



Changements à long terme de la structure et de la diversité des peuplements de poissons de fond du plateau continental de Guyane

Vincent Vallée

► To cite this version:

Vincent Vallée. Changements à long terme de la structure et de la diversité des peuplements de poissons de fond du plateau continental de Guyane. Ecologie, Environnement. Université de Guyane, 2020. Français. NNT : 2020YANE0004 . tel-03200837

HAL Id: tel-03200837

<https://theses.hal.science/tel-03200837>

Submitted on 16 Apr 2021

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

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

Thèse de doctorat

Pour l'obtention du grade de
Docteur de l'Université de Guyane

École doctorale : Diversités, santé et développement en Amazonie

Domaine : Sciences agronomiques et écologiques

Discipline : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Thèse présentée et soutenue le 12 mars 2020 par

Vincent VALLÉE

Changements à long terme de la structure et de la diversité des peuplements de poissons de fond du plateau continental de Guyane

Luis TITO DE MORAIS	DR - HDR	Président du Jury
David MOUILLOT	PRCE	Examinateur
Arnaud BERTRAND	DR - HDR	Examinateur
Eric MARCON	DR - HDR	Examinateur
Luis TITO DE MORAIS	DR - HDR	Rapporteur
Dominique PELLETIER	HDR	Rapporteur
Fabian BLANCHARD	HDR	Directeur de Thèse
Ching Maria VILLANUEVA	HDR	Co-Directrice de Thèse

*Je termine la rédaction de cette thèse chez moi, à Saint Gilles Croix de Vie,
à mes parents, Rachel et Raphaël,
et pour mon frère, Tom.*

Résumé

La vie sur Terre est apparue il y a environ 3,5 milliards d'années (-3 500 000 000 ans). Depuis quelques milliers d'années, une seule espèce, *Homo sapiens*, s'est développée au point d'avoir un impact sur la géologie et la biosphère de la planète (-12 000 à -10 000 ans environ). L'empreinte de l'activité humaine est restée relativement modérée au cours du temps mais est devenue majeure et profonde avec la « grande accélération » du 20ème siècle (-70 ans). Depuis l'après-guerre, la mondialisation développe à grande vitesse l'exploitation des ressources naturelles vivantes et fossiles, et a provoqué un réchauffement climatique global et des altérations importantes sur l'environnement et les populations sauvages. En 2017 (-3 ans), plus de 15 000 scientifiques ont alerté l'humanité et particulièrement les dirigeants politiques sur l'urgence climatique et la situation inquiétante des écosystèmes. Aujourd'hui, en 2020, les experts mondiaux du climat et de la biodiversité suggèrent que nous avons encore une dizaine d'années pour mettre en œuvre les mesures nécessaires dans notre manière d'exploiter les ressources afin de limiter les changements climatiques et les pertes de biodiversité avant d'enclencher des processus irréversibles et dommageables pour l'Écosystème global.

Depuis les années 1980 et 1990, les situations critiques de certains stocks de poissons nous ont fait prendre conscience que l'exploitation des ressources halieutiques nécessitait une gestion judicieuse et pérenne sous peine de les épuiser très rapidement. Effectivement, en raison des nombreuses pêcheries à l'échelle globale, plus de 90% des gros poissons ont été éliminés des océans entre 1950 et 2000. Des données indiquent que les stocks mondiaux s'épuisent avec des débarquements de pêche qui ne cessent de diminuer depuis 1996 malgré une pression de pêche en augmentation constante. En plus de réduire les abondances et les biomasses des espèces destinées à la consommation, la pêche génère aussi des perturbations dans les relations qu'entretiennent les espèces entre elles, nécessaires pour l'équilibre des communautés. La pêche telle qu'elle a été pratiquée pendant plus de 50 ans menace toujours la stabilité des écosystèmes aujourd'hui et doit être repensée pour permettre une exploitation durable aux générations futures.

En parallèle, les écosystèmes marins font face à des changements dans les paramètres physiques et chimiques de leurs habitats qui entraînent des réorganisations majeures dans la structure des communautés. En raison notamment de l'augmentation de la température de l'eau, de nombreuses espèces de poissons sont contraintes de migrer selon leurs affinités thermiques vers des régions moins chaudes et plus propices à leurs conditions optimales de développement.

On assiste à une tropicalisation progressive des communautés de poissons de l'équateur vers les pôles. Se situant déjà dans les zones les plus chaudes du globe, les écosystèmes tropicaux vont certainement être touchés par des pertes de biodiversité et de production dans les prochaines décennies. Cela va affecter la qualité des services écosystémiques dans ces régions particulièrement vulnérables aux changements climatiques.

Dans le contexte actuel de surpêche et de réchauffement climatique, il est nécessaire d'adopter une gestion écosystémique des ressources halieutiques. Pour maintenir durablement le bon état écologique des populations de poissons exploitées, il est essentiel de veiller à l'équilibre de leurs écosystèmes et de considérer pour cela un maximum de composantes biotiques et abiotiques. Ce travail de thèse apporte des éléments de réponse à cette problématique en se penchant sur le cas de la pêcherie crevettière guyanaise et de son impact sur les communautés de poissons associées. Comme dans la plupart des régions tropicales, les eaux côtières de Guyane se sont réchauffées d'environ 1°C entre 1990 et 2017. En revanche, comme dans peu d'endroits au monde, la pression de pêche s'est quasiment effondrée sur cette même période. Ce cas d'étude est donc une bonne opportunité pour comprendre la réaction des communautés de poissons de cette région tropicale après une diminution progressive et à grande échelle de la pression de pêche dans un contexte de réchauffement climatique. Les résultats peuvent apporter des pistes de réflexions utiles pour adapter la gestion des pêches dans d'autres régions.

Les résultats de ce travail montrent que les facteurs environnementaux jouent un rôle dominant dans la structuration des communautés de poissons marins en Guyane et qu'ils deviennent de plus en plus important au cours du temps. Les analyses montrent notamment des augmentations de certains indicateurs de diversité, une augmentation du spectre des tailles maximales théoriques des espèces et une augmentation de la redondance fonctionnelle qui est un facteur clé pour la stabilité des peuplements. Ces éléments témoignent d'une restructuration des communautés et mettent en avant leur capacité à retrouver un état riche et stable en une période relativement courte d'une douzaine d'années voire moins. On observe néanmoins une tropicalisation des communautés qui pose des questions sur l'évolution future de la diversité des écosystèmes tropicaux au regard des différents scénarios climatiques. Les résultats globaux sont encourageants pour promouvoir une gestion écosystémique et durable des pêches en commençant par diminuer modérément la pression de pêche au chalut pour préserver les écosystèmes tout en garantissant une viabilité économique et sociale à la filière.

Abstract

Life on Earth appeared approximately 3.5 billion years ago (-3 500 000 000 years). For a few thousands of years now, one species, *Homo sapiens*, has become dominant, up to the point of having an impact on the geology and biosphere of the planet (-12 000 to -10 000 years). Footprints of human activities have remained relatively moderate over time but became more important and deeper since the “great acceleration” during the 20th century (-70 years). Since the post-war period, globalization which leads to the high exploitation of living and fossil resources, has caused global warming and important alterations to the environment and wild populations. In 2017 (-3 years), more than 15,000 scientists warned humanity and especially policymakers about the climatic urgency and the alarming situation of ecosystems already highlighted since the 1990s. Today, in 2020, experts suggest that we have approximately 10 years to set up appropriate actions in our ways of exploiting resources to limit global warming and biodiversity loss before reaching tipping points and provoking irreversible and harmful processes for the global Ecosystem.

Since the 1980s and 1990s, critical situations of some fish stocks have made us aware that fisheries need wise management for long-term exploitations. Indeed, because of numerous unreasonable fisheries at global scale, we have eliminated more than 90% of the big fish in the oceans between 1950 and 2000. Data have showed us that most of world’s fish stocks are depleted with global landings which have decreased since 1996 despite increasing fishing pressure. The idea that seemed unbelievable a few decades ago is now obvious: we are emptying the oceans of fish. In addition to reduced abundances and biomasses of species intended for human consumption, fishing provokes also disturbances in interspecific species interactions. Fishing as it is practiced for more than 50 years still threatens ecosystem stability and must be rethought in order to allow a sustainable exploitation for us and future generations.

Simultaneously, marine ecosystems are facing changes in the physical and chemical parameters of their habitats which are leading to major reorganizations in community structure. Because of warmer waters, many fish species are forced to migrate, according to their thermal affinity, towards regions more favorable for their fitness. There is a progressive tropicalization of fish communities poleward from the tropics. Tropical regions are already the warmest in the world. Therefore, tropical ecosystems will be more severely affected by biodiversity loss and decreases in fisheries production in the next decades than temperate and boreal regions. This will affect the quality of ecosystem services in those regions sensitive to climate change.

In the actual context of overfishing and climate change we need to develop an ecosystem-based management of fisheries. In order to maintain a fish population in a good ecological state, it is essential to ensure the ecosystem stability by considering a maximum of biotic and abiotic components. This thesis work will try to bring answers to this issue by analyzing community assembly and the impact of French Guiana's fishery on fish communities. As most of tropical regions, coastal waters in French Guiana have been subjected to an increase in temperature around 1°C between 1990 and 2017. However, as for only a few regions in the world, fishing pressure has collapsed in French Guiana during the same period. This case study is therefore a good opportunity to understand how tropical fish communities have responded to a progressive decreasing fishing pressure on a large scale and under climate change constraints. The aim of this work is to provide useful information for tropical fisheries with similar characteristics which tend to a more efficient ecosystem-based management with lower fishing pressure.

The study showed that the environment plays a dominant role in community structure and that it has become more important over time. Results showed also significant increases in several diversity indices and an increase in theoretical maximum size spectra of surveyed fish which indicates a restructuring of communities. This recovery is associated with an increase of functional redundancy which is a key factor for the stability of ecosystems. Global results showed a great recovery capacity towards a richer and more stable state of communities in a relatively short period of time around 10 years. These results are hopeful with the aim to promote an ecosystem-based management by decreasing fishing pressure by bottom trawling in order to protect ecosystems while ensuring economic and social viability of fisheries.

Remerciements

Je tiens à remercier tout d'abord mon directeur de thèse, Fabian Blanchard, et ma codirectrice, Ching Maria Villanueva, de m'avoir fait confiance pour réaliser ce travail, de m'avoir accueilli au sein de l'Unité Biodiversité Halieutique de l'Ifremer de Guyane, pour leur encadrement et toutes les choses que j'ai pu apprendre à leurs côtés grâce aux échanges aussi bien scientifiques qu'humains. Merci également aux membres du jury, qui m'ont fait l'honneur d'accepter ma sollicitation pour faire partie de mon jury de thèse.

Je tiens à remercier tous mes collègues que j'ai pu côtoyer au quotidien pendant ces trois années et qui ont participé également de près ou de loin à ce travail de thèse : Emmanuel, Caroline, Florent, Loïc, Morgana, Bassirou, Abdoul, Ilan, Anna, Lucien, Océane, Hélène, Yann, Tiphaine, Lucas, Treyssi et Loup.

Un grand merci à toi Manu pour ton aide lors des deux campagnes en mer du projet STUDY 2 en novembre 2016 et 2017. Un grand merci également à Caro pour ta persévérance dans la mise en place de la campagne de 2016 et ta participation à celle-ci. Nous avons réalisé ces deux campagnes de pêche à bord du Miss Sinnamary, le plus vieux crevettier de Guyane encore en activité aujourd'hui. Ces campagnes resteront des expériences extraordinaires et des souvenirs inoubliables. Un grand merci aussi aux marins qui nous ont aidés et au capitaine du navire, Captain Geoffrey.

Merci aussi à Olivier Marnette et Pascal Parmentier de La Canopée des Sciences pour m'avoir guidé dans l'aventure de la vulgarisation scientifique avec notamment l'Experimentarium à Cayenne, Rémire, Régina et même jusqu'à Arles ! Cela restera une super expérience qui m'aura énormément appris.

Un grand et même un énorme merci à Ilan Perez qui a grandement participé à la construction de cette thèse durant 6 mois avec son stage de Master 2. Tu as été un super collègue de travail et avant ça même, un ami depuis nos stages à Arcachon en 2015 ! Cette période a été intense mais la récompense était à la hauteur avec un beau séjour aux États-Unis.

Et un clin d'œil toujours à notre ami et mon précieux ainsi qu'au normand et au landais.

Bonne lecture !

Production scientifique

a. Articles de recherche

Article publié dans Marine Ecology Progress Series :

- Vallée V, Villanueva MC, Blanchard F, 2019. Functional richness and turnover patterns reveal assembly rules structuring marine fish communities on the continental shelf of French Guiana. *Marine Ecology Progress Series* 630, 183-195. <https://www.int-res.com/prepress/m13129.html>

Articles soumis à une revue internationale avec comité de lecture :

- Vallée V, Perez I, Villanueva MC, Blanchard F, (unpublished). Diversity recovery and temperature induced species shift in tropical marine fish communities after a trawling fishery collapse. Article soumis à *Ocean and Coastal Management*.
- Vallée V, Villanueva MC, Blanchard F, (unpublished). Local and regional assembly rules on a long time period in marine fish communities on the continental shelf of French Guiana. Article soumis à *Marine Ecology Progress Series*.

Article en préparation et à soumettre à une revue internationale avec comité de lecture :

- Blanchard F, Vallée V, Thébaud O, (unpublished). Implementing the ecosystem approach for fisheries management: conflicting environmental and exploitation goals from European and national policies – The case of the shrimp trawling fishery in French Guiana.
- Villanueva MC, Vallée V, Blanchard F. (in prep.). How biodiversity impacts ecosystem stability in the continental shelf of French Guiana: Identifying significant trophic links and keystone species.

b. Participations à des conférences internationales

- European Conference of Tropical Ecology "Challenges in tropical ecology and conservation - global perspectives". 26-29 March 2018, Paris, France

Assembly rules and long-term changes in ground fish communities' functional diversity on the continental shelf of French Guiana (regular talk)

- ECCWO18 - 4th International Conference on the Effects of Climate Change on the World's Ocean. 4-8 June 2018, Washington D.C., United States of America

Effects of climate change and the collapse of the shrimp fishery on fish communities' diversity and functions in a tropical context: the case of the continental shelf of French Guiana (regular talk)

- SFEcologie 2018 - International Conference on Ecological Sciences. 22-25 October 2018, Rennes, France

Effects of climate change and the collapse of the shrimp fishery on fish communities' diversity and functions in a tropical context: the case of the continental shelf off French Guiana (regular talk presented by Ilan Perez)

- Future Oceans 2, IMBeR Open Science Conference, 17-21 June 2019, Brest, France

Effects of climate change and the collapse of the shrimp fishery on fish communities' diversity and functions in a tropical context: the case of the continental shelf off French Guiana (regular talk)

c. Mobilité internationale

Séjour d'un mois au « Institute for the Oceans and Fisheries » à l'Université de Colombie Britannique (UBC) sous la direction de William Cheung, financé par l'Ifremer dans le cadre du programme « Mobilités Internationales des Doctorants »

Avant-propos

Ce travail de thèse rentre dans le cadre du projet de recherche STUDY II, financé par l’Ifremer, des fonds européens FEDER et le CNES. Il a notamment permis de mettre en place deux campagnes de pêches scientifiques au large de la Guyane en novembre 2016 et 2017.

Préambule

Le manuscrit s’organise autour de 6 chapitres. Le premier chapitre, en français, est une introduction générale à l’étude. Il pose le cadre de la thèse en apportant des éléments concernant le contexte global et local dans lesquels s’insère ce travail. Les chapitres II, III, IV et V, en anglais, représentent chacun un article scientifique (publié ou soumis dans un journal international avec comité de relecture). Le chapitre VI, en français, est une discussion générale des résultats apportés et des perspectives qu’ouvrent ces travaux.

Table des matières

Chapitre I : Introduction générale.....	17
1. La pêche, les pêcheries et leurs rôles.....	17
2. Les effets de la pêche commerciale et industrielle moderne	20
2.1 La progression de la pêche moderne.....	20
2.2 Les conséquences directes de la pêche	21
2.3 Les conséquences indirectes de la pêche	23
3. Dans un contexte de réchauffement global.....	30
3.1 Le réchauffement climatique	30
3.2 Les conséquences écologiques, économiques et sociales des changements globaux	32
4. Les effets conjugués de la pêche et du changement climatique	38
5. Les facteurs structurants des communautés.....	40
6. Une approche écosystémique pour une gestion des pêches durable	41
7. Une diminution de la pression de pêche pour une reconstitution des communautés et des écosystèmes.....	44
8. Présentation de la zone étudiée	46
9. Les pêcheries guyanaises	47
10. Le cas de la pêche crevettière en Guyane	49
11. Les objectifs de ce travail de thèse.....	52
12. Présentation des campagnes d'échantillonnage et des bases de données	55
Chapitre II : Functional richness and turnover patterns reveal assembly rules structuring marine fish communities on the continental shelf of French Guiana.....	59

Chapitre III : Diversity recovery and temperature induced species shift in tropical marine fish communities after a trawling fishery collapse	95
Chapitre IV : Local and regional assembly rules on a long time period in marine fish communities on the continental shelf of French Guiana.....	145
Chapitre V : Implementing the ecosystem approach for fisheries management: conflicting environmental and exploitation goals from European and national policies – The case of the shrimp trawling fishery in French Guiana.....	181
Chapitre VI : Discussion générale.....	195
1. La dynamique de la biodiversité mondiale contemporaine dans la perspective des temps géologiques	196
2. L'impact de l'environnement de plus en plus dominant dans un contexte de changements climatiques	199
3. La biodiversité pour limiter les effets du changement climatique.....	203
4. Une restructuration rapide des communautés encourageante.....	204
5. Des pistes vers une gestion de la pêche plus raisonnée	206
5.1 À l'échelle de la pêcherie Guyanaise et d'autres pêches comparables .	206
5.2 À l'échelle globale	208
Conclusion.....	211
Schéma récapitulatif	215
Bibliographie	217
Liste des figures et des tableaux.....	241
Annexes	244

Chapitre I

Introduction générale

1. La pêche, les pêcheries et leurs rôles

Depuis des milliers d'années, la pêche fait partie des premiers moyens de subsistance de l'espèce humaine avec la chasse et la cueillette. Avant la sédentarisation, qui a permis l'agriculture et l'élevage, les peuples chasseurs-cueilleurs (et pêcheurs) assuraient leur alimentation en exploitant exclusivement des ressources naturelles spontanées telles que les populations sauvages de poissons (le terme « poisson(s) » désigne ici, et dans le reste de la thèse, les groupes des téléostéens et des chondrichtyens). Les plus anciennes traces connues de consommation de poissons associées à des engins de pêche remontent à la Préhistoire, il y a environ 40 000 ans (Hu et al., 2009; O'Connor et al., 2011). À cette époque, la pêche était une nécessité alimentaire puis elle est devenue au cours du temps une source de commerce. À travers les âges et les civilisations, les techniques de pêche ont connu de nombreuses déclinaisons et sophistications qui ont permis aux hommes de capturer de plus en plus de poissons. Comme beaucoup d'activités anthropiques qui se sont accélérées depuis le début du 20^{ème} siècle, et notamment à partir de l'après-guerre, la pêche devient très, voire trop efficace au point de conduire certains stocks de poissons à l'effondrement en quelques années à cause d'une surexploitation (Pauly et al., 1998; Jackson, 2001). Dans ce cas, on parle alors de surpêche. Cette situation se produit généralement à la suite d'une pression de pêche trop intense qui ne permet pas à la ressource halieutique ciblée de se renouveler durablement d'une année sur l'autre ou d'une génération à la suivante. Si le seuil maximal d'exploitation (rendement maximal durable ou RMD) toléré par le peuplement ciblé est dépassé sur une période de temps trop longue, l'abondance et la biomasse de l'espèce exploitée diminuent progressivement jusqu'à l'effondrement de sa population (Pauly et al., 2005).

En 2015, à l'échelle mondiale, 93% des stocks étaient surexploités (33,1%) ou pleinement exploités (59,9%) tandis que seulement 7% étaient sous-exploités (Figure 1). La

proportion des stocks exploités au niveau durable maximal est restée relativement stable avec une légère augmentation entre 1975 et 2015. En revanche, on observe des tendances plus marquées avec une forte diminution des stocks sous-exploités de 40 à 7% et au contraire une nette augmentation de la proportion des stocks surexploités de 10 à 33,1%, dont la situation s'est particulièrement aggravée de la fin des années 1970 à la fin des années 1980 (Figure 1). Cette période marque une augmentation sans précédent dans la pression de pêche mondiale et provoque une prise de conscience à partir des années 1990 sur la capacité des stocks à supporter de telles pressions et à la nécessité de limiter la surexploitation (FAO, 2018).

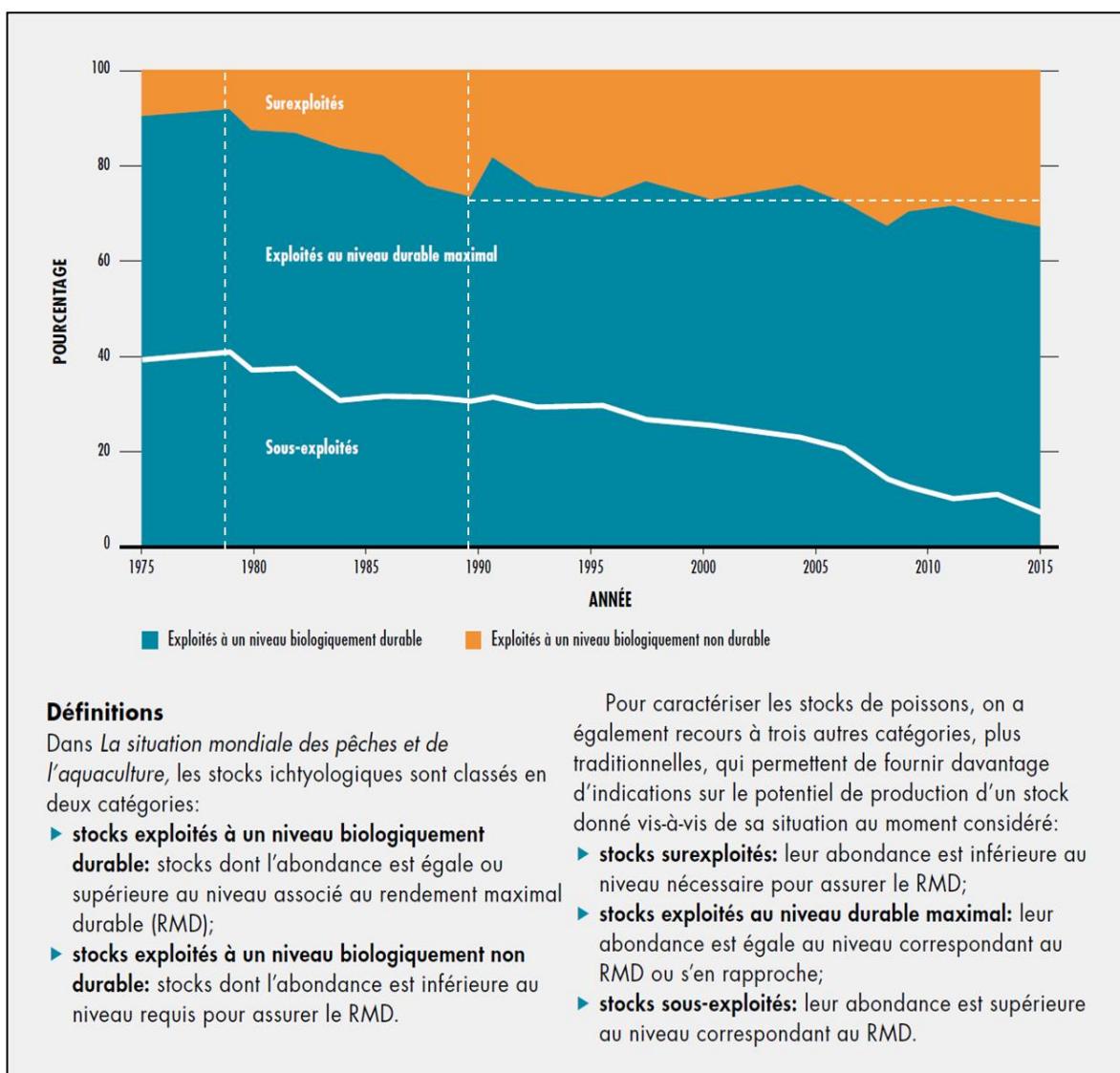


Figure 1 : Évolution des stocks ichtyologiques marins mondiaux de 1975 à 2015 (extrait et modifié depuis FAO, 2018).

Le principal facteur de cette situation est la croissance de la population mondiale qui a triplé entre 1950 et 2018, passant de 2,6 milliards à environ 7,7 milliards de personnes (FAO, 2018). Cette explosion démographique s'est nécessairement accompagnée d'une demande croissante en protéines animales. Selon le dernier rapport de la FAO (2018), entre 1961 et 2016, la croissance de la consommation de poisson (3,2%) équivalait au double de la croissance démographique (1,6%) et était supérieure à la croissance de la consommation de viande de tous les animaux terrestres réunis (2,8%). En 2016, la production halieutique mondiale totale a atteint un niveau record avec près de 171 millions de tonnes, le secteur de l'aquaculture comptant pour environ 47% de ce chiffre (Figure 2). La production de la pêche est relativement stable depuis les années 1980 et c'est l'aquaculture qui a rendu possible cette croissance continue de l'offre de poisson pour la consommation humaine. Malgré tout, avec 53% de la production annuelle de ressources halieutiques et l'équivalent de plus de 90 millions de tonnes, le secteur de la pêche par capture a un rôle majeur dans les apports alimentaires mondiaux. Au-delà de leurs intérêts concernant les apports alimentaires, la pêche et l'aquaculture fournissent plus de 500 millions d'emplois directs et indirects à travers le monde (FAO, 2018).

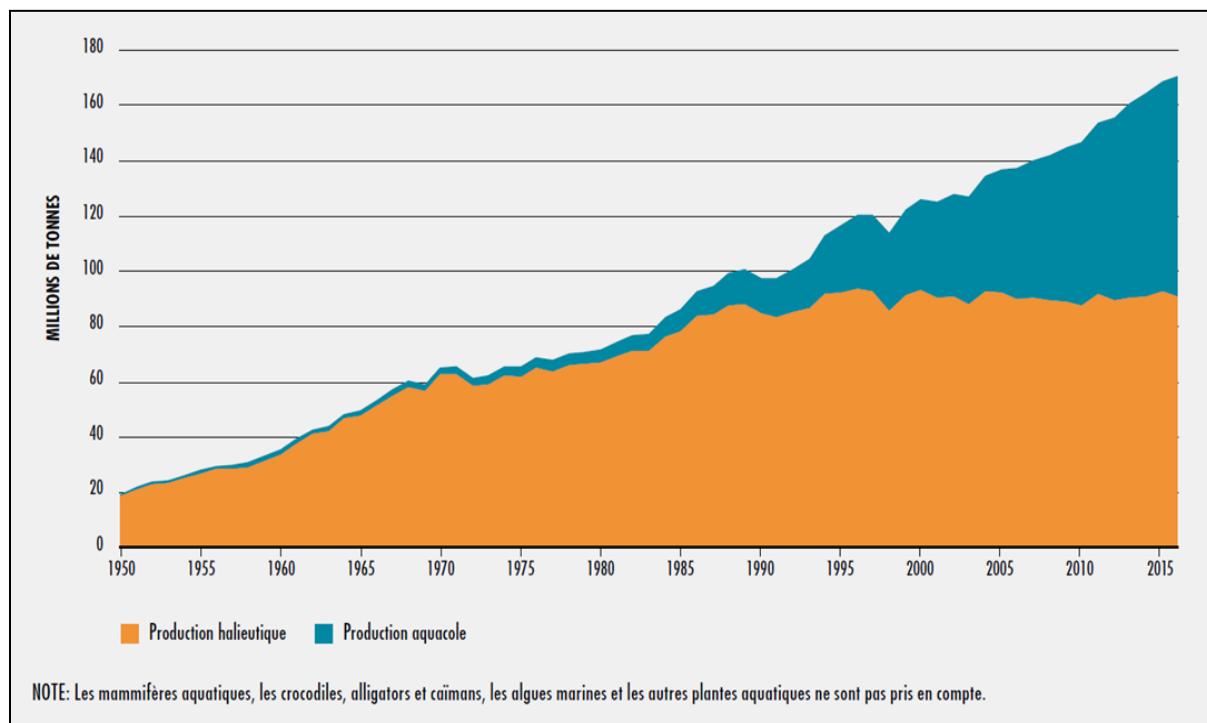


Figure 2 : Production halieutique totale mondiale (extrait depuis FAO, 2018).

2. Les effets de la pêche commerciale et industrielle moderne

2.1 La progression de la pêche moderne

Quel que soit le secteur d'activité, plus la demande devient forte, plus l'offre va s'adapter et tendre à augmenter. Alors que la population mondiale a triplé depuis 1950, la production halieutique issue de la pêche par capture a été multipliée par 4,5 (FAO, 2018). Pour garantir une telle offre sur le marché, les professionnels ont mis en place des techniques de pêche de plus en plus efficaces afin d'accroître la production. Durant des siècles, les techniques de pêche traditionnelles limitaient les captures en volumes avec des méthodes qui épargnaient certaines zones difficilement atteignables comme les grandes profondeurs. De plus, elles permettaient une certaine sélectivité des espèces et des tailles comme la pêche à la ligne par exemple. À partir des années 1950, les techniques de pêche se multiplient (Figure 3) et se modernisent en utilisant de nouvelles technologies comme le radar, le sonar ou les systèmes de navigation électronique (Pauly et al., 2005).

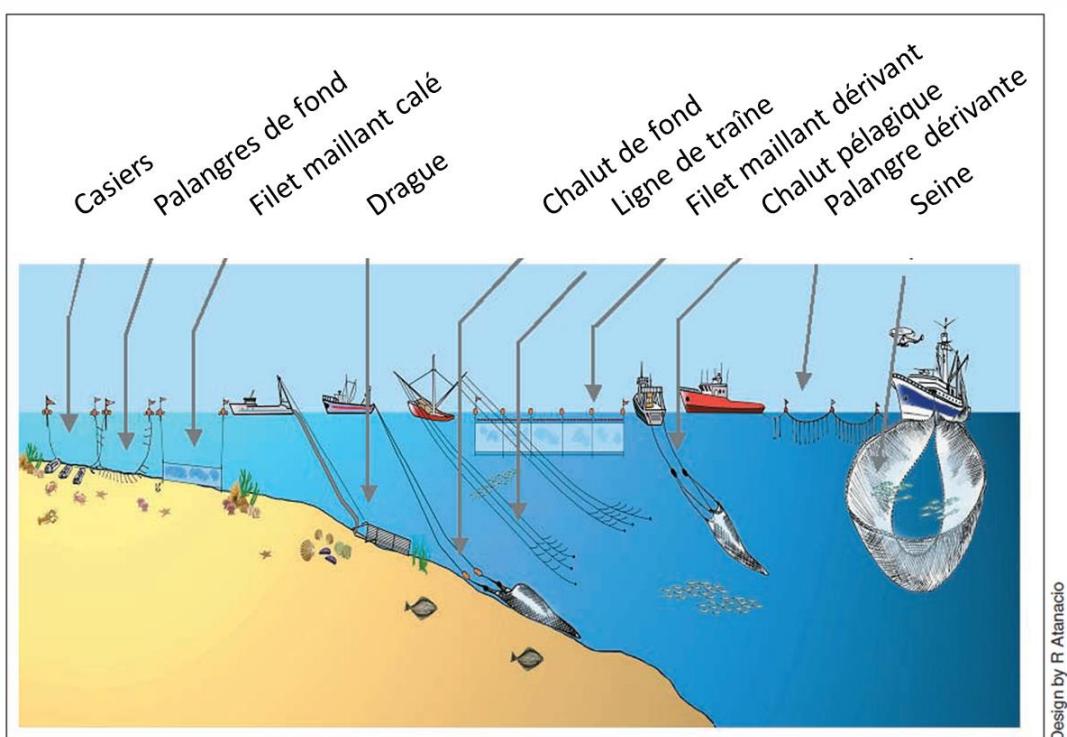


Figure 3 : Représentation schématique des différentes techniques de pêche les plus répandues dans le monde (extrait et modifié depuis Chuenpagdee et al., 2003).

Ces nouvelles techniques de pêche ont permis d'augmenter considérablement les volumes de captures et de répondre à la demande croissante. En revanche, les volumes extraits ont aussi généré des changements importants dans la structure des populations exploitées (Rosenberg, 2003) et par effet cascade dans les écosystèmes qui les supportent (Jackson, 2001; Christensen et al., 2003; Pauly and Chuenpagdee, 2003). Depuis le début de la modernisation intense de la pêche dans les années 1950, de nombreux stocks de poissons ont commencé à diminuer jusqu'à s'effondrer pour certains. Ce fut le cas par exemple des pêcheries de harengs dans les eaux islandaises et norvégiennes dans les années 1960 (Lorentzen and Hannesson, 2006), d'anchois au Pérou dans les années 1970 (Boerema and Gulland, 1973) ou encore de morues au Canada au début des années 1990 (Myers et al., 1997). L'effondrement du stock de morues est un exemple emblématique de la course à l'exploitation d'un système biologique sans une stratégie de gestion durable de la ressource. Ce stock était exploité depuis plus de cinq siècles avant de voir ses populations s'effondrer en quelques années seulement suite à une exploitation de masse non raisonnée. La pêche industrielle provoque des modifications dans la structure en tailles des populations, dans la stabilité des réseaux trophiques et dans la diversité structurelle et fonctionnelle des peuplements (Pauly et al., 1998; Jennings et al., 1999; Baum et al., 2003; Sciberras et al., 2018). Toutes ces perturbations peuvent conduire à l'effondrement des communautés exploitées et non-exploitées et par conséquent à une forte altération de l'écosystème dans son ensemble (Pauly et al., 1998; Pauly et al., 2005). Les effets directs et indirects de la pêche sont nombreux et dépendent notamment de la technique de pêche employée, de son intensité et des habitats ciblés. Ils peuvent toucher les poissons ciblés mais aussi toute la chaîne trophique jusqu'aux invertébrés et même la stabilité de certains habitats comme les forêts de kelp, les récifs coralliens ou les tapis de bryozoaires (Jennings and Kaiser, 1998).

2.2 Les conséquences directes de la pêche

La première conséquence directe de la pêche est la diminution de l'abondance et de la biomasse des espèces ciblées qui sont proportionnelles à l'effort de pêche fourni (Haedrich and Barnes, 1997; Baum et al., 2003). L'exploitation a aussi un effet sur la structure en tailles des populations ciblées. Comme l'indiquent des études utilisant divers indicateurs de tailles (Benoît and Rochet, 2003), la longueur moyenne des individus pêchés a tendance à diminuer en corrélation avec l'intensité de la pression de pêche (Haedrich and Barnes, 1997; Jennings et al.,

1999; Bianchi, 2000; Dulvy et al., 2004; Figure 4). On peut également observer dans certains cas une diminution de l'âge et de la taille à maturité des individus de populations soumises à une pression de pêche trop intense (Jennings et al., 1999).

La pêche peut aussi induire une évolution adaptative (« Fisheries-Induced Evolution ») qui affecte les traits d'histoire de vie des espèces et une diminution de la diversité génétique de certains stocks exploités par la sélection préférentielle de certains individus par la pêche (Marty et al., 2014; Heino et al., 2015). Selon la « life-history theory » une forte mortalité et sélectivité de taille par la pêche favorisent les individus avec une croissance lente, un fort investissement reproductif et une maturation précoce pour les plus petits individus (Jorgensen et al., 2007). Ces changements phénotypiques causés par la pression de pêche peuvent affaiblir la capacité de renouvellement des stocks et par conséquent leur stabilité temporelle (Heino et al., 2015).

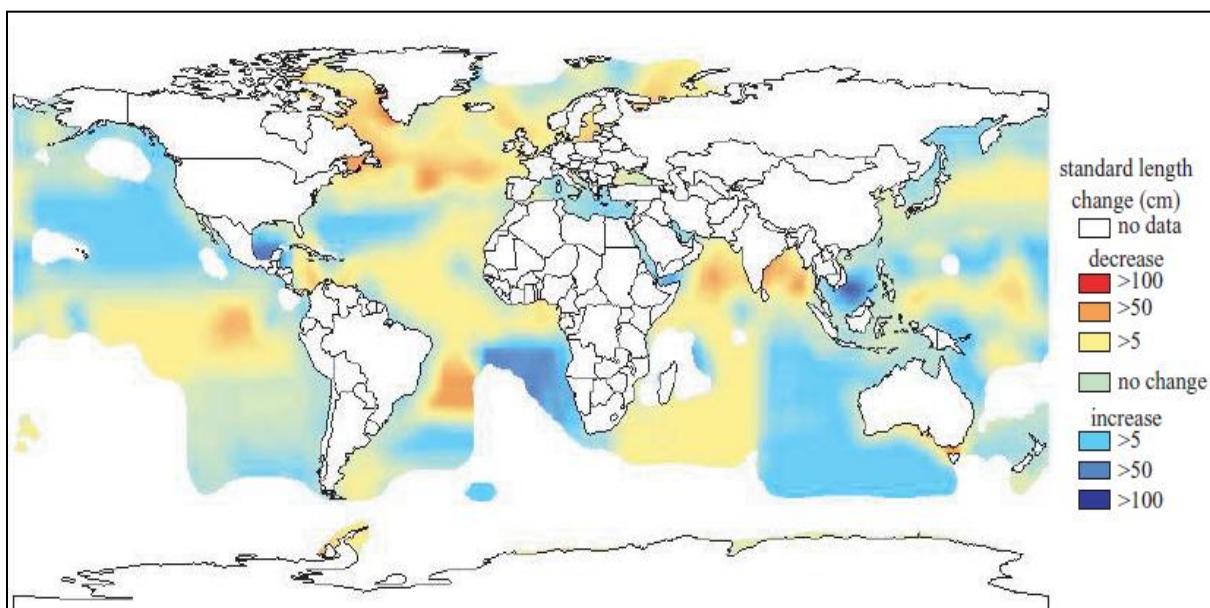


Figure 4 : Changement de la moyenne des longueurs maximales de poissons dans les débarquements entre les années 1950 et 1990. On peut noter de fortes diminutions (jusqu'à plus de 100 cm) dans les eaux de l'Atlantique Nord Est, qui correspondent essentiellement aux effets de la pêche à la morue et des autres poissons démersaux. Cette tendance peut également être observée au large d'autres pays industrialisés qui exercent aussi de fortes pressions de pêche dans ces zones (extrait de Pauly et al., 2005).

Les moyens de pêche modernes réduisent la sélectivité sur les espèces, c'est-à-dire qu'ils collectent non seulement la ou les espèces ciblée(s) mais aussi d'autres espèces non ciblées

dites accessoires (Bellido et al., 2011; Lewison et al., 2004). Les prises accessoires représenteraient 7,3 millions de tonnes par an à l'échelle mondiale soit environ 8% des captures totales (Kelleher, 2004) sachant que les taux peuvent être bien plus élevées pour certaines techniques de pêche (Davies et al., 2009). Par exemple, la pêche à la crevette par chalutage de fond, et particulièrement dans les eaux tropicales, présente le plus fort pourcentage de captures accessoires avec une moyenne de 62% et un maximum de 96% (Diamond, 2003 ; Kelleher, 2004). Une forte pression de pêche qui provoque de grands volumes de captures accessoires va donc nécessairement avoir un impact sur les espèces associées à l'espèce ciblée. Cela peut avoir des conséquences importantes pour la stabilité des communautés car certaines espèces associées peuvent avoir des rôles écologiques et trophiques essentiels pour le bon fonctionnement de leur propre écosystème. De plus, quel que soit les techniques de pêche, les prises accessoires ne sont très souvent pas valorisées et sont généralement presque toutes rejetées mortes à la mer car sans valeur commerciale (Kelleher, 2004 ; Bellido et al., 2011).

Les différentes techniques de pêche peuvent aussi avoir un impact direct sur l'habitat et notamment la destruction des habitats benthiques concernant le chalutage de fond ou le dragage (Thrush et al., 1998; Sciberras et al., 2018). Ces méthodes vont provoquer des perturbations physiques comme le raclage des fonds, la remise en suspension des sédiments ou la destruction des habitats tridimensionnels complexes. Ces perturbations vont avoir un impact direct sur la diversité, l'abondance et la biomasse des invertébrés benthiques (notamment les plus fragiles comme certaines espèces sessiles) qui sont les proies préférentielles des espèces de poissons benthiques et démersaux (Kaiser et al., 2003; Blanchard et al., 2004; Sciberras et al., 2018).

2.3 Les conséquences indirectes de la pêche

Les conséquences indirectes de la pêche sont probablement encore plus nombreuses que les conséquences directes et tout aussi néfastes pour l'équilibre des stocks et des écosystèmes. La pêche cible en priorité des individus à haute valeur économique c'est-à-dire les plus gros individus (Caddy and Agnew, 2003). Ces derniers sont aussi généralement les plus vieux et font partie des grands reproducteurs de leur espèce respective. Le fait de réduire considérablement ces géniteurs peut conduire à un effondrement des populations ciblées si le recrutement n'est plus suffisant pour reconstituer la part du stock exploité. Dans ce sens, les espèces de grandes tailles sont donc plus facilement affectées car plus susceptibles d'être pêchées et aussi plus vulnérables car leur cycle biologique est plus long. En effet, les espèces les plus grandes ont

besoin de plus de temps pour atteindre la maturité sexuelle et se reproduire (Denney et al., 2002) ce qui les rend d'autant plus sensibles à la surpêche (Sadovy and Cheung, 2003). Si le seuil critique est dépassé et le stade de surpêche atteint, la population n'est plus exploitable au risque de la voir disparaître totalement. Une fois effondrée, une pêcherie peut connaître un rétablissement très lent selon les caractéristiques des traits d'histoire de vie de l'espèce. Par exemple, suite à l'effondrement de la pêche à la morue au début des années 1990 au Canada, des moratoires et de nombreuses mesures de restriction ont été mis en place (Frank et al., 2011). Malgré cela, depuis plus de 25 ans, un renouvellement que partiel du stock a été constaté et celui-ci reste bien en dessous des niveaux historiques des années précédant la surexploitation (Frank et al., 2005).

Au-delà de l'effondrement de l'espèce ciblée, des études ont montré que les réductions significatives de l'abondance et de la taille moyenne des espèces exploitées suite à la surpêche peuvent perturber le fonctionnement des écosystèmes marins sur le long terme (Castilla, 1999; Scheffer et al., 2005; Lokrantz et al., 2008). Par effet cascade, les changements d'abondances des espèces ciblées impactent celles de leurs proies, compétiteurs et prédateurs, puis potentiellement *via* les réseaux trophiques celles de l'ensemble des groupes écologiques de l'écosystème. Les processus au sein des réseaux trophiques des écosystèmes marins sont fortement liés à la taille des individus (Scheffer et al., 2005). Sauf exceptions, les prédateurs sont toujours plus grands que leurs proies (Pope et al., 1994). Par conséquent le niveau trophique augmente avec la taille des poissons (Badalamenti et al., 2002; Jennings et al., 2002a, 2002b) et dans la chaîne alimentaire du monde marin en général (Fry and Quinones, 1994; France, 1998). Le fait de cibler prioritairement les espèces et les individus de grandes tailles qui tendent à avoir un niveau trophique plus élevé (Floeter and Temming, 2005; Pauly et al., 2005) conduit nécessairement à abaisser le niveau trophique moyens des stocks et des captures (« fishing down marine food webs » Pauly et al., 1998). Dans l'Atlantique Nord, la biomasse des poissons de haut niveau trophique ($>3,75$) a été divisée par un facteur 9 au cours du 20^{ème} siècle (Christensen et al., 2003). Cette tendance a été directement reliée à la pression de pêche exercée sur ces populations dans cette zone du globe qui a triplé entre 1900 et 1950 et qui est restée intense durant la seconde moitié du 20^{ème} siècle (Figure 5).

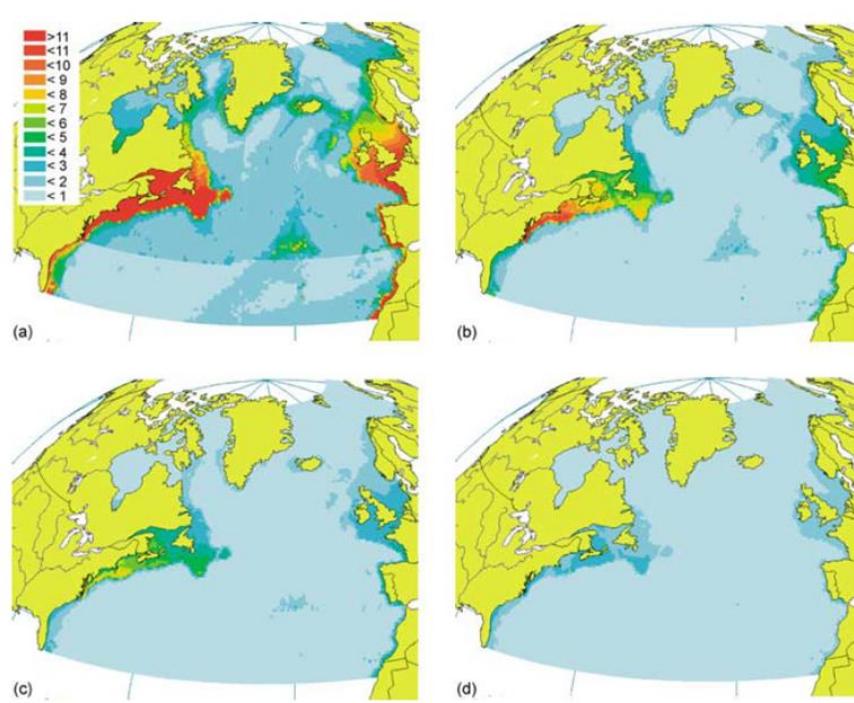


Figure 7 Biomass distributions for high-trophic level fishes in the North Atlantic in (a) 1900 (b) 1950 (c) 1975 and (d) 1999. The distributions are predicted from linear regressions based on primary production, depth, temperature, year, ice cover, latitude and catch composition. Units for the legend are tonnes km^{-2} .

