles. La structure de diversité observée ici serait donc indépendante de l'effet de l'exploitation. Dans le golfe du Lion, le nombre d'espèces de poissons démersaux est stable entre 1957 et 1994 (Aldebert, 1997). Seul le nombre d'espèces de sélaciens, espèces de stratégie de type K, diminue. Cette tendance décroissante intervient principalement entre les années 60 et les années 80, soit avant la période étudiée dans notre analyse. De même, une

Tableau II. Liste des espèces et codes utilisés (figure 4) pour le golfe du Lion (L) et le golfe de Gascogne (G).
Table II. Species codes and names used (figure 4), for the Gulf of Lions (L) and the Bay of Biscay (G).

Code	Nom scientifique	Nom vernaculaire	Zone
ARGE SPH	<i>Argentina sphyraena</i>	Petite argentine	GL
ARGE SIL	<i>Argentina silus</i>	Grande argentine	G
ARNO LAT	<i>Arnoglossus laterna</i>	Fausse limande	L
ASPI CUC	<i>Aspitrigla cuculus</i>	Grondin rouge	G L
ASPI OBS	<i>Aspitrigla obscura</i>	Grondin sombre	L
BOOP BOO	<i>Boops boops</i>	Bogue	L
CALL LYR	<i>Callionymus lyra</i>	Dragonet lyre	G
CAPR APE	<i>Capros aper</i>	Sanglier	GL
CENT GRA	<i>Centrophorus granulosus</i>	Squale-chagrin commun	L
CEPO MAC	<i>Cepola macrophthalmia</i>	Cépole commune	L
CHIM MON	<i>Chimaera monstrosa</i>	Chimère commune	G L
CITH MAC	<i>Citharus macrolepidotus</i>	Feuille	L
COEL COE	<i>Coelorhynchus coelorhynchus</i>	Grenadier raton	L
CONG CON	<i>Conger conger</i>	Congre	G L
DICE LAB	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Bar commun	G
EUTR GUR	<i>Eutrigla gurnardus</i>	Grondin gris	L
GADI ARG	<i>Gadiculus argenteus</i>	Merlan argenté	G L
GALE MEL	<i>Galeus melastomus</i>	Chien espagnol	L
HELI DAC	<i>Helicolenus dactylopterus</i>	Rascasse du Nord	G L
LEPI BOS	<i>Lepidorhombus bosci</i>	Cardine quatre taches	L
LEPI WHI	<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i>	Cardine	G
LEPT CAV	<i>Lepidotrigla cavillone</i>	Cavillone	G
LOPH BUD	<i>Lophius budegassa</i>	Baudroie rousse	L
LOPH PIS	<i>Lophius piscatorius</i>	Baudroie commune	G L
MERL MER	<i>Merluccius merluccius</i>	Merlu européen	G L
MERL MNG	<i>Merlangius merlangus</i>	Merlan	G
MOLV MOL	<i>Molva molva</i>	Grande lingue	G
MULL BAR	<i>Mullus barbatus</i>	Rouget de vase	L
PAGE ACA	<i>Pagellus acarne</i>	Pageot acarné	L
PHYC BLE	<i>Phycis blennoides</i>	Mostelle de vase	L
PLEU PLA	<i>Pleuronectes platessa</i>	Plie	G
POLL POL	<i>Pollachius pollachius</i>	Lieu jaune	G
RAJA CLA	<i>Raja clavata</i>	Raie bouclée	G L
RAJA NAE	<i>Raja naevus</i>	Raie fleurie	G
SCYL CAN	<i>Scyliorhinus canicula</i>	Petite roussette	G L
SERA HEP	<i>Serranus hepatus</i>	Tambour	L
SOLE VUL	<i>Solea vulgaris</i>	Sole commune	L
SPON CAN	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	Dorade grise	G
SQUA ACA	<i>Squalus acanthias</i>	Aiguillat commun	G
TRAC TRA	<i>Trachyrhynchus trachyrhynchus</i>	Grenadier	L
TRIG LYR	<i>Trigla lyra</i>	Grondin lyre	L
TRIS CAP	<i>Trisopterus minutus capelanus</i>	Capelan	L
TRIS LUS	<i>Trisopterus luscus</i>	Tacaud commun	G
TRIS MIN	<i>Trisopterus minutus minutus</i>	Petit tacaud	G
URAN SCA	<i>Uranoscopus scaber</i>	Rascasse blanche	L
ZEUS FAB	<i>Zeus faber</i>	Saint-Pierre	G