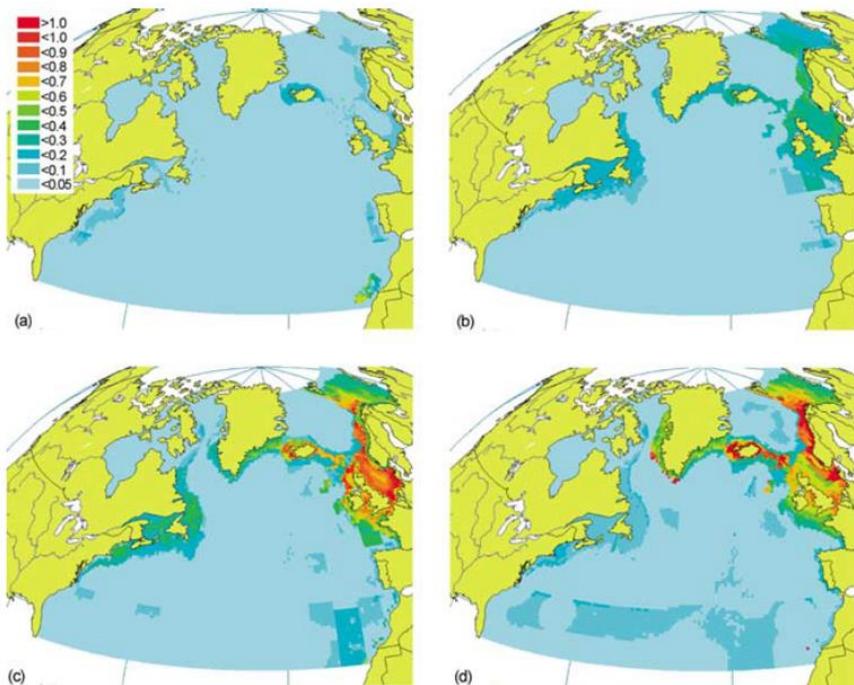


Figure 10 Estimated fishing intensity for high-trophic level fishes ($\text{TL} \geq 3.75$) in the North Atlantic region in (a) 1900 (b) 1950 (c) 1975 and (d) 1999. The fishing effort is derived from spatial estimates of biomasses (Fig. 7) and catches (Fig. 9). Units for the legend are year^{-1} .

Figure 5 : Corrélation entre la pression de pêche sur les espèces de haut niveau trophique (« Figure 10 » sur cette figure) et les distributions des biomasses de ces même espèces (« Figure 7 » sur cette figure) au cours du 20^{ème} siècles (a. 1900 ; b. 1950 ; c. 1975 ; d. 1999) (extrait de Christensen et al., 2003).

La fragilisation ou la perte de certains groupes fonctionnels, comme les poissons de hauts niveaux trophiques qui sont généralement des « top-prédateurs » (super-prédateurs), peuvent causer des perturbations trophiques et avoir des conséquences importantes dans le fonctionnement de leur écosystème (Myers and Worm, 2003; Folke et al., 2004). La surexploitation était telle entre 1950 et 2000 que près de 90% de la biomasse des super-prédateurs visés par la pêche a été perdue à l'échelle mondiale (Myers and Worm, 2003; Figure 6).

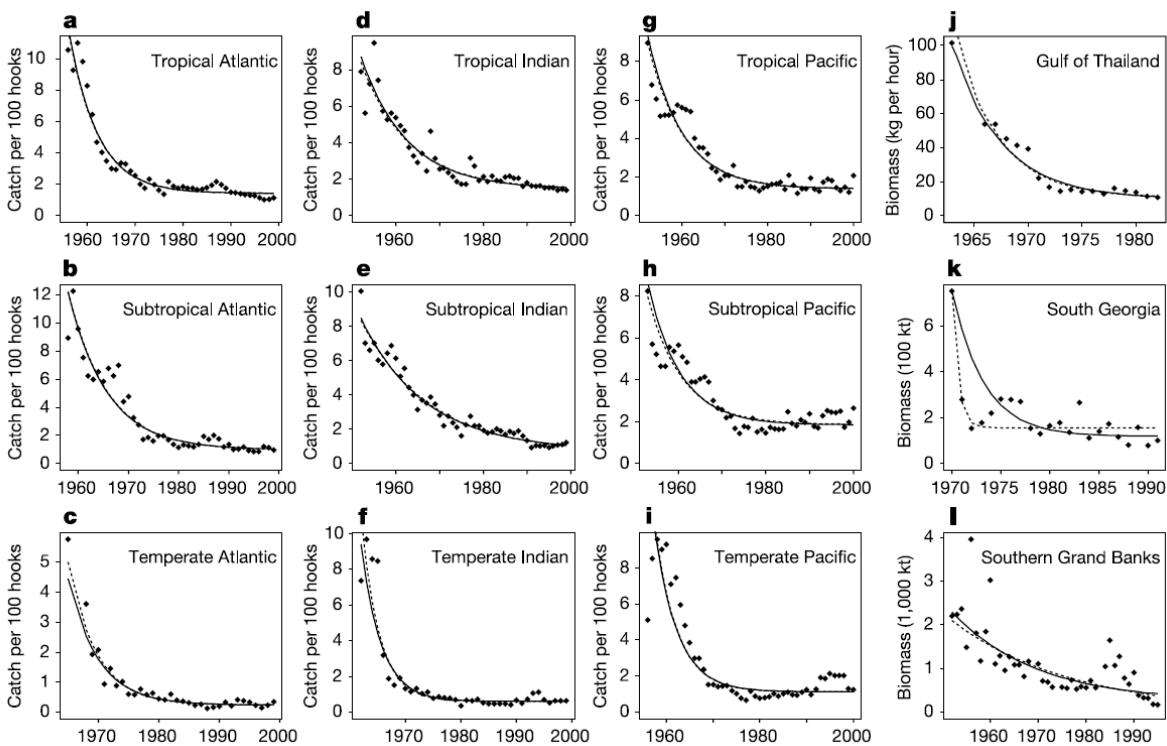


Figure 6 : Tendances des captures et des biomasses de poissons prédateurs dans de nombreuses régions du globe (a-l) soumises à la pêche industrielle entre les années 1950 et 2000 (extrait de Myers et Worm, 2003).

À l'échelle globale, les conséquences d'un tel changement sur la biodiversité et sur les écosystèmes restent encore méconnues sur le long terme (Coll et al., 2008; Ellingsen et al., 2015). Cependant, la surexploitation et l'effondrement de certains prédateurs de hauts niveaux trophiques sont déjà bien connus et documentés à des échelles plus locales avec les populations de morues (Frank et al., 2005) et de requins (Myers et al., 2007) et peuvent fournir quelques

éléments de réponse. Par exemple, la surexploitation et l'effondrement des populations de morues et de poissons benthiques dans l'Atlantique Nord, qui représentent le groupe fonctionnel des prédateurs benthiques, a provoqué la prolifération de leurs proies majoritaires à savoir des petits poissons planctivores et des crustacés comme les crabes et les crevettes (Myers and Worm, 2003; Frank et al., 2005). La suppression d'un maillon de la chaîne trophique a conduit à une modification profonde des communautés (Frank et al., 2011; Shackell et al., 2012) et notamment de la biodiversité des invertébrés benthiques (Quijón and Snelgrove, 2005). En parallèle, ces changements dans la chaîne trophique ont aussi conduit à modifier les rapports entre zoo- et phytoplancton pour finalement diminuer la quantité de Nitrate dans le milieu (Scheffer et al., 2005). Cet exemple illustre bien l'importance des relations trophiques et du contrôle « top-down » au sein des écosystèmes (Figure 7). Un simple changement dans un des maillons hauts ou intermédiaires de la chaîne trophique peut avoir des effets cascades difficilement prévisibles et non maitrisables une fois le processus enclenché et avoir des conséquences graves pour l'ensemble de l'écosystème.

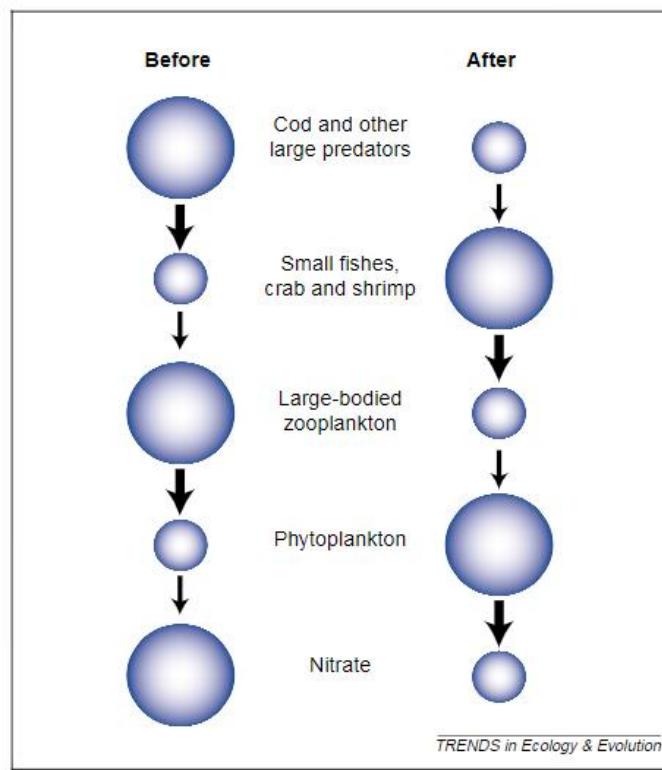


Figure 7 : Effet cascade de l'effondrement des stocks de gros prédateurs benthiques sur la chaîne trophique. La taille des sphères représente l'abondance relative de chaque niveau trophique et les flèches illustrent l'effet « top - down » (extrait de Scheffer et al., 2005).

Un autre exemple concernant l'importance des prédateurs et de la connectivité des espèces est celui de la diminution des requins dans les régions côtières de l'Atlantique Nord-Ouest entre 1970 et 2005 (Myers et al., 2007). Les abondances des 11 espèces de grands requins de cette région ont simultanément diminué au cours de cette période et ont provoqué des augmentations nettes de l'abondance de 12 de leurs 14 espèces de proies telles que les raies et les plus petits requins (Figure 8). L'augmentation, entre autres, de la mourine américaine ou rhinoptère, *Rhinoptera bonaus* (raie Rajiforme) et d'autres méso-prédateurs, qui s'alimentent principalement de bivalves, a eu pour conséquence l'augmentation de la prédation sur ces derniers et notamment sur l'espèce de pétoncle épibenthique *Argopecten irradians*. Cette pression de prédation est devenue si importante que la population de bivalves s'est effondrée ainsi que la pêche qui en dépendait et qui était en place depuis plus d'un siècle (Figure 8).

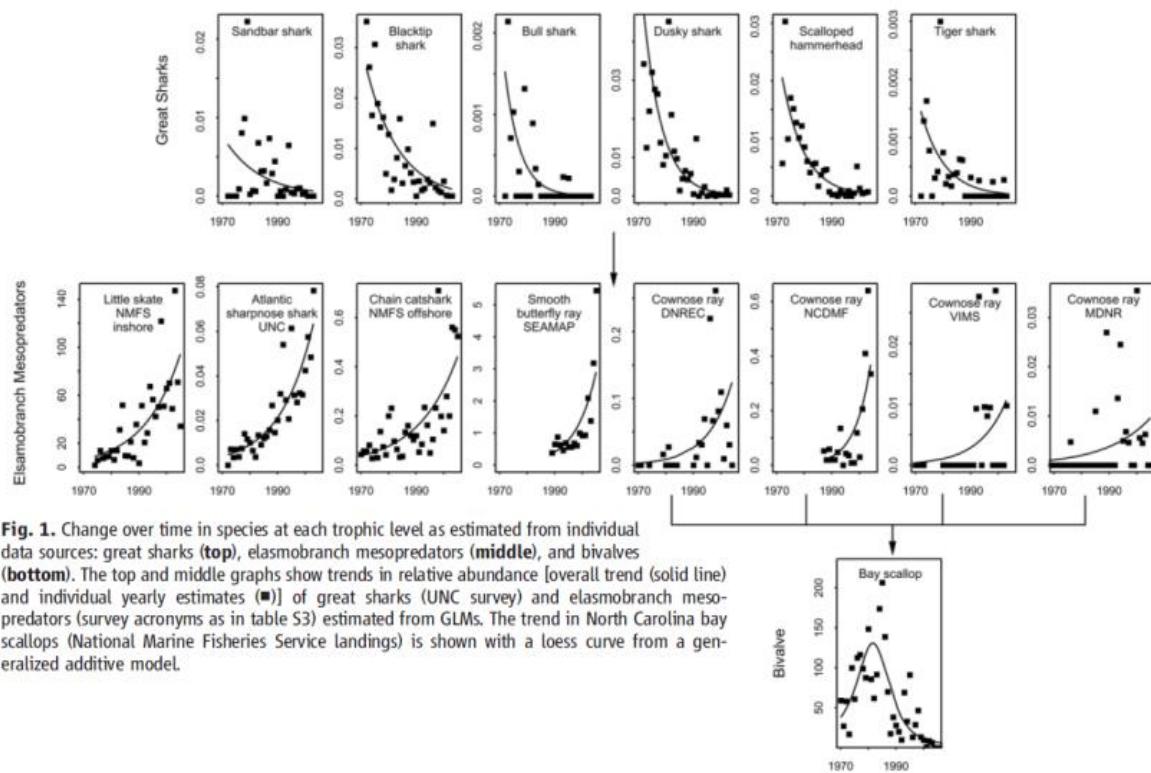


Fig. 1. Change over time in species at each trophic level as estimated from individual data sources: great sharks (**top**), elasmobranch mesopredators (**middle**), and bivalves (**bottom**). The top and middle graphs show trends in relative abundance [overall trend (solid line) and individual yearly estimates (■)] of great sharks (UNC survey) and elasmobranch mesopredators (survey acronyms as in table S3) estimated from GLMs. The trend in North Carolina bay scallops (National Marine Fisheries Service landings) is shown with a loess curve from a generalized additive model.

Figure 8 : Changements des abondances relatives de plusieurs espèces appartenant à différents niveaux trophiques. La première ligne représente les tendances d'abondances des grands requins, prédateurs des élastomanches représentés en deuxième ligne (raies et petits requins), parmi lesquels certaines espèces se nourrissent du pétoncle épibenthique *Argopecten irradians* en bas à droite (extrait de Myers et al., 2007).

Selon une hypothèse, cette cascade trophique pourrait même être étendue à l'appauvrissement des herbiers qui aurait pu également souffrir du déracinement dû à la prédatation sur les bivalves et donc de la perte d'habitats de nurserie essentiels pour les communautés de poissons (Myers et al., 2007). Ces exemples, illustrent l'importance du rôle des hauts maillons trophiques et les conséquences que peuvent avoir l'altération de certains groupes fonctionnels dans un écosystème. Les relations trophiques sont complexes, fragiles et bien souvent difficiles à appréhender tant que certains déséquilibres ne se sont pas manifestés. Avec les effets cascades au sein des réseaux trophiques, les effets indirects de la pêche sont potentiellement nombreux et cette liste n'est pas exhaustive. Par exemple, les rejets de pêche peuvent aussi bénéficier à des espèces nécrophages benthiques (Blanchard et al., 2004; Vergnon and Blanchard, 2006) ou à certaines populations d'oiseaux dont les effectifs peuvent être dépendants à la pression de pêche (Martinet and Blanchard, 2009) et là encore jouer sur les maillons de la chaîne trophique.

Parmi les impacts indirects de la pêche on peut aussi mentionner la pêche fantôme ou « ghost fishing » qui n'est pas négligeable et encore relativement peu documentée. Ce terme désigne les captures réalisées par des engins de pêche à l'abandon (Tschernij and Larsson, 2003). Ce sont très souvent des filets maillants dérivants qui constituent des pièges pour beaucoup d'espèces de crustacés, de poissons, d'oiseaux et aussi certaines espèces de tortues et de mammifères marins en danger d'extinction (NOAA, 2015; FAO, 2016; Stelfox et al., 2016). Selon le Programme des Nations Unies pour l'Environnement (UNEP) et l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (FAO) il y aurait près de 640 00 tonnes d'engins de pêche perdus ou laissés à l'abandon chaque année dans les océans et ils constituerait environ 10% des débris plastiques en mer (FAO, 2016). Il est difficile de quantifier les pertes écologiques et économiques de la pêche fantôme mais elles concernent certainement plusieurs centaines voire milliers d'espèces et probablement des millions d'euros de revenus potentiels.

Finalement, ce sont les propriétés globales des écosystèmes qui peuvent être touchées par la pêche et notamment leur diversité, leur productivité, leur stabilité, leur résistance et leur résilience aux perturbations (Hughes et al., 2005, 2007). Les écosystèmes sont naturellement variables et résilients, cependant la rapidité des changements observés à l'échelle globale depuis les années 1950 soulève des inquiétudes sur leur capacité à absorber ces variations sans être radicalement transformés de manière irréversible dans les prochaines décennies.

3. Dans un contexte de réchauffement global

3.1 Le réchauffement climatique

Les océans, qui ont un rôle majeur dans la régulation du climat mondial, ont subi de grandes variations ces dernières années (Bigg et al., 2003). Les changements climatiques ont provoqué un réchauffement de la température moyenne des océans (Figure 9 et Figure 10), une diminution de leur oxygénation et une augmentation de leur acidité due à l'accumulation de CO₂ (Figure 10). On observe également un affaiblissement des courants océaniques, l'augmentation du niveau des océans et de la fréquence des tempêtes (Gattuso et al., 2015; IPCC, 2019). Ces changements ont des impacts sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. De plus, certaines activités humaines comme la surpêche, la pollution, la destruction des habitats et les transports d'espèces invasives apportent d'autant plus de pression sur des écosystèmes déjà perturbés par les variations environnementales. Selon les différents scénarios climatiques proposés par le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC ou IPCC en anglais), certains de ces impacts vont augmenter progressivement alors que d'autres risquent de s'intensifier dangereusement et pourraient mener à des situations critiques et irréversibles pour l'état des écosystèmes marins d'ici quelques décennies seulement (Jones and Cheung, 2015; IPCC, 2019; Pershing et al., 2019).

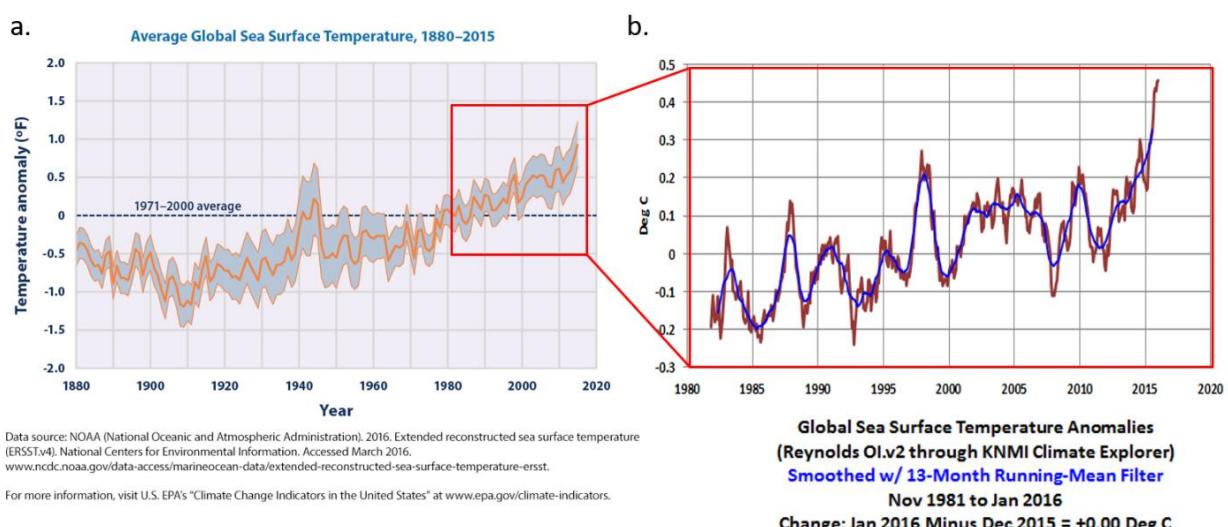


Figure 9 : Évolution de la température moyenne de surface des océans sur la période (a) 1880-2015 (extrait de <https://www.noaa.gov/> ; température indiquée en °F) et sur la période (b) 1980-2016 (extrait de <https://bobtisdale.wordpress.com/> ; température indiquée en °C).

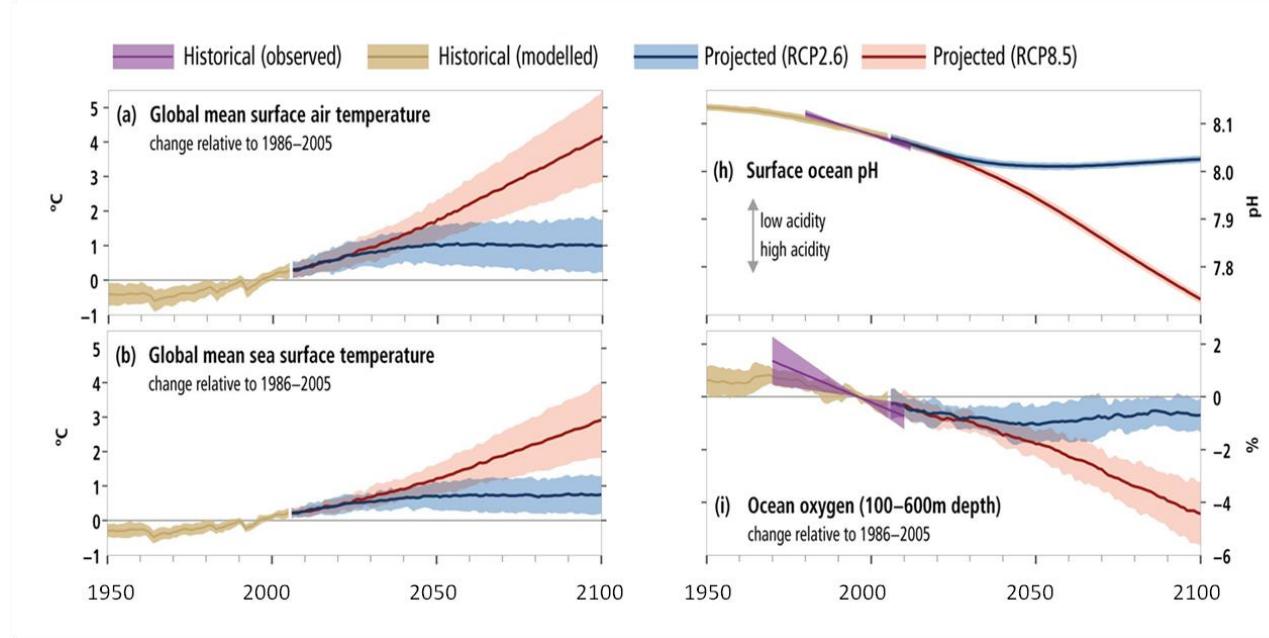


Figure 10 : Changements historiques observés et modélisés dans l'air et l'océan depuis 1950 et projections à 2100 sous les scénarios de basses (RCP2.6 en bleu) et hautes (RCP8.5 en rouge) émissions de gaz à effets de serre pour (a) la moyenne globale de la température de l'air à la surface de la Terre, (b) la moyenne globale de la température de l'eau à la surface des océans, (h) du pH à la surface des océans et (i) de l'oxygénéation des océans entre 100 et 600 m de profondeur. Les projections sont basées sur la moyenne des paramètres observés sur la période 1986-2005 (extrait de IPCC, 2019).

À l'échelle mondiale, l'océan va continuer de se réchauffer progressivement (Neukom et al., 2019) mais la rapidité et l'intensité de ce réchauffement sont des prévisions plus compliquées à fournir car beaucoup de facteurs variables voire imprévisibles rentrent en jeu (effets d'emballage, politiques environnementales, catastrophes environnementales...). Selon les projections, le réchauffement des eaux de surfaces le plus marqué concernera les régions tropicales et subtropicales de l'hémisphère Nord tandis que le réchauffement sera plus prononcé plus en profondeur dans l'océan Austral. Pour illustrer les différentes tendances que peut suivre le climat de la Terre au cours des prochaines décennies, le GIEC a proposé 4 scénarios différenciés par un forçage radiatif à l'horizon 2050 et 2100 (IPCC, 2019). Le plus optimiste, le RCP2.6 (Representative Concentration Pathway à $+2.6 \text{ W.m}^{-2}$ de forçage radiatif), a pour hypothèse la diminution des émissions de gaz à effet de serre au cours du 21^{ème} siècle. Les modèles de température du RCP2.6 estiment un réchauffement compris entre +0.3 et +1.3°C des eaux de surface entre 2081-2100 par rapport à la moyenne de la période 1986-2005. Le plus pessimiste des scénarios, le RCP8.5 (Representative Concentration Pathway à $+8.5 \text{ W.m}^{-2}$ de forçage radiatif), prévoit un réchauffement de +3.5 à +5.5°C des eaux de surface entre 2081-2100 par rapport à la moyenne de la période 1986-2005.

W.m^{-2} de forçage radiatif), annonce quant à lui un réchauffement compris entre +2 et +4°C des eaux de surfaces des océans (Figure 10).

3.2 Les conséquences écologiques, économiques et sociales des changements globaux

L'environnement joue un rôle majeur dans la répartition géographique des espèces et dans la limitation de leurs niches écologiques (Drake, 1990). De tels changements environnementaux vont conduire certaines espèces à migrer si les conditions ne sont plus optimales dans leurs habitats. Ces évènements peuvent mener à des régulations de populations, des extinctions locales si certaines espèces migrent vers d'autres latitudes voire même à des extinctions totales si elles ne parviennent ni à surmonter les nouvelles conditions environnementales ni à migrer (Ceballos et al., 2017). Depuis les années 1990, des études ont montré que les communautés de poissons avaient déjà réagi aux changements climatiques et notamment en réponse à l'augmentation de la température de l'eau (Cheung et al., 2013b). Avec le réchauffement des océans, les espèces ont tendance à migrer vers des eaux moins chaudes qui correspondent davantage à leur gamme d'affinités thermiques, c'est-à-dire qu'elles « remontent » de l'équateur vers les pôles (Figure 11). À l'échelle mondiale, la proportion des espèces subtropicales a déjà diminué sous les faibles latitudes alors que la proportion des espèces tropicales a augmenté aux tropiques et vers les pôles (Cheung et al., 2013b; Poloczanska et al., 2013). À des échelles plus régionales et locales, d'autres études ont montré une réorganisation et une tropicalisation des communautés de poissons avec une augmentation des abondances et des biomasses des espèces avec des affinités thermiques plus élevées (Blanchard and Vandermeirsch, 2005; Poulard and Blanchard, 2005; Cheung et al., 2012; Nakamura et al., 2013; Wernberg et al., 2013; Horta e Costa et al., 2014; Vergés et al., 2014; Flanagan et al., 2019; McLean et al., 2019c;). Dans le cas d'une trajectoire du climat qui se rapprocherait des scénarios les plus pessimistes on observera certainement des changements de plus en plus marqués dans la structure des communautés de poissons à toutes les latitudes (Figure 11).

Large benefits to marine fisheries of meeting the 1.5°C global warming target

William Cheung, Gabriel Reygondeau, & Thomas Frölicher, Science, 2016.

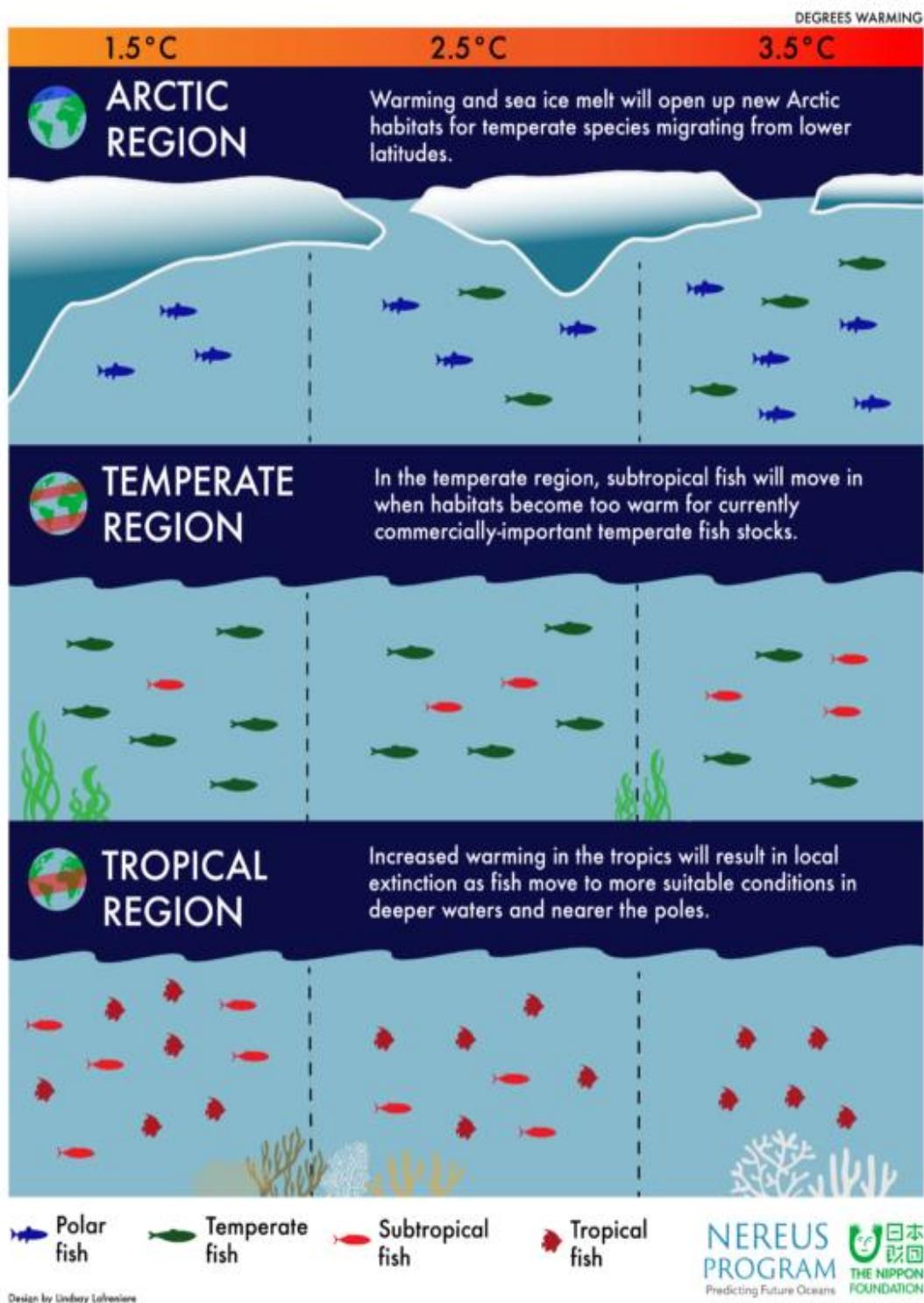


Figure 11 : Illustration schématique des populations de poissons sous différentes latitudes et de leur évolution potentielle selon les différents scénarios climatiques (Cheung et al., 2016a).

Dans un écosystème tempéré, les niches écologiques et trophiques laissées par les espèces qui migrent vers les plus hautes latitudes peuvent potentiellement être comblées par d'autres espèces qui auront migré pour les mêmes raisons depuis de plus basses latitudes. Ainsi, un comblement des niches écologiques et des maillons trophiques restés vacants peut potentiellement s'effectuer entre les régions, de l'équateur vers les pôles. De cette manière un écosystème peut perdre des espèces d'un côté mais aussi en récupérer de l'autre. Cependant, les espèces qui migrent depuis les eaux tropicales, de part et d'autre de l'équateur, ne pourront pas être remplacées par d'autres espèces car ces eaux sont déjà parmi les plus chaudes de la planète. Selon la capacité d'adaptation des espèces au réchauffement des eaux, les écosystèmes marins tropicaux sous les plus basses latitudes vont subir des migrations qui entraîneront probablement des pertes de diversité marquées au cours des prochaines décennies. Les écosystèmes marins tropicaux seront donc certainement plus sévèrement touchés par des changements dans la diversité et la structure des populations par rapport aux régions des plus hautes latitudes (Cheung et al., 2009; Worm et al., 2006).

En utilisant un modèle dynamique d'enveloppe bioclimatique, des travaux ont montré que d'ici 2050, de forts mouvements migratoires vont probablement se produire et provoquer des invasions d'espèces dans les régions sous les plus hautes latitudes et au contraire des extinctions locales voire totales dans les zones tropicales (Cheung et al., 2009). Les projections de ce modèle montrent que suite à ces mouvements certaines pêcheries situées dans les régions sous les hautes latitudes pourraient avoir des captures potentiellement plus importantes de 30 à 70% mais elles indiquent aussi des diminutions jusqu'à plus de 70% des captures dans certaines régions tropicales et notamment pour les pêcheries locales qui seront les plus durement touchées (Cheung et al., 2010, 2011, 2016b; Barange et al., 2014; Lam et al., 2016; Figure 12). Ces changements pourraient être encore plus marqués à l'horizon 2100 avec des diminutions des captures dans les régions tropicales encore plus fortes et qui pourraient s'étendre à des plus hautes latitudes vers les régions tempérées (Cheung, 2018; IPCC, 2019; Figure 13c). Ces variations simulées de captures maximales potentielles s'expliquent par l'augmentation de la production primaire (Figure 13 a) et par conséquent de la biomasse animale totale (Figure 13b) sous les plus hautes latitudes et notamment dans la région arctique qui sera probablement une zone de refuge pour de nombreuses espèces soumises au réchauffement global (Figure 13b et c).

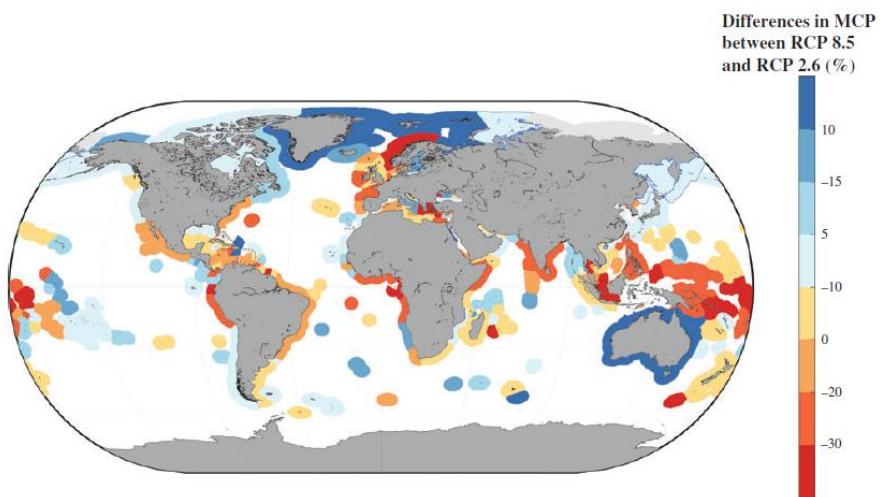


Figure 12 : Illustration des différences dans les projections des futures captures maximales potentielles (MCP) par zone économique exclusive entre le scénario climatique RCP8.5 et le scénario climatique RCP2.6 à l'horizon 2050 (extrait de Cheung, 2018).

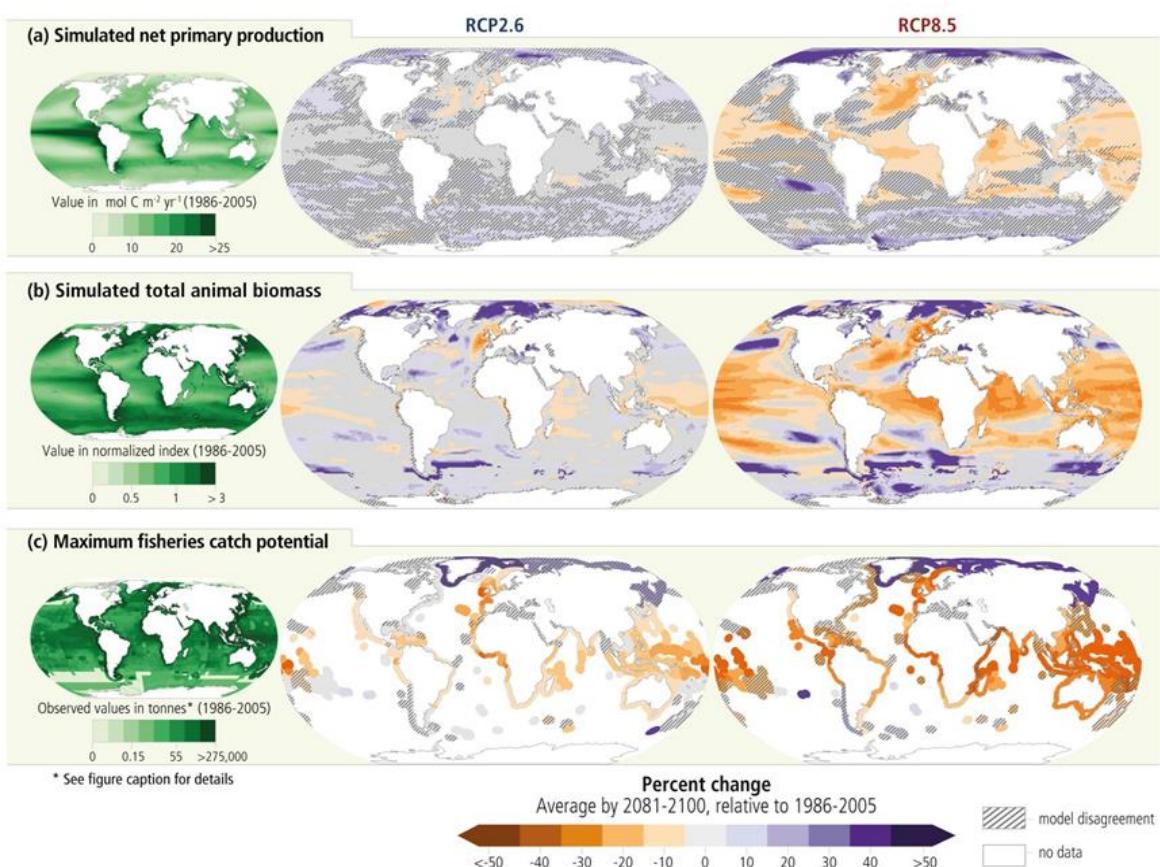


Figure 13 : Changements prévus dans les simulations de (a) la production primaire, (b) la biomasse animale totale et (c) des captures maximales potentielles en fonction des deux scénarios RCP2.6 et RCP8.5 à l'horizon 2100 (extrait de IPCC, 2019).

Les indicateurs utilisés pour décrire la structure en tailles des populations sont surtout utilisés dans le cadre de la gestion des stocks de poissons exploités par la pêche (Benoît and Rochet, 2003; Shin et al., 2005). Cependant, des données d'observations, ont montré des liens entre la structure en tailles des populations et les conditions environnementales (Queirós et al., 2018). Des études ont souligné le fait que le réchauffement des océans avait provoqué une diminution de la taille moyenne des individus de certaines espèces (Forster et al., 2012; Baudron et al., 2014; Audzijonyte et al., 2016). Ces observations auraient même tendance à s'accentuer dans le futur aussi bien pour les poissons que pour les mollusques dans plusieurs régions du monde (Shackell et al., 2010; Forster and Hirst, 2012). Il a notamment été montré que les espèces de petites tailles avec un cycle de vie court et des affinités thermiques élevées étaient favorisées dans les communautés de poissons de la mer du Nord (McLean et al., 2019c). Le processus physiologique derrière cette observation a été bien établi pour les ectothermes aquatiques (Dufresne et al., 2009; Cheung et al., 2013a). Étant donné que l'augmentation des températures diminue la capacité aérobie, les individus de petite taille ont moins de risque de manquer d'oxygène et sont donc favorisés (Portner and Knust, 2007; Forster et al., 2011; Pauly and Cheung, 2018). Avec le réchauffement et la désoxygénation des océans, Pauly et Cheung (2018) estiment que les poissons pourraient perdre 20 à 30% de leur taille pour chaque degré d'augmentation de la température de l'eau. Basés sur ces théories, Cheung et al., (2013a) ont montré que le poids de 600 espèces pourrait diminuer de 14 à 24% d'ici 2050 selon les différents scénarios de changement climatique.

De tels changements dans la structure des communautés de poissons affectent le fonctionnement des écosystèmes et par conséquent aussi les services écosystémiques qu'ils fournissent (Sumaila et al., 2011, 2016; Cheung and Sumaila, 2015). Une des conséquences directes des changements climatiques est la diminution de la productivité de la pêche qui menace l'économie du secteur et la sécurité alimentaire de certains pays, particulièrement pour les pêcheries locales des régions tropicales (Cheung et al., 2016a, 2016b; Lam et al., 2016). Les pêcheries mondiales pourraient perdre approximativement 10 milliards de dollars par an d'ici 2050 si la tendance du changement reste inchangée (FAO, 2018). Les augmentations potentielles des captures dans les régions sous les hautes latitudes (Figure 13c) ne se traduiraient pas forcément par une augmentation des revenus de pêche à cause de l'augmentation des poissons de petites tailles, de faible valeur économique sur le marché régional et de la diminution des espèces ciblées par les navires opérant dans ces eaux.

Quel que soit la future tendance des changements climatiques, de nombreuses études témoignent en faveur de grandes variations à venir dans le secteur de la pêche dès 2050 et de la nécessité de s'adapter face aux nouvelles conditions (Cheung et al., 2009; Sumaila et al., 2011; ; FAO, 2018). L'activité de pêche à l'échelle mondiale est mise en péril en grande partie à cause de la surexploitation mais elle est aussi de plus en plus menacée par les changements climatiques et notamment l'altération de la température et de la biogéochimie des océans. Ces changements vont affecter la diversité, la structure, la qualité et la productivité des écosystèmes. Des liens étroits existent entre les composantes biophysiques des océans et les différents niveaux qui s'organisent, des organismes exploités à l'économie des pêcheries, qui eux même sont interconnectés (Figure 14). Les conséquences écologiques vont inévitablement entraîner des conséquences socio-économiques qui auront des impacts sur la qualité de notre environnement et de notre bien être en particulier dans les pays en développement. Il est certainement intéressant de développer des évaluations intégrées à travers les différentes disciplines qui structurent les pêcheries mondiales. Il faut pour cela identifier les effets cumulés du changement climatique et de la pêche sur chaque niveau d'organisation (Figure 14) et comprendre le plus précisément possible leurs liens pour garantir une meilleure gestion de la filière pêche.

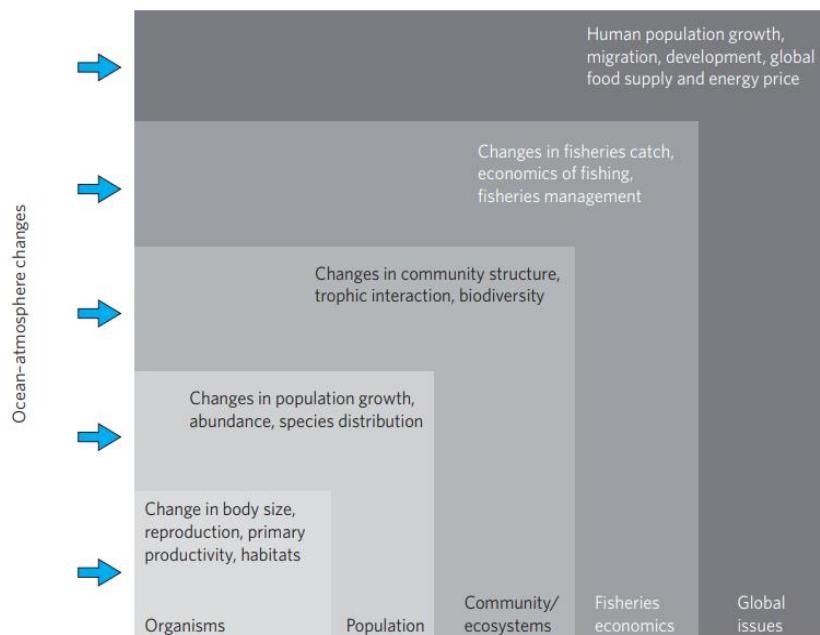


Figure 14 : Diagramme schématique illustrant les impacts biologiques et socio-économique du changement climatique à différents niveaux : de l'individus des espèces exploitées à la société humaine (extrait de Sumaila et al., 2011).

4. Les effets conjugués de la pêche et du changement climatique

Les pressions exercées sur les écosystèmes peuvent s'accumuler et interagir entre elles pour générer des effets antagonistes, additifs ou synergiques (Sala and Knowlton, 2006; Crain et al., 2008). Des effets additifs vont avoir des impacts qui s'additionnent. L'accumulation d'effets antagonistes va provoquer des impacts de plus faibles magnitudes que l'addition des effets isolés (Darling and Côté, 2008). Enfin, des effets synergiques vont s'accumuler de manière à produire des impacts plus importants que l'addition des effets isolés. Les effets qui entrent en synergie sont particulièrement dangereux pour l'équilibre des écosystèmes qui sont soumis à de fortes pressions et ainsi rendus encore plus vulnérables (Folke et al., 2004).

Les effets de la pêche d'une part (2.2 et 2.3) et ceux du réchauffement des océans d'autre part (3.2) ont largement été décrit dans les communautés de poissons (Fu et al., 2015; Shackell et al., 2012). En revanche, leurs effets cumulés et notamment leurs interactions sont moins documentés (Perry et al., 2010; Auber et al., 2015). Les réponses des populations aux pressions environnementales varient en fonction de leurs caractéristiques (traits d'histoire de vie, densité dépendance, diversité structurelle et fonctionnelle). Or, il a été montré que la pêche affectait ces caractéristiques (2.2 et 2.3; Petchey et al., 1997; Begg et al., 1999; Lundberg et al., 2000). Par conséquent, la pêche peut altérer la structure de certaines populations de poissons et ainsi altérer la nature de leur réponse aux variations environnementales. Par exemple, la pêche peut induire une diminution de la biodiversité qui peut provoquer une diminution de la résistance et de la résilience des écosystèmes face aux variations climatiques (Tittensor et al., 2006; Worm et al., 2006). Les changements d'état de certains écosystèmes comme par exemple celui de la morue dans l'Atlantique Nord sont de plus en plus décrits comme la conséquence de pressions anthropiques ou d'origine anthropique accumulées comme l'exploitation des ressources, la pollution et les changements climatiques (Thrush et al., 2009; 2014).

Les travaux qui ont tenté d'évaluer les effets cumulés de la pêche et des changements climatiques considèrent généralement que les perturbations sont additives voire synergiques (Finney, 2000; Halpern et al., 2008; Kirby et al., 2009; Link et al., 2010; Henderson et al., 2011; Miller et al., 2011; Canales et al., 2015). Pour garantir une gestion des pêcheries soutenables, il est important de connaître les effets cumulés des facteurs d'impacts mais il est aussi crucial de pouvoir les distinguer pour mieux les encadrer individuellement et prévoir leurs futurs impacts. Cependant, il est relativement compliqué de différencier de façon certaine les effets distincts de deux pressions avec des impacts similaires puisque leurs effets ont tendance à se confondre

(Darling et al., 2010). Comme il a été illustré précédemment, la pêche et le changement climatique tendent tous deux à diminuer la diversité des communautés et induisent également une homogénéisation des phénotypes en favorisant les espèces de petites tailles avec des faibles niveaux trophiques (Jennings et al., 1999; Pauly and Cheung, 2018; McLean et al., 2019b). Par conséquent, dans certains cas il est difficile d'attribuer telle ou telle part des changements observés à l'un ou l'autre des facteurs. De plus, la plupart des études qui analysent les effets multiples des perturbations sur les écosystèmes marins le font à l'échelle de l'espèce (Crain et al., 2008). Or, les effets cumulés des perturbations sur les écosystèmes ne dépendent pas uniquement des réponses à l'échelle spécifique mais aussi des interactions interspécifiques et de la structure des écosystèmes (Crain et al., 2008; Planque et al., 2010; Figure 15). Dans les conditions environnementales et d'exploitation actuelles, il y a un besoin croissant de mieux comprendre comment la pêche et le climat interagissent à l'échelle des communautés et des écosystèmes (Fu et al., 2018). Dans la continuité des objectifs définis pour des pêches durables lors du Sommet Mondial pour le Développement Durable de Johannesburg en 2002, il est nécessaire de connaître plus précisément les effets à la fois cumulés et distincts de ces deux facteurs d'impact pour avoir une meilleure gestion des pêches et des écosystèmes à l'avenir. É

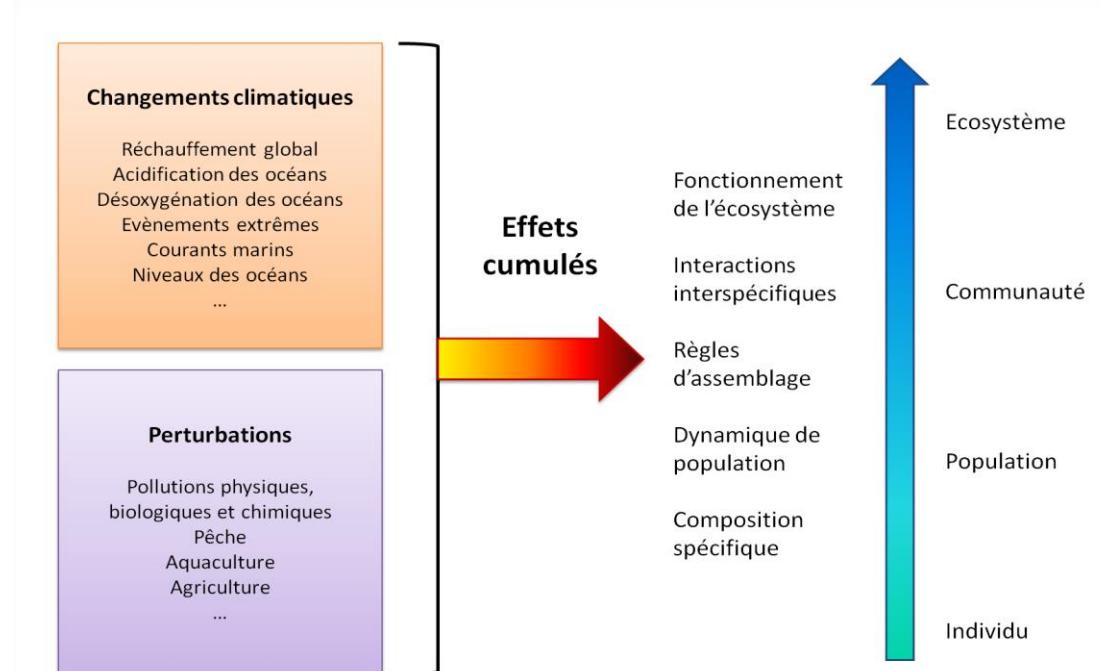


Figure 15 : Représentation conceptuelle des effets cumulés des changements climatiques et des perturbations d'origine anthropique (reproduit depuis Cabral et al., 2019).

5. Les facteurs structurants des communautés

L'exploitation des ressources naturelles et les changements climatiques récents sont des pressions d'origine anthropique qui modifient la structure des communautés et des écosystèmes. En revanche, d'autres forces structurantes, aussi appelées règles d'assemblage, agissent en amont dans l'assemblage des espèces qui cohabitent. Comprendre les patrons de biodiversité et leur distribution à travers les échelles d'espace et de temps est une des grandes problématiques de l'écologie des communautés.

Les travaux qui se sont penchés sur ces questions ont abouti à l'établissement de 2 grandes théories : la théorie neutre et la théorie des niches. La première considère que les espèces sont équivalentes et que les processus aléatoires démographiques et de migrations sont à l'origine des patrons de biodiversité observés (Hubbell, 2001). Plus simplement, cette théorie admet qu'aucune grande règle ne régit l'assemblage des espèces et que les écosystèmes sont avant tout le résultat du hasard (Chave, 2004; Rosindell et al., 2011). À l'inverse, la théorie des niches considère que des facteurs structurants régissent l'assemblage des espèces et que les patrons de biodiversité répondent à des règles d'assemblage qui peuvent être identifiées (MacArthur and Levins, 1967; Diamond, 1975). Ces processus sont encadrés par les paramètres biotiques et abiotiques qui jouent des rôles clés dans la structuration des peuplements. Des études montrent que ces deux théories peuvent s'exprimer et s'exercer simultanément à différentes échelles et ne sont pas incompatibles au sein d'un même écosystème (Gravel et al., 2006; Whittaker et al., 2001). L'écologie des communautés est une discipline relativement récente, notamment concernant ces questions, et beaucoup de points restent encore à éclaircir. L'importance relative de chaque hypothèse est encore une question d'actualité. En considérant la théorie des niches, deux grands processus sont responsables de la structuration des communautés : l'environnement et les relations interspécifiques (Mouillot, 2007; Mouillot et al., 2007). D'un côté, le filtre environnemental agit comme un tamis sur un pool d'espèces qui n'autorise qu'un certain spectre d'espèces de survivre (Keddy, 1992). De l'autre côté, les interactions interspécifiques mettent en compétition les espèces qui partagent leur niche trophique et écologique et les espèces avec un avantage sélectif sont favorisées (MacArthur and Levins, 1967; Cachera et al., 2017).

Quel que soit l'influence relative des différentes théories et processus en jeu, l'identification et la description de ces mécanismes constituent des connaissances importantes

dans le souci de la gestion des stocks de poissons exploités et de la préservation des écosystèmes. La pêche et les changements climatiques altèrent la structure des écosystèmes et aussi potentiellement ces grands mécanismes qui régissent la biodiversité. L'identification et la compréhension des processus qui structurent les assemblages d'espèces est certainement une des clés pour mieux appréhender l'évolution des écosystèmes au cours du temps.

6. Une approche écosystémique pour une gestion des pêches durable

Les pêcheries commerciales non durables sont à l'origine des effets néfastes constatés dans de nombreux écosystèmes marins exploités et sont les principales menaces pour les stocks mondiaux de poissons et leurs écosystèmes (Martins et al., 2012). Ces pêches utilisent généralement des méthodes invasives (destruction des habitats et/ou manque de sélectivité) et se basent sur des TAC (Totaux Admissibles de Captures) et des quotas dont la légitimité est remise en cause depuis quelques années. Les différents « seuils limites » autorisés (RMD, TAC, quotas ...) pour les pêcheries sont calculés chaque année pour chaque espèce (voire tous les deux ans pour les stocks d'eaux profondes) en prenant en compte seulement l'état du stock de l'espèce ciblée. Cette gestion des pêches est dite mono-spécifique car elle ne considère que la dynamique et les différents paramètres de l'espèce concernée. La gestion mono-spécifique et traditionnelle des pêches repose sur les modèles halieutiques représentant la dynamique d'une population exploitée (recrutement, croissance et mortalité). De tels modèles permettent de définir le RMD pour la population exploitée. Cependant, ce RMD peut s'avérer ne plus être valide pour plusieurs raisons. La première est la fluctuation du recrutement d'une année à l'autre qui peut être la conséquence de modifications des conditions environnementales ou des déséquilibres dans les interactions trophiques. Ensuite, le RMD peut également ne pas être compatible avec la viabilité des populations non ciblées par la pêche mais capturées malgré tout, c'est-à-dire les prises accessoires. Le RMD peut aussi de ne pas être en accord avec la viabilité des espèces non capturées mais qui subissent malgré tout l'impact provoqué sur les espèces capturées *via* leurs interactions trophiques. Le RMD peut ne pas être compatible non plus avec la préservation des habitats et leur destruction dont les espèces dépendent directement. La gestion mono-spécifique des pêches montre ses limites dans le contexte actuel de surpêche et des changements climatiques globaux (Mackinson et al., 2018).

L'approche écosystémique des pêches propose une gestion plus intégrée et raisonnée des ressources exploitées en prenant en compte non seulement l'état du ou des stocks exploité(s) mais aussi celui des autres espèces associées. Elle a aussi pour ambition de considérer autant de connaissances possibles autour de l'écosystème exploité et de son fonctionnement pour préserver les relations interspécifiques et leur équilibre. C'est une notion apparue dans le Code de conduite pour une pêche responsable, publié en 1995 par la FAO (FAO, 1995). C'est un engagement qui a été repris dans de nombreux traités internationaux et que les responsables des pêches doivent en principe mettre légalement en œuvre. L'approche écosystémique suggère de passer d'un rendement maximal pour une pêcherie exploitant une ou plusieurs espèces à un rendement viable écologiquement, pour assurer la durabilité des ressources naturelles, mais aussi viable économiquement et socialement pour garantir une activité pérenne de la pêche en prenant en compte un maximum de paramètres (Figure 16).

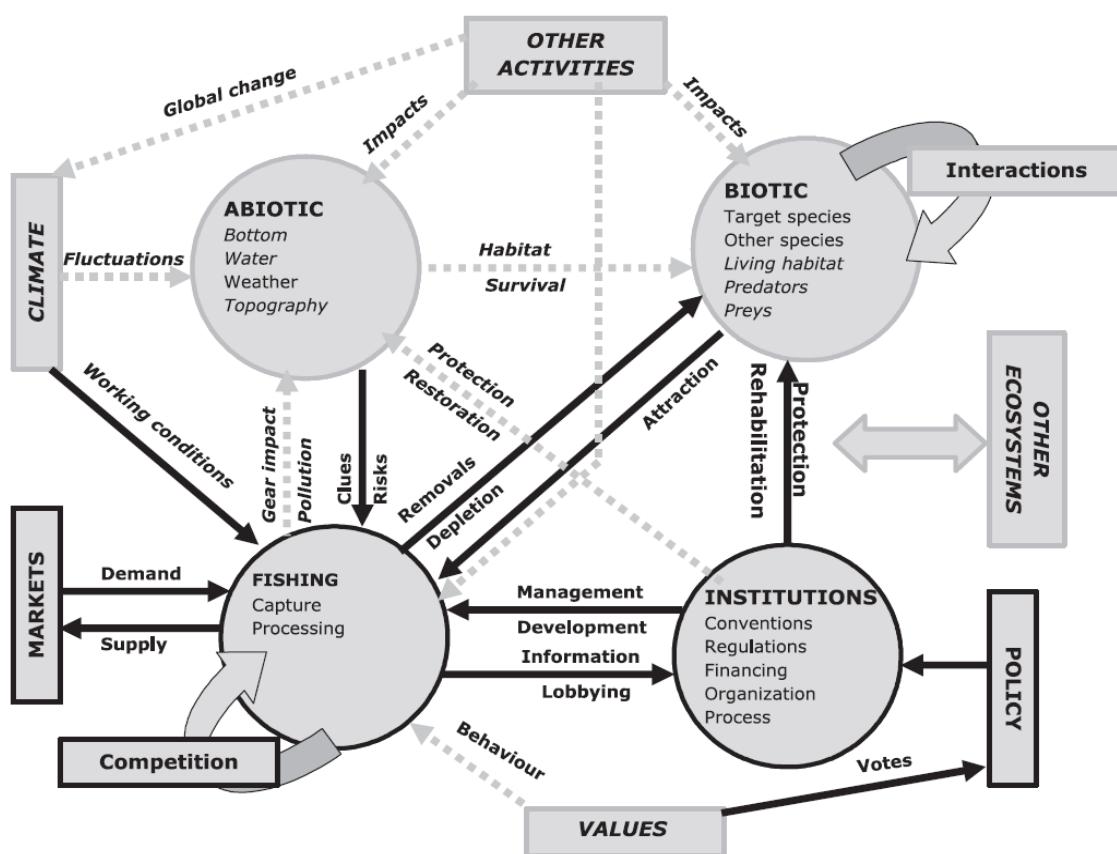


Figure 16 : Schéma des différentes composantes de l'approche écosystémique des pêches et de leurs interactions. Les éléments en noir et en gras spécifient l'approche mono-spécifique de la gestion des pêches et les éléments en gris et en italique représentent les conditions nécessaires pour une gestion écosystémique (extrait de Garcia et Cochrane, 2005).

La définition large d'un « système » peut être résumée comme étant « un ensemble d'éléments en interaction dynamique » (définition proposée par Jacques Lesoume en 1976). En d'autres termes, un (éco)système ne peut pas être réduit à la simple somme de ses parties (les espèces) sans en considérer les interactions entre elles (relations interspécifiques) et leur propre environnement (les habitats). Pour une gestion durable, il faut donc prendre en compte non seulement l'état de la population ciblée mais aussi veiller à respecter l'équilibre des interactions interspécifiques nécessaire au maintien du bon équilibre de l'écosystème dans le temps. Les espèces d'un écosystème, exploitées ou non, sont en interactions directes ou indirectes entre elles et les stocks ne devraient pas être gérés de manière indépendante. De nombreux travaux, notamment ceux sur les réseaux trophiques (Frank et al., 2005; Frank et al., 2011; Lindegren et al., 2011), ont montré que les dynamiques de populations des espèces sont interdépendantes au sein d'un écosystème d'où la nécessité de se tourner vers une gestion des pêches plus focalisée sur les relations qui entretiennent les espèces entre elles afin de garantir l'équilibre de cet ensemble.

La possibilité que les pêcheries aient des effets majeurs à l'échelle de l'écosystème, et que celui-ci devrait être considéré dans la gestion des pêches, avait déjà été exprimé par certains écologues marins dès la fin des années 1980 (Sherman and Alexander, 1986 ; Sherman et al., 1991, 1993). Au vu de la dynamique actuelle des stocks de poissons et de l'état écologique des écosystèmes marins à l'échelle globale, il y a une reconnaissance croissante des scientifiques et des gestionnaires depuis les années 1990 de la nécessité d'appliquer une gestion écosystémique des pêches (Garcia and Cochrane, 2005). Ce type de gestion devrait s'imposer progressivement mais est encore loin d'être opérationnel en 2020. Malgré tout, des travaux récents montrent des signes de transition encourageants vers une approche des pêches plus intégrée (Levin et al., 2009; Fulton et al., 2011; Fogarty, 2014). Bien que des travaux existent déjà pour assurer cette transition, il est essentiel de mieux comprendre en amont les impacts directs et indirects de la pêche. Dans un contexte de changements globaux, il est aussi crucial d'identifier précisément les effets du réchauffement climatique. À l'avenir, il semble nécessaire de tendre vers des pêcheries soutenables afin de garantir une exploitation durable aux générations futures. Cependant, cela ne peut se réaliser que dans la mesure où elles assurent une rentabilité économique sous peine de pénaliser la filière pêche qui souffre déjà de ses propres impacts sur les ressources. Il faut donc définir des gammes et/ou des niveaux seuils d'exploitation permettant de concilier à la fois un équilibre écosystémique et une rentabilité économique tout en intégrant le facteur climatique.

7. Une diminution de la pression de pêche pour une reconstitution des communautés et des écosystèmes

Pour avancer dans le sens d'une exploitation durable des ressources halieutiques, des moyens réglementaires et des outils de gestions ont été développé à travers le monde comme les parcs, les réserves ou les sanctuaires marins. Quel que soit leur nom, ces aires marines protégées sont soumises à une réglementation stricte notamment concernant la pêche. Suivant les États et les zones concernées, la pêche peut être encadrée et soumise à des limites de captures voire totalement interdite (« no-take area ») dans les réserves intégrales (Edgar et al., 2014). Ces dispositifs ont déjà montré leur efficacité pour reconstruire des populations de poissons et pour augmenter la biodiversité et la stabilité des écosystèmes dans divers habitats (McClanahan et al., 2008; Eklöf et al., 2009; Lester et al., 2009; Bates et al., 2014). Leur efficacité locale en terme de réserves de biodiversité a largement été démontrée (Halpern, 2003; Lester et al., 2009; Fraschetti et al., 2013; Edgar et al., 2014). Cependant, ces résultats s'appliquent à des zones relativement restreintes spatialement par rapport à l'étendue des écosystèmes auxquels elles appartiennent et leur intérêt régional pour les ressources exploitées par la pêche sont limités (Stewart et al., 2009; Gaines et al., 2010; Harrison et al., 2012; Carter et al., 2017). Pour être plus efficace dans le développement de la gestion écosystémique, en plus bien sûr de la multiplication des réserves marines, il serait intéressant de ne pas limiter la reconstitution des écosystèmes à des zones délimitées et de mettre en place des mesures qui puissent permettre à des écosystèmes exploités entiers de pouvoir se reconstituer par eux même sans que cela ne dépende uniquement de l'influence des aires marines protégées des alentours. Pour cela, il serait nécessaire d'étendre les initiatives de protection prises aux échelles locales avec les parcs marins à des échelles supérieures. La création de réserves et de parcs marins est certes importante et primordiale pour établir des sanctuaires de biodiversité mais dans l'ambition d'une gestion écosystémique il est nécessaire d'agir à de plus grandes échelles sur les écosystèmes entiers et pas seulement sur de simples zones. Les effets positifs des parcs marins peuvent certainement être élargis à des échelles régionales en encadrant l'activité de pêche (pression, engins, période...) tout en respectant les enjeux économiques et sociaux dont elle dépend.

De nombreuses études ont souligné la capacité de résilience des écosystèmes suite à la suppression ou la diminution d'une pression perturbatrice (Mc Clanahan et al., 2008 ; Lester et

al., 2009 ; Bates et al., 2014). Tant qu'ils ne changent pas d'état ou de régime (« regime shift »), les écosystèmes sont capables de revenir à un état non pas initial mais au moins stable relativement vite (Auber et al., 2015). Les exemples de reconstitutions et de restructurations des populations et des écosystèmes sont des témoins encourageants pour étendre les initiatives de protection à de plus grandes échelles. À part des décisions d'urgence comme la mise en place de moratoires, il n'existe pas pour le moment d'aménagements pérennes à la hauteur régionalement en faveur du bon maintien des communautés de poissons exploitées.

Dans ce travail, nous faisons l'hypothèse qu'une diminution raisonnée de la pression de pêche à une échelle régionale pourrait être bénéfique pour une grande partie de l'écosystème marin de la zone concernée. Nous l'avons illustré précédemment avec les conséquences directes de la pêche : plus une ressource est exploitée plus elle va tendre à diminuer et à changer dans sa structure. Le corollaire est que moins une ressource est perturbée plus elle se régénère et se rééquilibre vers un état stable en faveur d'une exploitation durable. Les exemples des réserves marines nous le confirment à des échelles locales mais nous manquons encore d'informations sur l'évolution progressive des reconstitutions de communautés à de plus grandes échelles pour pouvoir appliquer cela directement à des pêcheries dans la démarche de la gestion écosystémique. Nous proposons d'apporter des éléments de réponse à cette hypothèse dans ce travail de thèse en nous appuyant sur l'analyse du cas particulier de la pêcherie crevettière de Guyane et de son impact sur la biodiversité associée.

8. Présentation de la zone étudiée

La Guyane est un département français d'outre-mer situé sur la côte Nord de l'Amérique du Sud, frontalier avec le Brésil au sud et à l'est, et avec le Suriname à l'ouest (4.5° - 6.5° N, 51.5° - 54° W ; Figure 17).



Figure 17 : Localisation de la Guyane (French Guiana : Guyane ; Sur. : Suriname ; Bra. : Brésil)

Ce territoire possède un plateau continental d'environ $50\ 000\ km^2$ qui s'étend au large d'un trait de côte de 320 km. Les littoraux du nord du Brésil jusqu'au Venezuela sont très influencés par les effluents d'eaux douces et turbides des fleuves amazoniens et plus particulièrement par le panache de l'Amazon, dont l'embouchure est située à 400 km au sud de la Guyane, et qui est transporté d'est en ouest par le courant nord brésilien et son extension, le courant de Guyane (Cadee, 1975; Smith and Demaster, 1996). Cette influence se traduit par la

présence d'un couloir de bancs de vase tout le long de la côte guyanaise couverte à plus de 80% de mangroves (Artigas et al., 2003). Seules quelques portions rocheuses et sableuses notamment à Cayenne, Kourou et Awala-Yalimapo permettent un accès dégagé au littoral. La Guyane bénéficie d'une Zone Économique Exclusive (ZEE) d'environ 121 000 km². Les eaux côtières de Guyane sont considérées comme très productives avec une production primaire estimée à plus de 300 g C.m⁻².an⁻¹. Les ressources halieutiques sont abondantes et la diversité ichthyologique est estimée entre 400 et 500 espèces. Dans cette zone géographique, le climat équatorial est fortement influencé par des variations saisonnières causées par la zone de convergence intertropicale (aussi appelé le pot-au-noir) qui amène des fortes pluies et défini le climat régional (Hu et al., 2004). La saison des pluies se répartie plus ou moins entre janvier et juin et la saison sèche entre juillet et décembre (Amatali 1993).

9. Les pêcheries guyanaises

La pêche est le troisième secteur économique de la Guyane (Diop, 2016; Diop et al., 2018). Elle représente près du tiers des recettes totales d'exportation de marchandises du département hors activités spatiales (IEDOM, 2018). La filière pêche génère 800 emplois directs et près de 2400 emplois indirects. Elle a une place importante dans l'économie du département mais demeure fragile. Elle est insuffisamment structurée, sa flotte est ancienne et vétuste et les infrastructures de débarquement sont inappropriées.

Trois ressources halieutiques sont principalement collectées en Guyane : le poisson blanc, le vivaneau et la crevette. Elles sont respectivement exploitées par trois types de pêche : la pêche côtière, la pêche au vivaneau et la pêche crevettière. La pêcherie côtière est réalisée par plusieurs types d'embarcations artisanales, généralement en bois et regroupées en 4 catégories : la pirogue, le canot créole, le canot créole amélioré et la tapouille (Figures 1 à 4 des Annexes). C'est une pêche pratiquée sur des zones à moins de 30 mètres de profondeur avec des méthodes de pêche rudimentaires (filets maillants dérivants ou calés) et avec des moyens et des capacités de stockage limités qui permettent des sorties en mer de 1 à 10 jours maximum. Sur la période 2006-2018 cette pêcherie a eu une dynamique relativement stable (Figure 18). En 2019, elle comptait environ 130 navires qui débarquaient en moyenne une trentaine d'espèces de poissons différentes. La seconde pêcherie, considérée comme industrielle, est la

pêche au vivaneau à la ligne réalisée par des bateaux et des équipages vénézuéliens (Figures 5 et 6 des Annexes) sur de zones entre 40 et 120 mètres de profondeur. Les moyens de conservation et de stockage permettent à ces navires de sortir en mer entre 7 et 11 jours. Ces bateaux ont l'obligation de débarquer au moins 75% de leur production en Guyane qui est représentée en majorité par des vivaneaux rouges et des vivaneaux rayés. Depuis le début des années 1990, une quarantaine de bateaux possèdent une licence de pêche européenne. À l'image de la pêche côtière, la pêche au vivaneau est relativement constante sur la période 1985-2018 (Figure 18). Enfin, la troisième pêcherie de Guyane, elle aussi considérée comme industrielle, est la pêche crevettière. Elle est réalisée par des chalutiers de type floridien à l'aide de chaluts disposés sur des tangons de chaque côté du navire (Figures 7 et 8 des Annexes). Les crevettiers pêchent entre 30 et 80 mètres de profondeurs ce qui correspond approximativement à des zones situées entre une vingtaine et une centaine de kilomètres du trait de côte. Grâce à des grandes capacités de stockages en chambre froide, ces bateaux peuvent partir en mer durant 2 à 4 semaines selon les captures. Contrairement aux deux pêches décrites ci-dessus, la pêche crevettière guyanaise a eu la particularité de connaître un déclin très marqué depuis le milieu des années 1980 et va constituer le sujet principal de notre étude (Figure 18).

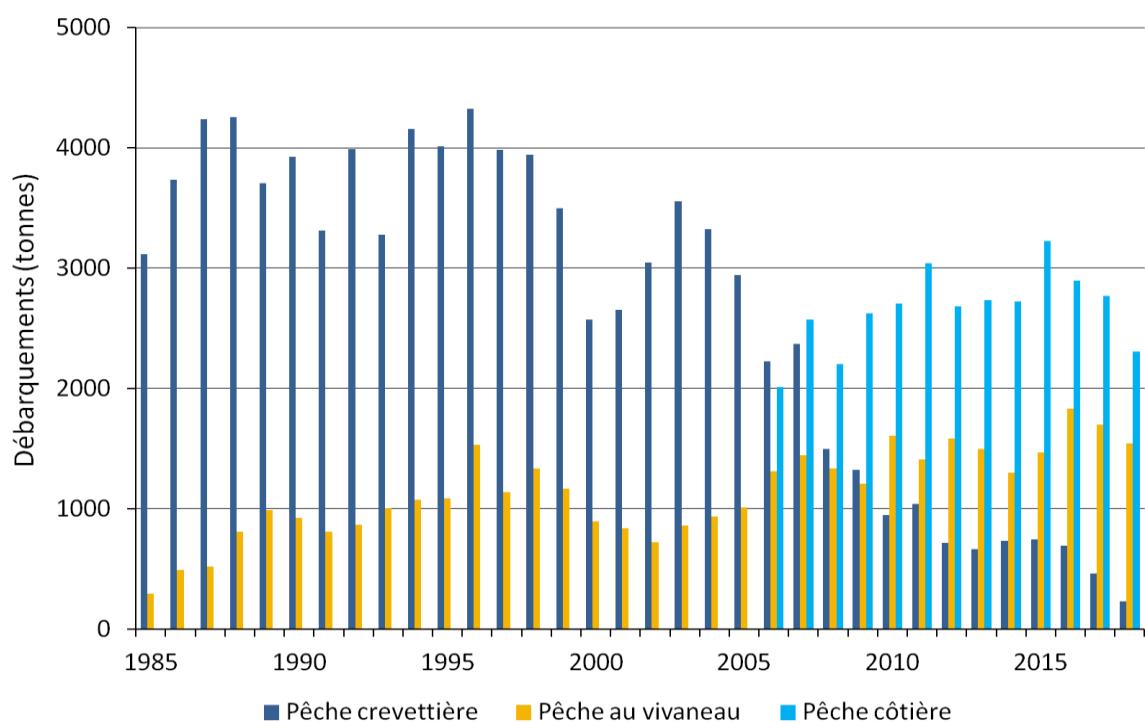


Figure 18 : Évolution des différentes pêches pratiquées en Guyane entre 1985 et 2018.

10. Le cas de la pêche crevettière en Guyane

La pêche à la crevette en Guyane est réalisée par le chalutage de fond. Cette méthode consiste à faire descendre un chalut sur le fond marin et à le trainer durant plusieurs heures afin de collecter les espèces qui vivent à l'interface entre le substrat et la colonne d'eau, c'est-à-dire là où se trouvent principalement les crevettes (Figures 7 à 12 des Annexes). Cette technique de pêche est considérée comme étant certainement la plus impactante sur les écosystèmes et est très critiquée depuis de nombreuses années pour plusieurs raisons (Chuenpagdee et al., 2003). Premièrement, c'est une technique de pêche non sélective. C'est-à-dire que contrairement à la pêche à la ligne où chaque prise est ciblée (du moins unique), la pêche au chalut génère un très grand nombre de prises accessoires. En Guyane, la pêche crevettière peut générer plus de 90% de prises accessoires qui sont en grande majorité des poissons (Vendeville and Baudrier, 2006; Chaboud and Thébaud, 2009). C'est-à-dire que 9 kg de poissons sont pêchés « accidentellement » et rejetés morts à la mer pour seulement 1 kg de crevettes récolté. Ensuite, le chalutage est une technique de pêche qui détruit les fonds marins et les habitats benthiques qui se trouvent sur son passage. De nombreuses études ont mis en avant le caractère destructeur de cette technique de pêche pour les habitats benthiques et la diversité associée (Chuenpagdee et al., 2003). Les panneaux métalliques, qui pèsent près de 200 kg chacun (Figure 8 des Annexes), sont placés devant le chalut en mouvement afin remettre en suspension les espèces benthiques et démersales qui sont ensuite prises au piège dans le chalut. Ces panneaux suivis du filet tendu détruisent sur leur passage la plupart des structures complexes du fond et creusent également des tranchées dans les substrats plus meubles. Autrement dit, la pêche au chalut est une technique de pêche très impactante pour les écosystèmes et doit nécessiter une attention particulière.

En Guyane, la pêche à la crevette a commencé dans les années 1960 avec des navires essentiellement américains et quelques navires japonais qui ciblaient principalement deux espèces : les crevettes Pink et Brown, respectivement *Penaeus subtilis* (Pérez Farfante, 1967) et *Penaeus brasiliensis* Latreille, 1817. La mise en place de la ZEE des 200 milles en 1977 a eu des conséquences importantes sur la pêcherie car le plateau continental de Guyane et ses ressources sont passées sous le contrôle de la France. Au cours des années 1980, on assiste progressivement à la « francisation » de la flotte qui avait pour but de promouvoir le développement des crevettiers français au dépend des navires étrangers (Chaboud and Thébaud,

2009). L'opération fut un succès car en 10 ans la flottille de crevettiers étrangers fut totalement remplacée par des navires français. Malheureusement, alors qu'elle prospérait depuis ses débuts, la pêche crevettière a connu un déclin à partir du milieu des années 1980 (Figure 19, Tableau 1). En 1986, la flotte comptait 112 navires pour un effort de pêche supérieur à 23 000 jours en mer sur l'année. En 2018, on ne comptait plus que 13 navires disposant d'une licence (dont entre 5 et 10 en activité permanente) pour environ 1 200 jours en mer sur l'année. On pourrait qualifier cette évolution d'un quasi-effondrement de la pêcherie. Depuis le début du déclin de la pression de pêche crevettière, le nombre maximal de licences autorisées a toujours été supérieur au nombre de licences réellement attribuées et le quota de pêche n'a jamais été atteint. Ni les quotas imposés, ni le nombre de licences n'ont été des facteurs limitant dans l'évolution de cette pêcherie. Depuis les années 1980, l'effort de pêche, les débarquements et le stock de crevettes n'ont cessé de diminuer. On observe d'abord une diminution du nombre de navires et de l'effort entre 1985 et le début des années 1990 puis ces variables restent relativement stables au cours des années 1990 jusqu'à une nouvelle diminution qui commence au début des années 2000 et qui reste progressive jusqu'en 2018 (Figure 19, Tableau 1).

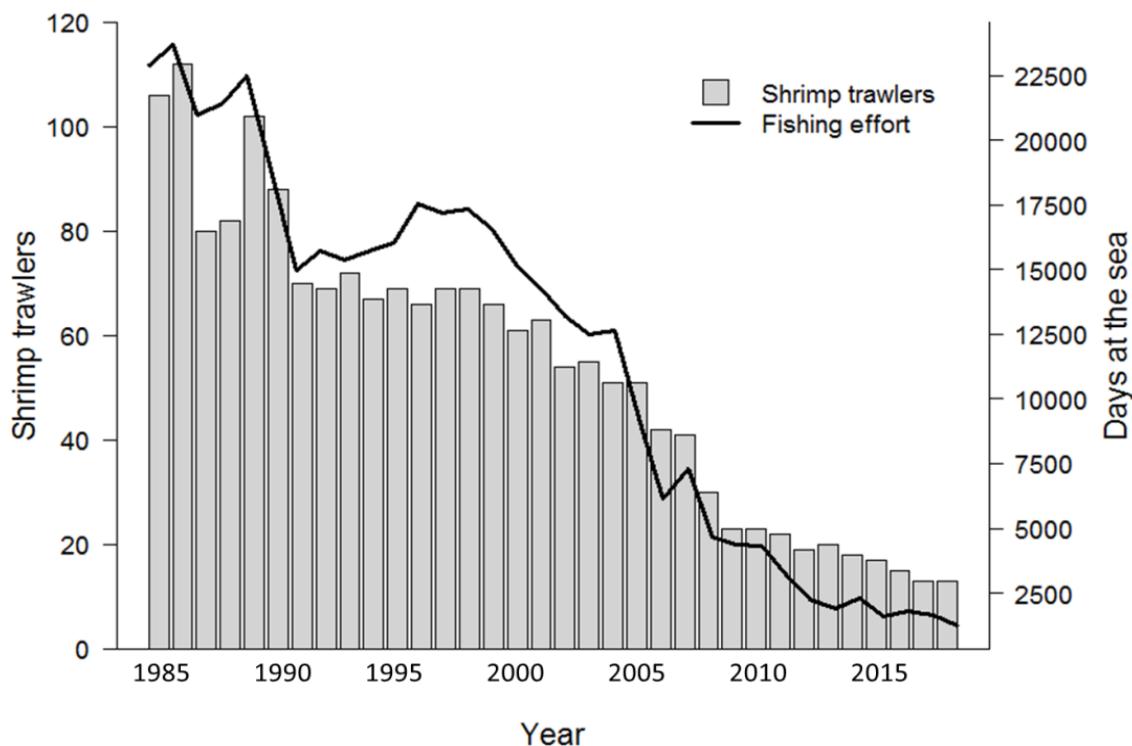


Figure 19 : Évolution du nombre de crevettiers (histogrammes gris) et de l'effort de pêche (jours en mer, courbe noire) par année entre 1985 et 2018.

Tableau 1 : Données brutes du nombre de crevettiers et de l'effort de pêche par année entre 1985 et 2018.

Année	Nombre de bateaux	Effort de pêche (jours en mer par année)
1985	106	22 892
1986	112	23 667
1987	80	20 946
1988	82	21 430
1989	102	22 494
1990	88	18 854
1991	70	14 973
1992	69	15 714
1993	72	15 391
1994	67	15 730
1995	69	16 048
1996	66	17 550
1997	69	17 197
1998	69	17 337
1999	66	16 581
2000	61	15 205
2001	63	14 281
2002	54	13 187
2003	55	12 504
2004	51	12 625
2005	51	9 266
2006	42	6 141
2007	41	7 284
2008	30	4 689
2009	23	4 390
2010	23	4 344
2011	22	3 225
2012	19	2 238
2013	20	1 890
2014	18	2 327
2015	17	1 612
2016	15	1 814
2017	13	1 658
2018	13	1 248

Une telle évolution peut être expliquée par plusieurs facteurs presque simultanés entre les années 1990 et le début des années 2000. Le premier facteur est écologique et est tout simplement la diminution de la production de crevettes. Le recrutement, c'est-à-dire le succès reproductif, a montré une nette diminution à partir de 1999 (Blanchard, 2014). Les raisons précises restent encore à identifier plus précisément mais des explications possibles pourraient mettre en cause les changements de certains facteurs environnementaux et notamment l'augmentation de la température de l'eau ou encore la baisse des vents de surface induisant les courants favorables pour emmener les larves dans les zones de nurseries (Diop et al., 2018a). Ensuite, d'un point de vue économique, le principal facteur est l'évolution du marché international de la crevette depuis le milieu des années 1990 qui tend à être dominé par les crevettes issues de l'aquaculture en pleine progression. En 2006, l'aquaculture représente 80% des apports mondiaux en crevettes pénépidées. La progression de l'aquaculture provoque des changements conséquents sur les pêcheries de crevettes sauvages tropicales qui faisaient déjà face à une stagnation des débarquements. De plus, les augmentations du cours du pétrole et des coûts du gasoil à cette même période touchent les bénéfices de la pêche crevettière déjà en diminution. Tous ces facteurs cumulés sur une période de temps relativement courte ont contribué au déclin de la filière.

Dans le contexte de l'effondrement de la pêche crevettière guyanaise, on peut se demander quels peuvent être les effets d'une telle diminution de la pression de pêche exercée sur les communautés de poissons qui subissent une forte mortalité en tant que captures accessoires.

11. Les objectifs de ce travail de thèse

Les Objectifs du Développement Durable (ODD) ont été définis par les États membres de l'Organisation des Nations Unies en 2015 pour soutenir les actions qui visent à diminuer la pauvreté des populations humaines, renforcer la protection de la planète et garantir la prospérité pour tous. Ces 17 objectifs rassemblent 169 cibles à atteindre d'ici 2030 (Figure 20). Pour des raisons de communications ils sont souvent regroupés dans cinq grands groupes qui forment les « 5P » : Peuple, Prospérité, Planète, Paix et Partenariats. Parmi ces 17 objectifs, le numéro 14 correspond à la protection de la vie aquatique et aussi au cadre dans lequel s'insère ce travail de thèse.



Figure 20 : Représentation schématique des 17 Objectifs du Développement Durable (ODD).

L’objectif 14 vise à soutenir une gestion prudente des ressources aquatiques et notamment des populations de poissons soumis aux impacts de la pêche et des changements globaux. Plusieurs cibles de cet axe s’accordent pour « gérer et protéger durablement les écosystèmes marins et côtiers, notamment en renforçant leur résilience, afin d’éviter les graves conséquences de leur dégradation et prendre des mesures en faveur de leur restauration pour rétablir la santé et la productivité des océans » (cibles 14.2). Pour cela il est nécessaire de « réglementer efficacement la pêche, mettre un terme à la surpêche, à la pêche illicite, non déclarée et non réglementée et aux pratiques de pêche destructrices et exécuter des plans de gestion fondés sur des données scientifiques, l’objectif étant de rétablir les stocks de poissons le plus rapidement possible, au moins à des niveaux permettant d’obtenir un rendement constant maximal compte tenu des caractéristiques biologiques » (cibles 14.4). Les résultats de ce travail de thèse tentent d’apporter des éléments de réponses pour contribuer à la réussite de ces objectifs.

Pour appliquer une gestion pérenne et efficace sur un écosystème il est nécessaire de mieux comprendre la complexité de son fonctionnement en aval. Connaissant l’importance des facteurs structurant les communautés et la biodiversité dans l’évolution des écosystèmes, la première étape de ce travail est de décrire les mécanismes et les facteurs dominants qui rentrent en jeu dans la structuration des peuplements de poissons au large de la Guyane dans l'espace et dans le temps. Nous allons d'abord décrire ces mécanismes, aussi appelés règles d'assemblages, à des échelles locales et régionales (Chapitre II) puis dans le temps sur une période de 24 ans (Chapitre IV). Ces résultats vont nous permettre de mieux comprendre comment s'organisent les peuplements de poissons aux échelles définies : à savoir s'ils se structurent davantage par rapport à la pression qu'exerce l'environnement sur eux ou davantage par rapport à la compétition qu'exercent les espèces entre elles.

Le second objectif de ce travail est de décrire les changements observés depuis le début des années 1990 dans la structure et la diversité des communautés en réponse aux changements importants observés de la pression de pêche et des conditions environnementales (Chapitre III). L’analyse de ces réponses peut constituer une base utile pour des réflexions autour de la future gestion des pêcheries en Guyane et d’ailleurs. Ces résultats pourront également servir d’éléments pour la restauration de la diversité associée à d’autres pêcheries tropicales susceptibles de répondre aux mêmes caractéristiques. Comprendre comment la diminution de la pression de pêche impacte la diversité structurelle et fonctionnelle des communautés est essentiel pour anticiper et encadrer une meilleure gestion des écosystèmes. L’examen spatio-temporel des changements dans les communautés de poissons sous de nouvelles conditions climatiques peuvent renseigner des problématiques cruciales dans le cadre des futures politiques de gestion des pêcheries notamment dans les régions tropicales (Holmlund and Hammer, 1999; Worm et al., 2006; Frainer et al., 2017; Givan et al., 2018). Les résultats basés sur des travaux d’observations comme ceux-ci apportent aussi des éléments robustes pour la compréhension de la dynamique des communautés et permettent d’améliorer les modèles prédictifs (Suding et al., 2008; Auber et al., 2015; Dencker et al., 2017; Beukhof et al., 2019). Ils peuvent servir de paramètres empiriques dans des modèles mécanistiques qui tenteraient de projeter des scénarios mêlant effort de pêche et forçage climatique (Hiddink et al., 2008; van Denderen et al., 2013; Figure 21).

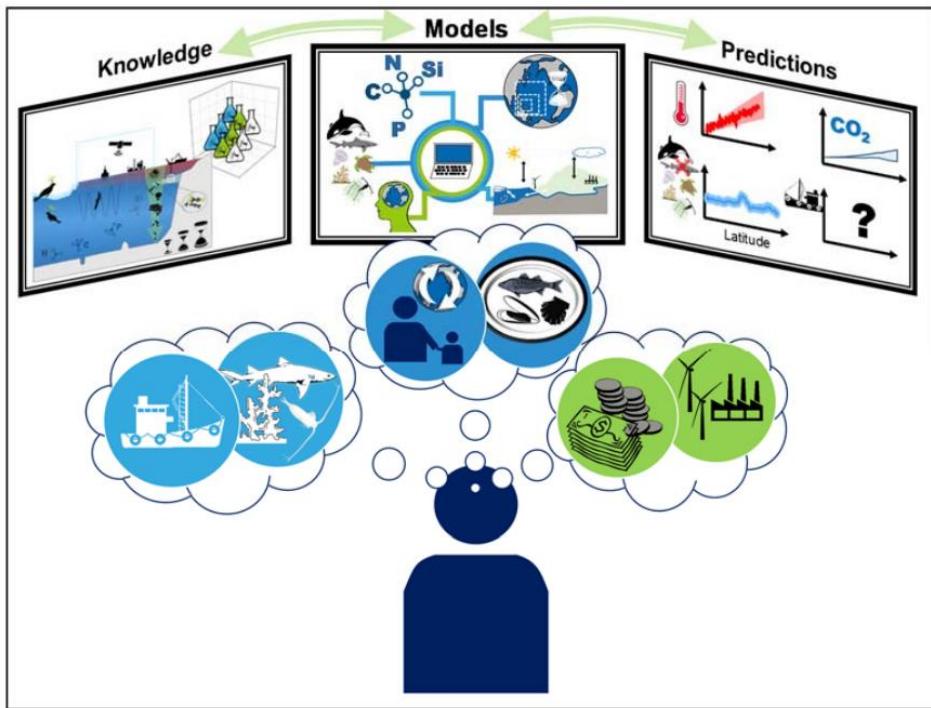


Figure 21 : Infographie représentant les différentes démarches à mettre en place dans le cadre d'une gestion intégrée et durable des écosystèmes marins en partant des connaissances empiriques jusqu'aux prédictions, en passant par la mise en place de modèles. Dans ce travail de thèse, nous nous situons au premier maillon de ce réseau (à gauche) en tentant d'apporter des connaissances sur les réponses des communautés de poissons à la pression de pêche et au réchauffement des eaux à l'échelle de la Guyane, pour éventuellement alimenter des modèles ou apporter des pistes de gestions pour d'autres pêcheries comparables (extrait de Hofmann et al., 2016).