disparition de sélaciens est observée dans le golfe de Gascogne, au large du bassin d'Arcachon, au cours des 3 derniers siècles (Quéro et Cendrero, 1996). Ainsi, l'image de la diversité des peuplements, observée entre 1993 et 1997 intègre déjà probablement un impact de l'exploitation.

Une explication des caractéristiques de diversité peut alors être cherchée dans la biogéographie de ces régions (Boucher, 1997). La région Méditerranéenne-Atlantique appartient à la province tempérée nord-est atlantique. La sous-province chaude méditerranéenne a son équivalent en atlantique, c'est la sous-province chaude lusitanienne, des Canaries et Açores jusqu'au nord de la péninsule ibérique (St Jean de

Luz). Le golfe de Gascogne appartient à la sous-province tempérée moyenne, mais c'est une région qui est une zone de transition entre la sous-province lusitanienne et la sous-province tempérée moyenne (boréale) qui n'apparaît réellement qu'au nord du golfe de Gascogne (Glémarec, 1988). Tortonese (cité par Briggs, 1974) compare la faune ichtyologique de la côte Atlantique (Portugal) à celle de Méditerranée. Il dénombre 362 espèces à la côte en Méditerranée pour 248 au Portugal. Seules 30 espèces trouvées au Portugal ne sont pas répertoriées en Méditerranée. Parmi ces 30, 17 sont distribuées vers le nord, dans des eaux plus froides, 9 sont des espèces tempérées à affinité chaude qui atteignent la limite nord de leur distribution

Tableau III. Traits démographiques des espèces dominantes (représentant plus de 50% de la biomasse et de l'abondance totale) du golfe de Gascogne et du golfe du Lion*.**Table III.** Life history traits of the dominant species (more than 50% of the total biomass and abundance) in the Bay of Biscay and in the Gulf of Lions*.

Nom commun	Nom scientifique	<i>T</i> _{max} (cm)	Longévité (an)	Région
Merlan argenté	<i>Gadiculus argenteus</i>	15 (<i>SL</i>)	nd	L
Sanglier	<i>Capros aper</i>	16 (<i>SL</i>)	nd	G
Petit tacaud	<i>Trisopterus minutus</i>	26 (<i>SL</i>)	4 à 6	G, L
Rascasse du Nord	<i>Helicolenus dactylopterus</i>	44 (<i>TL</i>)	5	L
Tacaud commun	<i>Trisopterus luscus</i>	45 (<i>SL</i>)	4 à 5	G
Grenadier	<i>Trachyrhynchus trachyrhynchus</i>	50 (<i>TL</i>)	nd	L
Grondin gris	<i>Eutrigla gurnardus</i>	50 (<i>TL</i>)	7	L
Grande argentine	<i>Argentina silus</i>	60 (<i>TL</i>)	20	G
Chien espagnol	<i>Galeus melastomus</i>	61 à 90 (<i>TL</i>)	nd	L
Petite roussette	<i>Scylliorhinus canicula</i>	100 (<i>TL</i>)	nd	L
Baudroie rousse	<i>Lophius budegassa</i>	100 (<i>SL</i>)	25	L
Merlu européen	<i>Merluccius merluccius</i>	120 (<i>SL</i>)	20	G, L
Baudroie commune	<i>Lophius piscatorius</i>	200 (<i>SL</i>)	25	L
Congre	<i>Conger conger</i>	300 (<i>TL</i>)	15	L

* D'après Quéro, 1984 ; Whitehead et al., 1986. *T*_{max}, longueur maximum atteinte par l'espèce. *SL*, longueur standard ; *TL*, longueur totale ; nd, non déterminée ; Région : région où l'espèce est observée (G, golfe de Gascogne ; L, golfe du Lion).