12. Présentation des campagnes d'échantillonnage et des bases de données

Pour décrire cela, nous nous sommes appuyés sur une base de données issue de pêches scientifiques regroupant 8 campagnes en mer sur une période de 24 ans. Les campagnes d'échantillonnage ont été réalisées sur trois programmes de recherche. Le programme RESUBGUY avec deux campagnes en 1993 et 1994, le programme CHALOUE avec trois campagnes en 2006, 2007 et 2009 et enfin les programmes STUDY 1 et 2 avec trois campagnes en 2014, 2016 et 2017. Chacune de ces campagnes a été réalisée pendant la saison

sèche entre les mois d'octobre et de novembre¹. Les campagnes ont été réalisées avec des crevettiers professionnels affrétés par des armateurs guyanais. Les échantillonnages étaient réalisés par des traits de chalut avec un seul des deux chaluts du bateau et étaient standardisés sur une durée de 30 minutes pour limiter l'impact et les captures. Les stations d'échantillonnage ont été définies aléatoirement (Échantillonnage Aléatoire Simple) sur toute la bande littorale de la Guyane entre 15 et 60 mètres de profondeur (Figure 22). Une fois le trait de chalut terminé et ramené à bord, les espèces étaient triées, identifiées au plus haut rang taxonomique possible à savoir l'espèce, puis les individus étaient comptés et pesés par taxon.

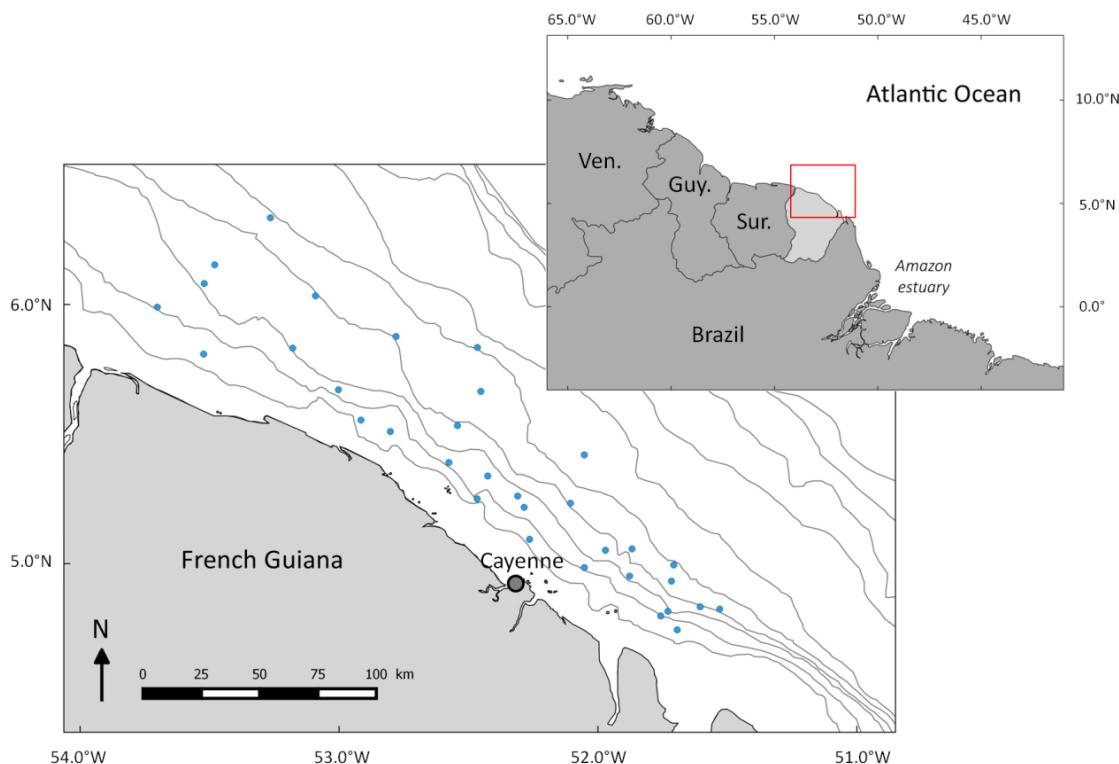


Figure 22 : Localisation de la zone d'étude et des 33 stations d'échantillonnage (les isobathes sont représentés tous les 10 mètres). Ven. : Venezuela, Guy. : Guyana, Sur. : Suriname.

Dans le cadre de ce travail de thèse les conditions locales en Guyane peuvent permettre de différencier plus aisément la part relative de la diminution progressive de la pêche et du réchauffement des eaux car leurs tendances respectives ont théoriquement des effets opposés

¹ Ayant commencé mon contrat doctoral en octobre 2016, j'ai pu participer aux campagnes du programme STUDY 2 de 2016 et 2017.

sur les communautés de poissons. D'après la littérature citées une diminution de la pression de pêche entraîne une restructuration des populations d'espèces ciblées et de l'écosystème qui se traduit notamment par une augmentation de la diversité locale, des tailles moyennes et du niveau trophique moyen de la communauté. Au contraire, le réchauffement des eaux dans les régions tropicales entraîne des pertes de diversité, une diminution des tailles moyenne des individus et des espèces et par conséquent une diminution du niveau trophique moyen. Ce cas d'étude est donc une bonne opportunité pour tenter de décrire plus précisément les effets conjoints de ces deux facteurs d'impact et tenter de les distinguer afin d'apporter des informations utiles pour soutenir et encourager l'approche écosystémique des pêches.

Chapitre II

Published in Marine Ecology Progress Series 630: 183–195 (2019)

Functional richness and turnover patterns reveal assembly rules structuring marine fish communities on the continental shelf of French Guiana

Vincent Vallée¹, Maria Ching Villanueva² and Fabian Blanchard¹

¹ IFREMER, UMR 3456 LEEISA, CNRS, Université de Guyane, IFREMER, Centre de Recherche de Montabo, 275 route de Montabo, BP 50477, 97300 Cayenne, French Guiana

² IFREMER, Laboratoire de Biologie Halieutique, STH, Z.I. Pointe du Diable BP70, Plouzané, France

ABSTRACT: The presence and coexistence of species in a community depend on their abilities to survive and to maintain their fitness in a given environment. Determining how assembly processes structure communities across scales, also called ‘assembly rules’, is still a subject of debate. These mechanisms are related to biotic and abiotic factors. At local scales, they are represented by 2 main assumptions: the limiting similarity hypothesis (interspecific competition) and the niche or environmental filtering hypothesis. At regional scales, dispersal limitation and environmental filtering are assumed to be the 2 main processes explaining the community assembly patterns. We tested these hypotheses using the trait-based approach and functional relationships between species in fish communities from the continental shelf of French Guiana. This study was based on 2 scientific surveys conducted in November 2016 and 2017 at 33 stations by bottom trawling. At the local scale, i.e. a single haul, co-existing species tended to be more functionally closely related than what would be expected randomly, indicating a dominant influence of environmental filters over interspecific competition. These observations revealed assemblages composed of species showing similar ecological functions and, thus, high functional redundancies. At the regional scale, i.e. the study area, comparisons between pairs of stations showed that species replacements (taxonomic turnover) between local assemblages corresponded to random variations while functional profile replacements

(functional turnover) tended to be higher than random expectations. Results suggest that abiotic characteristics of habitats have a stronger effect on fish community assembly at local and regional scales than biotic interactions.

KEY WORDS: Community assembly · Environmental filtering · Tropical fish · Functional diversity · Traits · α -diversity · β -diversity · French Guiana

1. INTRODUCTION

Understanding the distribution and the composition of biodiversity in ecosystems is a great challenge in community ecology (Sutherland et al. 2013). One of the most fundamental issues is to explain how biological communities are assembled and what controls biodiversity patterns across scales (Mouillot et al. 2013c). Changes in species distribution are still a crucial question in biological community studies. Knowing what controls biodiversity patterns and how local assemblages are structured from species' regional pools remains an outstanding issue that has generated more than a century of debates among ecologists (Clements 1916, Gleason 1926, MacArthur & Levins 1967, Pacala & Tilman 1994, Hubbell 2001, Lortie et al. 2004, Cadotte & Tucker 2017). These debates have led to the establishment of 2 main ecological theories: the spatial-based neutral theory and the niche-based deterministic process theory. The former considers that demographic stochasticity and migration processes are the major processes structuring observed biodiversity patterns (Hubbell 2001), whereas the latter assumes that biotic and abiotic parameters play key roles in generating differences and controlling intra- and interspecific interaction strengths, and hence, act as assembly rules that govern species assemblages (MacArthur & Levins 1967, Diamond 1975). From a neutral theory perspective, the coexistence of species is possible assuming a constant species flow into the community, whereas a niche-based theory would assume that it is controlled by the strength of species' niche overlap. Both processes can co-occur in a system at different scales in various ways as extremities of a continuum and have been widely used to explain community assembly patterns (Whittaker et al. 2001, Gravel et al. 2006). The relative importance of each hypothesis in controlling community dynamics in a system remains complex to test, and as we lack information on species dispersal capabilities, we will focus more on niche processes in our study.

The most striking and well-established biodiversity pattern is probably the latitudinal gradient observed at the global scale that describes the decrease in α and β -diversity with increasing latitude from the equator to the poles (Rohde 1992, Willig et al. 2003, Kraft et al. 2011). However, at finer scales, these processes are more complex to describe. At the local scale, the presence of species in an ecosystem depends on their capacities to survive and, thus, to maintain their fitness in their own ecological niche (Drake 1990). Species' co-existence in a given environment could be regulated by both abiotic filters and biotic interactions acting simultaneously (Mouillot et al. 2007). On the one hand, abiotic control, also known as the 'niche or environmental filtering' hypothesis, acts as a sieve on the presence of certain combinations of functional traits and allows only a certain spectrum of species to survive. This hypothesis assumes that co-existing species are likely to share most similar ecological and functional characteristics, as they respond to the same environmental filters (Keddy 1992, Viole et al. 2007). Thus, in the case of a dominant abiotic control, the functional diversity will be relatively low and assemblages will be composed of functionally closely related species, thereby increasing functional redundancy, i.e. the number of different species that exhibit similar ecological functions (Walker 1992, Guillemot et al. 2011). On the other hand, biotic control, also called the 'limiting similarity' hypothesis, considers that interspecific competition prevents the co-existence of species with similar ecological niches (MacArthur & Levins 1967). As competition is greater between species sharing many ecological and functional characteristics, a dominant biotic control will result in a community with the most dissimilar and complementary species and will be functionally diverse (Mouillot et al. 2007). Therefore, the stronger the competition between species, the higher is the functional diversity and the co-existence of complementary species. Inversely, the stronger the environmental filtering, the lower is the functional diversity and the higher is the co-existence of functionally redundant species. At the regional scale, environmental filtering and dispersal limitation are assumed to be the 2 dominant processes explaining community assembly patterns (Nekola & White 1999, Kraft et al. 2011, Myers et al. 2013). By using the theoretical framework proposed by Cilleros et al. (2016), the relative influences of these structuring processes can be described by the study of β -diversity patterns and more precisely by the correlation between taxonomic and functional turnovers between pairs of species assemblages.

Functional diversity has already been used to reveal assembly processes structuring fish communities at local scales (Mouillot et al. 2007) and at regional scales (Mouillot et al. 2007, Pecuchet et al. 2016, Cilleros et al. 2016) but never at both scales in the same study. Functional

diversity represents the range of species' ecological strategies (Violle et al. 2007) and, thus, the niche availability in habitats (Mouillot et al. 2013a). Here we used a trait-based approach which provides information regarding ecological processes inferred from any measurable morphological, physiological and phenological trait that affects individual performance, e.g. growth, reproduction and survival (Violle et al. 2007, Mouchet et al. 2010). Fish functional traits have already revealed ecological mechanisms underlying community structure with the use of null models (Mason et al. 2007, 2008). Currently, functional diversity is probably the best means with which to understand biological community structure and functioning.

The present work aims to describe the relative influences of the main processes structuring tropical fish communities from the French Guiana shelf at both local and regional scales to better understand their community structure. The continental shelf of French Guiana has undergone important variations in its habitats and exploitation over the last 3 decades. The shrimp fishery began to decrease in the mid-1980s, while the mean sea surface temperature of its coastal waters has increased by more than 1°C since 1990 (V. Vallée et al. unpubl.) Hence, the need to better understand its fish community structure in a changing environment is pressing. To this aim, the relationship between functional and taxonomic diversity combined with null models was employed. Null models were used to generate random associations from observed communities in order to highlight assembly rules. The identification and understanding of these ecological community assembly processes is a crucial key to understand ecosystem functioning. These processes are often not considered in fisheries models despite their potential impacts on altering fish stock dynamics, abundance and composition, as well as their importance in the regulation of fish populations. Tropical marine communities will probably be the most severely affected by biodiversity losses in the next decades due to potential local extinction of less thermally resilient species following climate change leading to poleward migrations of tropical species (Worm et al. 2006, Cheung et al. 2009). Our study can provide community- and population-level information on ecological processes that may be useful to understanding how anthropogenic-linked changes can affect fish stocks for future management of such high biodiversity systems. Hence, a better understanding of tropical fish community assembly and functioning is essential for future sustainable management of such threatened ecosystems. The challenge is to provide useful information to mitigate ecosystem and economic losses from exploitations and future climate changes in French Guiana and in fragile tropical regions.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Study area

The study area was the inner continental shelf off the coast of French Guiana (4.5°–6.5° N, 51.5°–54° W; Fig. 1). In this area, the equatorial climate is strongly influenced by seasonal variations due to the Inter-Tropical Convergence Zone, which brings heavy rainfalls and defines the regional climate of the Amazonian region (Hu et al. 2004). The rainy season occurs from January to June, while the dry season lasts from July to December (Amatali 1993). Coastal marine ecosystems from the north of Brazil to Venezuela are highly influenced by the turbid freshwater discharge from the Amazon River, which is flushed out into the ocean and transported from east to west by the North Brazilian Current and its extension, the Guiana Current (Cadée 1975, Smith & Demaster 1996).

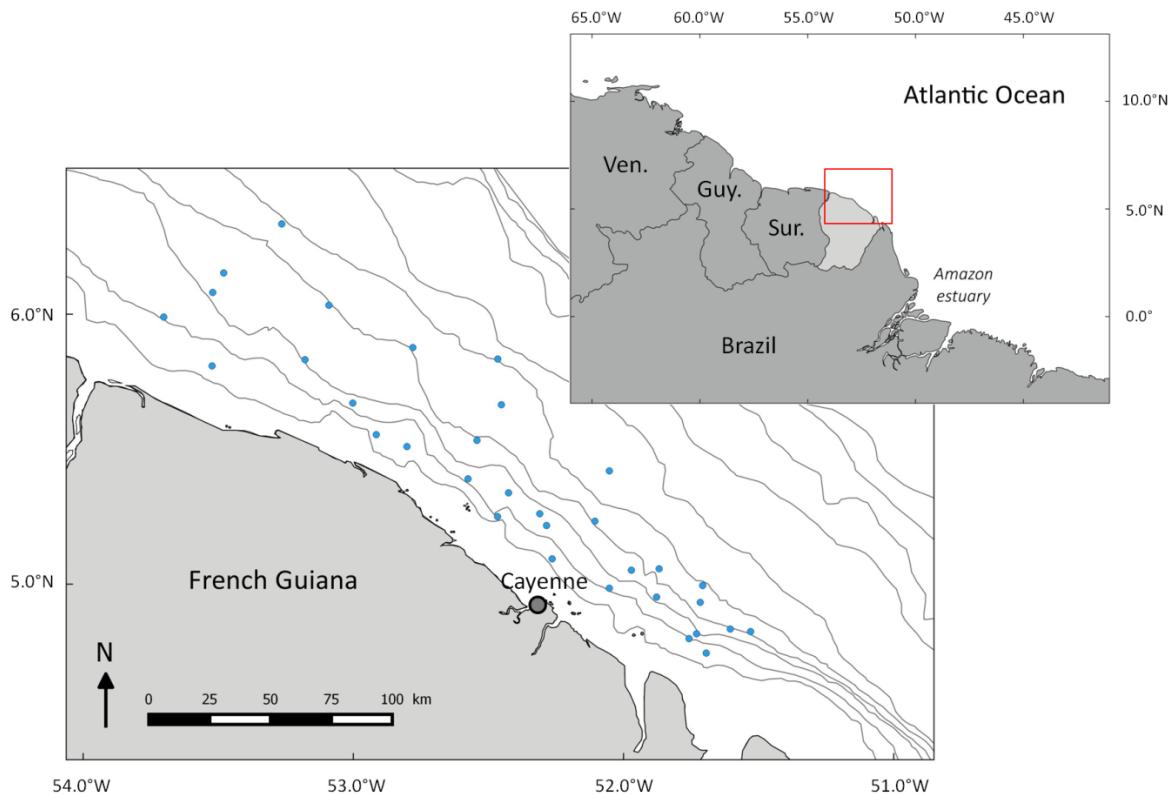


Fig. 1. Study area off the coast of French Guiana, showing the location of the 33 sampling stations (isobaths are represented every 10 m). Ven.: Venezuela, Guy.: Guyana, Sur.: Suriname.

2.2. Sampling protocol and data set

The present work was based on fish data compiled from 2 scientific trawl surveys conducted at 33 stations along the coast of French Guiana in November 2016 and 2017 (Fig. 1). Teleosts and Chondrichthyes were collected (hereafter simply ‘fish’). Stations were distributed by a stratified random sampling protocol between 15 and 60 m depth from the Brazilian border in the east to the Surinamese border in the west. This sampling plan covered a surface of approximately 25 000 km². For each station, fish communities were sampled using a bottom shrimp trawl (horizontal mouth opening: 6.7 m; vertical mouth opening: 1.5 m; cod end mesh size: 45 mm), towed for 30 min westward at a constant speed of 2.5 knots. When possible, all individual fish collected were identified to the species level.

The entire data set, including rare and pelagic fish species, was considered in the following statistical analyses. Rare species are often excluded from analyses as they could lead to misinterpretations due to their low abundances. However, studies have shown that they represent highly distinct combinations of traits regarding the total species pool (Diaz et al. 2007), and therefore, they occupy specific niches and perform unique ecological roles important in ecosystem functioning (Mouillot et al. 2013a, Leitão et al. 2016). Excluding such important species may thus affect our understanding of community functioning (Solan et al. 2004). It is therefore important to retain these species, in order to properly describe processes ruling community assembly (Mouillot et al. 2013a). In this study, rare species represented 12% of the total species pool in 2016 and 14% in 2017. In other studies using bottom trawling, pelagic species were removed from analyses considering that their catchability and, consequently, their abundances might be underrepresented due to the sampling method (Pecuchet et al. 2016). Nevertheless, we decided to keep the pelagic species in our analyses for several reasons. Firstly, despite being underestimated due to the sampling method, in the present study only presence/absence data of species were used in order to describe structuring processes. Secondly, pelagic species could be excluded from analyses because they belong to the pelagic zone and are thought to have few interactions with the demersal and benthic zones. However, the height of the water column was relatively low in the study area (60 m depth maximum) compared to other studies which excluded pelagic species (up to several hundred meters) (Pecuchet et al. 2016). Almost all pelagic species identified in our database have an ecological relationship with the benthic zone. For instance, 15 of the 17 pelagic species (typical pelagic species such as carangids, scombrids or clupeids) are omnivorous and feed on pelagic prey but also on shrimps and benthic invertebrates (Table S1 in the Supplement at www.int-

[res.com/articles/suppl/m630p183_supp.pdf](https://doi.org/10.1111/1365-2745.13018)). Therefore, even if pelagic species have relatively few interactions with benthic and demersal compartments, they probably play a role in the structure of assemblages as they interact with them.

2.3. Functional characterization

Fish functional diversity was characterized by using 16 traits, i.e. 2 ecological and 14 morphological traits, grouped into 3 ecological functional categories: food acquisition, locomotion and habitat use. Ecological traits were based on their trophic and habitat affinities. We considered 4 ‘trophic group’ categories (planktivorous, benthic invertivorous, piscivorous and omnivorous) and 3 ‘habitat use’ categories (benthic, demersal and pelagic) (Table S1). Morphological traits are unitless ratios (Table S2) computed from 14 measures taken from the lateral view of digital pictures of individual fish (Fig. S1) using IMAGEJ© software (<https://imagej.nih.gov/ij/>) as proposed by (Villéger et al. 2010). Among the 14 morphological traits, the maximum fish size was described using the log-transformed maximum standard length obtained from FishBase (Froese & Pauly 2018). Measures for the rarest species that were sampled only once were characterized from 1 picture while species that occurred 2 times were characterized from 2 pictures, etc. For more abundant species that were sampled frequently, measures were taken from 10 pictures of similar fish species with heterogeneous sizes. For each species, mean trait values were computed from individual measures assuming that intraspecific variations were lower than interspecific variations (Dumay et al. 2004). For each trait, mean species ratios were standardized so that the mean was 0 and standard deviation was 1 to give the same weight to each morphological trait. The functional distance matrix was computed using Gower’s distance (Gower 1971), as recommended by Pavoine et al. (2009), which allows different types of traits (i.e. traits coded as continuous, ordinal and categorical) to be mixed while giving them equal weight (Buisson et al. 2013). A principal coordinate analysis (PCoA) was then performed on the functional distance matrix to obtain coordinates of the species in a multidimensional space (Villéger et al. 2008, Laliberté & Legendre 2010). We used the method of Maire et al. (2015) to assess the best compromise to represent the functional information while keeping the number of dimensions as low as possible. Following this procedure, we kept the species coordinates on the first 4 axes to describe the functional space representing 81.28% (33.53, 21.55, 14.51 and 11.69% for the first 4 principal components) and 83.76% of the inertia

(34.13, 24.10, 14.92 and 10.61% for the first 4 principal components) for the 2016 and 2017 surveys, respectively. The mean square deviation was lower than 0.01 for both surveys.

2.4. Taxonomic and functional diversity indices

At the local scale, which is defined here as a single haul, α -diversity was defined by the species richness (SR) and the functional richness (FR) computed per station. SR is the number of species and FR represents the percentage (from 0 to 1) of the convex hull volume occupied by the local species assemblage given that the total FR from the species' regional pool is equal to 1 (Villéger et al. 2008). FR was computed with the 'qual_funct_space' and 'multidimFD' up-dated functions provided at <http://villeger.sebastien.free.fr/>.

At the regional scale, which is defined here as the study area, pairwise taxonomic β -diversity (β_{Tj}) and pairwise functional β -diversity (β_{Fj}) were calculated between each pair of local assemblages (Cilleros et al. 2016). Taxonomic β -diversity was computed using Jaccard's dissimilarity index (Koleff et al. 2003). This measure is the percentage of unshared species between 2 stations, and it represents the sum of species replacements (turnover) and the difference in species richness between them (nestedness). The taxonomic turnover (Baselga 2012) equals 0 when 1 assemblage contains all species from the other and equals 1 when 2 assemblages have no species in common. In the same way as with taxonomic β -diversity, functional β -diversity was computed using convex hull volumes of assemblages instead of SR (Villéger et al. 2011). Functional turnover and nestedness were also expressed and calculated (Villéger et al. 2013). Here, functional turnover represents the overlap within convex hull volumes between 2 local assemblages and is a value equal to 0 when 2 functional spaces are identical (perfect overlap) and equals 1 when volumes do not overlap at all (without intersection).

2.5. Theoretical frameworks and statistical analyses

First, at the local scale, defined as a single haul, we compared the observed relationship between SR and FR to simulated values obtained from a random distribution using a null model (Mouillot et al. 2007, Pecuchet et al. 2016). The null model generates simulated values by randomization from the total species pool in order to build random communities. Since FR is

calculated with presence/absence data, the randomization process was realized by holding constant both row sums (i.e. the occurrence number of species) and column sums (i.e. the species richness by station) using the ‘permatswap()’ function in the ‘vegan’ package (Oksanen 2018). We repeated this operation 999 times. Following the method of Pecuchet et al. (2016), observed FR values were compared to the null model and its 50 and 95% distribution. These comparisons allowed us to describe how stations are influenced by environmental filtering and competitive exclusion. To this aim, we considered that observed values within the interquartile range (25–75%) of the null model distribution correspond to communities where neither the niche filtering nor the limiting similarity process dominates. This observation indicates random assembly which occurs when communities are influenced by both processes acting at similar strengths. Observed values below the 25% quartile zone indicate communities which are more structured by niche filtering and strictly shaped by this process for values below the 2.5% quartile zone. A similar assumption is made for values above the 75 and 97.5% quartile zones structured by a dominant and a strict influence of interspecific competition, respectively (Pecuchet et al. 2016).

At the regional scale, defined here as the entire study area, environmental filtering and dispersal limitation are the 2 major processes proposed to describe observed biodiversity patterns (Nekola & White 1999). However, their relative roles are difficult to disentangle and could vary as a response to climate and environment changes (Kraft et al. 2011, Myers et al. 2013). For this purpose, Cilleros et al. (2016) proposed a theoretical framework based on the correlation between taxonomic and functional turnovers between pairs of local assemblages. If functional and taxonomic turnovers cover a similar range, both processes have a similar strength. As proposed by Cilleros et al. (2016), if pairs of assemblages have a higher functional turnover, they are structured by different environmental filters promoting species with different ecological strategies. In contrast, pairs of assemblages with higher taxonomic turnover are dominated by dispersal limitation, with distinct species sharing most similar ecological strategies. However, this is a theoretical framework where the 1:1 linear relationship between both turnovers implies that each species plays a unique functional role, whereas we assume that functional redundancies exist in ecosystems (Micheli & Halpern 2005, Guillemot et al. 2011). Indeed, one species could support several functions and several species could hold the same functions (Bond & Chase 2002, Mouillot et al. 2014). For instance, for the same number of species, functionally redundant or complementary communities will not have the same relationship between taxonomic and functional components (Micheli & Halpern 2005).

Therefore, regional processes cannot be revealed only by the observed relationship of both turnovers. Thus, we tested whether observed taxonomic and functional turnovers differed from randomly simulated communities using 2 null models to disentangle the relative roles of processes shaping community assembly. The first model tested if the observed taxonomic turnover differed from random expectations from the total pool of species, in order to assess the relative strength of both dispersal limitation and environmental filtering compared to stochasticity. To achieve this, random assemblages were generated by maintaining the observed SR per sampling station and the species occurrence in each survey using a trial swap algorithm (Miklós & Podani 2004). The second null model then tested if the observed functional turnover differed from random expectations in which species traits were randomly distributed among fish communities. Using the same method as Cilleros et al. (2016), species identity was permuted in the species-trait matrix while keeping the site-species matrix and, thus, the local SR and taxonomic turnover using ‘functional.betapart.core()’ and ‘functional.beta.pair()’ functions in the ‘betapart’ package (Baselga et al. 2018). For both null models, a standardized effect size (SES) was calculated, representing the difference between observed values and the mean of 999 simulated values, divided by the standard deviation of the simulated values. Pairs of assemblages with an SES value between -1.96 and 1.96 did not differ significantly from random expectations. Medians of SES values were tested for departure from 0 to determine if environmental filtering or dispersal limitation shapes community assembly (Stegen et al. 2012). No departure from 0 means that stochastic processes rule community assembly (Cilleros et al. 2016). All statistical analyses were performed using the R software (R Core Team 2013).

3. RESULTS

In 2016, 96 taxa and 24 814 individuals were collected and identified for a total weight of 3.36 t. In 2017, 103 taxa and 13 349 individuals were collected and identified for a total weight of 2.60 t. Combining these 2 surveys, a total of 115 different taxa were collected, identified and considered in our analyses, while 534 pictures of individuals were used in order to characterize morphological traits of these taxa. In 2016, SR and FR values obtained ranged from 10 to 36 species and from 0.03 to 0.5, respectively. In 2017, SR ranged from 11 to 39 species and FR from 0.03 to 0.27. Mean estimated β -diversity was 0.75 in 2016 and 0.81 in 2017.

3.1. Assembly rules at the local scale

Since adding new species to an assemblage can only increase the functional diversity or its redundancy (Guillemot et al. 2011), the relationship between SR and FR is necessarily positive (Fig. 2). However, most stations showed relatively low FR values, causing a gentle slope in the relationship between SR and FR, which indicates high redundancies in existing functions within assemblages. For instance, 39 species were collected at a station in 2017 (Fig. 2b). Estimated FR for this local assemblage was 0.15, which means that it represents only 15% of the total FR from the species' regional pool even though this is the highest SR value recorded for both surveys. Mean FR per station was 0.21 in 2016 and 0.11 in 2017.

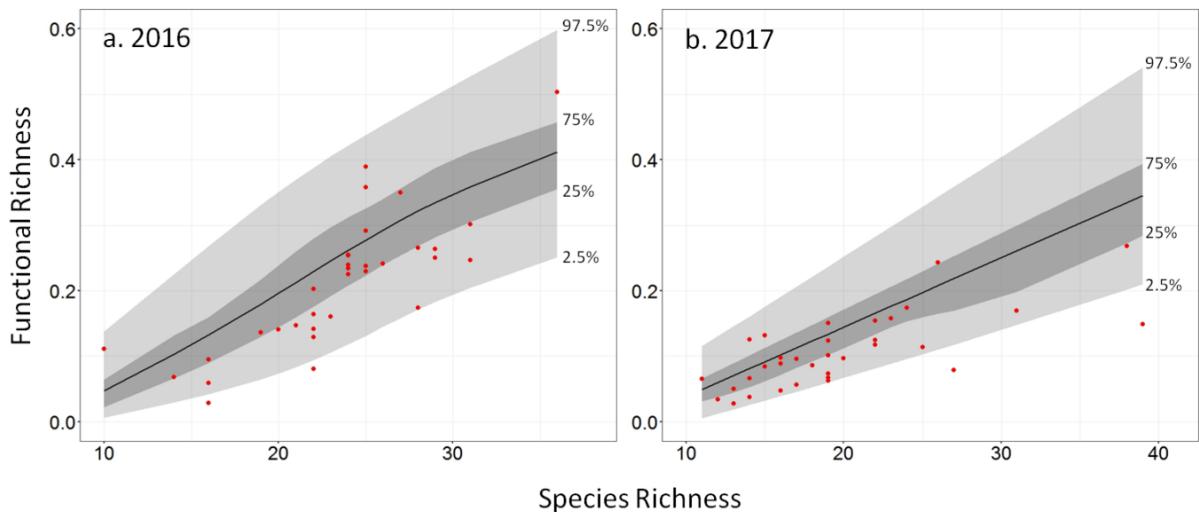


Fig. 2. Observed (dots) and simulated functional richness values based on a null model (grey zones) in (a) 2016 and (b) 2017. The black line is the mean of 999 random permutations. Areas in dark and light grey are respectively the 50th and the 95th percentiles, smoothed using a generalized additive model function.

In 2016, 4 observed values were above the 75th percentile, 14 were within the interquartile range, and 15 were below the 25th percentile of the null distribution (Fig. 2a). In 2017, 3 observed values were above the 75th percentile, 12 were within the interquartile range, and 18 were below the 25th percentile of the null distribution (Fig. 2b). According to our assumptions, these results indicate that interspecific competition is more influential for only 12 and 9% of fish assemblages in 2016 and 2017, respectively, whereas environmental filtering is the dominant structuring process for 45 and 54% of fish assemblages in 2016 and 2017,

respectively. Moreover, for both surveys, 2 observed values were below the 2.5% quartile zone (Fig. 2), indicating assemblages strictly shaped by environmental filtering. The remaining observed values were distributed within the interquartile range (dark grey zone), indicating communities where neither process dominated.

3.2. Assembly rules at the regional scale

For both surveys, taxonomic β -diversity and functional β -diversity were significantly correlated (2016: $r = 0.75$, $p < 0.001$; 2017: $r = 0.84$, $p < 0.001$), as were taxonomic and functional turnovers (2016: $r = 0.60$, $p < 0.01$; 2017: $r = 0.85$, $p < 0.001$). In 2016 and 2017, taxonomic β -diversity and turnover were higher than functional β -diversity and turnover (in 2016: $\beta T_j - \beta F_j$: Wilcoxon signed-rank test: $z = 8.67$, $p < 0.001$; turnover: Fig. 3a; $z = 17.08$, $p < 0.001$ and in 2017: $\beta T_j - \beta F_j$: Wilcoxon signed-rank test: $z = 6.92$, $p < 0.001$; turnover: Fig. 3b; $z = 15.89$, $p < 0.001$).

In 2016, null models showed that 251 out of 528 (47.5%) pairwise comparisons of taxonomic turnover were significantly different from random expectations, while the median of distribution did not differ significantly from 0 (Table 1). Fewer pairs of communities were different from random expectations for the functional turnover while conserving the observed taxonomic turnover (220 out of 528, i.e. 41.7%). The median of its simulated distribution was significantly different from 0 (Table 1). In 2017, null models showed that 50.4% of comparisons of the taxonomic turnover were significantly different from random expectations while the median of distribution did not differ significantly from 0 (Table 1). 36.7% of pairs were different from random expectations for the functional turnover. The median of its simulated distribution was significantly different from 0. Observed taxonomic turnovers in 2016 and 2017 did not differ significantly from random expectations. However, functional turnovers differed significantly from random expectations, with positive medians for both surveys indicating higher functional turnovers than expected by chance following the null model.

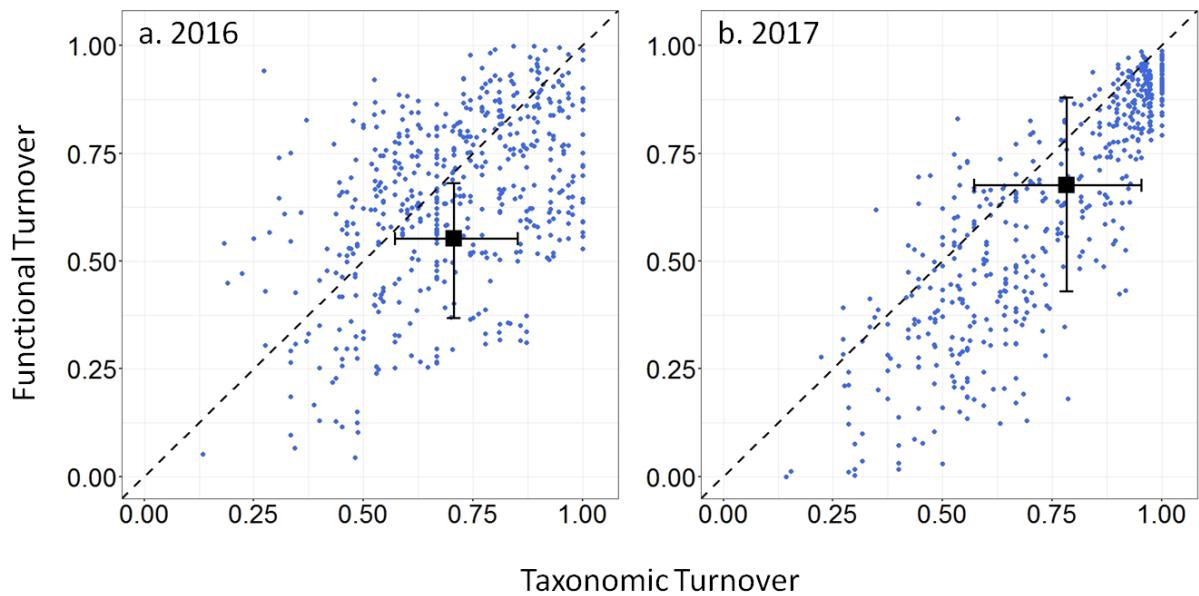


Fig. 3. Relationships between pairwise taxonomic and functional observed turnovers among the 33 assemblages in (a) 2016 and (b) 2017. Black squares and bars represent medians and 25th/75th percentiles, respectively. The theoretical line 1:1 is represented by the dashed line.

Table 1. Parameters of standardized effect size (SES) values for taxonomic and functional turnovers. ‘Median’ is the median of all SES values computed. The z-statistic represents the z distribution. If z is less than -1.96 or greater than 1.96, the null hypothesis (random distribution following the null model) is rejected. Pc represents pairwise comparisons between assemblages which are different from random expectations over the 528 comparisons possible

	SES of taxonomic turnovers				SES of functional turnovers			
	Median	z	p-value	Pc	Median	z	p-value	Pc
2016	-0.0905	-1.5965	0.1104	251	0.93	9.3854	< 0.001	220
2017	0.245	-1.5092	0.1312	266	0.9956	13.3	< 0.001	194

4. DISCUSSION

This work demonstrated that environmental filtering was the most influential process shaping local fish species assemblages in French Guiana. Results underlined the dominance of niche filtering over the limiting similarity hypothesis for both surveys. Only 4 (12%) and 3 (9%) of the 33 local fish assemblages showed a higher influence of interspecific competition in 2016 and 2017, respectively (Fig. 2). Approximately half of the stations (45 and 54% in 2016 and 2017, respectively) were dominated by environmental filtering, while the remaining stations (43 and 37% in 2016 and 2017, respectively) distributed in the neutral zone were structured by both processes acting simultaneously with more equal strength, where neither niche filtering nor limiting similarity processes dominated. Moreover, 2 assemblages for each survey were below the 2.5% quartile zone, indicating fish assemblages purely structured through abiotic filters (Fig. 2).

Our results suggest that local environment tends to shape fish assemblages by favoring co-existing species with functional traits more similar than expected randomly under the null model. The dominance of environmental filters was revealed by low FR values observed for many assemblages in comparison with the null model (Fig. 2). At the local scale, despite high SR values (from 10 to 39 species), estimated FR values remained relatively low (from 0.03 to 0.5; the second highest value is 0.39) compared to the regional FR (1.0). We cannot properly compare our results to the work of Pecuchet et al. (2016) conducted on fish communities in the Baltic Sea, as we did not use exactly the same functional traits, and the 2 ecosystems are very different. However, local FR values can reach 0.75 in the Baltic Sea. Taking this into account, with a mean local FR of 0.21 in 2016 and 0.11 in 2017, the fish communities on the continental shelf of French Guiana can be considered to be highly functionally redundant. Functional redundancy decreases with the increase in functional traits, since 2 different species rarely share all considered functions (Gamfeldt et al. 2008). However, even though we considered 16 functional traits (which is relatively high) in the present study, functional redundancy remains well pronounced. The dominant effect of abiotic filters against interspecific competition enhances the co-existence of functionally closely related species. French Guiana's coastal waters are considered highly productive ecosystems ($>300 \text{ g C.m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$), which certainly weakens competition for food acquisition (Vieira & Castello 1997). Furthermore, the abundance of omnivorous species may also limit competition for specific trophic resources.

Based on available trophic behavior information, the majority (68%) of fish species collected was omnivorous (Table S1), feeding on several different resources. Another possible mechanism, not investigated in this study, is the limitation of biotic interactions by a complementary use of trophic resources. Species can avoid partial or complete resource overlaps and thus competition by restraining their spatial realized (Eltonian) niche or by temporally segregating their food acquisition during the night and/or the day (Devictor et al. 2010, Mouchet et al. 2013). Our results are in accordance with previous studies on fish communities which revealed functionally redundant assemblages more structured by environmental filtering than by biotic interactions at local scales (Oberdorff et al. 1998, Hoeinghaus et al. 2007, Mouillot et al. 2007, Mouchet et al. 2013).

Assembly rules may vary along environmental gradients in space and/or time (Mason et al. 2007, Pecuchet et al. 2016). Changes in the relative influence of processes shaping fish communities have been observed in environments presenting very different seasonal conditions and involving changes in the species composition (Córdova-Tapia et al. 2018). In French Guiana, rainy season conditions could induce migrations of coastal species depending on their salinity tolerances due to the increasing freshwater outflow from rivers during this period (Guéguen 2000, Vendeville & Baudrier 2006, Willems et al. 2015). Therefore, we can ask whether the relative influence of shaping processes could vary between both seasons. In order to evaluate a potential seasonal effect on assembly rules, we performed the same analyses realized in the present study on a dataset for which fishes were sampled during the dry and rainy seasons in 2007. Environmental filtering remains the most influential shaping process throughout the year, with similar conclusion between both seasons (Fig. S2). In the Guianese region, offshore waters are subject to seasonal variations (Ffield 2007) but less than estuaries where very strong variations were reported (Rousseau et al. 2018). In the Amazonian estuary, the salinity concentration is probably the most important variable conditioning taxonomic and functional diversity. In future research, it would be interesting to investigate how species composition and assembly rules vary along a salinity gradient from coastal marine waters to freshwaters in French Guiana.

Results of studies on the relationship between regional and local diversity suggested that local richness is mostly determined by regional richness (Cornell & Lawton 1992, Oberdorff et al. 1998, Bellwood & Hughes 2001, Bond & Chase 2002, Hillebrand & Blenckner 2002). However, understanding how communities are structured in a large area such as the continental shelf of French Guiana requires the determination of both local and regional assembly rules.

The transition from α - to β -diversity patterns allowed us to describe assembly processes that structure local and regional assemblages. Observed medians of taxonomic turnovers were higher than observed medians of functional turnovers for both surveys, indicating that species replacements were higher than functional profile replacements between sites. Therefore, no conclusion on the relative influence of structuring mechanisms can be drawn considering only these results. By using null models, for both surveys, simulated medians of taxonomic turnover distribution did not differ significantly from random expectations. Those results are in contradiction with our hypothesis, since a non-random and higher taxonomic turnover was expected due to the spatial shift pattern from coastal to offshore fish assemblages in French Guiana and Suriname (Guéguen 2000, Vendeville & Baudrier 2006, Willems et al. 2015). However, species replacements between sites correspond to random variations and cannot be assigned to a specific process. Simulated medians of functional turnovers differed significantly from random expectations for both surveys. This means that functional profile replacements between sites were higher than expected by chance, indicating that fish assemblages were distributed in habitats with different abiotic characteristics requiring different functional adaptations. Since FR increases with the SR (Guillemot et al. 2011), we assume that the FR measured in French Guiana is relatively high due to the high regional SR and to the wide variety of shapes of collected fishes. Therefore, regional results are congruent with those observed at the local scale. Indeed, functional turnovers must be high between pairs of functionally redundant assemblages in such a highly biodiverse fish community (Guillemot et al. 2011). At the regional scale as well, our results suggest a dominant influence of environmental filters.

Overall at the regional scale, species replacements correspond to random variations due to the joint effects of dispersal limitation and environmental filtering acting with more or less equal strength. However, functional turnover revealed a stronger influence of environmental filtering. Local habitats in the study area are generally homogeneous, but regional environments seem sufficiently heterogeneous to provoke a higher change in fish functional profiles than what could be expected randomly. Several reasons could explain the dominance of environmental filters and a weaker influence of dispersal limitation. Firstly, we can expect a high dispersal in marine fish species, as most of them are characterized by high dispersal abilities and a greater prevalence of planktonic larval stages due to the buoyancy of seawater (Cornell & Harrison 2013, Srivastava & Kratina 2013). Moreover, these movements are also enhanced by the North Brazilian and Guiana Currents (Smith & Demaster 1996). Furthermore, as mentioned above, previous studies in the Guianese region showed a spatial shift pattern from

coastal to offshore fish communities corresponding to 2 different habitats, separated around the 30 m isobath (Vendeville & Baudrier 2006, Willems et al. 2015). This species distribution is mainly influenced by sediment characteristics (Willems et al. 2015). Species living in the coastal zone are more adapted to mudflats with a very fine grain size and are subjected to important freshwater outflow from the Amazon and other local rivers such as the Oyapock and Approuague.

Environmental filtering is the dominant process shaping communities in several environments from terrestrial to aquatic ecosystems (Diaz et al. 1998, Mouillot et al. 2007, Lebrija-Trejos et al. 2010). In many cases, studies on fish communities revealed functionally redundant assemblages not limited by interspecific competition and dominated by niche filtering (Mouillot et al. 2007, Mouchet et al. 2013). Nevertheless, most of these studies concerned fish assemblages in closed or spatially limited habitats such as lakes (Mason et al. 2007, 2008), lagoons (Mouillot et al. 2007, Mouillot 2007, Mouchet et al. 2013) or rivers (Hoeinghaus et al. 2007, Cilleros et al. 2016). Investigations on assembly rules governing marine fish communities are scarce (Pecuchet et al. 2016), especially in tropical ecosystems (Guillemot et al. 2011). Several studies suggested that environmental filters become more dominant in harsher abiotic conditions (Villanueva 2015, Pecuchet et al. 2016). In the present study, stations dominated by the niche filtering or limiting similarity hypothesis were randomly distributed with no particular spatial pattern. The salinity gradient in the study area is probably not strong enough to observe a spatial pattern regarding the relative influence of structuring processes. That is why it would be interesting to pursue these analyses along a wider salinity gradient from freshwaters to marine waters in French Guiana. We have analyzed some environmental data collected during the different surveys mentioned above to identify the significant factors structuring the fish community at our study site. Preliminary results obtained show that sea surface temperature seems to be the most significant factor structuring the fish assemblage at our study site (V. Vallee et al. unpubl.).