* From Quéro, 1984; Whitehead et al., 1986. *T*_{max}, maximum length *SL*, standard length; *TL*, total length; nd, not determined; Région: area where the species is observed (G, Bay of Biscay; L, Gulf of Lions).

au Portugal et 3 peuvent être qualifiées d'espèces tempérées au sens large ou tempérées chaudes. Si la plupart des espèces tropicales atteignent leur limite nord à Gibraltar, on peut encore trouver quelques espèces tempérées chaudes dans le golfe de Gascogne, ce qui confirme le caractère transitoire de ce secteur. Ainsi, la Méditerranée est plus riche en espèces que la côte Atlantique. Cette tendance de la richesse spécifique est retrouvée au niveau du golfe de Gascogne et du golfe du Lion.

Une analyse comparée entre régions est souvent confrontée à la difficulté posée par l'utilisation de protocoles d'échantillonnage différents (Bianchi et al., 2000). Les problèmes d'estimation de la diversité, liés à un effort d'échantillonnage différent selon les années et les zones, ont été résolus par l'utilisation de modèles (cf. annexe 1 et 2). Les données analysées sont issues de deux types de campagnes pour le golfe du Lion, de 1983 à 1992 (CHALIST) et de 1994 à 1997 (MEDITS), la principale différence étant un changement de maillage du chalut. L'existence d'une tendance temporelle pourrait ainsi être masquée par le changement de protocole. Toutefois, il n'y a pas non plus de tendance temporelle observable dans le golfe de Gascogne échantillonné de 1987 à 1995 sans changement de protocole. Il est donc plus probable que l'absence de tendance, à l'échelle annuelle sur la période considérée (de 1983 à 1997), soit due à une indépendance de ces indices vis-à-vis de l'exploitation à l'échelle temporelle de l'étude, plutôt qu'au changement de protocole. D'autre part, les protocoles d'échantillonnage du golfe de Gascogne et du golfe du Lion sont différents par la saison d'échantillonnage et par le maillage du chalut utilisé. En 1988, une campagne de chalutage de fond a été menée au printemps dans le golfe de Gascogne, en plus de la campagne d'automne,

selon le même protocole. Le nombre d'espèces échantillonnées au printemps n'est pas significativement différent du nombre d'espèces échantillonnées pendant la campagne d'automne. Ainsi, même si un recrutement de certaines espèces a pu intervenir entre les deux saisons, le nombre d'espèces présentes ne change pas, ce qui signifie que sont toujours présent, soit les adultes, soit les juvéniles, soit les adultes et les juvéniles en même temps. Ainsi, il est peu probable que la différence de saison entre les campagnes de printemps, menées dans le golfe du Lion, et les campagnes d'automne, menées dans le golfe de Gascogne, soit à l'origine de la différence du nombre d'espèces trouvé entre ces deux zones géographiques. De plus, la différence du nombre d'espèces observées correspond bien à une différence observée par d'autres auteurs à l'échelle biogéographique. Enfin, la représentation graphique des distributions des fréquences relatives de classes de poids individuel (distribution moyenne sur les années concernées) par type de chalutage permet de les comparer visuellement (figure 5). Le type de chalutage mené dans le golfe de Gascogne (EVHOE) permet un meilleur échantillonnage des petites classes de poids que les campagnes CHALIST mais moins bon que les campagnes MEDITS menées dans le golfe du Lion. Ainsi, la dominance par des espèces de faible poids individuel, observée dans le golfe de Gascogne n'est pas lié au protocole d'échantillonnage.

Selon les arguments apportés, les différences de diversité observées ne semblent liées, ni aux protocoles d'échantillonnage, ni à l'exploitation par la pêche. Ainsi, le golfe de Gascogne et le golfe du Lion sont deux systèmes écologiques dont les structures de diversité différent. Par conséquent, les dynamiques différent aussi. L'utilisation des indices de diversité

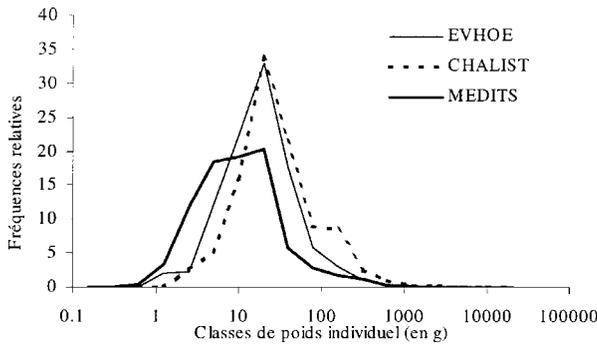


Figure 5. Fréquences relatives toutes espèces confondues (poissons démersaux) par classe de poids individuel dans les échantillonnages réalisés dans le golfe de Gascogne, campagnes EVHOE (1987 à 1995) et dans le golfe du Lion, campagnes CHALIST (1983 à 1992) et campagnes MEDITS (1994 à 1997).

Figure 5. Percent abundance distribution of the demersal fish communities by log10 weight classes (g), in the surveys EVHOE (thin solid line) carried out in the Bay of Biscay, and CHALIST (dashed line) and MEDITS (bold solid line) carried out in the Gulf of Lions.

(*N1*, *N2*, *S* et *J*) permettent de mettre en évidence une différence entre les deux peuplements. Dans les analyses réalisées par d'autres auteurs, les différences sont attribuées soit à un impact de l'exploitation (Greens-

treet et Hall, 1996 ; Bianchi et al., 2000), soit à des facteurs écologiques (McClatchie et al., 1997) ou encore biogéographiques (Garibaldi et Caddy, 1998). Ici les trois aspects sont pris en compte. L'impact de l'exploitation n'a pas pu être mis en évidence. La biogéographie permet d'interpréter les différences de diversité spécifique et l'utilisation des courbes K-dominance en abondance et en biomasse, ainsi que l'analyse des stratégies démographiques, permet d'intégrer un facteur écologique : le régime de perturbations.

Allen et al. (1999) concluaient que l'utilisation du seul indice de diversité taxonomique ne constituait qu'un indicateur ambigu de l'intégrité biologique des lacs. Cette conclusion peut être étendue aux indices de diversité spécifique pris indépendamment les uns des autres pour les assemblages de poissons marins. En revanche, c'est l'utilisation conjointe des indices de diversité spécifiques de Hill et des courbes K-dominances, associée aux traits démographiques des principales espèces qui a permis ici de décrire des éléments de la dynamique des peuplements selon l'interprétation de Frontier et Pichod-Viale (1991).

Remerciements. Merci à Marie-Joëlle Rochet et à Jean Boucher pour leurs conseils et commentaires.

ANNEXES

Annexe 1. Les modèles de raréfaction sont de la forme :

$$S_i = a \log_{10}(f_i) + b \quad (4)$$

$$H'_i = Hm(1 - \exp(-c(f_i - d))) \quad (5)$$

avec *a*, *b*, *c*, *d*, constantes, *f*, le nombre de traits de chalut et *Hm*, la valeur maximale calculée. La relation (4) est ajustée par régression linéaire et la relation (5), modèle asymptotique, est ajustée avec l'algorithme de Marcardt. Le critère d'ajustement utilisé classiquement est le coefficient de détermination R^2 . *N1* et *S* sont estimés à partir de ces modèles pour chaque année et assemblage.

Paramètres du modèle (4) ajusté par année dans les assemblages côtiers, du plateau et de la pente continentale du golfe de Gascogne et du golfe du Lion.

Parameter values of the model (4) fitted within years and within coastal, continental shelf and continental slope assemblages of the Bay of Biscay and of the Gulf of Lions.