The definition of the scale is always an important point in ecological studies. The ‘local scale’ in the present study was defined as 1 haul, which represents approximately 12,500 m². This area could be considered very large for a local scale relative to other studies in which local scale was defined as 1 m² (Fukami et al. 2005, Götzenberger et al. 2012) or a few dozen square meters (Mason et al. 2008, Mouchet et al. 2013). Interspecific competition is dominant at the local scale, whereas environmental filtering is dominant at the larger scale for biological communities for which the local scale could be relatively fine (from 1 to several dozen square

meters), such as plant or insect communities (Stubbs & Wilson 2004, Slingsby & Verboom 2006). However, it does not make sense to ask whether interspecific competition would be more important at a fine scale of about few dozen square meters in the present study, since fishes are generally mobile animals. Moreover, very few fish species examined in our study are sedentary and thus restricted to small areas as mentioned above. Nevertheless, it would be interesting to apply the method used here at finer scales than in the present study, on fish assemblages from heterogeneous ecosystems such as reef fish communities. In coral reef ecosystems, taxonomic and functional diversity are high as a result of the complex 3-dimensional habitat structure allowing communities to be functionally diverse and complementary. Moreover, coral reef species tend to be more territorial than in the present study and, thus, restricted to areas around a few hundred or thousand square meters (Guillemot et al. 2011). Hence, we can ask whether interspecific competition would be stronger than environmental filtering in coral reef fish communities considering a local scale defined by transects about 50 m long, for instance (Guillemot et al. 2011). Several studies on biogeography have shown that the distance from biodiversity centers dominates community structure in coral reef fish communities, particularly around the Coral Triangle in the Indo-Pacific region (Bellwood et al. 2005, Mouillot et al. 2013b). These biogeographical scale patterns have been well identified and studied, but processes structuring fish assemblages at finer scales remain incomplete in these ecosystems (Drew & Amatangelo 2017). Finally, the primary productivity of such ecosystems is often low, providing the conditions for the emergence of competition for trophic resources. Biodiversity in tropical reef ecosystems is assumed to be the most diverse in the world (Mouillot et al. 2013b, Drew & Amatangelo 2017) and is likely to be impacted by higher rates of local extinction due to climate change (Worm et al. 2006). Therefore, a better understanding of their functioning at several geographic scales will be very useful in order to conserve such important ecosystems in the face of future climatic changes.

The present study provides more information concerning assembly rules on tropical fish communities in large marine ecosystems. To our knowledge, this study is the first to provide the assessment of assembly rules on fish communities, at both local and regional scales. This work is also the first to characterize the functional diversity of marine fish communities in the Guianese region (Mouillot et al. 2014). It would be interesting to continue this work on a long-term basis to better understand how assembly processes respond to climate change. Environmental changes are occurring fast (Hoegh-Guldberg et al. 2018), and tropical communities are expected to be especially impacted by those changes with high rates of

biodiversity losses (Worm et al. 2006, Cheung et al. 2009). Our study has demonstrated that the structure of fish communities in French Guiana is particularly sensitive to environmental parameters. We therefore assume that it would be easily affected by future changes in climatic conditions. The study of communities' functional diversity will allow us to point out major mechanisms in the ecosystem structure and functioning to mitigate biodiversity and economic losses in these fragile regions.

Acknowledgements. We thank FEDER and CNES for their financial support in providing funding for the STUDY 2 research program. We thank 'Antoine Abchée et Fils (SARL)' for providing the shrimp trawler, 'The Miss Sinamary', and Captain Geoffrey and fishermen for help. We also thank Kévin Cilleros, Laurène Pécuchet, Sébastien Brosse, Ilan Perez, Anna Le Joncour and Morgana Tagliarolo and reviewers for useful advice, discussions and comments.

LITERATURE CITED

- Amatali MA (1993) Climate and surface water hydrology. In: Ouboter, P.E. (Eds.) The freshwater ecosystems of Suriname. Springer, p 29–51
- Baselga A (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness: Species replacement and nestedness. Glob Ecol Biogeogr 21:1223–1232
- Baselga A, Orme D, Villeger S, De Bortoli J, Leprieur F, Baselga MA (2018) Package 'betapart.'
- Bellwood DR, Hughes TP (2001) Regional-Scale Assembly Rules and Biodiversity of Coral Reefs. Science 292:1532–1535
- Bellwood DR, Hughes TP, Connolly SR, Tanner J (2005) Environmental and geometric constraints on Indo-Pacific coral reef biodiversity: Global coral reef biodiversity. Ecol Lett 8:643–651
- Bond EM, Chase JM (2002) Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales. Ecol Lett 5:467–470

- Buisson L, Grenouillet G, Villéger S, Canal J, Laffaille P (2013) Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Glob Change Biol* 19:387–400
- Cadee GC (1975) Primary production off the Guyana coast. *Neth J Sea Res* 9:128–143
- Cadotte MW, Tucker CM (2017) Should Environmental Filtering be Abandoned? *Trends Ecol Evol* 32:429–437
- Cheung WWL, Lam VWY, Sarmiento JL, Kearney K, Watson R, Pauly D (2009) Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish Fish* 10:235–251
- Cilleros K, Allard L, Grenouillet G, Brosse S (2016) Taxonomic and functional diversity patterns reveal different processes shaping European and Amazonian stream fish assemblages. *J Biogeogr* 43:1832–1843
- Clements FE (1916) Plant succession: An analysis of the development of vegetation. *Carnegie Inst Pub* 242:1–512
- Córdoba-Tapia F, Hernández-Marroquín V, Zambrano L (2018) The role of environmental filtering in the functional structure of fish communities in tropical wetlands. *Ecol Freshw Fish* 27:522–532
- Cornell HV, Harrison SP (2013) Regional effects as important determinants of local diversity in both marine and terrestrial systems. *Oikos* 122:288–297
- Cornell HV, Lawton JH (1992) Species Interactions, Local and Regional Processes, and Limits to the Richness of Ecological Communities: A Theoretical Perspective. *J Anim Ecol* 61:1
- Devictor V, Mouillot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W, Mouquet N (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world: Spatial mismatch between diversity facets. *Ecol Lett* 13:1030–1040
- Diamond JM (1975) The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol Conserv* 7:129–146
- Diaz S, Cabido M, Casanoves F (1998) Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *J Veg Sci* 9:113–122
- Diaz S, Lavorel S, Bello F de, Quetier F, Grigulis K, Robson TM (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Natl Acad Sci* 104:20684–20689

- Drake JA (1990) The mechanics of community assembly and succession. *J Theor Biol* 147:213–233
- Drew JA, Amatangelo KL (2017) Community assembly of coral reef fishes along the Melanesian biodiversity gradient. *PLOS ONE* 12:e0186123
- Dumay O, Tari PS, Tomasini JA, Mouillot D (2004) Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *J Fish Biol* 64:970–983
- Ffield A (2007) Amazon and Orinoco River Plumes and NBC Rings: Bystanders or Participants in Hurricane Events? *J Clim* 20:316–333
- Froese R, D Pauly (2018) FishBase. www.fishbase.org (accessed 15 Dec 2018)
- Fukami T, Martijn Bezemer T, Mortimer SR, Putten WH (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecol Lett* 8:1283–1290
- Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson PR (2008) Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89:1223–1231
- Gleason HA (1926) The Individualistic Concept of the Plant Association.:20
- Götzenberger L, Bello F de, Bråthen KA, Davison J, Dubuis A, Guisan A, Lepš J, Lindborg R, Moora M, Pärtel M (2012) Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biol Rev* 87:111–127
- Gower JC (1971) A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics* 27:857
- Guéguen F (2000) Distribution et abondance des poissons démersaux et de quelques autres organismes benthiques marins du plateau continental (0–60 m) de Guyane française. *Comptes Rendus Académie Sci - Ser III - Sci Vie* 323:775–791
- Guillemot N, Kulbicki M, Chabanet P, Vigliola L (2011) Functional Redundancy Patterns Reveal Non-Random Assembly Rules in a Species-Rich Marine Assemblage. *PLoS ONE* 6:e26735
- Hillebrand H, Blenckner T (2002) Regional and local impact on species diversity – from pattern to processes. *Oecologia* 132:479–491
- Hoegh-Guldberg O et al. (2018) Impacts of 1.5°C of Global Warming on Natural and Human Systems:138
- Hoeinghaus DJ, Winemiller KO, Birnbaum JS (2007) Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *J Biogeogr* 34:324–338

- Hu C, Montgomery ET, Schmitt RW, Muller-Karger FE (2004) The dispersal of the Amazon and Orinoco River water in the tropical Atlantic and Caribbean Sea: Observation from space and S-PALACE floats. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 51:1151–1171
- Hubbell S (2001) The Unified Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton
- Keddy PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J Veg Sci* 3:157–164
- Koleff P, Gaston KJ, Lennon JJ (2003) Measuring beta diversity for presence-absence data. *J Anim Ecol* 72:367–382
- Kraft NJ, Comita LS, Chase JM, Sanders NJ, Swenson NG, Crist TO, Stegen JC, Vellend M, Boyle B, Anderson MJ (2011) Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science* 333:1755–1758
- Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299–305
- Lebrija-Trejos E, Pérez-García EA, Meave JA, Bongers F, Poorter L (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91:386–398
- Leitão RP, Zuanon J, Villéger S, Williams SE, Baraloto C, Fortunel C, Mendonça FP, Mouillot D (2016) Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proc R Soc B Biol Sci* 283:20160084
- Lortie CJ, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Michalet R, Pugnaire FI, Callaway RM (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos* 107:433–438
- MacArthur R, Levins R (1967) The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *Am Nat* 101:377–385
- Maire E, Grenouillet G, Brosse S, Villéger S (2015) How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces: Assessing functional space quality. *Glob Ecol Biogeogr* 24:728–740
- Mason NWH, Lanoiselée C, Mouillot D, Irz P, Argillier C (2007) Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia* 153:441–452
- Mason NWH, Lanoiselée C, Mouillot D, Wilson JB, Argillier C (2008) Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *J Anim Ecol* 77:661–669

- Micheli F, Halpern BS (2005) Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecol Lett* 8:391–400
- Miklós I, Podani J (2004) Randomization of presence-absence matrices: Comments and new algorithms. *Ecology* 85:86–92
- Mouchet MA, Burns MDM, Garcia AM, Vieira JP, Mouillot D (2013) Invariant scaling relationship between functional dissimilarity and co-occurrence in fish assemblages of the Patos Lagoon estuary (Brazil): environmental filtering consistently overshadows competitive exclusion. *Oikos* 122:247–257
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules: Functional diversity measures. *Funct Ecol* 24:867–876
- Mouillot D (2007) Niche-assembly vs. dispersal-assembly rules in coastal fish metacommunities: implications for management of biodiversity in brackish lagoons: Biodiversity management in coastal lagoon fish communities. *J Appl Ecol* 44:760–767
- Mouillot D, Bellwood DR, Baraloto C, Chave J, Galzin R, Harmelin-Vivien M, Kulbicki M, Lavergne S, Lavorel S, Mouquet N, Paine CET, Renaud J, Thuiller W (2013a) Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLoS Biol* 11:e1001569
- Mouillot D, De Bortoli J, Leprieur F, Parravicini V, Kulbicki M, Bellwood DR (2013b) The challenge of delineating biogeographical regions: nestedness matters for Indo-Pacific coral reef fishes. *J Biogeogr* 40:2228–2237
- Mouillot D, Dumay O, Tomasini JA (2007) Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuar Coast Shelf Sci* 71:443–456
- Mouillot D, Graham NAJ, Villéger S, Mason NWH, Bellwood DR (2013c) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol Evol* 28:167–177
- Mouillot D, Villeger S, Parravicini V, Kulbicki M, Arias-Gonzalez JE, Bender M, Chabanet P, Floeter SR, Friedlander A, Vigliola L, Bellwood DR (2014) Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proc Natl Acad Sci* 111:13757–13762
- Myers JA, Chase JM, Jiménez I, Jørgensen PM, Araujo-Murakami A, Paniagua-Zambrana N, Seidel R (2013) Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecol Lett* 16:151–157
- Nekola JC, White PS (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *J Biogeogr* 26:867–878

- Oberdorff T, Hugueny B, Compin A, Belkessam D (1998) Non-interactive fish communities in the coastal streams of North-western France. *J Anim Ecol* 67:472–484
- Oksanen J (2018) Vegan: ecological diversity. R package version 2.5, <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vignettes/diversity-vegan.pdf>
- Pacala SW, Tilman D (1994) Limiting Similarity in Mechanistic and Spatial Models of Plant Competition in Heterogeneous Environments. *Am Nat* 143:222–257
- Pavoine S, Vallet J, Dufour A-B, Gachet S, Daniel H (2009) On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118:391–402
- Pecuchet L, Törnroos A, Lindegren M (2016) Patterns and drivers of fish community assembly in a large marine ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* 546:239–248
- R Core Team 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation
- Rohde K (1992) Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos* 65:514
- Rousseau Y, Blanchard F, Gardel A (2018) Spatiotemporal dynamics of larval fish in a tropical estuarine mangrove: example of the Mahury River Estuary (French Guiana). *Can J Fish Aquat Sci* 75:235–246
- Slingsby JA, Verboom GA (2006) Phylogenetic relatedness limits co-occurrence at fine spatial scales: evidence from the schoenoid sedges (Cyperaceae: Schoeneae) of the Cape Floristic Region, South Africa. *Am Nat* 168:14–27
- Smith WO, Demaster DJ (1996) Phytoplankton biomass and productivity in the Amazon River plume: correlation with seasonal river discharge. *Cont Shelf Res* 16:291–319
- Solan M (2004) Extinction and Ecosystem Function in the Marine Benthos. *Science* 306:1177–1180
- Srivastava DS, Kratina P (2013) Is dispersal limitation more prevalent in the ocean? *Oikos* 122:298–300
- Stegen JC, Lin X, Konopka AE, Fredrickson JK (2012) Stochastic and deterministic assembly processes in subsurface microbial communities. *ISME J* 6:1653–1664
- Stubbs WJ, Bastow Wilson J (2004) Evidence for limiting similarity in a sand dune community: Limiting similarity within a dune community. *J Ecol* 92:557–567
- Sutherland WJ, Goulden C, Bell K, Bennett F, Burall S, Bush M, Callan S, Catcheside K, Corner J, D'arcy CT, Dickson M, Dolan JA, Doubleday R, Eckley BJ, Foreman ET, Foster R, Gilhooly L, Gray AM, Hall AC, Harmer M, Hastings A, Johnes C, Johnstone M, Kelly P, Kenway P, Lee N, Moore R, Ouchikh J, Plunkett J, Rowlingson K, Paul

- AS, Sefton TAJ, Shaheen F, Sodha S, Stearn J, Stewart K, Stone E, Tinsley M, Tomsett RJ, Tyrer P, Unwin J, Wall DG, Wollner PKA (2013) 100 Questions: identifying research priorities for poverty prevention and reduction. *J Poverty Soc Justice* 21:189–205
- Vendeville P, Baudrier J (2006) Étude des peuplements de juvéniles de poissons et de crevettes de fonds du littoral de Guyane. Rapport IFREMER 03/12/1214788/F
- Vieira JP, Castello JP (1997) Fish fauna. In: Seeliger U, Odebrecht C, Castello, JP (Eds.) Subtropical convergence environments: The coast and sea in the southwestern Atlantic. Springer, p 56–61
- Villanueva MC (2015) Contrasting tropical estuarine ecosystem functioning and stability: A comparative study. *Estuar Coast Shelf Sci* 155:89–103
- Villéger S, Grenouillet G, Brosse S (2013) Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages: Decomposing functional β -diversity. *Glob Ecol Biogeogr* 22:671–681
- Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290–2301
- Villéger S, Miranda JR, Hernández DF, Mouillot D (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecol Appl* 20:1512–1522
- Villéger S, Novack-Gottshall PM, Mouillot D (2011) The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time: Long-term functional diversity changes. *Ecol Lett* 14:561–568
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892
- Walker BH (1992) Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv Biol* 6:18–23
- Whittaker RJ, Willis KJ, Field R (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity: Towards a general theory of diversity. *J Biogeogr* 28:453–470
- Willems T, De Backer A, Mol JH, Vincx M, Hostens K (2015) Distribution patterns of the demersal fish fauna on the inner continental shelf of Suriname. *Reg Stud Mar Sci* 2:177–188
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD (2003) Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:273–309

Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, Sala E, Selkoe KA, Stachowicz JJ, Watson R (2006) Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* 314:787–790

SUPPLEMENT

The following supplement accompanies the article

Functional richness and turnover patterns reveal assembly rules structuring marine fish communities on the continental shelf of French Guiana

Vincent Vallée, Maria Ching Villanueva, Fabian Blanchard

Marine Ecology Progress Series 630: 183–195 (2019)

Table S1. List of the 115 taxa collected during both surveys with information on their two ecological traits considered in analyses.

	Species	Trophic group	Habitat
1	<i>Acanthostracion quadricornis</i> (Linnaeus, 1758)	Invertivorous	Demersal
2	<i>Achirus achirus</i> (Linnaeus, 1758)	Omnivorous	Benthic
3	<i>Albula vulpes</i> (Linnaeus, 1758)	Omnivorous	Demersal
4	<i>Aluterus monoceros</i> (Linnaeus, 1758)	Invertivorous	Demersal
5	<i>Anchoa spinifer</i> (Valenciennes, 1848)	Omnivorous	Pelagic
6	<i>Anchovia surinamensis</i> (Bleeker, 1865)	Planktivorous	Pelagic
7	<i>Anchoviella lepidostole</i> (Fowler, 1911)	Planktivorous	Pelagic
8	<i>Antennarius striatus</i> (Shaw, 1794)	Omnivorous	Benthic
9	<i>Apionichthys dumerili</i> Kaup, 1858	Invertivorous	Benthic
10	<i>Aspistor quadriscutis</i> (Valenciennes, 1840)	Invertivorous	Demersal
11	<i>Aspredo aspredo</i> (Linnaeus, 1758)	Invertivorous	Benthic
12	<i>Bagre bagre</i> (Linnaeus, 1766)	Omnivorous	Demersal
13	<i>Bairdiella ronchus</i> (Cuvier, 1830)	Omnivorous	Demersal
14	<i>Balistes capriscus</i> Gmelin, 1789	Invertivorous	Demersal

15	<i>Batrachoides manglae</i> , Cervignón, 1964	Omnivorous	Benthic
16	<i>Batrachoides surinamensis</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omnivorous	Benthic
17	<i>Bothus ocellatus</i> (Agassiz, 1831)	Omnivorous	Benthic
18	<i>Brotula barbata</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omnivorous	Benthic
19	<i>Caranx cryos</i> (Mitchill, 1815)	Omnivorous	Pelagic
20	<i>Caranx hippos</i> (Linnaeus, 1766)	Omnivorous	Pelagic
21	<i>Carcharhinus falciformis</i> (Müller & Henle, 1839)	Piscivorous	Pelagic
22	<i>Centropomus ensiferus</i> Poey, 1860	Omnivorous	Demersal
23	<i>Chaetodipterus faber</i> (Broussonet, 1782)	Invertivorous	Demersal
24	<i>Chaetodon ocellatus</i> Bloch, 1787	Invertivorous	Demersal
25	<i>Chaetodon sedentarius</i> Poey, 1860	Invertivorous	Demersal
26	<i>Chilomycterus antillarum</i> Jordan & Rutter, 1897	Invertivorous	Demersal
27	<i>Chloroscombrus chrysurus</i> (Linnaeus, 1766)	Omnivorous	Pelagic
28	<i>Colomesus psittacus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Invertivorous	Demersal
29	<i>Conodon nobilis</i> (Linnaeus, 1758)	Omnivorous	Demersal
30	<i>Ctenosciaena gracilicirrus</i> (Metzelaar, 1919)	Invertivorous	Demersal
31	<i>Cyclopsetta chittendeni</i> Bean, 1895	Omnivorous	Benthic
32	<i>Cynoscion acoupa</i> (Lacepède, 1801)	Omnivorous	Demersal
33	<i>Cynoscion similis</i> Randall & Cervigón, 1968	Omnivorous	Demersal
34	<i>Cynoscion sp</i>	Omnivorous	Demersal
35	<i>Cynoscion virescens</i> (Cuvier, 1830)	Omnivorous	Demersal
36	<i>Dactylopterus volitans</i> (Linnaeus, 1758)	Omnivorous	Benthic
37	<i>Diapterus auratus</i> Ranzani, 1842	Omnivorous	Demersal
38	<i>Diapterus rhombeus</i> (Cuvier, 1829)	Omnivorous	Demersal
39	<i>Diplectrum formosum</i> (Linnaeus, 1766)	Omnivorous	Demersal
40	<i>Diplectrum radiale</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	Omnivorous	Demersal
41	<i>Diplectrum sp</i>	Omnivorous	Demersal
42	<i>Echeneis naucrates</i> Linnaeus, 1758	Omnivorous	Pelagic
43	<i>Eucinostomus argenteus</i> Baird & Girard, 1855	Invertivorous	Demersal

44	<i>Fontitrygon geijskesi</i> (Boeseman, 1948)	Omnivorous	Benthic
45	<i>Gymnothorax funebris</i> Ranzani, 1839	Omnivorous	Benthic
46	<i>Gymnachirus nudus</i> Kaup, 1858	Omnivorous	Benthic
47	<i>Gymnothorax ocellatus</i> Agassiz, 1831	Omnivorous	Benthic
48	<i>Gymnura micrura</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omnivorous	Benthic
49	<i>Haemulon aurolineatum</i> Cuvier, 1830	Omnivorous	Demersal
50	<i>Haemulon plumieri</i> (Lacepède, 1801)	Omnivorous	Demersal
51	<i>Haemulon steindachneri</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	Omnivorous	Demersal
52	<i>Harengula jaguana</i> Poey, 1865	Planktivorous	Demersal
53	<i>Hypanus americanus</i> (Hildebrand & Schroeder, 1928)	Omnivorous	Benthic
54	<i>Hypanus guttatus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omnivorous	Benthic
55	<i>Hyporthodus niveatus</i> (Valenciennes, 1828)	Omnivorous	Demersal
56	<i>Isopisthus parvipinnis</i> (Cuvier, 1830)	Invertivorous	Demersal
57	<i>Lagocephalus laevigatus</i> (Linnaeus, 1766)	Omnivorous	Demersal
58	<i>Larimus breviceps</i> Cuvier, 1830	Invertivorous	Demersal
59	<i>Lonchopisthus higmani</i> Mead, 1959	Omnivorous	Demersal
60	<i>Lonchurus elegans</i> (Boeseman, 1948)	Invertivorous	Demersal
61	<i>Lonchurus lanceolatus</i> (Bloch, 1788)	Omnivorous	Demersal
62	<i>Lutjanus purpureus</i> (Poey, 1866)	Omnivorous	Demersal
63	<i>Lutjanus synagris</i> (Linnaeus, 1758)	Omnivorous	Demersal
64	<i>Macrodon ancylodon</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omnivorous	Demersal
65	<i>Menticirrhus americanus</i> (Linnaeus, 1758)	Invertivorous	Demersal
66	<i>Micropogonias furnieri</i> (Desmarest, 1823)	Omnivorous	Demersal
67	<i>Mustelus higmani</i> Springer & Lowe, 1963	Omnivorous	Demersal
68	<i>Narcine brasiliensis</i> (Olfers, 1831)	Omnivorous	Benthic
69	<i>Nebris microps</i> Cuvier, 1830	Omnivorous	Demersal
70	<i>Notarius grandicassis</i> (Valenciennes, 1840)	Invertivorous	Demersal
71	<i>Odontognathus mucronatus</i> Lacepède, 1800	Planktivorous	Demersal
72	<i>Ogcocephalus nasutus</i> (Cuvier, 1829)	Omnivorous	Benthic

73	<i>Oligoplites saliens</i> (Bloch, 1793)	Omnivorous	Pelagic
74	<i>Opisthonema oglinum</i> (Lesueur, 1818)	Omnivorous	Pelagic
75	<i>Orthopristis ruber</i> (Cuvier, 1830)	Omnivorous	Demersal
76	<i>Paralonchurus brasiliensis</i> (Steindachner, 1875)	Invertivorous	Demersal
77	<i>Pellona harroweri</i> (Fowler, 1917)	Planktivorous	Pelagic
78	<i>Peprilus paru</i> (Linnaeus, 1758)	Omnivorous	Demersal
79	<i>Polydactylus oligodon</i> (Günther, 1860)	Omnivorous	Demersal
80	<i>Pomacanthus paru</i> (Bloch, 1787)	Invertivorous	Demersal
81	<i>Pomadasys corvinaeformis</i> (Steindachner, 1868)	Omnivorous	Demersal
82	<i>Porichthys pectorodon</i> Jordan & Gilbert, 1882	Omnivorous	Benthic
83	<i>Priacanthus arenatus</i> Cuvier, 1829	Omnivorous	Demersal
84	<i>Prionotus punctatus</i> (Bloch, 1793)	Omnivorous	Benthic
85	<i>Pseudauchenipterus nodosus</i> (Bloch, 1794)	Omnivorous	Demersal
86	<i>Pseudobatos percellens</i> (Walbaum, 1792)	Omnivorous	Benthic
87	<i>Rhinoptera bonasus</i> (Mitchill, 1815)	Invertivorous	Demersal
88	<i>Rhizoprionodon porosus</i> (Poey, 1861)	Piscivorous	Demersal
89	<i>Rhomboplites aurorubens</i> (Cuvier, 1829)	Omnivorous	Demersal
90	<i>Sciaudes parkeri</i> (Traill, 1832)	Omnivorous	Demersal
91	<i>Sciaudes proops</i> (Valenciennes, 1840)	Omnivorous	Demersal
92	<i>Scomberomorus brasiliensis</i> Collette, Russo & Zavalain, 1978	Omnivorous	Pelagic
93	<i>Scorpaena brasiliensis</i> Cuvier, 1829	Omnivorous	Benthic
94	<i>Scorpaena isthmensis</i> Meek & Hildebrand, 1928	Omnivorous	Benthic
95	<i>Selar crumenophthalmus</i> (Bloch, 1793)	Omnivorous	Pelagic
96	<i>Selene brownii</i> (Cuvier, 1816)	Omnivorous	Demersal
97	<i>Selene vomer</i> (Linnaeus, 1758)	Omnivorous	Demersal
98	<i>Serranus atrobranchus</i> (Cuvier, 1829)	Omnivorous	Demersal
99	<i>Sparisoma chrysopterum</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Invertivorous	Demersal
100	<i>Sphoeroides dorsalis</i> Longley, 1934	Invertivorous	Demersal

101	<i>Sphoeroides testudineus</i> (Linnaeus, 1758)	Invertivorous	Demersal
102	<i>Sphyraena guachancho</i> Cuvier, 1829	Omnivorous	Pelagic
103	<i>Sphyraena tudes</i> (Valenciennes, 1822)	Omnivorous	Demersal
104	<i>Stellifer microps</i> (Steindachner, 1864)	Invertivorous	Demersal
105	<i>Stellifer rastrifer</i> (Jordan, 1889)	Invertivorous	Demersal
106	<i>Stephanolepis setifer</i> (Bennett, 1831)	Invertivorous	Demersal
107	<i>Styracura schmardae</i> (Werner, 1904)	Invertivorous	Benthic
108	<i>Syacium papillosum</i> (Linnaeus, 1758)	Omnivorous	Benthic
109	<i>Sympodus plagusia</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omnivorous	Benthic
110	<i>Synodus foetens</i> (Linnaeus, 1766)	Omnivorous	Benthic
111	<i>Trachinotus cayennensis</i> Cuvier, 1832	Omnivorous	Pelagic
112	<i>Trachinotus falcatus</i> (Linnaeus, 1758)	Omnivorous	Pelagic
113	<i>Trichiurus lepturus</i> Linnaeus, 1758	Omnivorous	Demersal
114	<i>Upeneus parvus</i> Poey, 1852	Invertivorous	Demersal
115	<i>Uraspis secunda</i> (Poey, 1860)	Piscivorous	Pelagic

Table S2. List of the 13 morphological traits from 14 measures taken from lateral view pictures of fishes. The 14th morphological trait is the logarithm of the maximum standard length. These traits have been selected as a consensus choice based on a literature review (Dumay et al. 2004, Micheli & Halpern 2005, Mouillot et al. 2006, Viole et al. 2007, Mason et al. 2008, Reecht 2009, Villéger et al. 2010, Pessanha et al. 2015, Silva-Júnior et al. 2016).

Functions of interest	Functional trait	Formula	Ecological meaning
Food acquisition	Eye size (Es)	$\frac{Ed}{Hd}$	Visual acuity
	Mouth position (Mp)	$\frac{Mo}{Hd}$	Feeding method in the water column
	Maxillary length (Ml)	$\frac{Jl}{Hd}$	Size and strength of jaw
Habitat use	Eye position (Ep)	$\frac{Eh}{Hd}$	Vertical position of fish in the water column
	Elongation (El)	$\frac{Bl}{Bd}$	Vertical position of fish in the water column and hydrodynamism
Locomotion	Body lateral shape (Bls)	$\frac{Hd}{Bd}$	Relative depth of the head compared to the body
	Pectoral fin position (Pfp)	$\frac{Pfi}{Pfb}$	Pectoral fin use for maneuverability
	Pectoral fin aspect ratio (Pfar)	$\frac{Pfl^2}{Pfs}$	Pectoral use for propulsion
	Pectoral fin size (Pfs)	$\frac{Pfl}{Bl}$	Relative size of the pectoral fin compared to the body
	Caudal peduncle throttling (Cpt)	$\frac{Cfd}{CPd}$	Caudal propulsion efficiency through reduction of drag
	Caudal fin aspect ratio (Cfar)	$\frac{CFd^2}{CFS}$	Caudal fin use for propulsion and/or direction
	Fins surface ratio (Fsr)	$\frac{2 \times Pfs}{CFS}$	Fin use / surface of propulsion
	Relative fin surface (Rfs)	$\frac{Pfs + CFS}{Bl \times Bd}$	Fin total surface compared to the body lateral surface

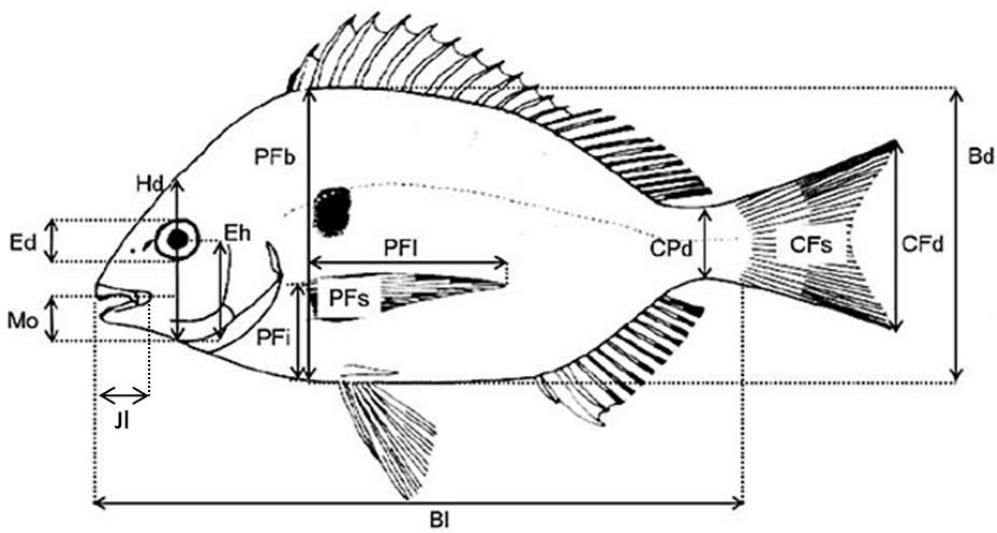


Fig. S1. Representation of the 14 morphological measurements used to compute morphological traits (modified from Villéger et al. 2010). *Bl* body standard length, *Bd* body depth, *CPd* caudal peduncle minimal depth, *CFd* caudal fin depth, *CFs* caudal fin surface, *PFi* distance between the insertion of the pectoral fin to the bottom of the body, *PFb* body depth at the level of the pectoral fin insertion, *PFl* pectoral fin length, *PFs* pectoral fin surface, *Hd* head depth along the vertical axis of the eye, *Ed* eye diameter, *Eh* distance between the center of the eye to the bottom of the head, *Mo* distance from the top of the mouth to the bottom of the head along the head depth axis, *Jl* jaw length.

For flatfishes, we followed the same procedure proposed by Villéger et al. (2010). This means that body depth, mouth depth and position, and eye position were measured with respect to the position of the fish in its environment. In other words, the lateralization was not considered. Additionally, as flatfishes have their two eyes on the top of the head, *eye position* was computed as: $(2*Ed)/Hd$. Flatfishes were considered without functionally pectoral fins, so *Pectoral fin position* and *Pectoral fin aspect ratio* were fixed to 0. Similarly, for species without caudal fin, the *Caudal fin aspect ratio* and *Fins surface ratio* were fixed to 0.

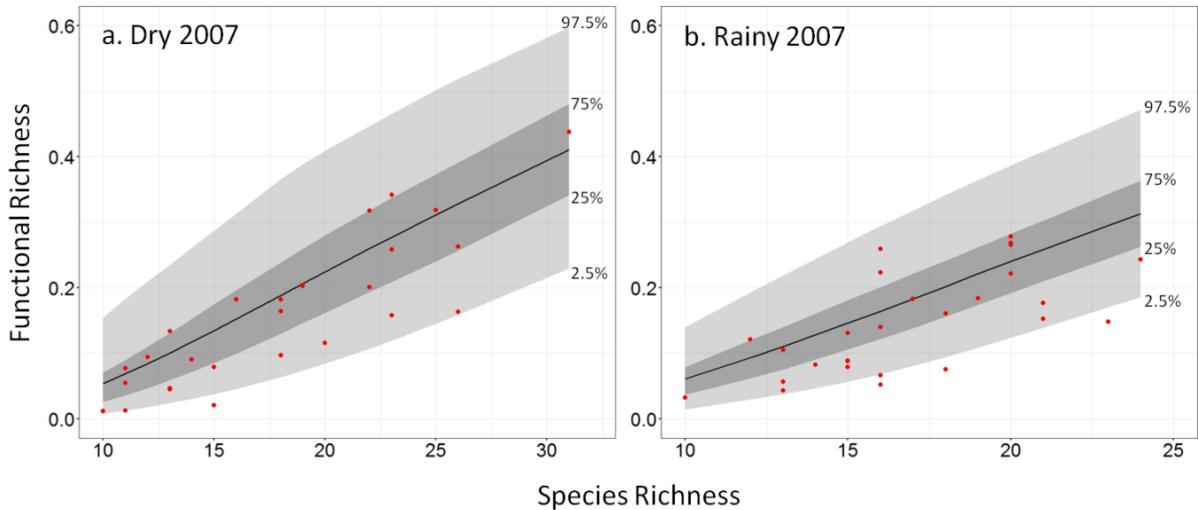


Fig. S2. Observed (dots) and simulated FR values based on a null model (grey zones) during the dry (a) and the rainy season (b) in 2007. The black line is the mean of 999 random permutations. Areas in dark and light grey are respectively the 50th and the 95th percentiles, smoothed using a generalized additive model (GAM) function.

Results from the 2007 dry season survey were comparable to those obtained for the 2016 and 2017 dry season surveys. They showed that 3 observed values were situated above the 75th percentile, 14 were within the interquartile range and 11 were under the 25th percentile of the null distribution (Fig. S2a). Then, results from the 2007 rainy season survey were also similar to those obtained for dry season surveys from 2007, 2016 and 2017. Indeed, 3 observed values were situated above the 75th percentile, 11 were within the interquartile range and 14 were under the 25th percentile of the null distribution. These results indicated that limiting similarity hypothesis (or interspecific competition) was dominant for only 11% of assemblages, for both seasons from 2007, whereas environmental filtering was the dominant shaping process for 38% of assemblages during the 2007 dry season and for 50% of assemblages during the 2007 rainy season. Results between both seasons are similar and showed the absence of a seasonal effect. The environmental filtering remains the dominant process structuring fish assemblages in French Guiana throughout the year. We note that functional redundancy remains strong in the rainy season as maximum local FRic equals 0.28 (Fig. S2).

Chapitre III

Diversity recovery and temperature induced species shift in tropical marine fish communities after a trawling fishery collapse

Vincent Vallée¹, Ilan Perez², Maria Ching Villanueva³ and Fabian Blanchard¹

¹ IFREMER, UMR 3456 LEEISA, CNRS, Université de Guyane, IFREMER, Centre de Recherche de Montabo, 275 Route de Montabo, BP 50477, 97300 Cayenne, French Guiana

² IRD, UMR MARBEC, 87 avenue Monnet, 34200 Sète, France

³ IFREMER, Laboratoire de Biologie Halieutique, STH, Z.I. Pointe du Diable BP 70, 29280 Plouzané, France

ABSTRACT: Assessing cumulative effects of multiple pressures on fish communities can help to inform future ecosystem-based fisheries management. In the current context of overfishing and climate change, we need to better understand combined effects of fishing pressure and warming waters for more sustainable fisheries and healthier ecosystems. In tropical regions, fishing and climate change tend to decrease fish diversity and fisheries production. However, this study showed that tropical fish communities can also recover from heavy exploitation with a great restructuring observed in response to a progressive decreasing fishing pressure and despite warming waters. Several indices were estimated from eight standardised scientific surveys, conducted between 1993 and 2017 on the continental shelf of French Guiana, and pooled into three decadal periods (the 1990s, 2000s and 2010s). These were then used to compare structure of communities regarding fishing pressure and sea surface temperature (SST) as a proxy of climate change over time. Results showed progressive increases in taxonomic and functional diversity indices, increases in theoretical maximum size spectra, increases in the biomass of benthic species which are the most sensitive to bottom trawling. These results can be interpreted as the effects of the decreasing shrimp fishery pressure. In the same time, fish communities' structure changed from subtropical to tropical-dominated communities with an increase in the mean temperature of the surveyed community that can be interpreted as the result of warmer waters. However, despite the tropicalization of communities due to climate change, warmer waters effects did not cause diversity loss. On the contrary, fish communities showed

an encouraging recovery capacity following the progressive decrease of the shrimp fishery and, thus, the absence of overexploitation. These results provide new insights and reflections for future fisheries management on large areas in tropical regions.

Key words: long-term changes, marine fish community, fishing pressure, climate change, recovery capacity, tropical ecosystem, functional diversity, French Guiana

1. INTRODUCTION

The global ocean, which is a crucial component in the regulation of the Earth's climate, has undergone great variations since the recent years (Bigg *et al.*, 2003). Oceans are warming up, becoming less oxygenated and increasing in acidity due to CO₂ accumulation (Gattuso *et al.*, 2015). Moreover, other driving factors related to anthropogenic activities induce also diversity loss such as overfishing, pollution, habitat destruction and invasive species (Worm *et al.*, 2006). Deep variations in the oceanic circulation and chemistry, the rise of sea levels, the increase in storm intensity as well as large scale changes in marine biodiversity are just some of the dramatic responses observed due to the cumulative effects of these phenomena (Cheung *et al.*, 2009; Pörtner *et al.*, 2014). Based on the different climate change scenarios proposed by the IPCC for the next decades, some impacts are expected to continue progressively while others will escalate towards irreversible states (IPCC, 2014, 2019; Jones and Cheung, 2015).

Important changes in fish communities' diversity and structure have been observed due to warming waters worldwide. For instance, studies on changes in fish species composition related to waters temperature increases at the global scale showed a decreasing proportion of subtropical species at lower latitudes and an increasing dominance of warmer water species pole ward (Cheung *et al.*, 2013). Changes in fish community structure, diversity and abundance affect ecosystems functioning and, consequently, the goods and services they provide for humanity such as fish food supply (Cheung and Sumaila, 2015; Sumaila *et al.*, 2016). A direct consequence of climate change is a decrease in fishing productivity that threatens the economy and food security, especially local fisheries in low-latitude regions (Cheung *et al.*, 2016; Lam *et al.*, 2016). Forecasts from a dynamic bioclimate envelope model showed increases in potential catches at high-latitude regions but also important decreases near the equator (Cheung *et al.*, 2010, 2011). At more local scales, in temperate ecosystems, fish communities showed structural reorganization and tropicalization with an increase of the tropical and subtropical

species abundance and biomass (Blanchard and Vandermeirsch, 2005; Poulard and Blanchard, 2005; Nakamura *et al.*, 2013; Horta e Costa *et al.*, 2014; Vergés *et al.*, 2014).

Global warming coupled with the increasing number of unsustainable and expanding fisheries since the 1950s directly affect fish abundance, survival and distribution (Jennings and Kaiser, 1998; Finney, 2000; Thrush *et al.*, 2016). Both have become major conservation threats to many species and ecosystems (Coll *et al.*, 2008; Pitcher and Cheung, 2013; Cheung, 2018). Under such circumstances, the whole ecosystem biota is at risk. Concerning fisheries, on the one hand, species with high economic values are brought down to vulnerable levels due to overexploitation (Pauly *et al.*, 1998; Teh *et al.*, 2017) while on the other hand, less valuable or non-targeted species are also subjected to strong pressures due to increasing predation or mortality caused by unsustainable and destructive systems used (Kaiser *et al.*, 2003; Abrahams *et al.*, 2007). Among destructive fisheries, bottom trawling along continental shelves account for one quarter of the world's marine fish production (FAO, 2018). Towed bottom fishing gears cause important physical disturbances which destroy benthic habitats leading to huge changes in the seabed ecosystems (Jennings and Kaiser, 1998; Kaiser *et al.*, 2002, 2003; Sciberras *et al.*, 2018). First, they kill between 20 and 50 % of the benthic invertebrates in their path provoking changes in the functional traits composition of the species and also reductions in their biomass, diversity and body size on which benthic, demersal and some of pelagic fish species depend directly (Blanchard *et al.*, 2004; Kaiser *et al.*, 2006; Vergnon and Blanchard, 2006). These non-selective fishing gears generate also a great amount of untargeted species (Collie *et al.*, 2016). For instance, shrimp trawl fisheries generate a mean of 62% of bycatch biomass at global scale and it can reach 96% in tropical regions (Kelleher, 2005).

In French Guiana, the shrimp fishery by bottom trawling generated 90% of bycatch biomass (Chaboud and Vendeville, 2011). This fishery was considered economically important in this tropical region since the 1970s but due to several simultaneous economic factors it began to decrease since the mid-1980s. The number of shrimp trawlers decreased progressively from 112 in 1986 to 13 in 2018, the fishing effort was divided by 19 in terms of days at the sea per year (Figure 1) and the shrimp landings were divided by 4 in biomass (Chaboud, 2009). Here, contrary to most of global fisheries trends, the significant decline of the shrimp fishery since the 1990s certainly alleviated physical and ecological stress exerted on benthic habitats and fish communities previously highly impacted by habitat degradation and overfishing (Chaboud and Vendeville, 2011). Moreover, the study area (between 30 and 60m) was exclusively exploited by shrimp trawlers and was not subject to other fishing pressures.

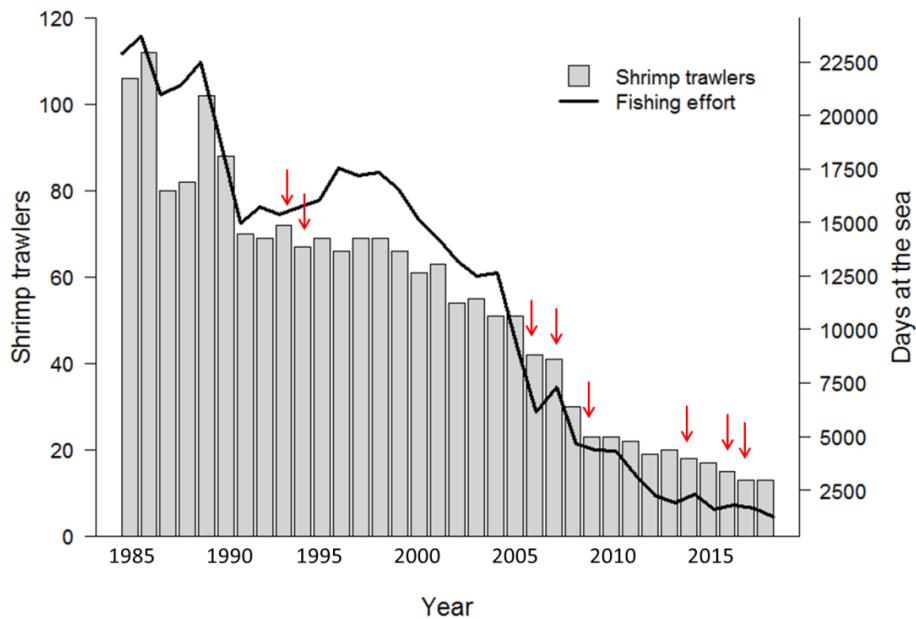


Figure 1. Trends of fishing effort (days at the sea) and number of shrimp trawlers per year from 1985 to 2018. Red arrows represent scientific surveys conducted and analyzed in the present work.