	Année	Zone côtière			Plateau continental			Pente continentale		
		<i>a</i>	<i>b</i>	R^2	<i>a</i>	<i>b</i>	R^2	<i>a</i>	<i>b</i>	R^2
golfe du Lion	1983	32,1	13,5	0,95	23,5	25	0,97	19,8	27,2	0,97
	1985	30,1	5,7	0,98	23,1	27,3	0,96	-	-	-
	1986	26,6	11,4	0,97	24,7	14,2	0,96	23,3	22,9	0,93
	1987	23,4	16,3	0,92	21,8	8,9	0,93	-	-	-
	1992	23,5	14,9	0,97	27	10,5	0,95	-	-	-
	1994	25,5	20,6	0,94	32,8	17,8	0,97	11,2	26,1	0,86
	1995	23,6	22,1	0,97	29,3	21,6	0,98	14,2	20,5	0,87
	1996	28	16,6	0,97	29,4	19,5	0,98	17	26,3	0,89
	1997	30,9	10,1	0,96	37,4	6,9	0,97	14,1	28,4	0,94
golfe de Gascogne	1987	43,9	6,3	0,91	30,6	6,8	0,97	16,4	13,1	0,95
	1988	33,3	12,2	0,98	32,4	1,6	0,93	20,1	9,1	0,92
	1989	24	10,5	0,95	29,3	-2,2	0,92	23,8	5,4	0,98
	1990	35,6	2,2	0,96	21,9	11,6	0,93	23,8	5,4	0,99
	1992	36,5	10,1	0,95	30,8	3,6	0,96	24,2	11,5	0,95
	1994	35,6	12,1	0,98	31,2	5,7	0,98	24,7	13,6	0,93
	1995	39,5	4,2	0,91	36,6	0,7	0,9	28,2	10,5	0,96

Annexe 2. Paramètres du modèle (5) ajusté par année dans les assemblages côtiers, du plateau et de la pente continentale du golfe de Gascogne et du golfe du Lion. * modèle non utilisé pour la simulation de la diversité par faiblesse de l'ajustement. *Hm*, *c* et *d* sont les paramètres du modèle définis en annexe 1.

Annex 2. Parameter values of the model (5) fitted within years and within coastal, continental shelf and continental slope assemblages of the Bay of Biscay and of the Gulf of Lions. * model with weak goodness of fit, non used for the simulations of diversity. *Hm*, *c* and *d* are the parameters of the model defined in annexe 1.

	Année	Côte				Plateau				Pente			
		<i>Hm</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>R</i> ²	<i>Hm</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>R</i> ²	<i>Hm</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>R</i> ²
golfe du Lion	1983	2,5	0,23	-3	0,92	2,9	0,47	-1,71	0,93	2,3	0,7	-2,1	0,99
	1985	3,2	0,36	-0,4	0,97	3	0,19	-7,2	0,98	-	-	-	-
	1986	2,8	0,13	-6,1	0,98	2,4	0,39	-1,1	0,8	2,2	0,6	-2,1	0,52
	1987	2,6	0,46	-0,7	0,97	2,5	0,44	-0,4	0,96	-	-	-	-
	1992	2,9	0,18	-5,7	0,96	2,5	0,08	-15,3	0,97	-	-	-	-
	1994	2,9	0,15	-9	0,96	2,4	0,08	-12,9	0,9	0,67	0,7	-1,3	0,91
	1995	2,8	0,27	-5,1	0,95	3,4	0,002	-365	0*	2,4	0,02	-15,2	0,78
	1996	2,5	0,25	-4,6	0,96	3	0,1	-9,4	0,99	2,7	1,2	-0,2	0,99
1997	3,2	0,13	-7,4	0,99	2,7	0,2	-1,2	0,94	2,7	0,8	-1,3	0,98	
golfe de Gascogne	1987	1,14	0,29	-1,7	0,92	1,9	0,08	-10,6	0,94	2,9	0,24	-3,4	0,97
	1988	1,03	0,17	-2,2	0,94	1,8	0,05	-10,9	0,94	2,5	0,02	-31,1	0,96
	1989	1,6	0,02	-79,3	0,85	1,5	0,04	-14,3	0,84	1,2	0,07	-14,1	0,66
	1990	2,3	0,16	-2,2	0,98	1,9	0,04	-34,7	0,8	1,7	0,02	-50,7	0,35
	1992	2,5	0,12	-9	0,7	2,6	0,06	-22,2	0,99	1,3	0,04	-16,3	0,94
	1994	1,5	0,06	-10	0,91	2,6	0,1	-12,5	0,97	0,7	0,03	-64,3	0,01*
	1995	1,9	0,04	-26,8	0,92	0,29	0,08	-17,5	0,96	1,9	0,12	-9,7	0,91

Références

- Adams, P.B., 1980. Life history patterns in marine fishes and their consequences for fisheries management. *Fish. Bull.* 78, 1–12.
- Aldebert, Y., 1997. Demersal resources of the Gulf of Lions (NW Mediterranean). Impact of exploitation on fish diversity. *Vie Milieu* 47, 275–284.
- Allen, A.P., Whittier, T.R., Kaufmann, P.R., Larsen, D.P., O'Connor, R.J., Hughes, R.M., Stemberger, R.S., Dixit, S.S., Brinkhurst, R.O., Herlihy, A.T., Paulsen, S.G., 1999. Concordance of taxonomic richness patterns across multiple assemblages in lakes of the northeastern United States. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 739–747.
- Amara, R.C., Poulard, J.C., Lagardère, F., Désaunay, Y., 1998. Comparison between the life cycles of two Soleidae, the common sole, *Solea solea*, and the thickback sole, *Microchirus variegatus*, in the bay of Biscay (France). *Environ. Biol. Fish.* 53, 193–209.
- Bertrand, J., Gil de Sola, L., Papaconstantinou, C., Relini, G., Souplet, A., 1997. An international bottom trawl survey in the Mediterranean: the MEDITS programme. *ICES CM1997/Y: 3*.
- Bianchi, G., Gislason, H., Graham, K., Hill, L., Koranteng, K., Manickchand-Heileman, S., Paya, I., Sainsbury, K., Sanchez, F., Jin, X., Zwanenburg, K., 2000. Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES J. Mar. Sci.* 210, 558–571.
- Blanchard, F., Boucher, J., 2001. Temporal variability of total biomass in harvested communities of demersal fishes. *Fish. Res.* 49, 283–293.
- Boucher, G., 1997. Diversité spécifique et fonctionnement des écosystèmes : revue des hypothèses et perspectives de recherche en écologie marine. *Vie Milieu* 47, 307–316.
- Briggs, J.C., 1974. *Marine zoogeography. Series Population biology.* McGraw-Hill Inc., New York.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., 1991. *Écosystèmes : structure, fonctionnement, évolution.* Masson, Paris.
- Gaertner, J.C., Chessel, D., Bertrand, J., 1998. Stability of spatial structures of demersal assemblages: a multitable approach. *Aquat. Living Resour.* 11, 75–86.
- Garibaldi, L., Caddy, J.F., 1998. Biogeographic characterization of Mediterranean and Black Seas faunal provinces using GIS procedures. *Ocean Coast. Manage.* 39, 211–227.
- Gaston, K.J., 2000. Review article: global patterns in biodiversity. *Nature* 405, 220–227.
- Glémarec, M., 1988. Les facteurs déterminant la distribution des bivalves actuels sur les plateformes nord-est atlantiques. *Géol. Médit.* 15, 73–81.
- Greenstreet, S.P.R., Hall, S.J., 1996. Fishing and the ground-fish assemblage structure in the north-western North sea : an analysis of long-term and spatial trends. *J. Animal Ecol.* 65, 577–598.
- Hill, M.O., 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54, 427–432.
- Horn, M.H., Allen, L.G., 1978. A distributional analysis of California coastal marine fishes. *J. Biogeogr.* 5, 23–42.
- Jennings, S., Polunin, N.V.C., 1997. Impacts of predator depletion by fishing on the biomass and diversity of non-target reef fish communities. *Coral Reefs* 16, 71–82.
- Jennings, S., Kaiser, M.J., 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. *Adv. Mar. Biol.* 34, 201–352.