The potential recovery of communities is closely related to their resilience which is defined as the capacity to recover from disturbances effects toward an initial state described before disturbances (Bernhardt and Leslie, 2013). In the present case study, no information was available on the initial state of communities before the exploitation. Thus, we cannot talk about resilience as it is widely defined². However, considering the important decrease of the shrimp fishery and knowing its strong impacts on fish communities, we assumed that they could have recovered from overexploitation. Not toward the initial state before the exploitation but at least toward a more stable state than in the 1990s. Benthic habitats of the continental shelf of French Guiana are globally homogeneous and mostly composed of mud banks and some rare rocky areas (Artigas *et al.*, 2003). This type of habitats with relatively low tridimensional complexity has potentially a greater recovery capacity than more structurally complex habitats which have the longest trajectories in terms of habitats restructuring and re-colonization by the associated macro-fauna (Kaiser *et al.*, 2003).

² The aim of this work is not to redefine the term “resilience”, but its actual and commonly accepted definition is ambiguous in our opinion. Indeed, an object as a car can recover after a crash since we can replace each part of the vehicle in order to give it back its initial shape and function. However, we assumed that living communities cannot return exactly to a previous state since populations (abundances and biomasses) and habitats characteristics are in a constant dynamic over time and will never be the same.

In parallel, according to data from the National Climatic Data Center (NCDC) and the National Centers for Environmental Information (NOAA), the mean sea surface temperature (SST) of French Guiana's coastal waters has increased to more than 1°C since 1990 (Figure 2). This increase is 3.5 times more elevated than the global mean increase on the same time period (IPCC, 2014, 2019) and may explain the progressive increase in abundance of species with higher thermal affinity in tropical areas at global scale (Cheung *et al.*, 2013). Therefore, we assume that according to their thermal tolerance some fish species could have migrated from French Guiana's waters towards more temperate waters in higher latitudes, thus, provoking potential diversity loss accompanied by community structure changes as it happened at mid-latitudes (Blanchard and Vandermeirsch, 2005; Nakamura *et al.*, 2013; Horta e Costa *et al.*, 2014).

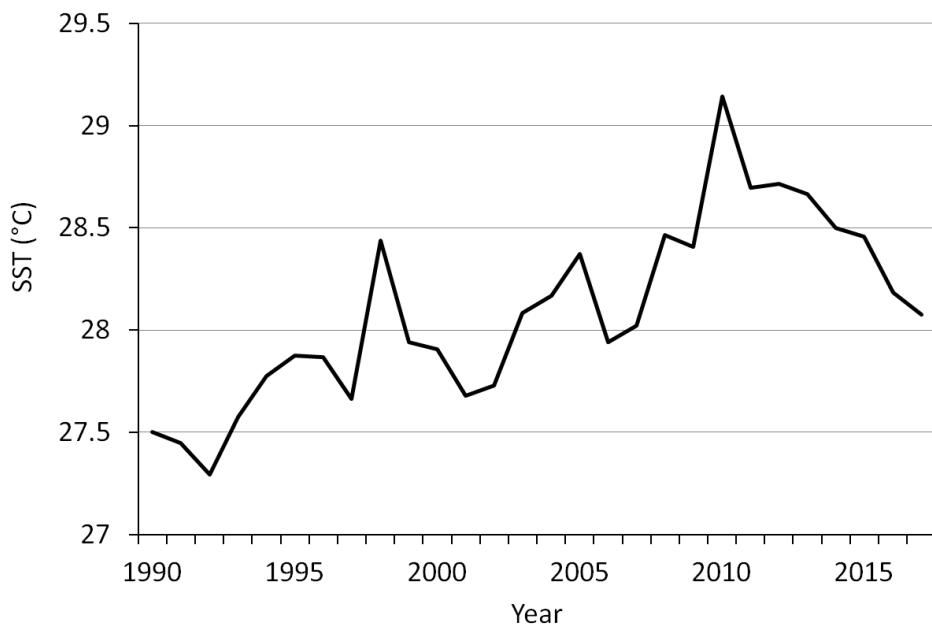


Figure 2. Mean annual sea surface temperature (SST) from 1990 to 2017 (data from NCDC - NOAA).

On the one hand, the fishing impact decrease could have allowed fish communities to recover from exploitation while on the other hand climate change could have provoked diversity loss due to potential species migrations and local extinctions. Considering such important variations in the dynamic of impact factors that could each induced opposite effect, the present work aims to disentangle both fishing impact decrease and warmer waters effects by describing changes which occurred in fish community structure and diversity since the 1990s with the computation of several indices. Tropical marine communities are expected to be more severely affected by system structural and dynamic changes than in temperate regions in the next decades

(Worm *et al.*, 2006; Cheung *et al.*, 2009). Therefore, a better understanding of fish communities' responses to cumulative pressures is a crucial key to addressing future management plans to mitigate possible ecosystem and economic loss in these regions. We need to better understand combined effects of increasing fishing pressure and climate change on ecosystems, rather than try to disentangle them and address each separately (Perry *et al.*, 2010). However, the present study can allow us to understand more precisely the fishing impact decrease by investigating both effects independently. Indeed, several studies have already described beneficial fishing impact decrease or cessation in marine protected areas (Halpern, 2003; Lester *et al.*, 2009; Bates *et al.*, 2014) but, to the best of our knowledge, never in such a large scale as the continental shelf of French Guiana. This situation provides an original case study which will allow us to describe the progressive collapse effect of the unique fishery on communities and to give new insights for more sustainable fisheries management at large scales. The aim is also to provide useful information for tropical fisheries with similar characteristics which would tend to a more efficient ecosystem-based management with a lower fishing pressure. In the same time, it will allow us to describe recovering fish communities' responses to warmer waters in threatened tropical regions.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1 Study area

The study area was the inner continental shelf of French Guiana (4.5° - 6.5° N, 51.5° - 54° W; Figure 3). Coastal marine ecosystems from the north of Brazil to Venezuela are highly influenced by the turbid freshwater discharge from the Amazon River which is flushed out into the ocean and transported from east to west by the North Brazilian Current and its extension, the Guiana Current (Cadee, 1975; Smith and Demaster, 1996). French Guiana's coastal waters are considered as highly productive with a primary productivity superior to $300 \text{ g C.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$ and a high fish species diversity comprised between 400 and 500 species.

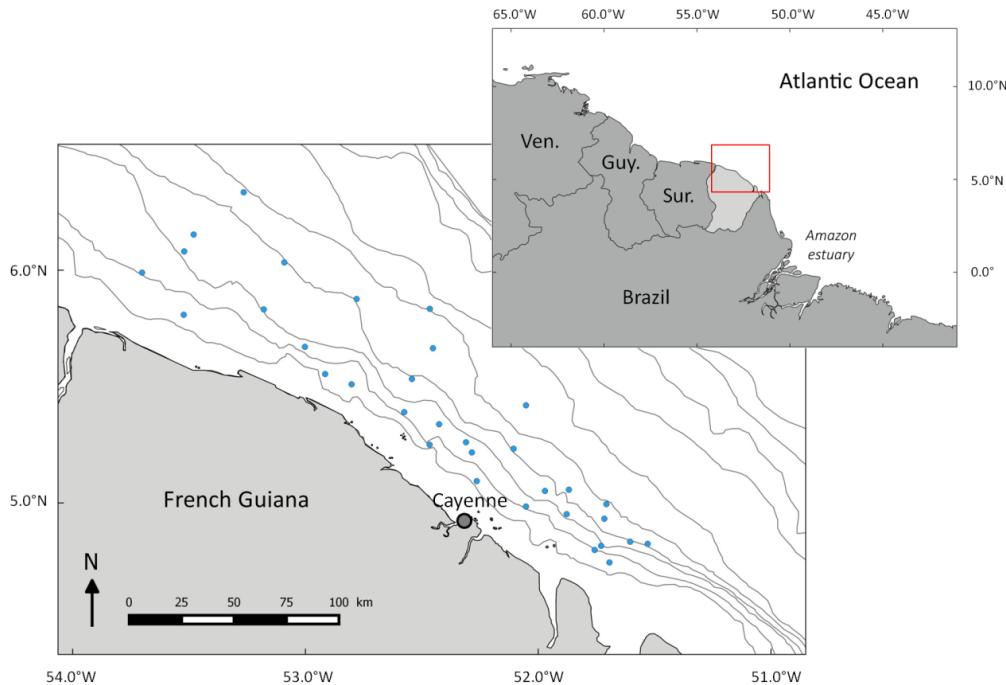


Figure 3. Study area off the coast of French Guiana, showing the location of the 33 sampling stations (isobaths are represented every 10 m). Ven.: Venezuela, Guy.: Guyana, Sur.: Suriname.

2.2 Sampling protocol and biological data set

The present work was based on fish data compiled from eight scientific trawl surveys conducted on 33 stations along the coast of French Guiana during the month of October between 1993 and 2017 (Figure 3). The eight standardised surveys belong to three research programs: RESUBGUY (1993 and 1994), CHALOUPE (2006, 2007 and 2009) and STUDY I and II (2014, 2016 and 2017) (see red arrows on the Fig. 1) and were intended to collect mainly Teleosts and Chondrichthyes (hereafter simply ‘fish’). Stations were distributed by a stratified random sampling protocol between 15 and 60 meters depth from the Brazilian border (east) to the Surinamese border (west). This sampling plan covered a surface of approximately 25,000 km². For each station, fishes were sampled using a bottom shrimp trawl³ (horizontal mouth opening: 6.7 m; vertical mouth opening: 1.5 m; cod end mesh size: 45 mm), towed for 30 minutes at a constant speed of 2.5 knots. When possible, all individuals collected were identified at the species level.

³ Despite the fishing standards imposed in 2010 obliging professional shrimp trawlers to use the Turtle and Trash Excluder Device (TTED) to prevent the catch of large (i.e. sharks and rays) and endangered species (i.e. turtles), the device was removed from the trawl during the STUDY surveys in order to keep the same fish selectivity with previous surveys.

The entire data set, including rare and pelagic species, was considered in the following statistical analyses. Rare species are often excluded from analyses as they could lead to misinterpretations due to their low abundances. However, studies have shown that they represent highly distinct combinations of traits regarding the total species pool (Diaz *et al.*, 2007) and, thus, they tend to occupy specific niches and perform unique ecological roles important in ecosystem functioning (Mouillot *et al.*, 2013; Leitão *et al.*, 2016). Excluding such ecologically important species may affect the understanding of how communities could have changed over the years (Solan, 2004) and may interfere in the overall description and interpretation of changes which occurred in fish communities (Mouillot *et al.*, 2013). In other studies based on data collected using bottom trawls, pelagic species were removed from the analyses as it is considered that their catchability and representativeness in the samples may be underestimated (Pecuchet *et al.*, 2016). Nevertheless, we decided to keep these species in our analyses for several reasons. First, the aim of the present study is not to provide an abundance assessment of the pelagic species but to describe changes in the structure and the diversity of fish communities. Second, since surveys were standardized along the research programs and that fishing gears were supposed to keep the same fish selectivity, we assumed that changes in abundances which could occur were constant.

2.3 Functional characterization

Fish functional diversity was characterized by using 16 functional traits. For each of the 174 species present in our surveys, information on 2 ecological traits was collected on their trophic and habitat affinities (Table S1 in Supplement). We considered 4 “trophic group” (planktivorous, benthic invertivorous, piscivorous and omnivorous) and 3 “habitat” categories (benthic, demersal and pelagic). Complementary information on diet, habitat and also on food acquisition and locomotion has been gathered for each species by computing functional indices through 14 morphological traits (Table S2 in Supplement). Morphological traits are unitless ratios computed from 14 measures taken from the lateral view of digital pictures of individual fish (Figure S1 in Supplement) using IMAGEJ © software (<https://imagej.nih.gov/ij/>) as proposed by Villéger *et al.* (2010). Measures were taken from digital pictures of fish species collected in 2016 and 2017 from the STUDY II survey program. Measures for rare species were characterized based on one picture while measures for more abundant species were taken from a maximum of ten pictures of heterogeneous sizes. However, some species collected from

previous surveys were not collected during the STUDY II surveys (2016 and 2017). We then assumed that 2 individuals of the same species collected in recent years and during earlier surveys have the same morphological characteristics even if the samples have been collected with 25 years of time delay. It is accepted that this time period is not enough to provoke morphological changes which could influence species functions. Overall, these species represent 15% of the 174 species collected from all surveys. Morphological measures were then obtained from pictures gathered from reliable sources as Fishbase (Froese and Pauly, 2019) and other specialized websites (<http://watlfish.com/> ; <https://stri.si.edu/> ; <https://www.floridamuseum.ufl.edu/> ; <http://doris.ffessm.fr/> ; <https://reefapp.net/en/> ; <https://animaldiversity.org/>). Pictures used were always taken from a relatively close geographic area (i.e., French Guiana, Surinam, Guyana and Caribbean Islands). For each species, mean trait values were computed from individual measures assuming that intraspecific variations were lower than interspecific variations (Dumay *et al.*, 2004). For each trait, mean species ratios were standardized such that the mean was always equal to 0 and the standard deviation to 1 in order to give the same weight to each morphological trait. The functional distance matrix was computed using Gower's distance (Gower, 1971), as recommended by Pavoine et al. (2009). This measure allows different types of traits (i.e., traits coded as continuous, ordinal and categorical) to be mixed while giving them equal weights (Buisson *et al.*, 2013). Then, a principal coordinate analysis (PCoA) was performed on the functional distance matrix to obtain species coordinates in a multidimensional space (Villéger *et al.*, 2008; Laliberté and Legendre, 2010). We used the method of Maire et al. (2015) to assess the best compromise to represent the functional information while keeping the number of dimensions as low as possible. Following this procedure, we kept the species coordinates on the first four axes to describe the functional space representing 81% of the inertia (29.8%, 25.2%, 14.8% and 11.2% for the first four principal components) considering the total species pool collected during the three decades. The mean square deviation (mSD) was lower than 0.01 for all surveys.

2.4 Taxonomic diversity indices

With the aim to describe the diversity of fish communities, four taxonomic diversity indices have been computed at the local scale, i.e. by station which is a single haul, by using the ‘vegan’ package (Oksanen, 2018). We choose these classic indices in order easily future allow comparisons with other works.

- the specific richness S as the number of species
- the Shannon-Weaver Exponential index $\exp(H)$

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \times \log_2 (p_i)$$

- the Inverse Simpson index D_2

$$D_2 = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i}$$

Both indices $\exp(H)$ and D_2 are respectively derived from the Shannon-Weaver and the Simpson indices (Jost, 2006).

- and the Pielou's evenness index J'

$$J' = \frac{H'}{\log_2 (S)}$$

2.5 Functional diversity indices

Five functional diversity indices have been computed using R functions provided on <http://villeger.sebastien.free.fr/Rscripts.html> and used in numerous ecological studies (Villéger *et al.*, 2008, 2010, 2011, 2013; Mouillot *et al.*, 2013, 2014; Maire *et al.*, 2015). The functional richness (*FRic*) is the analogous of S for the functional diversity. It represents the percentage (from 0 to 1) of the convex hull volume occupied by a local species assemblage given that the total *FRic* from the species' regional pool is equal to 1 (Villéger *et al.*, 2008). It should be noted that *FRic* values need to be carefully interpreted because it considers only species occurrence. It means that the occurrence of a single individual species can considerably increase the functional space occupied if this species presents an extreme and original combination of traits. Therefore, functional evenness (*FEve*), functional dispersion (*FDis*), functional specialization (*FSpe*) and functional originality (*FOri*) indices have also been computed to provide a more complete description of functional diversity. *FEve* is the functional analogous of J' . It represents the regularity of distribution of species weights in the functional space. *FDis* is the abundance-weighted mean distance of species trait values to the centroid of all species in the functional space. *FSpe* is a measure to determine how generalist (i.e., species close to the

centroid of the functional space) or specialist (i.e., species having extreme trait combinations and, thus, far from the centroid) tend to change in abundance (Mouillot *et al.*, 2013). *F*Ori is a measure of changes in species abundances and how this modifies the functional redundancy between species (i.e., the number of different species that exhibit similar ecological functions) (Walker, 1992; Guillemot *et al.*, 2011).

2.6 Functional groups

Following the method used by (Brind'Amour *et al.*, 2016) functional groups (FG) have been constructed with a hierarchical cluster analysis (HCA) using Ward's agglomeration method (Ward, 1963) on the functional distance matrix. Thus, FG were composed of species sharing most similar ecological functions. Then, the mean biomass of each group was computed for each survey in order to describe their respective dynamic on the study period.

2.7 Maximum size spectra

The maximum fish size was obtained from Fishbase (Froese and Pauly, 2019) for each species to describe changes in theoretical maximum size spectra during the study period. A total of 15 size classes were retained in order to have a homogeneous distribution of species per size class and, thus, a better representation of the data. To this end, we kept twelve size classes with a 10 cm range (from 10 to 130 cm), one with a 20 cm range (from 130 to 150 cm), one with a 50 cm range (from 150 to 200 cm) and finally one for a maximum size above 200 cm. Species abundances were compiled per year and per size class. Then a size spectrum analysis was performed with a log-log relationship between abundances and the median of each size class.

2.8 The mean trophic level of the surveyed community

The trophic level was obtained from Fishbase (Froese and Pauly, 2019) for each species in order to describe changes in the mean trophic level of the surveyed community (TLSC) on the time period. TLSC was calculated as it follows:

$$TLSC = \frac{\sum_i^n TL_i B_{i,yr}}{\sum_i^S B_{i,yr}}$$

With TL_i as the trophic level of the species i et $B_{i,yr}$ as the total biomass of the species i sampled at the year yr .

2.9 The mean temperature of the surveyed community

With the aim of detecting a potential signature of warming waters in fish communities we computed the mean temperature of the catch (MTC) as proposed by Cheung *et al.* (2013) that we refer here in our case study as the mean temperature of the surveyed community (MTSC) to specify that estimate was based from our surveys data. This index represents the temperature preference of a species pool based on the optimal temperature of each species (based on the mean SST from their geographical distribution obtained from Aquamaps, Kaschner *et al.*, 2016) weighed by its biomass. It describes the trend of collected species' temperature preference and can identifies a potential shift of fish communities towards warmer habitats (Cheung *et al.*, 2013; Bates *et al.*, 2014).

2.10 Statistical analyses

In order to get the most complete picture of the fish assemblages for the last three decades, data collected from the same stations of each research program were retained and merged into a common database. Hence, indices for biodiversity and size spectra were estimated per decade: the 1990s, 2000s and 2010s. Then, with the aim to disentangle both the fishing effort and climate change effects, we run our analyses with the total species pool in a first time and then only with tropical and subtropical species groups as categorized on Fishbase (Froese and Pauly, 2019). Some species (5 over 174) were reclassified from tropical to subtropical, or *vice versa*, based on their range distribution (latitude between 40°N and 40°S) and thermal affinity ranges. In addition, abundances and biomasses dynamics of each species were tested through different surveys and trends were resumed in a table with additional information on their temperature preference (tropical or subtropical) and their functional group (Table S1 in Supplement).

3. RESULTS

Over the 8 surveys, 150,965 individuals (20.3 tons) have been collected belonging to 174 species identified (Table S1 in Supplement).

3.1 Taxonomic and functional indices

Considering the total species pool, all taxonomic diversity indices increased significantly between the 1990s and 2000s and between the 1990s and 2010s (Table 1). For instance, the mean S was estimated at 12.1 in the 1990s while this was close to 19.0 in the 2010s (Table 1 and Figure 4a). Similarly, a mean $\exp(H)$ of 4.3 was obtained in the 1990s which increased to 7.0 in the 2010s (Table 1 and Figure 4b). The same increases and trends were observed for both taxonomic indices J' and D_2 (Table 1). Except for S , no significant changes have been detected between the 2000s and 2010s. Changes occurred between the 1990s and 2000s and between the 1990s and 2010s, however, no changes occurred between the 2000s and 2010s for $\exp(H)$, J' and D_2 indices.

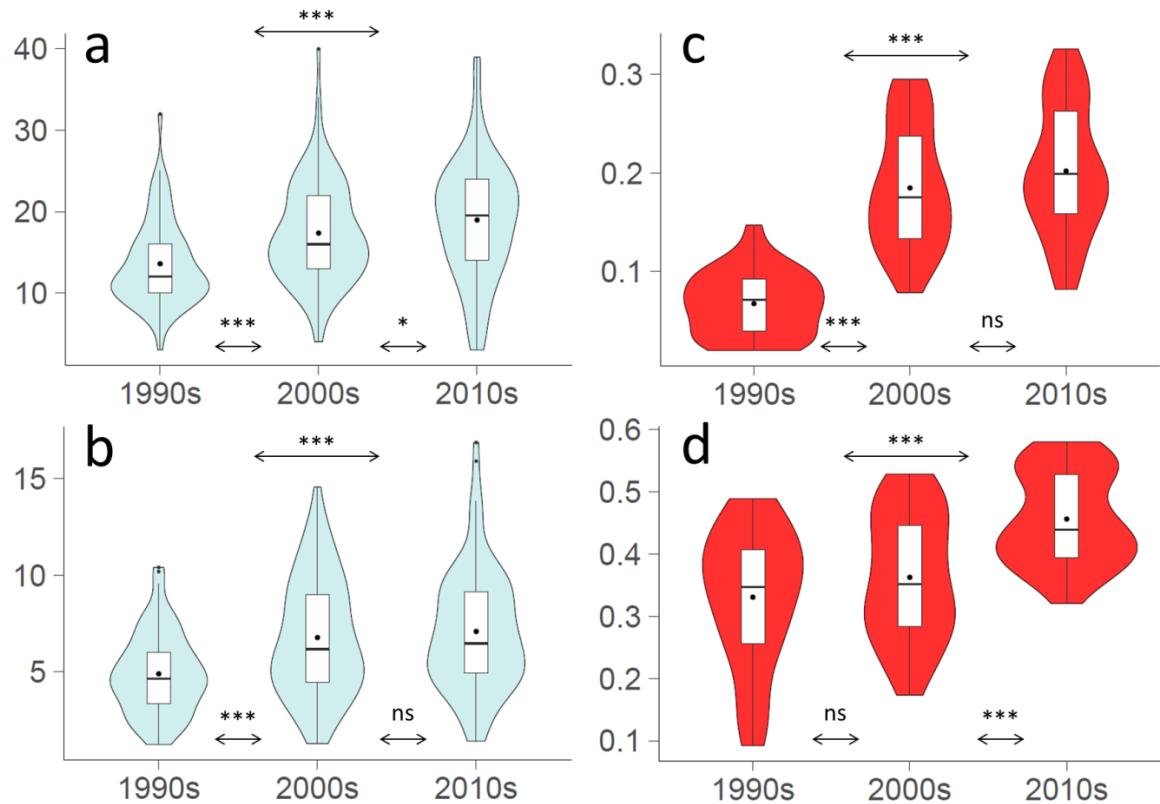


Figure 4. Violin plots of taxonomic (a: S , b: $\exp(H)$) and functional diversity indices (c: $FRic$, d: $FDis$) for each decade. The boxplot represents the median (thick black line in the middle of each box), 25th and 75th quartiles (lower and upper boundary of each box) and the minimum and maximum values (the lower and upper ends of the vertical lines). The shaded areas represent the frequency distribution (in proportion). Black dots represent the mean of values. Arrows and signs represent statistical results of Wilcoxon pairwise tests between each decade and their significant difference ($* < 0.05$; $** < 0.01$; $*** < 0.001$) or not (ns).

Table 1. Significance of Wilcoxon pair tests between taxonomic and functional diversity indices between decades on the entire species pool and their mean values and square deviation.

	Index	Mean ± sd			p-value wilcoxon test		
		1990s	2000s	2010s	1990s-2000s	2000s-2010s	1990s-2010s
Taxonomic diversity	<i>S</i>	12.1 ± 5.19	17.36 ± 6.21	18.97 ± 7.31	***	*	***
	<i>exp(H)</i>	4.30 ± 2.08	6.77 ± 3.05	7.02 ± 3.02	***	ns	***
	<i>J'</i>	0.59 ± 0.16	0.65 ± 0.17	0.65 ± 0.13	*	ns	*
	<i>D</i> ₂	2.99 ± 1.44	4.80 ± 2.33	4.78 ± 2.23	***	ns	***
Functional diversity	<i>FRic</i>	0.06 ± 0.03	0.18 ± 0.06	0.20 ± 0.06	***	ns	***
	<i>FDis</i>	0.33 ± 0.11	0.36 ± 0.10	0.46 ± 0.07	ns	***	***
	<i>FSpe</i>	0.30 ± 0.06	0.31 ± 0.07	0.37 ± 0.05	ns	**	***
	<i>FEve</i>	0.48 ± 0.08	0.45 ± 0.08	0.44 ± 0.06	ns	ns	ns
	<i>FOri</i>	0.12 ± 0.03	0.13 ± 0.04	0.13 ± 0.03	ns	ns	ns

Estimates of *FEve* and *FOri* indices showed no changes between all decades. However, similarly to taxonomic indices, significant increases were reported for *FRic*, *FDis* and *FSpe* on the study period between the 1990s and 2010s (Table 1). *FRic* index tripled in value between the 1990s and 2000s (from 0.06 to 0.18, respectively) and remained stable from the 2000s to 2010s (from 0.18 to 0.20, respectively, Figure 4c). *FDis* and *FSpe* indices remained stable from the 1990s to 2000s (from 0.33 to 0.36 and from 0.30 to 0.31, respectively), however, these indices significantly increased in 2010s with a mean of 0.46 for *FDis* and 0.37 for *FSpe* (Table 1; Figure 4d). The same analyses were performed separately on tropical and subtropical species groups. Results obtained per decade differ from estimates using the total species pool (Table

S3 and S4 in Supplement). However, global trends on the study period are the same for most of the indices. All taxonomic and functional indices showed significant increases for tropical and subtropical species groups as well between the 1990s and the 2010s, except for J' , F_{Spe} and $FEve$. Then, figure 5 shows bidimensional representations (the two first PCoA axes representing 55% of the inertia) of $FRic$, $FDis$ and F_{Spe} indices in the functional space and how these indices changed over the three decades. In the first column, we observed $FRic$ values and new occurrences over time of *Decapterus macarellus* and *Uraspis secunda* on the left, *Ariosoma balearicum*, *Dibranchus atlanticus*, *Apionichthys dumereili*, *Rhinoptera bonasus* and *Halieutichthys aculeatus* at the bottom and *Hypanus guttatus* and *Fontitrygon geijskesi* on the right of the functional space (circled in black on the Figure 5a) which contribute in its expansion since the 1990s to 2000s (Figure 5d) and 2010s (Figure 5g). The second ($FDis$) and the third columns (F_{Spe}) showed respectively how the centroid of all species moved in the functional space and how generalist (close to the centroid) and specialist species (far from the centroid) tend to change in abundance.

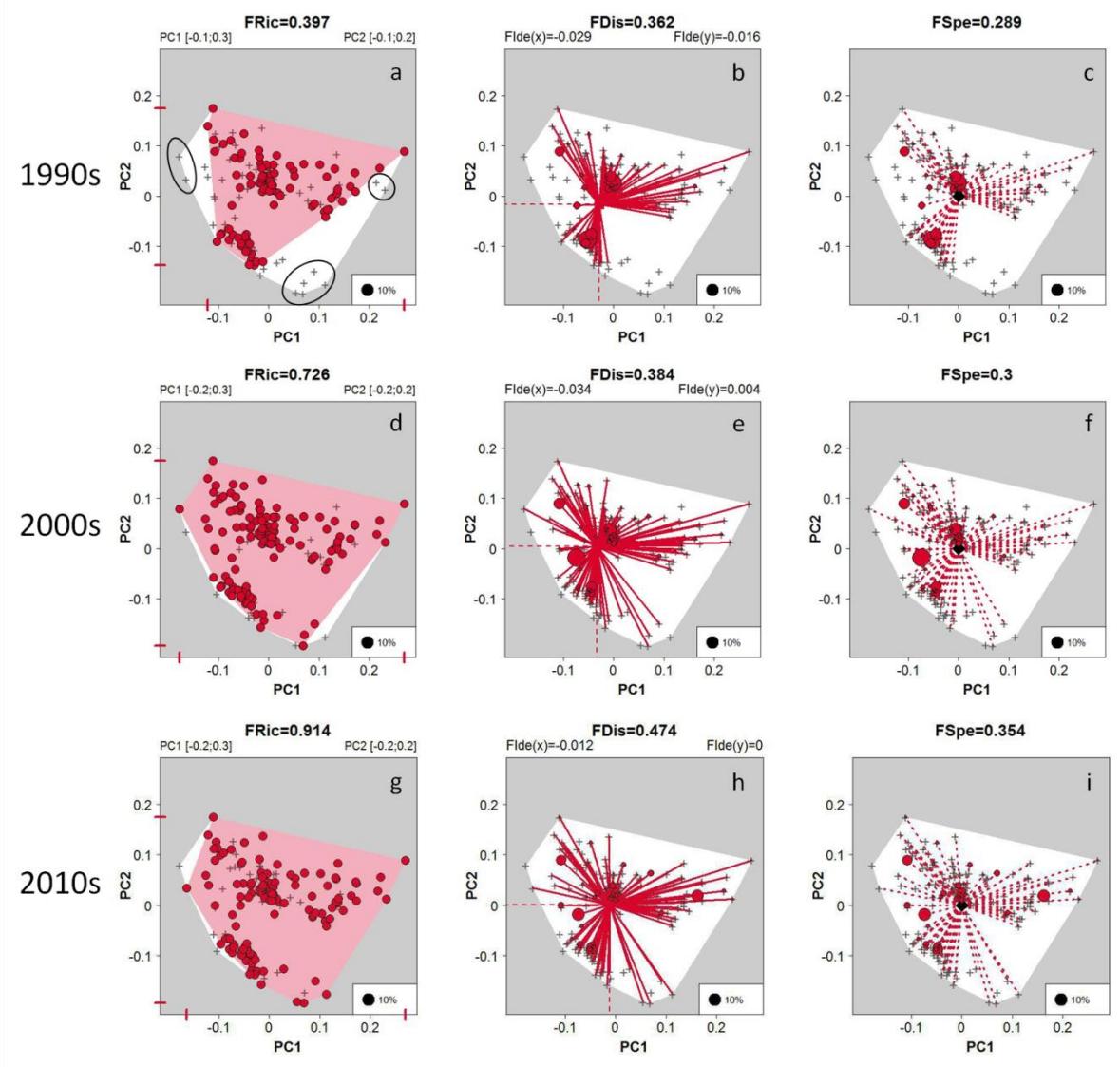


Figure 5. Representations of *FRic*, *FDis* and *FSpe* indices on the two first PCoA axes (representing 55% of the inertia) over the three decades. The white polygons represent the functional space of the total species pool (i.e. considering all the species collected during the three decades). For *FRic* (a, d, g), red circles represent species which occurred in the sample while crosses represent species which didn't occurred in the sample, but which occurred at least once in the sample of another decade (i.e. as part of the total species pool). For *FDis* and *FSpe*, crosses and red circles linked to the centroid by solid or dashed lines are the species which occurred in the sample whiles the size of the red circles showed the relative biomass of these species.

3.2 Functional groups

In order to get the optimal number of FG we performed two tests following the method used by Brind'Amour et al. (2016). First, a Silhouette test recommended keeping only 2 groups which seemed not appropriated to represent the fish functional diversity from the study. We then performed an Elbow test which indicated an optimal group number of 4: benthic fish, reef (or rocky areas) fish, demersal fish and pelagic fish. Based on our empirical knowledge of the data set we decided to keep 5 functional groups by separating rays from benthic fish group. Rays represented in average 30% of the total biomass collected for each survey. This separation allowed us to better distinguish the biomass dynamic of benthic fish through the study period without being concealed by rays' biomass. Thus, we kept the 5 following FG: rays (group 1), benthic fish (group 2), reef fish (group 3), demersal fish (group 4) and pelagic fish (group 5). Demersal, reef and pelagic fish groups' biomasses seemed stable (Figure 6) and have not showed significant trends. Although a notable increase of rays' biomass multiplied by a factor 3 (from a mean equal to 723,652 kg in 1993 and 1994 to a mean equal to 2,145,070 kg in 2016 and 2017) no significant trend were showed neither which is probably due to the low rays' biomass collected during the survey in 2007 compared to others surveys (Figure 6). However, a significant increase was observed for the benthic fish group's biomass ($p < 0.01$) multiplied by a factor superior to 4, from a mean of 91,769 kg in 1993 and 1994 to a mean of 391,573 kg in 2016 and 2017 (Figure 6). Despite a slight increase, no significant trend was shown for the total biomass catch along the study period. The table 2 provide the list of species which showed significant increases or decreases in their biomass and / or abundance through the surveys with information on their functional group and their temperature preference. On the one hand, 19 species showed significant increases in abundance and / or in biomass. Functional groups represented are various with 2 from the rays group, 7 from the reef fish group, 2 from the demersal fish group, 5 from the pelagic fish group and 3 from the benthic fish group. Among them, 11 are tropical while 8 are subtropical species. On the other hand, 8 species showed significant decreases in abundance and / or in biomass. 2 species represented the reef fish group and 6 represented the demersal fish group. Among them, 5 are tropical while 3 are subtropical species.

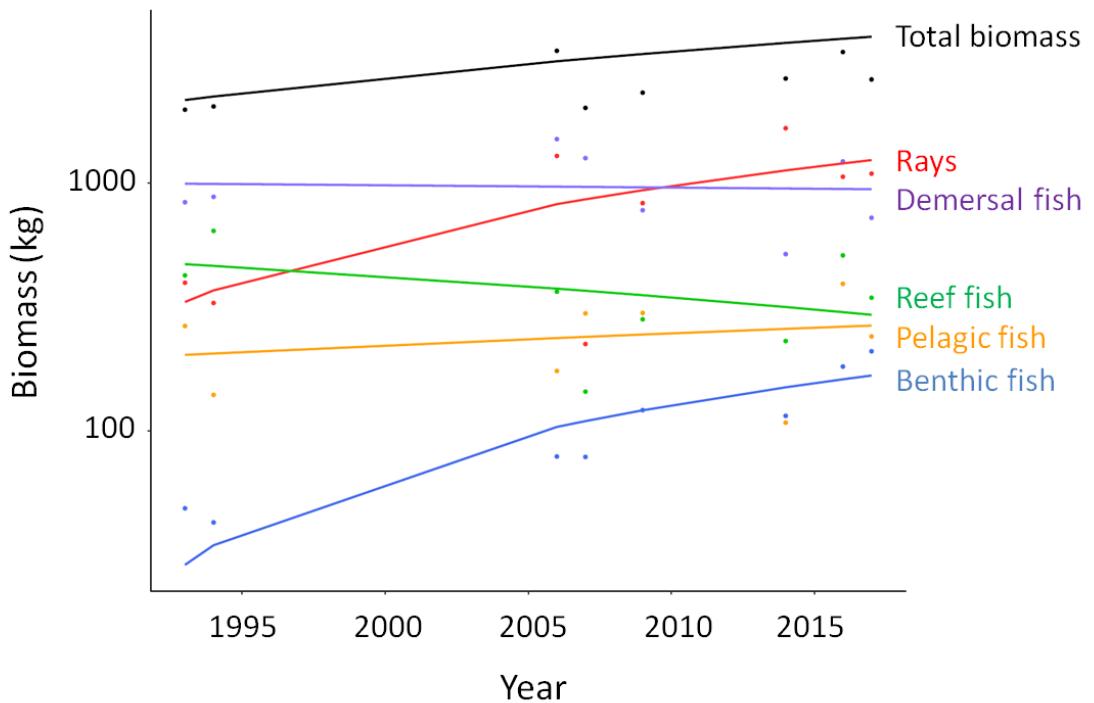


Figure 6. Trends of each functional group represented on a biomass logarithmic scale. Each dot represents the functional group's biomass for each survey and the corresponding lines are the best fitted linear regressions for each functional group.

Table 2. List of the 27 species which showed significant increases or decreases (grey shaded species at the bottom) in their biomass and / or abundance dynamic. Information on their functional group and temperature preference are also provided.

Species	Biomass	Abundance	Temperature	Functional
	Trend	Trend	preference	Group
<i>Hypanus guttatus</i>	↑ **	↑ **	Trop.	1 Rays
<i>Balistes capriscus</i>	↑ **	↑ *	SubTrop.	3 Reef
<i>Diapterus auratus</i>	↑ **	↑ *	Trop.	4 Dem.
<i>Narcine brasiliensis</i>	↑ **	↑ *	SubTrop.	1 Rays
<i>Scorpaena brasiliensis</i>	↑ **	↑ *	Trop.	2 Ben.
<i>Syacium papillosum</i>	↑ **	↑ **	SubTrop.	2 Ben.
<i>Prionotus punctatus</i>	↑ **	↑ *	SubTrop.	2 Ben.
<i>Trachinotus cayennensis</i>	↑ *	↑ *	Trop.	5 Pel.
<i>Aspistor quadriscutis</i>	↑ *	↑ *	Trop.	3 Reef
<i>Ctenosciaena gracilicirrhus</i>	↑ *	↑ *	SubTrop.	3 Reef
<i>Menticirrhus americanus</i>	↑ *	↑ *	SubTrop.	3 Reef
<i>Pellona harroweri</i>	↑ *	↑ *	Trop.	5 Pel.
<i>Scomberomorus brasiliensis</i>	↑ *	↑ *	Trop.	5 Pel.
<i>Selene brownii</i>	↑ *	↑ *	Trop.	4 Dem.
<i>Stephanolepis setifer</i>	↑ *	↑ *	SubTrop.	3 Reef
<i>Colomesus psittacus</i>	↑ *	-	Trop.	3 Reef
<i>Caranx hippos</i>	-	↑ *	SubTrop.	5 Pel.
<i>Isopisthus parvipinnis</i>	-	↑ *	Trop.	3 Reef
<i>Odontognathus mucronatus</i>	-	↑ *	Trop.	5 Pel.
<i>Diplectrum formosum</i>	-	↓ *	SubTrop.	4 Dem.
<i>Fistularia tabacaria</i>	-	↓ *	SubTrop.	4 Dem.
<i>Calamus penna</i>	↓ **	↓ *	Trop.	4 Dem.
<i>Genyatremus luteus</i>	↓ **	↓ *	Trop.	3 Reef
<i>Pristipomoides freemani</i>	↓ **	↓ **	Trop.	4 Dem.
<i>Polydactylus oligodon</i>	↓ *	-	Trop.	4 Dem.
<i>Paralabrax dewegeri</i>	↓ *	↓ *	Trop.	4 Dem.
<i>Pomacanthus arcuatus</i>	↓ *	↓ *	SubTrop.	3 Reef

3.3 Maximum Size Spectra

The smallest species captured was the pancake batfish, *Halieutichthys aculeatus* (Mitchill, 1818), which measures 10 cm while the largest was the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum* (Bonnaterre, 1788), with a maximum length of 430 cm. Analysis conducted on the entire species pool revealed a significant increase of theoretical maximum size spectra slopes over successive surveys (Spearman test, rho = 0.86, p = 0.011). Figure 7 shows the maximum size spectra estimate per decade and how abundances of larger species increased in the 2000s and 2010s compared to the 1990s. The increase of larger species was observed mainly between the 1990s and 2000s. It remained stable between the 2000s and 2010s as the two linear regressions obtained for both decades were almost perfectly superimposed (Figure 7). No significant trend was revealed by the separate analyses of size spectra slopes for tropical (Spearman test, rho = 0.50, p = 0.22) and subtropical species groups (Spearman test, rho = 0.28, p = 0.50) (Figure S2 and S3 in Supplement).

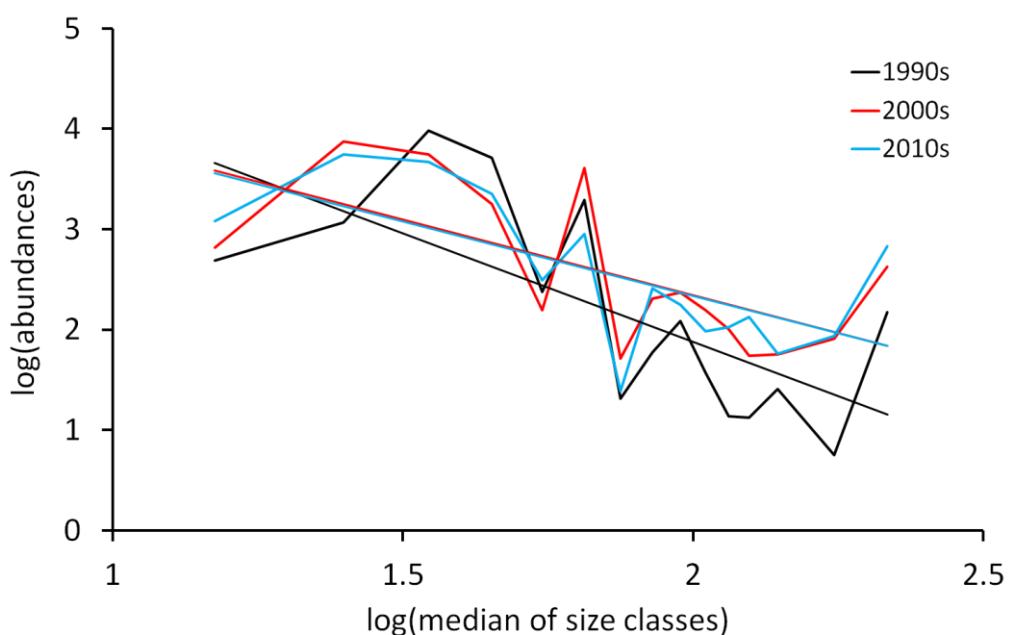


Figure 7. Representation of theoretical maximum size spectra slopes for each decade. Lines are the best-fitted lines from linear regressions for each data series.

3.4 The mean trophic level of the surveyed community

Trophic level values of species collected ranged between 2 (3 species) and 4.5 (12 species). The TLSC was computed and showed a significant decrease over time (Spearman test, rho = -0.83, p = 0.015; Figure 8a). This result was in contradiction with our hypothesis since the decrease of the fishing pressure is commonly assumed to provoke an increase of the mean trophic level of the community. However, according to its calculation the TLSC is weighed by the biomass of each species. The ray species *Hypanus guttatus* was not collected in 1993 and 1994 but accounted between 12 and 30% of the total biomass of fish surveyed between 2006 and 2017 (see discussion). Moreover, this ray species have a trophic value equal to 2.6 which is relatively low comparing to other species and particularly comparing to other rays species (*Fontitrygon geijskesi* = 3.7; *Gymnura micrura* = 3.6; *Hypanus americanus* = 3.5; *Narcine brasiliensis* = 3.2; *Pseudobatos percellens* = 3.6; see Table S1 in Supplement). Therefore, we computed TLSC without *Hypanus guttatus* and it showed a non-significant trend over time (Spearman test, rho = 0.43, p = 0.30; Figure 8b).

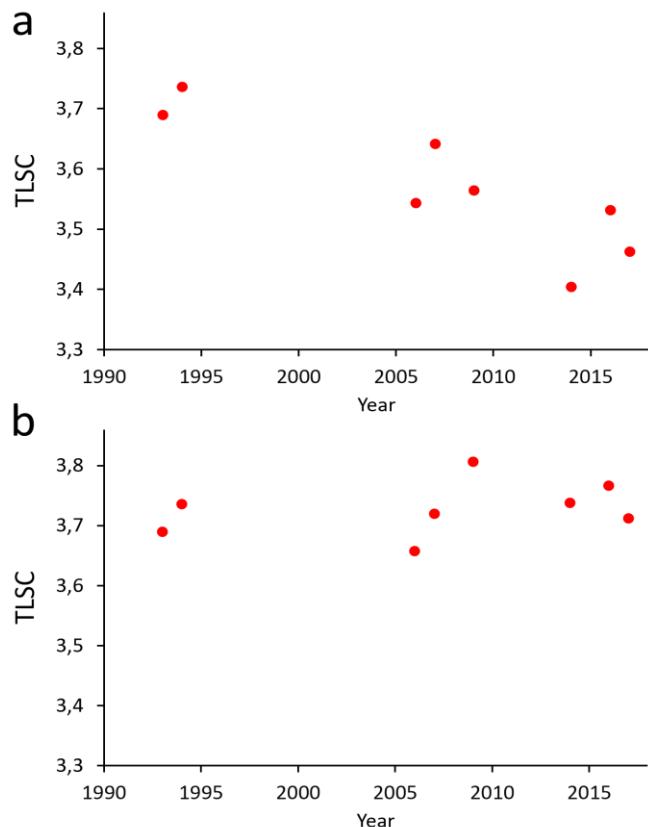


Figure 8. Evolution of the mean trophic level of the surveyed community (TLSC) over time with all species collected (a) and without the ray species *Hypanus guttatus* (b).