- Jennings, S., Greenstreet, S.P.R., Reynolds, J.D., 1999. Structural changes in an exploited fish community: a consequence of differential fishing effects on species with contrasting life histories. *J. Animal Ecol.* 68, 617–627.
- Lambshhead, P.J.D., Platt, H.M., Shaw, K.M., 1983. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *J. Nat. Hist.* 17, 859–874.
- Lande, R., 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76, 5–13.
- Lekve, K., Stenseth, N.C., Gjoesaeter, J., Fromentin, J.M., Gray, J.S., 1999. Spatio-temporal patterns in diversity of a fish assemblage along the Norwegian Skagerrak coast. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 178, 17–27.
- Macpherson, E., Duarte, C.M., 1994. Patterns in species richness, size, and latitudinal range of East Atlantic fishes. *Ecography* 17, 242–248.
- McClanahan, T.R., 1994. Kenyan coral reef lagoon fish: effects of fishing, substrate complexity, and sea urchins. *Coral Reefs* 13, 231–241.
- McClatchie, S., Millar, R.B., Webster, F., Lester, P.J., Hurst, R., Bagley, N., 1997. Demersal fish community diversity off New Zealand: is it related to depth, latitude and regional surface phytoplankton? *Deep-Sea Res.* 44, 647–667.
- Poulard, J.-C., Boucher, J., 1997. Spatial distribution of species assemblages in the Celtic Sea and the Bay of Biscay. Working Document, ICES Working Group on Ecosystem Effects of fishing, Copenhagen.
- Quéro, J.C., 1984. Les poissons de mer des pêches françaises. Éditions J. Grancher, Paris.
- Quéro, J.C., Cendrero, O., 1996. Incidence de la pêche sur la biodiversité ichtyologique marine : le bassin d'Arcachon et le plateau continental. *Cybium* 20, 323–356.
- 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 J. Mar. Sci.* 53, 1214–1225.
- Rochet, M.J., 1998. Short-term effects of fishing on life history traits of fishes. *ICES J. Mar. Sci.* 55, 371–391.
- Rodriguez-Capetillo, R., Yanez-Arancibia, A., Sanchez-Gil, P., 1987. Study of diversity, distribution and abundance of demersal fish species on the continental shelf of Yucatan, southern Gulf of Mexico (dry season). *Biotica* 12, 87–120.
- Rogers, S.I., Ellis, J.R., 2000. Changes in the demersal fish assemblages of British coastal waters during the 20th century. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 866–881.
- Sanchez-Gil, P., Yañez-Arancibia, A., Amezcua Liñares, F., 1981. Diversity, distribution and abundance of species populations of demersal fish in the Campeche Sound (summer 1978). *An. Inst. Cienc. Mar. Limnol. Univ. Nac. Auton. Mex.* 8, 209–240.
- Scherrer, B., 1983. *Biostatistique*. Morin, G. (Ed.).
- Ungaro, N., Marano, G., Marsan, R., 1998. Demersal fish assemblage biodiversity as an index of fishery resources exploitation. *Ital. J. Zool.* 65, suppl., 511–516.
- Warwick, R.M., 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Mar. Biol.* 92, 557–562.
- Warwick, R.M., Pearson, T.H., Ruswahyuni, 1987. Detection of pollution effects on marine macrobenthos : further evaluation of the species abundance/biomass method. *Mar. Biol.* 95, 193–200.
- Warwick, R.M., Clarke, K.R., 1991. A comparison of some methods for analysing changes in benthic community structure. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 71, 225–244.
- Warwick, R.M., Clarke, K.R., 1995. New biodiversity measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 129, 301–305.
- Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.L., Hureau, J.C., Nielsen, J., Tortonese, E., 1986. *Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean. Poissons de l'Atlantique du Nord-Est et de la Méditerranée*, vol. 1, 2 et 3. Unesco, Paris.
- Wolff, W.J., 2000a. The south-eastern North Sea: losses of vertebrate fauna during the past 2000 years. *Biol. Cons.* 95, 209–217.
- Wolff, W.J., 2000b. Causes of extirpations in the Wadden Sea, an estuarine area in the Netherlands. *Cons. Biol.* 14, 876–885.
- Xianshi, J., Qisheng, T., 1996. Changes in fish species diversity and dominant species composition in the Yellow Sea. *Fish. Res.* 26, 337–352.