3.5 The mean temperature of the surveyed community

Estimated MTSC indices showed a non-significant trend since the 1990s (Spearman test, rho = 0.52, p = 0.19). However, there was a significant correlation over the years between the increases of the SST and the MTSC (Spearman test, rho = 0.74, p = 0.046; Figure 9). In parallel, we observed a negative ratio trend between the biomass of subtropical and tropical species which illustrated an increase of the biomass of tropical species against the biomass of subtropical species since the 1990s (Spearman test, rho = -0.85, p = 0.007) and no significant trend of the total catch biomass (Spearman test, rho = 0.45, p = 0.25). During the surveys realised in 1993 and 1994, subtropical species represented 63 and 58%, respectively, of the total catch biomass. Since 2006, tropical species became more dominant with about 58% of the total catch biomass and more than 60% in the following surveys until 2017.

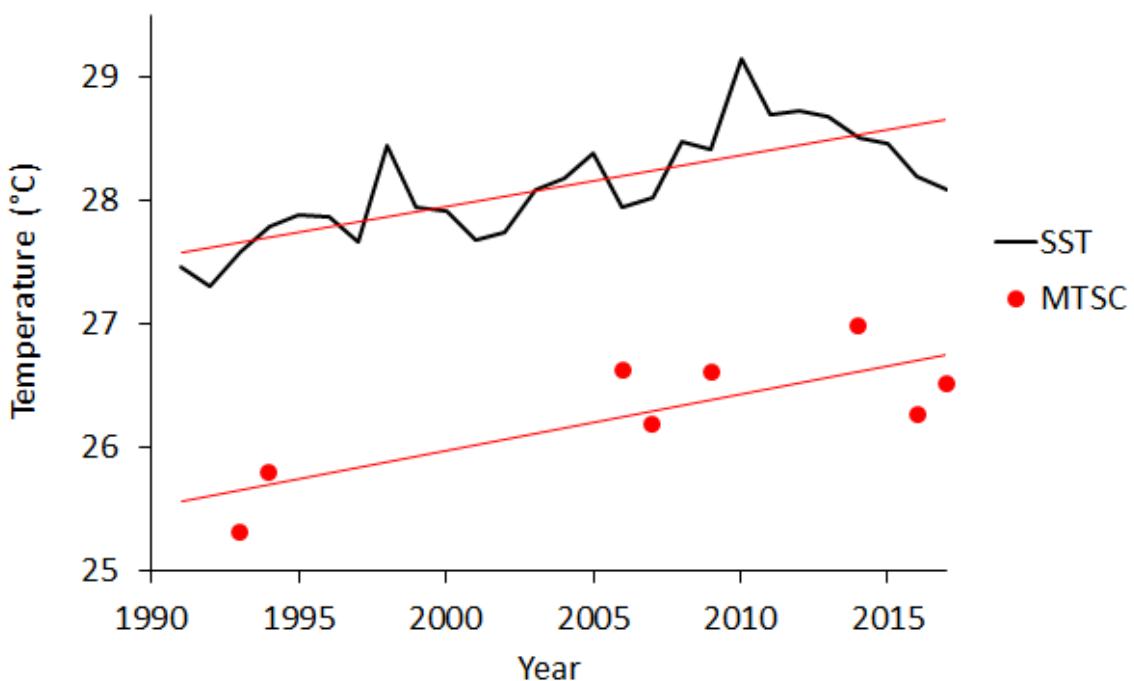


Figure 9. Evolution of the mean temperature of the surveyed community (MTSC) and the sea surface temperature (SST) (data from NCDC - NOAA). Lines are the best-fitted lines from linear regressions for each data series.

4. DISCUSSION

Results showed an ecological restructuring and an efficient recovery capacity of fish communities with biodiversity gains illustrated by significant increases in taxonomic and functional diversity indices from the 1990s to 2010s. Taxonomic diversity increases occurred mainly between the 1990s and 2000s while no further significant changes occurred from the 2000s to 2010s. Except for *FOri* and *FEve* for which no trends were observed, other functional indices showed also significant increases but with different dynamics. *FDis* and *FSpe* values were stable between the 1990s and 2000s and then increased significantly between the 2000s and 2010s. On the contrary, *FRic* showed the same dynamic throughout the different decades compared to taxonomic indices. The delay in the increase of *FDis* and *FSpe* can be attributed to the components considered for their calculation. While *FRic* considers only the species occurrence, *FDis* and *FSpe* considered also their relative abundances. The decrease in fishing effort between the 1990s and 2000s allowed either the arrival or return of species with extreme and original combination of traits, thus, enlarging the functional space (Figure 5a, d, g). Among these species there are *Decapterus macarellus* (subtropical) and *Uraspis secunda* (subtropical) which are both pelagic species and also *Ariosoma balearicum* (subtropical), *Dibranchus atlanticus* (subtropical), *Apionichthys dumereili* (tropical), *Rhinoptera bonasus* (subtropical), *Halieutichthys aculeatus* (tropical), *Hypanus guttatus* (subtropical) and *Fontitrygon geijskesi* (tropical) which are all benthic species that have certainly benefited from the decreasing fishing pressure. Among these 9 species, 3 are tropical species and could have also benefited of warmer waters. Then, significant changes were observed for *FDis* and *FSpe* between the 2000s and 2010s illustrating increases in the abundance-weighted mean distance of traits values to the centroid of all species (Figure 5e, f, h, i). This signifies a widening of range in fish community functional capacities and also the increase in abundance of specialist species having extreme combination of traits. The increase of *FDis* and *FSpe* indices during recent years compared to *FRic* was probably due to the time needed for species possessing combined traits relatively far from the centroid of the functional range to recover and increase in abundance following the diminution of stress due to overfishing. Species with highest abundance increases are among others *Hypanus guttatus* (subtropical), *Syacium papillosum* (subtropical), *Prionotus punctatus* (subtropical) and *Narcine brasiliensis* (subtropical) which are all benthic and subtropical species (Table 2) with particular combinations of traits (i.e. relatively far from the centroid in

the functional space) and, thus, which tend to be relatively far from the centroid of the functional space (Figure 5e, f, h, i) inducing increases in *FDis* and *FSpe* indices (Table 1).

Pairwise statistical analyses showed almost no difference between a tropical or subtropical species-dominated fish community and the entire species pool. Global analyses showed similar increasing trends in fish taxonomic and functional diversity, irrelevant of whichever group they belong (Table S3 and S4 in Supplement) and among the 19 species which showed significant increases in their biomass or their abundance tropical species seemed not favored as 11 are tropical while 8 are subtropical species (Table 3). The same observation was made for the 8 species which showed significant decreases in their biomass or their abundance as 3 of them are subtropical and 5 are tropical species.

The collapse of the shrimp fishery and the rapid decrease in stress exerted on fish species closely related to the bottom allowed also a significant increase of the benthic fish functional group's biomass and a notable increase of the rays' functional group's biomass, although not significant. Most of the species which showed increases in their abundances and / or their biomass are species related to the bottom such as rays, reef fish or benthic species (Table 2). Beyond minimizing the level of bycatch, fish communities' recovery could have been also motivated by habitats restructuration following decrease in seabed destruction. The important decrease of physical disturbances due to bottom trawling allowed the restructuring of benthic habitats and their associated macro fauna (Foden *et al.*, 2010; Clark *et al.*, 2019) highly supporting energetic needs of most surveyed fish species which are benthic invertivorous (Table S1 in Supplement). Moreover, considering the high productivity of its coastal ecosystems and the relatively low tridimensional complexity of its benthic habitats, the benthic fauna of the French Guiana's continental shelf should have a good recovery capacity (Kaiser *et al.*, 2002, 2003; Hiddink *et al.*, 2008, 2017).

Size spectra analyses revealed a significant increase in large-sized species abundance which may be also the beneficial response of the declining fishing pressure. Several studies showed that exploited fish communities were characterized by progressive fish size reduction as fisheries intensifies (Dulvy *et al.*, 2004; Blanchard *et al.*, 2005; Daan *et al.*, 2005; Shin *et al.*, 2005). For instance, the size spectra slope of fished communities decreased by 0.2 in the North

Sea between 1987 and 2003 due to increasing fishing pressure (Jennings *et al.*, 1999; Blanchard *et al.*, 2005). In French Guiana, increases of 0.65 and 0.02 in the size spectra slope were observed between the 1990s and 2000s and between the 2000s and 2010s, respectively. Like observed increases in diversity indices, major changes in the theoretical maximum size spectra slope occurred mainly between the 1990s and 2000s. Indeed, the size spectra slope stabilized between the 2000s and 2010s even with the TTED implementation in 2010 which is supposed to increase it (Figure 7).

Results concerning the TLSC with all species collected were in contradiction with our hypothesis and most of results in the literature which showed that a decreasing fishing pressure provoked an increase of the mean trophic level (Pauly *et al.*, 1998; Pinnegar *et al.*, 2002; Christensen *et al.*, 2003; Milessi *et al.*, 2005). However, we noticed that the trophic level of *Hypanus guttatus* which represented until 30% of the total biomass collected was quite low comparing to other rays' species. Indeed, the mean of 5 other rays' trophic level was equal to 3.5 (Table S1 in Supplement). The trophic level of *Hypanus guttatus* has been defined with diet studies based on gut contents (Fishbase; Froese and Pauly, 2019). However, considering the relative importance that this species has on the TLSC due to its biomass since 2006 and the low value of its trophic level we assumed that the TLSC and its interpretation could have been biased. Results obtained after the removal of *Hypanus guttatus* were very different and more in line with our assumption and the literature. In any event, despite a slight increase, even without the ray species results showed no significant trend of the TLSC.

Previous studies have already showed high resilience or recovery capacity of fish communities inhabiting restricted zones such as marine protected areas (MPA) (Mellin *et al.*, 2016; Roberts *et al.*, 2017). However, to the best of our knowledge, only few studies had shown biodiversity increases at large scales such as the continental shelf of French Guiana (Bates *et al.*, 2014). The implementation of MPAs or reserves is one of the management tools implemented to protect local communities from harmful anthropogenic impacts such as fishing. Its beneficial effects have been widely documented and described and it is known to be very effective for biodiversity conservation (Micheli *et al.*, 2012; Bates *et al.*, 2014). The French Guiana's shrimp fishery decline since the mid-1980s is less radical compared to the establishment of no-take areas or a marine reserve as a progressive decline of the fishing

pressure occurred in the present case study. However, it should be noted that the beneficial effects of such declining fisheries dynamic on species impacted by overfishing were comparable with those obtained in zones where MPAs have been established. Of course, the time needed for a similar restructuring is longer when the fishing pressure is progressively reduced regarding no-take areas. However, results highlighted a great restructuring capacity of fish communities in the study area with important diversity gains that occurred relatively quickly.

The most important part of the taxonomic diversity and *FRic* increases occurred between the 1990s and 2000s. According to our data, 67 shrimp trawlers were in activity for 15,730 days at the sea in 1994 (the last survey from the 1990s) while 42 ships were in activity for 6,141 days at the sea in 2006 (the first survey from the 2000). Thus, in the French Guiana's shrimp fishery context, it appears that fish communities subjected to bottom trawling can tolerate a fishing pressure which corresponds to a fleet composed of 40 to 50 ships for approximately 6000 to 9000 days at the sea per year (Figure 1). These ranges correspond to data from 2005 and 2006, when we could deduce significant diversity increases, from the 1990s to 2000s. But, knowing that the fishing pressure started in the 1980s and that no data was available between 1994 and 2006, we could imagine that diversity increases occurred before 2006 and so before ranges mentioned i.e with a greater fishing pressure. However, available data do not allow us to be more precise in order to eventually raise these ranges. Results showed nevertheless a relatively quick restructuring in twelve years and may be less. This may indicate a threshold of fishing effort for sustainable fisheries with minimal impact on fish communities' diversity. Then, even if highest functional restructuring occurred between the 2000s and 2010s with increases of *FDis* and *FSpe* indices, taxonomic indices and *FRic* remained stable between on this period despite a lower fishing effort and vessel number. In order to improve ecosystem-based managements of fisheries we need to define threshold of fishing pressure with a minimum impact on ecosystems which will also ensure a financial viability for professional fishermen. For this case study, the range defined between 40 and 50 shrimp trawlers seemed to be a good compromise if we needed it in the French Guiana's shrimp fishery context.

The radical change in fishing intensity occurred simultaneously to a SST increase which induced a shift in the fish community structure. Results showed that surveyed fish composition changed with the increase of the MTSC which was correlated to the SST. Moreover, the tropical

species' biomass increased from 40 to 60% from the 1990s to 2010s regarding subtropical species. These results illustrate a shift in fish community structure where species with lower thermal affinity seemed progressively replaced by species with warmer-water preferences. This suggests a change in fish communities' structure induced by poleward migration of species with lower thermal preferences and the increase in relative biomass of warmer water species. Poleward fish species movements have already been observed in other regions as a direct adaptive response to changing environments following climate change (Blanchard and Vandermeirsch, 2005; Cheung *et al.*, 2013; Nakamura *et al.*, 2013). Such phenomenon, termed as tropicalization, will ultimately lead to ecosystem dynamic shifts impacting overall productivity and stability (Cheung *et al.*, 2013; Vergés *et al.*, 2014). In our study, this phenomenon is also well illustrated by changes in abundances which occurred in the rays' taxonomic group. Among the 6 species of the rays' group, 3 Dasyatidae species were the most abundant in terms of total rays' biomasses (85 to 90% of the total biomass of the group). In the 1990s, *Hypanus americanus*, a subtropical species, represented about 90% of the rays' group's total biomass while *Fontitrygon geijskesi* and *Hypanus guttatus*, 2 tropical rays, were absent in samples. Since the 2000s, a shift in the biomass ratio of these three species was observed. In the 2010s, *F. geijskesi* and *H. guttatus* represented 91% (35 and 53% respectively) of the rays' group's total biomass while *Hypanus americanus* only 0.5%. We have seen earlier in the discussion that *F. geijskesi* and *H. Guttatus* could have benefited from the decreasing fishing pressure and also probably from the warming waters. Aside from climate change, feeding behaviour and competition for food may have also contributed to the decline of *H. americanus*.

MPAs are useful management tools to effectively provide optimal habitats to communities impacted by high exploitations and can also prevent deleterious effects from climate change. Indeed, fish communities protected from exploitation, such as fishing, possess a greater resistance and resilience to climate change impacts (Micheli *et al.*, 2012). High biodiversity have been recognized as a factor that can act as ecological buffer which can mitigate changes in communities (Isbell *et al.*, 2015). A more diverse community will tend to be more functionally redundant. Redundancy is considered as a property of ecosystems granting them higher resistance and resilience capacities in regards to perturbations as species with similar role can compensate the loss of species (Funk *et al.*, 2008; Brandl *et al.*, 2016; Dolbeth *et al.*, 2016; McLean *et al.*, 2019). Co-existing species of the continental shelf of French Guiana possess a high functional redundancy (Vallée *et al.*, 2019) which also increased since the 1990

(Vallée *et al.*, unpublished). Bates et al., (2014) showed that more diversity and consequently higher redundancy could buffer the tropicalization of fish communities and thus, the effects of warmer waters. In the present study, we cannot show such results as the fishing pressure was supposed to be the same in the whole study area. Therefore, no comparisons were possible between MTSC from different levels of exploitation. However, we assumed that this mechanism can be attributable to other fish communities worldwide. Therefore, despite the signs of tropicalization observed in French Guiana, the magnitude of change in MTSC may have been buffered thanks to observed diversity and redundancy increases allowed by the decreasing fishing pressure (Perry *et al.*, 2010; Bates *et al.*, 2014; Vallée *et al.*, 2019). Following this hypothesis, the recovery capacity of fish communities from French Guiana contributed not only to increase their stability but also their resistance to tropicalization. Moreover, this study includes a major part of demersal and benthic species (84.5%) which tend to have a slower response to warming waters than pelagic species (Perry, 2005; Cheung *et al.*, 2009). Despite this, the robustness of this relationship is supported by the fact that our analysis was able to detect a signature of warming waters from a strong correlation between the SST and the MTSC.

In a global warming context, evidence of temperate ecosystems being colonized by subtropical species moving pole ward towards colder waters have been put forward (Vergés *et al.*, 2014; Hyndes *et al.*, 2016) which may consequently inflict a new type of pressure due to biota restructuration or habitat change (Zarco-Perello *et al.*, 2017). In the tropical waters of the Atlantic Ocean, we cannot expect colonization by species coming from warmer waters as they already are the warmest of the Atlantic Ocean. However, we could expect that the subtropical species, less tolerant to warmer waters would move poleward. Here, we cannot say that the increasing SST had detrimental impacts on fish communities and system functioning. Despite warming waters and the change in fish community structure towards a tropical species dominated ecosystem, the declining magnitude of the exploitation allowed the recovery of fish communities. The increasing SST of the French Guiana's waters has still not reached a level that can induce large migrations outside the system nor any significant diversity loss thanks to the beneficial fishing decrease impacts. However, following the two extreme greenhouse gas scenario (the “strong mitigation” - RCP 2.6 scenario and the “business-as-usual” - Representative Concentration Pathway (RCP) 8.5 scenario), tropical ecosystems like French Guiana's coastal waters may be affected by warming between 0.3 and 4°C during the 21st century (IPCC, 2014, 2019). These projections showed that in a few decades, SST level will

reach a threshold that will consequently force numerous species to move polewards regardless of their exploitation level, which will lead to potential significant biodiversity and productivity loss (Cheung *et al.*, 2013; Cheung, 2018).

The present study offers a great opportunity to observe changes which occurred in fish communities subjected to the collapse of the unique fishery in a large area. The collapse of the shrimp fishery, preventing fish overexploitation, may have been a crucial part in the observed recovery and in the depreciation of warming waters effects. Knowing how biodiversity and fisheries will change facing global warming is challenging. At global scale, it has been assumed that total catch per capita from large marine ecosystems (LME) were between 2 and 5 times the recommended value to ensure sustainable fisheries (Coll *et al.*, 2008). There is therefore a need to develop adaptation plans to mitigate impacts on fish communities and thus on economy and food security particularly in tropical regions which will be more impacted by global warming. For the purpose of an ecosystem approach to fisheries management, our results showed that fish communities could show a great restructuring by limiting the fishing pressure which potentially improves resistance to warming waters. Further research is needed to evaluate the vulnerability of these species and the significance of using mechanistic approaches to assess the future climate change impacts on French Guiana's fish communities. This study highlights the substantial opportunities for climate-risk reduction through effective fisheries management.

Acknowledgment: These works have been funded by the program Feder in French Guiana, the CNES and Ifremer in the framework of the STUDY II project. We thank the shrimp trawler companies for their help during surveys at the sea. We wish to thank FEDER and CNES for their financial supports in providing funding for the STUDY 2 research program. We want to thank the ship-owner ‘Antoine Abchée et Fils (SARL)’ to provide us the shrimp trawler, ‘The Miss Sinamary’, and Captain Geoffrey and fishermen for help.

LITERATURE CITED

- Abrahams, M. V., Mangel, M., and Hedges, K. 2007. Predator–prey interactions and changing environments: who benefits? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362: 2095–2104.
- Artigas, L. F., Vendeville, P., Leopold, M., Guiral, D., and Ternon, J.-F. 2003. Marine biodiversity in French Guiana: estuarine, costal and shelf ecosystems under the influence of Amazonian waters. *Gayana* 67, 302-326.
- Bates, A. E., Barrett, N. S., Stuart-Smith, R. D., Holbrook, N. J., Thompson, P. A., and Edgar, G. J. 2014. Resilience and signatures of tropicalization in protected reef fish communities. *Nature Climate Change*, 4: 62–67.
- Bernhardt, J. R., and Leslie, H. M. 2013. Resilience to Climate Change in Coastal Marine Ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 5: 371–392.
- Bigg, G. R., Jickells, T. D., Liss, P. S., and Osborn, T. J. 2003. The role of the oceans in climate. *International Journal of Climatology*, 23: 1127–1159.
- Blanchard, F., LeLoc'h, F., Hily, C., and 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.
- Blanchard, F., and Vandermeirsch, F. 2005. Warming and exponential abundance increase of the subtropical fish *Capros aper* in the Bay of Biscay (1973–2002). *Comptes Rendus Biologies*, 328: 505–509.
- Blanchard, J. L., Dulvy, N. K., Jennings, S., Ellis, J. R., Pinnegar, J. K., Tidd, A., and Kell, L. T. 2005. Do climate and fishing influence size-based indicators of Celtic Sea fish community structure? *ICES Journal of Marine Science*, 62: 405–411.
- Brandl, S. J., Emslie, M. J., Ceccarelli, D. M., and T. Richards, Z. 2016. Habitat degradation increases functional originality in highly diverse coral reef fish assemblages. *Ecosphere*, 7.
- Brind'Amour, A., Rochet, M., Ordines, F., Hosack, G., Berthelé, O., Mérigot, B., Carbonara, P., *et al.* 2016. Environmental drivers explain regional variation of changes in fish and invertebrate functional groups across the Mediterranean Sea from 1994 to 2012. *Marine Ecology Progress Series*, 562: 19–35.

- Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S., Canal, J., and Laffaille, P. 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology*, 19: 387–400.
- Cadee, G. C. 1975. Primary production off the Guyana coast. *Netherlands Journal of Sea Research*, 9: 128–143.
- Chaboud, C., Thébaud, O., 2009. Bioeconomic model of the dynamics of fisheries facing global economic and environment changes: The French Guyana shrimp fishery 18th World IMACS / MODSIM Congress, Cairns, Australia 13-17 July 2009.
- Chaboud, C., and Vendeville, P. 2011. Evaluation of selectivity and bycatch mitigation measures using bioeconomic modelling. The cases of Madagascar and French Guiana shrimp fisheries. *Aquatic Living Resources*, 24: 137–148.
- Cheung, W., and Sumaila, U. 2015. Economic incentives and overfishing: a bioeconomic vulnerability index. *Marine Ecology Progress Series*, 530: 223–232.
- Cheung, W. W. L., Lam, V. W. Y., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R., and Pauly, D. 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries*, 10: 235–251.
- Cheung, W. W. L., Lam, V. W. Y., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R., Zeller, D., and Pauly, D. 2010. Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change: CLIMATE CHANGE IMPACTS ON CATCH POTENTIAL. *Global Change Biology*, 16: 24–35.
- Cheung, W. W. L., Dunne, J., Sarmiento, J. L., and Pauly, D. 2011. Integrating ecophysiology and plankton dynamics into projected maximum fisheries catch potential under climate change in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 68: 1008–1018.
- Cheung, W. W. L., Watson, R., and Pauly, D. 2013. Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature*, 497: 365–368.
- Cheung, W. W. L., Jones, M. C., Reygondeau, G., Stock, C. A., Lam, V. W. Y., and Frölicher, T. L. 2016. Structural uncertainty in projecting global fisheries catches under climate change. *Ecological Modelling*, 325: 57–66.
- Cheung, W. W. L. 2018. The future of fishes and fisheries in the changing oceans: FISHES AND FISHERIES IN THE CHANGING OCEANS. *Journal of Fish Biology*, 92: 790–803.
- Christensen, V., Guenette, S., Heymans, J.J., Walters, C.J., Watson, R., Zeller, D., Pauly, D., 2003. Hundred-year decline of North Atlantic predatory fishes. *Fish and Fisheries*. 4, 1–24.

- Clark, M. R., Bowden, D. A., Rowden, A. A., and Stewart, R. 2019. Little Evidence of Benthic Community Resilience to Bottom Trawling on Seamounts After 15 Years. *Frontiers in Marine Science*, 6: 63.
- Coll, M., Libralato, S., Tudela, S., Palomera, I., and Pranovi, F. 2008. Ecosystem Overfishing in the Ocean. *PLoS ONE*, 3: e3881.
- Collie, J., Hiddink, J.G., van Kooten, T., Rijnsdorp, A.D., and Kaiser, M.J. 2016. Indirect effects of bottom fishing on the productivity of marine fish. *Fish and fisheries*.
- Daan, N., Gislason, H., G. Pope, J., and C. Rice, J. 2005. Changes in the North Sea fish community: evidence of indirect effects of fishing? *ICES Journal of Marine Science*, 62: 177–188.
- Diaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quetier, F., Grigulis, K., and Robson, T. M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 20684–20689.
- Dolbeth, M., Vendel, A. L., Pessanha, A., and Patrício, J. 2016. Functional diversity of fish communities in two tropical estuaries subjected to anthropogenic disturbance. *Marine Pollution Bulletin*, 112: 244–254.
- Dulvy, N. K., Polunin, N. V., Mill, A. C., and Graham, N. A. 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.
- Dumay, O., Tari, P. S., Tomasini, J. A., and Mouillot, D. 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology*, 64: 970–983.
- Finney, B. P. 2000. Impacts of Climatic Change and Fishing on Pacific Salmon Abundance Over the Past 300 Years. *Science*, 290: 795–799.
- FAO. 2018. The State of World Fisheries and Aquaculture 2018 - Meeting the sustainable development goals. Rome. Licence: CC BY-NC-SA 3.0 IGO
- Foden, J., Rogers, S., and Jones, A. 2010. Recovery of UK seabed habitats from benthic fishing and aggregate extraction—towards a cumulative impact assessment. *Marine Ecology Progress Series*, 411: 259–270.
- Froese, R., Pauly, D., 2019. FishBase. www.fishbase.org
- Funk, J. L., Cleland, E. E., Suding, K. N., and Zavaleta, E. S. 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution*, 23: 695–703.

- Gattuso, J.-P., Magnan, A., Billé, R., Cheung, W. W. L., Howes, E. L., Joos, F., Allemand, D., *et al.* 2015. Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO₂ emissions scenarios. *Science*, 349: aac4722.
- Gower, J. C. 1971. A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics*, 27: 857.
- Guillemot, N., Kulbicki, M., Chabanet, P., and Vigliola, L. 2011. Functional Redundancy Patterns Reveal Non-Random Assembly Rules in a Species-Rich Marine Assemblage. *PLoS ONE*, 6: e26735.
- Halpern, B. S. 2003. The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications*, 13: 117–137.
- Hiddink, J. G., Rijnsdorp, A. D., and Piet, G. 2008. Can bottom trawling disturbance increase food production for a commercial fish species? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65: 1393–1401.
- Hiddink, J. G., Jennings, S., Sciberras, M., Szostek, C. L., Hughes, K. M., Ellis, N., Rijnsdorp, A. D., *et al.* 2017. Global analysis of depletion and recovery of seabed biota after bottom trawling disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114: 8301–8306.
- Horta e Costa, B., Assis, J., Franco, G., Erzini, K., Henriques, M., Gonçalves, E., and Caselle, J. 2014. Tropicalization of fish assemblages in temperate biogeographic transition zones. *Marine Ecology Progress Series*, 504: 241–252.
- Hyndes, G. A., Heck, K. L., Vergés, A., Harvey, E. S., Kendrick, G. A., Lavery, P. S., McMahon, K., *et al.* 2016. Accelerating Tropicalization and the Transformation of Temperate Seagrass Meadows. *BioScience*, 66: 938–948.
- IPCC, 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- IPCC, 2019. Summary for Policymakers. In: *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate*, H.- O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, N. Weyer (eds.) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

- Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer, T. M., *et al.* 2015. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 526: 574–577.
- Jennings, S., and Kaiser, M. J. 1998. The Effects of Fishing on Marine Ecosystems. *In Advances in Marine Biology*, pp. 201–352.
- Jennings, S., Greenstreet, Simon.P.R., Reynolds, John.D., 1999. Structural change in an exploited fish community: a consequence of differential fishing effects on species with contrasting life histories. *J. Anim. Ecol.* 68, 617–627.
- Jones, M. C., and Cheung, W. W. L. 2015. Multi-model ensemble projections of climate change effects on global marine biodiversity. *ICES Journal of Marine Science*, 72: 741–752.
- Jost, L. 2006. *Entropy and diversity*. *Oikos*, 113: 363–375.
- Kaiser, M., Clarke, K., Hinz, H., Austen, M., Somerfield, P., and Karakassis, I. 2006. Global analysis of response and recovery of benthic biota to fishing. *Marine Ecology Progress Series*, 311: 1–14.
- Kaiser, M. J., Collie, J. S., Hall, S. J., Jennings, S., and Piner, I. R. 2002. Modification of marine habitats by trawling activities: prognosis and solutions. *Fish and Fisheries*, 3: 114–136.
- Kaiser, M. J., Collie, J. S., Hall, S. J., Jennings, S., and Piner, I. R. 2003. Impacts of fishing gear on marine benthic habitats. *In Responsible fisheries in the marine ecosystem*, pp. 197–217.
- Kaschner, K., K. Kesner-Reyes, C. Garilao, J. Rius-Barile, T. Rees, and R. Froese. 2016. AquaMaps: Predicted range maps for aquatic species. World wide web electronic publication, www.aquamaps.org, Version 10/2019
- Kelleher, K., 2004. Discards in the World S Marine Fisheries. An Update. FAO Fisheries Technical Paper No. 470. Rome, FAO. 2004. 131 p.
- Laliberté, E., and Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91: 299–305.
- Lam, V. W. Y., Cheung, W. W. L., Reygondeau, G., and Sumaila, U. R. 2016. Projected change in global fisheries revenues under climate change. *Scientific Reports*, 6: 32607.
- Leitão, R. P., Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S. E., Baraloto, C., Fortunel, C., Mendonça, F. P., *et al.* 2016. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283: 20160084.

- Lester, S., Halpern, B., Grorud-Colvert, K., Lubchenco, J., Ruttenberg, B., Gaines, S., Airamé, S., *et al.* 2009. Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Marine Ecology Progress Series*, 384: 33–46.
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., and Villéger, S. 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces: Assessing functional space quality. *Global Ecology and Biogeography*, 24: 728–740.
- McLean, M., Auber, A., Graham, N. A. J., Houk, P., Villéger, S., Viole, C., Thuiller, W., *et al.* 2019. Trait structure and redundancy determine sensitivity to disturbance in marine fish communities. *Global Change Biology*, 25: 3424–3437.
- Mellin, C., Aaron MacNeil, M., Cheal, A. J., Emslie, M. J., and Julian Caley, M. 2016. Marine protected areas increase resilience among coral reef communities. *Ecology Letters*, 19: 629–637.
- Micheli, F., Saenz-Arroyo, A., Greenley, A., Vazquez, L., Espinoza Montes, J. A., Rossetto, M., and De Leo, G. A. 2012. Evidence That Marine Reserves Enhance Resilience to Climatic Impacts. *PLoS ONE*, 7: e40832.
- Milessi, A.C., Arancibia, H., Neira, S., Defeo, O., 2005. The mean trophic level of Uruguayan landings during the period 1990–2001. *Fish. Res.* 74, 223–231.
- Mouillot, D., Bellwood, D. R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., Kulbicki, M., *et al.* 2013. Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLoS Biology*, 11: e1001569.
- Mouillot, D., Villeger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-Gonzalez, J. E., Bender, M., Chabanet, P., *et al.* 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 13757–13762.
- Nakamura, Y., Feary, D. A., Kanda, M., and Yamaoka, K. 2013. Tropical Fishes Dominate Temperate Reef Fish Communities within Western Japan. *PLoS ONE*, 8: e81107.
- Oksanen, J. 2018. Vegan: ecological diversity: 12.
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.-B., Gachet, S., and Daniel, H. 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118: 391–402.
- Pauly, D., Chritensen, V., Dalsgaard, J., Froese, Rainer, Torres Jr., F. 1998. Fishing Down Marine Food Webs. *Science* 279, 860–863.

- Pecuchet, L., Törnroos, A., and Lindegren, M. 2016. Patterns and drivers of fish community assembly in a large marine ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 546: 239–248.
- Perry, A. L. 2005. Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. *Science*, 308: 1912–1915.
- Perry, R. I., Cury, P., Brander, K., Jennings, S., Möllmann, C., and Planque, B. 2010. Sensitivity of marine systems to climate and fishing: Concepts, issues and management responses. *Journal of Marine Systems*, 79: 427–435.
- Pinngar, J.K., Jennings, S., O'brien, C.M., Polunin, N.V.C. 2002. Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. *J. Appl. Ecol.* 39, 377– 390.
- Pitcher, T. J., and Cheung, W. W. L. 2013. Fisheries: Hope or despair? *Marine Pollution Bulletin*, 74: 506–516.
- Pörtner, H.-O., D.M. Karl, P.W. Boyd,W.W.L. Cheung, S.E. Lluch-Cota, Y. Nojiri, D.N. Schmidt, and P.O. Zavialov, 2014: Ocean systems. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L.White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 411-484.
- Poulard, J.-C., and Blanchard, F. 2005. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 1436–1443.
- Roberts, C. M., O'Leary, B. C., McCauley, D. J., Cury, P. M., Duarte, C. M., Lubchenco, J., Pauly, D., *et al.* 2017. Marine reserves can mitigate and promote adaptation to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114: 6167–6175.
- Sciberras, M., Hiddink, J.G., Jennings, S., Szostek, C.L., Hughes, K.M., Kneafsey, B., Clarke, L.J., Ellis, N., Rijnsdorp, A.D., McConaughey, R.A., *et al.*, 2018. Response of benthic fauna to experimental bottom fishing A global meta-analysis. *Fish Fish.* 19, 698-715.
- Shin, Y.-J., Rochet, M.-J., Jennings, S., Field, J. G., and Gislason, H. 2005. Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 384–396.

- Smith, W. O., and Demaster, D. J. 1996. Phytoplankton biomass and productivity in the Amazon River plume: correlation with seasonal river discharge. *Continental Shelf Research*, 16: 291–319.
- Solan, M. 2004. Extinction and Ecosystem Function in the Marine Benthos. *Science*, 306: 1177–1180.
- Sumaila, U. R., Lam, V., Le Manach, F., Swartz, W., and Pauly, D. 2016. Global fisheries subsidies: An updated estimate. *Marine Policy*, 69: 189–193.
- Teh, L. S., Cheung, W. W., Christensen, V., and Sumaila, U. 2017. Can we meet the Target? Status and future trends for fisheries sustainability. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 29: 118–130.
- Thrush, S. F., Ellingsen, K. E., and Davis, K. 2016. Implications of fisheries impacts to seabed biodiversity and ecosystem-based management. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 73: i44–i50.
- Vergés, A., Steinberg, P. D., Hay, M. E., Poore, A. G. B., Campbell, A. H., Ballesteros, E., Heck, K. L., *et al.* 2014. The tropicalization of temperate marine ecosystems: climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281: 20140846.
- Vernon, R., and Blanchard, F. 2006. Evaluation of trawling disturbance on macrobenthic invertebrate communities in the Bay of Biscay, France: Abundance Biomass Comparison (ABC method). *Aquatic Living Resources*, 19: 219–228.
- Villéger, S., Mason, N. W. H., and Mouillot, D. 2008. NEW MULTIDIMENSIONAL FUNCTIONAL DIVERSITY INDICES FOR A MULTIFACETED FRAMEWORK IN FUNCTIONAL ECOLOGY. *Ecology*, 89: 2290–2301.
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., and Mouillot, D. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20: 1512–1522.
- Villéger, S., Novack-Gottshall, P. M., and Mouillot, D. 2011. The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time: Long-term functional diversity changes. *Ecology Letters*, 14: 561–568.
- Villéger, S., Grenouillet, G., and Brosse, S. 2013. Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages: Decomposing functional β -diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 22: 671–681.
- Walker, B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation biology*, 6: 18–23.

- Ward, J. H. 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association*, 58: 236–244.
- Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Jackson, J. B. C., *et al.* 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science*, 314: 787–790.
- Zarco-Perello, S., Wernberg, T., Langlois, T. J., and Vanderklift, M. A. 2017. Tropicalization strengthens consumer pressure on habitat-forming seaweeds. *Scientific Reports*, 7: 820.

SUPPLEMENT

The following supplement accompanies the article

Diversity recovery and temperature induced species shift in tropical marine fish communities after a trawling fishery collapse

Vincent Vallée^{*1}, Ilan Perez², Maria Ching Villanueva³ and Fabian Blanchard¹

Table S1. List of the 174 taxa collected during all surveys with information on their two ecological traits considered in analyses, if they are considered as tropical or subtropical, their functional group, the trend of their biomass dynamic and its significance. Trends were tested with a Spearman test (for “Trophic group”: Inv.: Invertivorous; Omn.: Omnivorous; Plan.: Planktivorous; Pis.: Piscivorous; for “Habitat”: Dem.: Demersal; Ben.: Benthic; Pel.: Pelagic and for “Temperature preference”: Subtrop.: Subtropical and Trop.: Tropical)

Species	Trophic group	Habitat	Trophic			Biomass Trend	Abundance Trend
			level value	Temp. preference	FG		
<i>Acanthostracion quadricornis</i> (Linnaeus, 1758)	Inv.	Dem.	2,7	SubTrop.	3 Reef	-	-
<i>Acanthurus chirurgus</i> (Bloch, 1787)	Inv.	Dem.	2,1	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Achirus achirus</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Ben.	4	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Albula vulpes</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Dem.	3,7	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Aluterus monoceros</i> (Linnaeus, 1758)	Inv.	Dem.	3,8	SubTrop.	3 Reef	-	-
<i>Aluterus schoepfii</i> (Walbaum, 1792)	Inv.	Dem.	2	SubTrop.	3 Reef	-	-
<i>Amphiarrius rugispinis</i> (Valenciennes, 1840)	Omn.	Dem.	3,3	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Anchoa hepsetus</i> (Linnaeus, 1758)	Plan.	Pel.	3,3	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Anchoa spinifer</i> (Valenciennes, 1848)	Plan.	Pel.	4,1	Trop.	5 Pel.	-	-
<i>Anchovia surinamensis</i> (Bleeker, 1865)	Omn.	Pel.	3	Trop.	5 Pel.	-	-
<i>Anchoviella lepidentostole</i> (Fowler, 1911)	Plan.	Pel.	3,1	Trop.	5 Pel.	-	-
<i>Ancyloplitetta kumperae</i> Tyler, 1959	Omn.	Ben.	3,5	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Anisotremus surinamensis</i> (Bloch, 1791)	Omn.	Dem.	3,6	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Anisotremus virginicus</i> (Linnaeus, 1758)	Inv.	Dem.	3,6	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Antennarius striatus</i> (Shaw, 1794)	Omn.	Ben.	4,2	SubTrop.	2 Ben.	-	-
<i>Apionichthys dumerili</i> Kaup, 1858	Inv.	Ben.	3,3	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Ariosoma balearicum</i> (Delaroche, 1809)	Inv.	Ben.	3,9	SubTrop.	2 Ben.	-	-
<i>Aspistor quadriscutis</i> (Valenciennes, 1840)	Inv.	Dem.	3,5	Trop.	3 Reef	↑ *	↑ *
<i>Aspredo aspredo</i> (Linnaeus, 1758)	Inv.	Ben.	3,3	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Bagre bagre</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Dem.	4	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Bairdiella ronchus</i> (Cuvier, 1830)	Omn.	Dem.	3,5	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Balistes capriscus</i> Gmelin, 1789	Inv.	Dem.	4,1	SubTrop.	3 Reef	↑ **	↑ *
<i>Batrachoides manglae</i> Cervignón, 1964	Omn.	Ben.	3,4	Trop.	2 Ben.	-	-

<i>Batrachoides surinamensis</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omn.	Ben.	3,7	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Bothus lunatus</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Ben.	4,5	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Bothus ocellatus</i> (Agassiz, 1831)	Omn.	Ben.	3,8	SubTrop.	2 Ben.	-	-
<i>Brotula barbata</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omn.	Ben.	3,9	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Calamus penna</i> (Valenciennes, 1830)	Omn.	Dem.	4,4	Trop.	4 Dem.	↓ **	↓ *
<i>Cantherhines macrocerus</i> (Hollard, 1853)	Inv.	Dem.	3,1	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Caranx cryos</i> (Mitchill, 1815)	Omn.	Pel.	4,1	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Caranx hippos</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Pel.	3,6	SubTrop.	5 Pel.	-	↑ *
<i>Caranx latus</i> Agassiz, 1831	Omn.	Pel.	4,2	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Carcharhinus falciformis</i> (Müller & Henle, 1839)	Pis.	Pel.	4,5	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Carcharhinus leucas</i> (Müller & Henle, 1839)	Omn.	Dem.	4,3	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Carcharhinus limbatus</i> (Müller & Henle, 1839)	Omn.	Dem.	4,4	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Cathorops spixii</i> (Agassiz, 1829)	Omn.	Dem.	3,5	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Centropomus ensiferus</i> Poey, 1860	Omn.	Dem.	4,2	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Centropomus pectinatus</i> Poey, 1860	Omn.	Dem.	4	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Chaetodipterus faber</i> (Broussonet, 1782)	Inv.	Dem.	4,5	SubTrop.	3 Reef	-	-
<i>Chaetodon ocellatus</i> Bloch, 1787	Inv.	Dem.	3,7	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Chaetodon sedentarius</i> Poey, 1860	Inv.	Dem.	3,9	SubTrop.	3 Reef	-	-
<i>Chilomycterus antillarum</i> Jordan & Rutter, 1897	Inv.	Dem.	3,6	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Chloroscombrus chrysurus</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Pel.	3,5	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Colomesus psittacus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Inv.	Dem.	3,6	Trop.	3 Reef	↑ *	-
<i>Conodon nobilis</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Dem.	3,6	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Ctenosciaena gracilicirrhus</i> (Metzelaar, 1919)	Inv.	Dem.	3,9	SubTrop.	3 Reef	↑ *	↑ *
<i>Cyclopsetta chittendeni</i> Bean, 1895	Omn.	Ben.	3,6	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Cyclopsetta fimbriata</i> (Goode & Bean, 1885)	Omn.	Ben.	3,6	SubTrop.	2 Ben.	-	-
<i>Cynoponticus savanna</i> (Bancroft, 1831)	Omn.	Dem.	3,5	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Cynoscion acoupa</i> (Lacepède, 1801)	Omn.	Dem.	4,1	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Cynoscion jamaicensis</i> (Vaillant & Bocourt, 1883)	Omn.	Dem.	3,8	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Cynoscion microlepidotus</i> (Cuvier, 1830)	Omn.	Dem.	4	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Cynoscion similis</i> Randall & Cervigón, 1968	Omn.	Dem.	3,9	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Cynoscion virescens</i> (Cuvier, 1830)	Omn.	Dem.	4	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Dactylopterus volitans</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Ben.	3,7	SubTrop.	2 Ben.	-	-
<i>Decapterus macarellus</i> (Cuvier, 1833)	Plan.	Pel.	4	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Diapterus auratus</i> Ranzani, 1842	Omn.	Dem.	2,4	Trop.	4 Dem.	↑ **	↑ *
<i>Diapterus rhombeus</i> (Cuvier, 1829)	Omn.	Dem.	3	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Dibranchus atlanticus</i> (Cuvier, 1833)	Inv.	Ben.	3,4	SubTrop.	2 Ben.	-	-
<i>Diplectrum formosum</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Dem.	4,5	SubTrop.	4 Dem.	-	↓ *
<i>Diplectrum radiale</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	Omn.	Dem.	4,1	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Echeneis naucrates</i> Linnaeus, 1758	Omn.	Pel.	3,7	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Elops saurus</i> Linnaeus, 1766	Omn.	Dem.	3,5	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Equetus punctatus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Inv.	Dem.	3,5	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Eucinostomus argenteus</i> Baird & Girard, 1855	Inv.	Dem.	3,2	SubTrop.	3 Reef	-	-
<i>Eucinostomus gula</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	Inv.	Dem.	2,7	SubTrop.	3 Reef	-	-
<i>Fistularia tabacaria</i> Linnaeus, 1758	Omn.	Dem.	3,7	SubTrop.	4 Dem.	-	↓ *

<i>Fontitrygon geijskesi</i> (Boeseman, 1948)	Omn.	Ben.	3,7	Trop.	1 Rays	-	-
<i>Genyatremus luteus</i> (Bloch, 1790)	Inv.	Dem.	3,5	Trop.	3 Reef	↓ **	↓ *
<i>Ginglymostoma cirratum</i> (Bonnaterre, 1788)	Omn.	Dem.	4,2	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Gymnachirus nudus</i> Kaup, 1858	Omn.	Ben.	3,4	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Gymnothorax funebris</i> Ranzani, 1839	Omn.	Ben.	4	SubTrop.	2 Ben.	-	-
<i>Gymnothorax ocellatus</i> Agassiz, 1831	Omn.	Ben.	4,1	SubTrop.	2 Ben.	-	-
<i>Gymnura micrura</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omn.	Ben.	3,6	SubTrop.	1 Rays	-	-
<i>Haemulon aurolineatum</i> Cuvier, 1830	Omn.	Dem.	4,4	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Haemulon bonariense</i> Cuvier, 1830	Omn.	Dem.	3,5	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Haemulon boschmae</i> (Metzelaar, 1919)	Omn.	Dem.	3,5	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Haemulon flavolineatum</i> (Desmarest, 1823)	Omn.	Dem.	3,5	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Haemulon parra</i> (Desmarest, 1823)	Omn.	Dem.	3,5	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Haemulon plumieri</i> (Lacepède, 1801)	Omn.	Dem.	3,8	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Haemulon steindachneri</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	Omn.	Dem.	3,7	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Haemulon striatum</i> (Linnaeus, 1758)	Plan.	Pel.	3,4	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Halieutichthys aculeatus</i> (Mitchill, 1818)	Inv.	Ben.	3,3	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Harengula jaguana</i> Poey, 1865	Plan.	Dem.	3,4	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Hemicaranx ambylyrhynchus</i> (Cuvier, 1833)	Omn.	Pel.	3,9	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Holocentrus rufus</i> (Walbaum, 1792)	Inv.	Dem.	3,5	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Hoplunnis diomediana</i> Goode & Bean, 1896	Inv.	Dem.	3,4	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Hypanus americanus</i> (Hildebrand & Schroeder, 1928)	Omn.	Ben.	3,5	SubTrop.	1 Rays	-	-
<i>Hypanus guttatus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omn.	Ben.	2,6	Trop.	1 Rays	↑ **	↑ **
<i>Hyporthodus niveatus</i> (Valenciennes, 1828)	Omn.	Dem.	4	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Isopisthus parvipinnis</i> (Cuvier, 1830)	Inv.	Dem.	4	Trop.	3 Reef	-	↑ *
<i>Lagocephalus laevigatus</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Dem.	4	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Larimus breviceps</i> Cuvier, 1830	Inv.	Dem.	3,5	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Lepophidium profundorum</i> (Gill, 1863)	Omn.	Dem.	3,5	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Lonchopisthus higmani</i> Mead, 1959	Inv.	Dem.	3,9	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Lonchurus elegans</i> (Boeseman, 1948)	Omn.	Dem.	3,3	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Lonchurus lanceolatus</i> (Bloch, 1788)	Omn.	Dem.	3,5	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Lutjanus jocu</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omn.	Dem.	4,4	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Lutjanus purpureus</i> (Poey, 1866)	Omn.	Dem.	3,6	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Lutjanus synagris</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Dem.	3,8	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Macrodon ancylodon</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omn.	Dem.	3,9	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Menticirrhus americanus</i> (Linnaeus, 1758)	Inv.	Dem.	3,5	SubTrop.	3 Reef	↑ *	↑ *
<i>Micropogonias furnieri</i> (Desmarest, 1823)	Omn.	Dem.	3,1	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Mustelus canis</i> (Mitchill, 1815)	Omn.	Dem.	3,6	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Mustelus higmani</i> Springer & Lowe, 1963	Omn.	Dem.	3,6	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Narcine brasiliensis</i> (Olfers, 1831)	Omn.	Ben.	3,2	SubTrop.	1 Rays	↑ **	↑ *
<i>Nebris microps</i> Cuvier, 1830	Omn.	Dem.	3,6	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Notarius grandicassis</i> (Valenciennes, 1840)	Inv.	Dem.	4	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Odontognathus mucronatus</i> Lacepède, 1800	Plan.	Dem.	3,4	Trop.	5 Pel.	-	↑ *
<i>Ogcocephalus nasutus</i> (Cuvier, 1829)	Omn.	Ben.	3,5	SubTrop.	2 Ben.	-	-
<i>Ogcocephalus notatus</i> (Valenciennes, 1837)	Omn.	Ben.	3,4	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Oligoplites saliens</i> (Bloch, 1793)	Omn.	Pel.	3,8	SubTrop.	5 Pel.	-	-

<i>Opisthonema oglinum</i> (Lesueur, 1818)	Omn.	Pel.	4,5	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Orthopristis ruber</i> (Cuvier, 1830)	Omn.	Dem.	3,6	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Paralabrax dewegeri</i> (Metzelaar, 1919)	Inv.	Dem.	4	Trop.	4 Dem.	↓ *	↓ *
<i>Paralichthys tropicus</i> Ginsburg, 1933	Omn.	Dem.	4,1	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Paralonchurus brasiliensis</i> (Steindachner, 1875)	Omn.	Ben.	3,4	SubTrop.	3 Reef	-	-
<i>Pellona flavipinnis</i> (Valenciennes, 1837)	Plan.	Pel.	4,5	Trop.	5 Pel.	-	-
<i>Pellona harroweri</i> (Fowler, 1917)	Plan.	Pel.	4,2	Trop.	5 Pel.	↑ *	↑ *
<i>Peprilus paru</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Dem.	4,5	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)	Omn.	Dem.	4,4	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Polydactylus oligodon</i> (Günther, 1860)	Omn.	Dem.	3,7	Trop.	4 Dem.	↓ *	-
<i>Pomacanthus arcuatus</i> (Linnaeus, 1758)	Inv.	Dem.	3,2	SubTrop.	3 Reef	↓ *	↓ *
<i>Pomacanthus paru</i> (Bloch, 1787)	Omn.	Dem.	2,8	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Pomadasys corvinaeformis</i> (Steindachner, 1868)	Inv.	Dem.	3,6	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Pomatomus saltatrix</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Pel.	4,5	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Porichthys pectorodon</i> Jordan & Gilbert, 1882	Omn.	Ben.	4,5	SubTrop.	2 Ben.	-	-
<i>Priacanthus arenatus</i> Cuvier, 1829	Omn.	Dem.	4	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Prionotus punctatus</i> (Bloch, 1793)	Omn.	Ben.	3,8	SubTrop.	2 Ben.	↑ **	↑ *
<i>Pristipomoides aquilonaris</i> (Goode & Bean, 1896)	Omn.	Dem.	3,9	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Pristipomoides freemani</i> Anderson, 1966	Omn.	Dem.	3,7	Trop.	4 Dem.	↓ **	↓ **
<i>Prognathodes guyanensis</i> (Durand, 1960)	Inv.	Dem.	2,9	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Pseudauchenipterus nodosus</i> (Bloch, 1794)	Omn.	Dem.	2	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Pseudobatos percellens</i> (Walbaum, 1792)	Omn.	Ben.	3,6	SubTrop.	1 Rays	-	-
<i>Pterengraulis atherinoides</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Pel.	3,9	Trop.	5 Pel.	-	-
<i>Rachycentron canadum</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Dem.	4	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Rhinoptera bonasus</i> (Mitchill, 1815)	Inv.	Dem.	3,2	SubTrop.	3 Reef	-	-
<i>Rhizoprionodon porosus</i> (Poey, 1861)	Pis.	Dem.	4	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Rhomboplites aurorubens</i> (Cuvier, 1829)	Omn.	Dem.	4,4	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Saurida normani</i> Longley, 1935	Omn.	Ben.	4,3	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Sciades parkeri</i> (Traill, 1832)	Omn.	Dem.	4,1	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Sciades propo</i> (Valenciennes, 1840)	Omn.	Dem.	4,4	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Scomberomorus brasiliensis</i> Collette, Russo & Zavala-Camin, 1978	Omn.	Pel.	3,3	Trop.	5 Pel.	↑ *	↑ *
<i>Scorpaena brasiliensis</i> Cuvier, 1829	Omn.	Ben.	3,8	Trop.	2 Ben.	↑ **	↑ *
<i>Scorpaena isthmensis</i> Meek & Hildebrand, 1928	Omn.	Ben.	3,6	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Selar crumenophthalmus</i> (Bloch, 1793)	Omn.	Pel.	3,8	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Selene brownii</i> (Cuvier, 1816)	Omn.	Dem.	3,8	Trop.	4 Dem.	↑ *	↑ *
<i>Selene vomer</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Dem.	4,3	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Seriola dumerili</i> (Risso, 1810)	Omn.	Pel.	4,5	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Seriola fasciata</i> (Bloch, 1793)	Omn.	Dem.	4,5	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Serranus atrobranchus</i> (Cuvier, 1829)	Omn.	Dem.	3,5	Trop.	4 Dem.	-	-
<i>Serranus phoebe</i> Poey, 1851	Inv.	Dem.	3,5	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Sparisoma chrysopterum</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Inv.	Dem.	2	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Sphoeroides dorsalis</i> Longley, 1934	Inv.	Dem.	3,4	SubTrop.	3 Reef	-	-
<i>Sphoeroides testudineus</i> (Linnaeus, 1758)	Inv.	Dem.	3,4	SubTrop.	3 Reef	-	-

<i>Sphyraena guachancho</i> Cuvier, 1829	Omn.	Pel.	4,4	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Sphyrna tudes</i> (Valenciennes, 1822)	Omn.	Dem.	3,6	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Stellifer microps</i> (Steindachner, 1864)	Inv.	Dem.	3,5	Trop.	3 Reef	-	-
<i>Stellifer rastrifer</i> (Jordan, 1889)	Inv.	Dem.	3,4	SubTrop.	3 Reef	-	-
<i>Stephanolepis hispidus</i> (Linnaeus, 1766)	Inv.	Dem.	2,6	SubTrop.	3 Reef	-	-
<i>Stephanolepis setifer</i> (Bennett, 1831)	Inv.	Dem.	2,9	SubTrop.	3 Reef	↑ *	↑ *
<i>Syacium papillosum</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Ben.	3,6	SubTrop.	2 Ben.	↑ **	↑ **
<i>Sympodus plagusia</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omn.	Ben.	3,3	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Synodus foetens</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Ben.	4,5	SubTrop.	2 Ben.	-	-
<i>Synodus myops</i> (Forster, 1801)	Omn.	Ben.	4,4	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Thalassophryne nattereri</i> Steindachner, 1876	Omn.	Ben.	3,5	SubTrop.	2 Ben.	-	-
<i>Trachinotus carolinus</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Pel.	3,5	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Trachinotus cayennensis</i> Cuvier, 1832	Omn.	Pel.	3,7	Trop.	5 Pel.	↑ *	↑ *
<i>Trachinotus falcatus</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Pel.	4	SubTrop.	5 Pel.	-	-
<i>Trachurus lathami</i> Nichols, 1920	Inv.	Dem.	4	SubTrop.	3 Reef	-	-
<i>Trichiurus lepturus</i> Linnaeus, 1758	Omn.	Dem.	4,4	SubTrop.	4 Dem.	-	-
<i>Trinectes paulistanus</i> (Miranda Ribeiro, 1915)	Omn.	Ben.	3,3	Trop.	2 Ben.	-	-
<i>Upeneus parvus</i> Poey, 1852	Inv.	Dem.	3,9	SubTrop.	3 Reef	-	-
<i>Uraspis secunda</i> (Poey, 1860)	Pis.	Pel.	4	SubTrop.	5 Pel.	-	-

Table S2. List of the 13 morphological traits from 14 measures taken from lateral view pictures of fishes. The 14th morphological trait is the logarithm of the maximum standard length. These traits have been selected as a consensus choice based on a literature review (Dumay et al. 2004, Micheli & Halpern 2005, Mouillot et al. 2006, Viole et al. 2007, Mason et al. 2008, Reecht 2009, Villéger et al. 2010, Pessanha et al. 2015, Silva-Júnior et al. 2016).

Functions of interest	Functional trait	Formula	Ecological meaning
Food acquisition	Eye size (Es)	$\frac{Ed}{Hd}$	Visual acuity
	Mouth position (Mp)	$\frac{Mo}{Hd}$	Feeding method in the water column
	Maxillary length (Ml)	$\frac{Jl}{Hd}$	Size and strength of jaw
Habitat use	Eye position (Ep)	$\frac{Eh}{Hd}$	Vertical position of fish in the water column
	Elongation (El)	$\frac{Bl}{Bd}$	Vertical position of fish in the water column and hydrodynamism
Locomotion	Body lateral shape (Bls)	$\frac{Hd}{Bd}$	Relative depth of the head compared to the body
	Pectoral fin position (Pfp)	$\frac{Pfi}{Pfb}$	Pectoral fin use for maneuverability
	Pectoral fin aspect ratio (Pfar)	$\frac{Pfl^2}{Pfs}$	Pectoral use for propulsion
	Pectoral fin size (Pfs)	$\frac{Pfl}{Bl}$	Relative size of the pectoral fin compared to the body
	Caudal peduncle throttling (Cpt)	$\frac{Cfd}{CPd}$	Caudal propulsion efficiency through reduction of drag
	Caudal fin aspect ratio (Cfar)	$\frac{CFd^2}{CFS}$	Caudal fin use for propulsion and/or direction
	Fins surface ratio (Fsr)	$\frac{2 \times Pfs}{CFS}$	Fin use / surface of propulsion
	Relative fin surface (Rfs)	$\frac{Pfs + CFS}{Bl \times Bd}$	Fin total surface compared to the body lateral surface

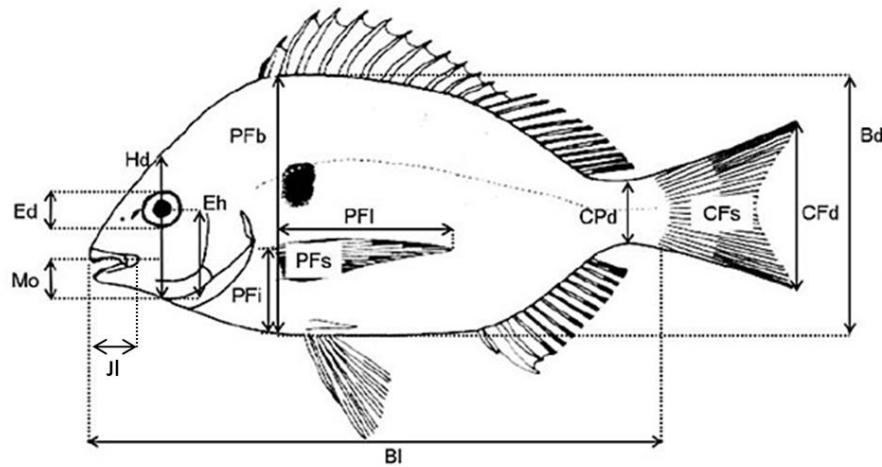


Figure S1. Representation of the 14 morphological measurements used to compute morphological traits (modified from Villéger et al. 2010). *Bl* body standard length, *Bd* body depth, *CPd* caudal peduncle minimal depth, *CFd* caudal fin depth, *CFs* caudal fin surface, *PFI* distance between the insertion of the pectoral fin to the bottom of the body, *PFb* body depth at the level of the pectoral fin insertion, *Pfl* pectoral fin length, *PFs* pectoral fin surface, *Hd* head depth along the vertical axis of the eye, *Ed* eye diameter, *Eh* distance between the center of the eye to the bottom of the head, *Mo* distance from the top of the mouth to the bottom of the head along the head depth axis, *Jl* jaw length.

For flatfishes, we followed the same procedure proposed by Villéger et al. (2010). It means that body depth, mouth depth and position, and eye position were measured relatively to the position of the fish in its environment. In other words, the lateralization was not considered. Additionally, as flatfishes have their two eyes on the top of the head, *eye position* was computed as: $(2*Ed)/Hd$. Flatfishes were considered without functionally pectoral fins, so *Pectoral fin position* and *Pectoral fin aspect ratio* were fixed to 0. Similarly, for species without caudal fin, the *Caudal fin aspect ratio* and *Fins surface ratio* were fixed to 0.

Table S3. Significance of Wilcoxon pair tests between taxonomic and functional diversity indices between decades on the tropical species pool and their mean values and square deviation.

	Index	Mean ± sd			p-value wilcoxon test		
		1990s	2000s	2010s	1990s-2000s	2000s-2010s	1990s-2010s
Taxonomic diversity	S	8.18 ± 3.06	14.45 ± 5.65	17.09 ± 4.78	***	*	***
	expH	3.75 ± 1.63	4.68 ± 2.75	6.59 ± 2.06	ns	***	***
	J'	0.62 ± 0.21	0.53 ± 0.18	0.66 ± 0.10	ns	**	ns
	D2	2.83 ± 1.29	3.22 ± 1.94	4.63 ± 1.65	ns	***	***
Functional diversity	FRic	0.01 ± 0.01	0.05 ± 0.05	0.08 ± 0.05	***	*	***
	FDis	0.25 ± 0.13	0.27 ± 0.19	0.36 ± 0.13	ns	*	***
	FSpe	0.27 ± 0.09	0.27 ± 0.12	0.31 ± 0.09	ns	ns	ns
	FEve	0.47 ± 0.16	0.47 ± 0.12	0.46 ± 0.10	ns	ns	ns
	FOri	0.10 ± 0.05	0.08 ± 0.03	0.11 ± 0.05	ns	**	*

Table S4. Significance of Wilcoxon pair tests between taxonomic and functional diversity indices between decades on the subtropical species pool and their mean values and square deviation.

	Index	Mean ± sd			p-value wilcoxon test		
		1990s	2000s	2010s	1990s-2000s	2000s-2010s	1990s-2010s
Taxonomic diversity	S	12.12 ± 5.40	19.48 ± 5.40	19.76 ± 5.64	***	ns	***
	expH	4.04 ± 1.90	6.92 ± 3.01	6.38 ± 2.21	***	ns	***
	J'	0.54 ± 0.16	0.62 ± 0.18	0.61 ± 0.11	*	ns	ns
	D2	2.97 ± 1.25	4.89 ± 2.26	4.41 ± 1.85	***	ns	***
Functional diversity	FRic	0.03 ± 0.03	0.09 ± 0.05	0.10 ± 0.04	***	ns	***
	FDis	0.34 ± 0.12	0.37 ± 0.11	0.44 ± 0.11	ns	*	**
	FSpe	0.31 ± 0.07	0.34 ± 0.05	0.31 ± 0.09	ns	ns	ns
	FEve	0.48 ± 0.11	0.46 ± 0.09	0.46 ± 0.08	ns	ns	ns
	FOri	0.13 ± 0.03	0.16 ± 0.03	0.15 ± 0.04	***	ns	*

Figure S2. Representation of abundances (logarithm scale) for each size class and per decade for tropical species.

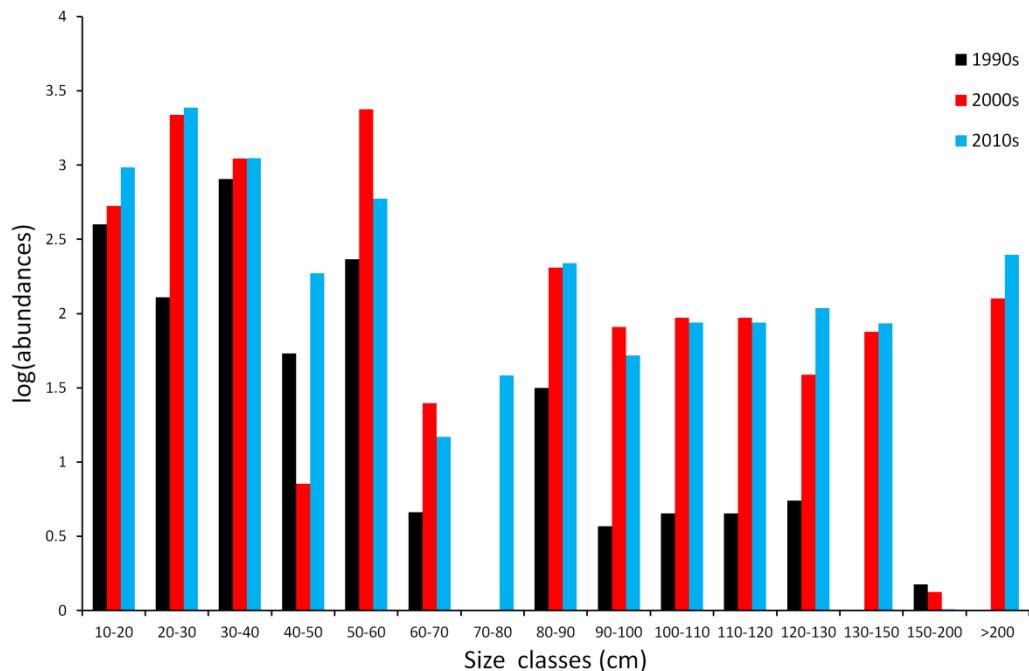
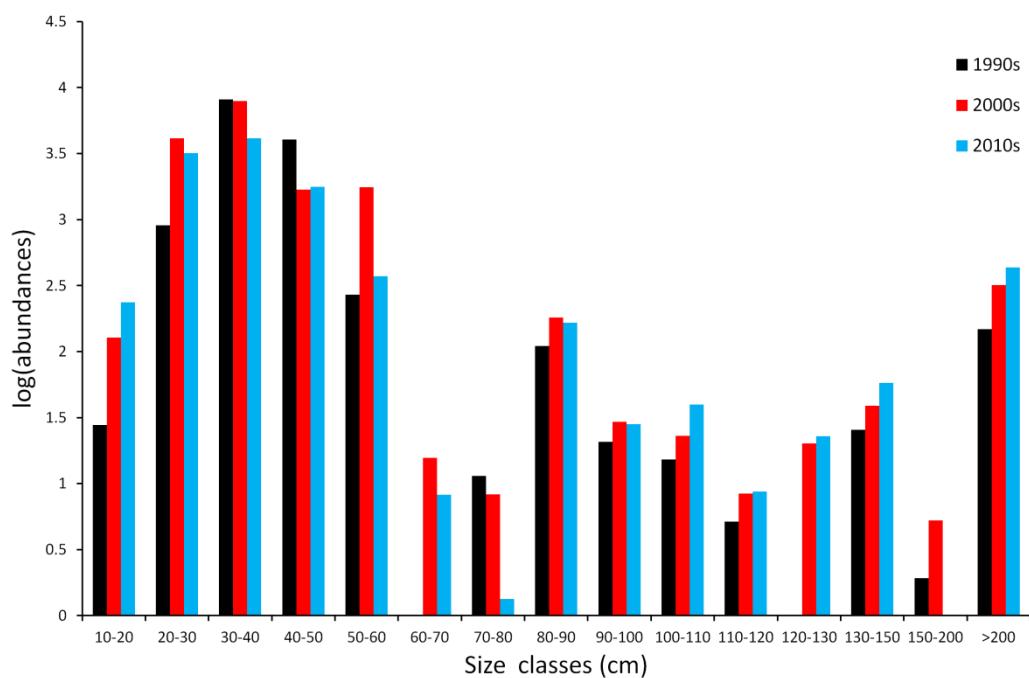


Figure S3. Representation of abundances (logarithm scale) for each size class and per decade for subtropical species.



Chapitre IV

Local and regional assembly rules on a long time period in marine fish communities on the continental shelf of French Guiana

Vincent Vallée¹, Maria Ching Villanueva² and Fabian Blanchard¹

¹ IFREMER, UMR 3456 LEEISA, CNRS, Université de Guyane, IFREMER, Centre de Recherche de Montabo, 275 Route de Montabo, BP 50477, 97300 Cayenne, French Guiana

² IFREMER, Laboratoire de Biologie Halieutique, STH, Z.I. Pointe du Diable BP 70, 29280 Plouzané, France

ABSTRACT: Understanding community assembly and explaining what controls biodiversity patterns across scales and times is a core issue in community ecology. The presence and coexistence of species in a community is regulated by both abiotic filters and biotic interactions acting simultaneously as structuring mechanisms. At local scales, assembly rules are represented by two main assumptions: the limiting similarity hypothesis (interspecific competition) and the niche or environmental filtering hypothesis. At regional scales, dispersal limitation and environmental filtering hypothesis are assumed as the two main processes explaining the community assembly patterns. Considering important changes which occurred in the diversity and the structure of fish assemblages in French Guiana since the 1990s, the present work would like to test community assembly hypotheses over time using the trait-based approach and functional relationships between species. This study was based on 8 scientific surveys conducted between 1993 and 2017 on 33 stations by bottom trawling. At the local scale, defined as a single haul, results showed that environmental filtering has always been the dominant shaping process over the years. Moreover, the proportion of local assemblages more structured by the environment increased significantly during the study period as the functional redundancy (i.e. species showing similar ecological functions). At the regional scale, defined here as the entire study area, neither of both processes could have been identified as dominant

over the other one and no particular trend was showed. However, some elements indicated the importance of the environment and the weaker influence of dispersal limitation at this scale.

Key words: Community assembly · Environmental filtering · Tropical fish · Functional diversity · α -diversity · β -diversity · Long-term · French Guiana

1. INTRODUCTION

One of the most fundamental issues in community ecology is to explain how biological communities are assembled and what controls biodiversity patterns across scales and times (Mouillot et al. 2013b, Sutherland et al. 2013). The presence and coexistence of species in an ecosystem depend on their abilities to survive and to maintain their fitness in a local community and in a given environment. Structuring processes, also called assembly rules, have already been revealed in several fish communities (Mouillot et al. 2007, Pecuchet et al. 2016, Vallée et al. 2019) but questions remain on the dynamic of these mechanisms through times (Puschke et al. 2013, Lechêne et al. 2018).

Functional diversity which represents the range of species ecological strategies (Violle et al. 2007) can help to answer these questions. A representative set of functional traits can determine the ecological performance of a group of species and thus their ability to grow, survive and reproduce in their own ecosystem (McGill et al. 2006, Violle et al. 2007). The trait-based approach provide information regarding ecological processes inferred from any measurable morphological, physiological and phenological traits that affect individual performance between an organism and its biotic and abiotic environment (Violle et al. 2007, Mouchet et al. 2010). Taxonomic diversity alone is not sufficient to highlight complex interactions and processes ruling community structure and its changes through space and time (Villéger et al. 2010, Mouillot et al. 2013b). Currently, functional diversity is probably the best mean to understand biological community structure and functioning. Assuming the niche-based theory, the analysis of functional diversity provides a mechanistic framework for determining which ecological processes are structuring community assembly.

The niche-based theory states that local communities assemble non randomly from a regional species pool as a results of abiotic and biotic parameters which act as structuring forces that rule communities (Macarthur & Levins 1967, Diamond 1975). On the one hand, abiotic

filter, also called environmental filtering acts as a sieve and allow only a certain spectrum of species to survive. This hypothesis assumes that co-existing species are likely to share most similar ecological and functional characteristics as they respond to the same environmental filters which allow a certain combination of functional traits (Keddy 1992, Violle et al. 2007). Thus, in the case of a dominant abiotic control, the functional diversity will be relatively low regarding random communities. Therefore, the local species pool will be composed of functionally closely related species increasing functional redundancy (Walker 1992, Guillemot et al. 2011). On the other hand, biotic control, also known as the “limiting similarity hypothesis” considers that interspecific interactions prevents the co-existence of species with similar ecological niches (MacArthur & Levins 1967). As competition is greater between species sharing many ecological and functional characteristics, a dominant biotic control will result in a community with most dissimilar and complementary species and will be functionally more diverse than random communities (Mouillot et al. 2007). Therefore, the stronger the competition between species, the higher is the functional diversity and the co-existence of complementary species. Inversely, the stronger the environmental filtering the lower is the functional diversity and the higher is the co-existence of functionally redundant species. At the regional scale, environmental filtering and dispersal limitation are assumed to be the 2 dominant processes explaining community assembly patterns (Nekola & White 1999, Kraft et al. 2011, Myers et al. 2013). By using the theoretical framework proposed by Cilleros et al. (2016), the relative influences of these structuring processes can be described by the study of β -diversity patterns and more precisely by the correlation between taxonomic and functional turnovers between pairs of species assemblages.

In recent years, functional traits have revealed structuring mechanisms underlying patterns of fish community assembly along temporal gradients. However these works investigated assembly rules on relatively short time period such as punctual studies (Mouillot et al. 2007, Mouillot 2007, Drew & Amatangelo 2017), few months period (Guillemot et al. 2011, Lechêne et al. 2018, Vallée et al. 2019) or were looking for seasonal changes (Fitzgerald et al. 2017, Córdova-Tapia et al. 2018). Studies which investigated structuring processes on longer time period are scarce. In French Guiana, environmental filters have been shown as the dominant structuring process over biotic interactions on fish communities at local and regional scales with a data sampling realized in 2016 and 2017 (Vallée et al. 2019). In parallel, another study showed consequent changes in the structure and the diversity of these fish communities between 1993 and 2017 (Vallée et al. unpublished). Indeed, the continental shelf of French Guiana was undergoing important variations in its habitats and exploitation since the early

1990s. The shrimp fishery began to collapse since the mid-1980s while the mean sea surface temperature (SST) of its coastal waters has increased to more than 1°C between 1990 and 2017. These variations caused increases in taxonomical and functional diversity indices in response to the decreasing fishing pressure and a tropicalization of communities in response to warming waters (Vallée et al., unpublished). Considering such important changes in the structure of communities, we wondered whether dynamics of structuring processes could have changed between 1993 and 2017. In order to better understand the dynamic of assembly rules in a changing environment we followed the same protocol used in Vallée et al. (2019) which used the relationship between functional and taxonomic diversity combined with null models. Analyses conducted on datasets from 2016 and 2017 surveys were repeated on 6 other datasets from scientific surveys realized between 1993 and 2014.

The understanding of community assembly processes on long time period is crucial in order to understand ecosystem functioning and to help for the maintenance of biodiversity in response to future changes in climate and fisheries. These processes should be more considered in fisheries models knowing their impacts on fish stocks dynamics, abundance and composition. This study can provide community-level information on ecological mechanisms that may be useful to understand how anthropogenic-linked changes can affect assembly rules and fish stocks for future management of such high biodiversity systems. The challenge is to provide useful information and a better understanding of tropical fish community assembly which is crucial for future ecosystems management.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1 Study area

The study area was the inner continental shelf of French Guiana (4.5° - 6.5° N, 51.5° - 54° W; Fig. 1). In this area, the equatorial climate is strongly influenced by seasonal variations due to Inter-Tropical Convergence Zone which brings heavy rain falls and defines the regional climate of the Amazonian region (Hu et al. 2004). The rainy season occurs from January to June, while the dry season lasts from July to December (Amatali 1993). Coastal marine ecosystems from the north of Brazil to Venezuela are highly influenced by the turbid freshwater discharge from the Amazon River, which is flushed out into the ocean and transported from east to west by the North Brazilian Current and its extension, the Guiana Current (Cadée 1975, Smith & Demaster 1996).

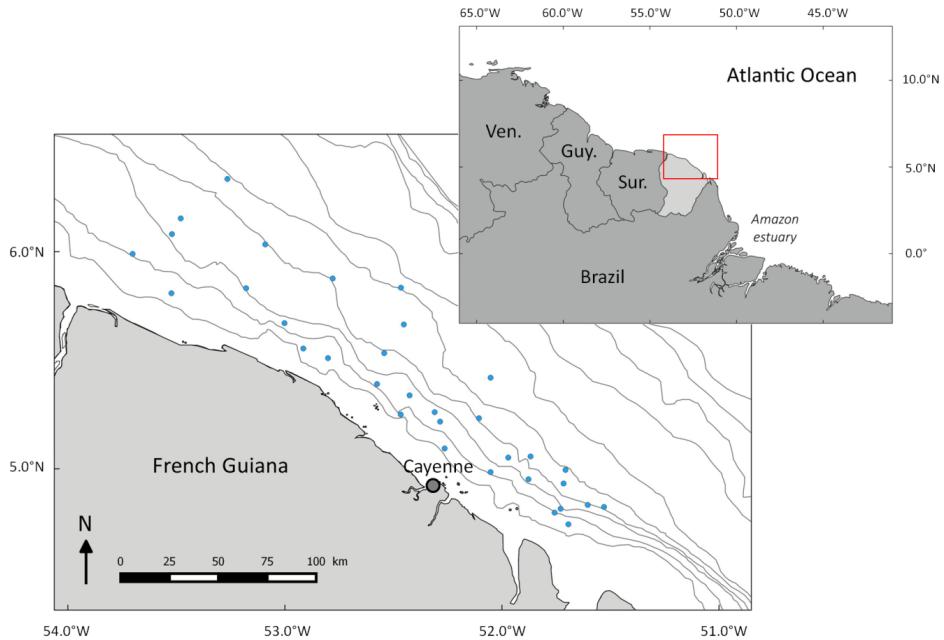


Fig. 1. Study area off the coast of French Guiana, showing the location of the 33 sampling stations (isobaths are represented every 10 m). Ven.: Venezuela, Guy.: Guyana, Sur.: Suriname

2.2 Sampling protocol and data set

The present work was based on fish data compiled from 8 scientific trawl surveys conducted at 33 stations along the coast of French Guiana in November 1993, 1994, 2006, 2007, 2009, 2014, 2016 and 2017 (Fig. 1). Teleosts and Chondrichthyes were collected (hereafter simply ‘fish’). Stations were distributed by a stratified random sampling protocol between 15 and 60 meters depth from the Brazilian border in the east to the Surinamese border in the west. This sampling plan covered a surface of approximately 25,000 km². For each station, fish communities were sampled using a bottom shrimp trawl (horizontal mouth opening: 6.7 m; vertical mouth opening: 1.5 m; cod end mesh size: 45 mm), towed for 30 min westward at a constant speed of 2.5 knots. When possible, all individual fish collected were identified to the species level.

The entire data set, including rare and pelagic fish species, was considered in the following statistical analyses. Rare species are often excluded from analyses as they could lead to misinterpretations due to their low abundances. However, studies have shown that they

represent highly distinct combinations of traits regarding the total species pool (Diaz et al. 2007) and thus, they occupy specific niches and perform unique ecological roles important in ecosystem functioning (Mouillot et al. 2013a, Leitão et al. 2016). Excluding such important species may thus affect our understanding of community functioning (Solan 2004). It is therefore important to retain these species in order to properly describe processes ruling community assembly (Mouillot et al. 2013a). In this study, rare species represented a mean of 14% of the total species pool for all surveys. In other studies using bottom trawling, pelagic species were removed from analyses considering that their catchability and, thus, their abundances might be underrepresented due to the sampling method (Pecuchet et al. 2016). Nevertheless, we decided to keep the pelagic species in our analyses for several reasons. First, despite being underestimated due to the sampling method, in the present study only presence/absence data of species were used in order to describe structuring processes. Then, pelagic species might be excluded from analyses because they belong to the pelagic zone and are thought to have few interactions with the demersal and benthic zones. However, the height of the water column was relatively low in the study area (60 m depth maximum) compared to other studies which excluded pelagic species (until several hundred meters) (Pecuchet et al. 2016). Almost all pelagic species identified in our database have an ecological relationship with the benthic zone. For instance, 95% of pelagic species (as typical pelagic species like Carangidae, Scombridae or Clupeidae) are omnivorous and are known to feed on pelagic preys but also on shrimps and benthic invertebrates (Table S1 in Supplement). Therefore, even if pelagic species have relatively few interactions with benthic and demersal compartments, they certainly play a role in the structure of assemblages as they interact with them.

2.3 Functional characterization

Fish functional diversity was characterized by using 16 traits, i.e. 2 ecological and 14 morphological traits, grouped into 3 ecological functional categories: food acquisition, locomotion and habitat use. Ecological traits were based on their trophic and habitat affinities. We considered 4 “trophic group” categories (planktivorous, benthic invertivorous, piscivorous and omnivorous) and 3 “habitat use” categories (benthic, demersal and pelagic) (Table S1 in Supplement). Morphological traits are unitless ratios (Table S2 in Supplement) computed from 14 measures taken from the lateral view of digital pictures of individual fish (Figure S1 in Supplement) using IMAGEJ © software (<https://imagej.nih.gov/ij/>) as proposed by (Villéger

et al. 2010). Among the 14 morphological traits, the maximum fish size was described using the log-transformed maximum standard length obtained from FishBase (Froese & Pauly 2019). Measures for the rarest species that were sampled only once were characterized from 1 picture while species that occurred 2 times were characterized from 2 pictures, etc. For more abundant species that were sampled frequently, measures were taken from 10 pictures of similar fish species with heterogeneous sizes. For each species, mean traits values were computed from individual measures assuming that intraspecific variations were lower than interspecific variations (Dumay et al. 2004). For each trait, mean species ratios were standardized so that the mean was 0 and standard deviation was 1 to give the same weight to each morphological trait. The functional distance matrix was computed using Gower's distance (Gower 1971), as recommended by (Pavoine et al. 2009), which allows different types of traits (i.e. traits coded as continuous, ordinal and categorical) to be mixed while giving them equal weight (Buisson et al. 2013). A principal coordinate analysis (PCoA) was then performed on the functional distance matrix to obtain coordinates of the species in a multidimensional space (Villéger et al. 2008, Laliberté & Legendre 2010). We used the method of (Maire et al. 2015) to assess the best compromise to represent the functional information while keeping the number of dimensions as low as possible. Following this procedure, we kept the species coordinates on the first 4 axes to describe the functional space. The mean square deviation was lower than 0.01 for all surveys.

2.4 Taxonomic and functional diversity indices

At the local scale, which is defined here as a single haul, α -diversity was defined by the species richness (SR) and the functional richness (FR) computed per station. SR is the number of species and FR represents the percentage (from 0 to 1) of the convex hull volume occupied by the local species assemblage given that the total FR from the species' regional pool is equal to 1 (Villéger et al. 2008). FR was computed with the 'qual_funct_space' and 'multidimFD' updated functions provided at <http://villerger.sebastien.free.fr/>

At the regional scale, which is defined here as the study area, pairwise taxonomic β -diversity (β_{Tj}) and pairwise functional β -diversity (β_{Fj}) were calculated between each pair of local assemblages (Cilleros et al. 2016). Taxonomic β -diversity was computed using Jaccard's dissimilarity index (Koleff et al. 2003). This measure is the percentage of unshared species between 2 stations, and it represents the sum of species replacements (turnover) and the difference in species richness between them (nestedness). The taxonomic turnover (Baselga

2012) equals 0 when 1 assemblage contains all species from the other and equals 1 when 2 assemblages have no species in common. In the same way with taxonomic β -diversity, functional β -diversity was computed using convex hull volumes of assemblages instead of SR (Villéger et al. 2011). Functional turnover and nestedness were also expressed and calculated (Villéger et al. 2013). Here, functional turnover represents the overlap within convex hull volumes between 2 local assemblages and is a value equal to 0 when 2 functional spaces are identical (perfect overlap) and equals 1 when volumes do not overlap at all (without intersection).

2.5 Theoretical frameworks and statistical analyses

Theoretical frameworks and statistical analyses in this study were the same used in the work realized by Vallée et al. (2019). At local scales, we compared the observed relationship between SR and FR to simulated values obtained from a random distribution using a null model (Mouillot et al. 2007, Pecuchet et al. 2016). Then, at regional scales, we used the same framework proposed by (Cilleros et al. 2016), based on the correlation between taxonomic and functional turnovers between pairs of local assemblages. See Vallée et al. (2019) for more details about frameworks and statistical analysis. All analyses mentioned were performed using the R software (R Core Team 2013).

3. RESULTS

Combining the 8 surveys, 150,965 individuals representing 174 taxa were collected and identified for a total weight of 20.3 tons (Table S1 in Supplement). Over all surveys, SR ranged from 6 to 40 species and FR values from 0.01 to 0.5 per station.

3.1 Assembly rules at the local scale

Since adding new species to an assemblage can only increase the functional diversity or its redundancy (Guillemot et al. 2011), the relationship between SR and FR is necessarily positive (Fig. 2). However, most stations showed relatively low FR values regarding SR values, causing a gentle slope in their relationship, which indicates high redundancies in existing

functions within assemblages. For instance, 40 species were collected at a station in 2006 (Fig. 2c). Estimated FR for this local assemblage was 0.25, which means that it represents only 25% of the total FR from the species' regional pool for this survey. We can make the same observation with a station for which only 15% of the total FR computed in 2017 was represented whereas 39 species were collected (Fig. 2h). Considering the 8 surveys, the mean FR per station was comprised between 0.09 and 0.21 which is relatively low and shows the functional redundancy in these assemblages (Table 1).

Table 1. Ranges and means of species richness and functional richness plus relative proportion of stations distributed above the 75% quartile zone (competitive exclusion), within the interquartile range (neutral assembly) and below the 25% quartile zone (environmental filtering) of the null model distribution.

	Range of SR	Range of FR	Mean SR	Mean FR	Competitive exclusion	Neutral assembly	Environmental filtering
1993	6-23	0.01-0.35	16	0.11	3%	78%	19%
1994	8-25	0.01-0.25	15.3	0.12	3%	74%	23%
2006	10-40	0.02-0.25	19.3	0.09	3%	67%	30%
2007	10-31	0.01-0.43	17.7	0.15	11%	52%	37%
2009	8-27	0.03-0.36	16	0.13	12%	49%	39%
2014	7-27	0.01-0.36	15.5	0.11	11%	54%	35%
2016	10-36	0.03-0.5	23.5	0.21	12%	43%	45%
2017	11-39	0.03-0.27	19.8	0.11	9%	37%	54%

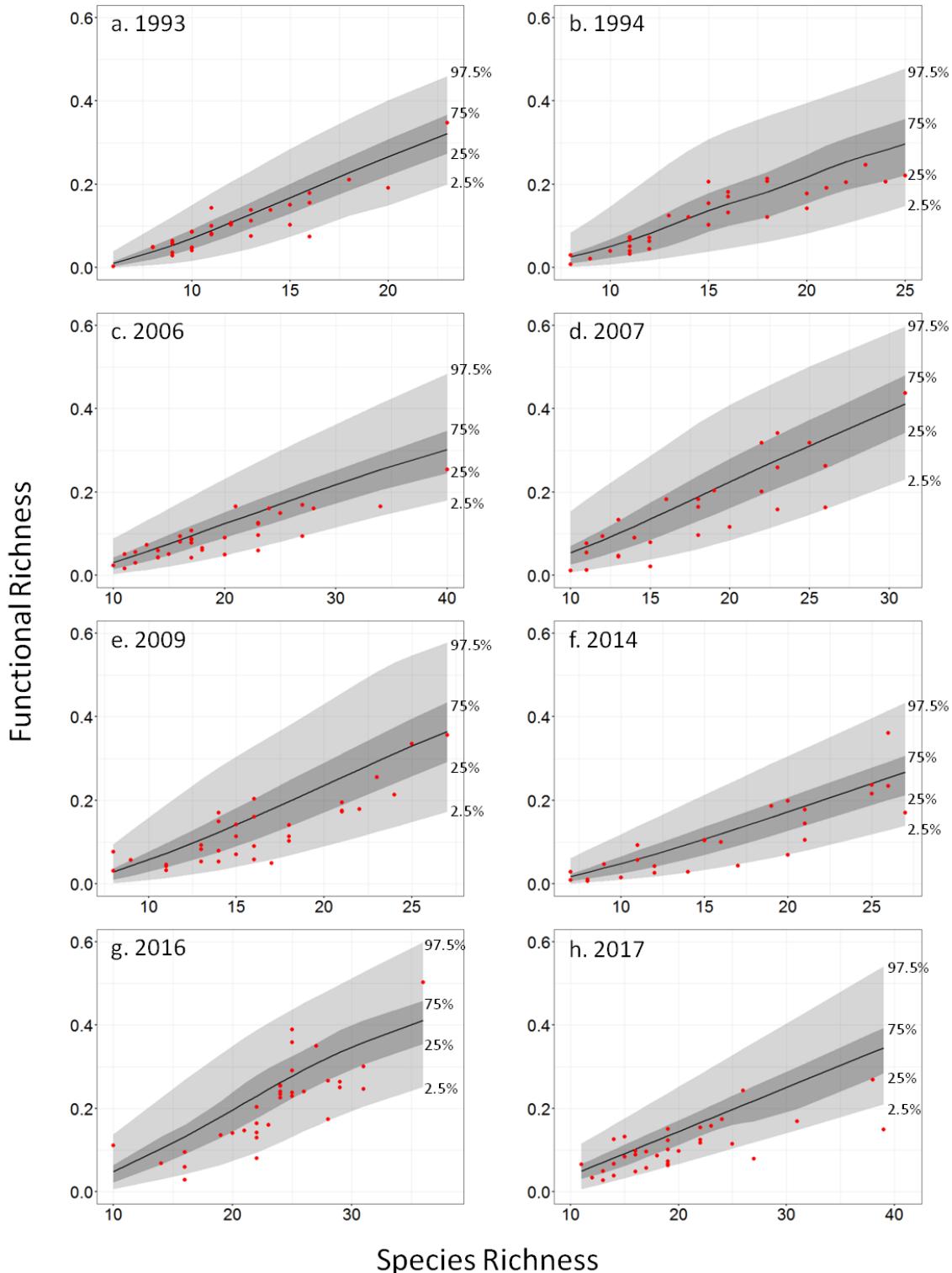


Fig. 2. Observed (dots) and simulated functional richness values based on a null model (grey zones) in (a) 1993, (b) 1994, (c) 2006, (d) 2007, (e) 2009, (f) 2014, (g) 2016 and (h) 2017. The black line is the mean of 999 random permutations. Areas in grey are respectively the 50th and the 95th percentiles, smoothed using a generalized additive model function.

In 2017, 3 observed values were above the 75th percentile, 12 were within the interquartile range and 18 were below the 25th percentile of the null distribution (Fig. 2h). These results indicate that interspecific competition is more influential for only 9% of fish assemblages, whereas environmental filtering is the dominant structuring process for 54% of them while 37% of observed values were distributed within the interquartile range (dark grey zone) which indicates communities where neither process dominated. In the same way we did for the 2017 survey, we resumed this information for each year in the Table 1. We observed that environmental filtering has always been the dominant shaping process regarding interspecific competition over the years. Interestingly, we also noted that the proportion of stations more structured by the environment increased significantly during the study period (Spearman test, rho = 0.92, p = 0.002), while the part of stations distributed within the interquartile range decreased (Spearman test, rho = 0.91, p = 0.002) and the part of stations more structured by the competitive exclusion showed no significant trend (Spearman test, rho = 0.66, p = 0.07). It seems that a consequent part of stations for which neither processes dominated in the 1990s became progressively more structured by the environmental filters over time.

3.2 Assembly rules at the regional scale

For 5 out of 8 surveys, observed taxonomic β -diversity was higher than functional β -diversity (Table 2) and for all surveys, observed taxonomic turnover was higher than observed functional turnover (Table 2 and Fig. 3) indicating that species replacements were higher than functional profile replacements between sites.

In 2017, null models showed that 266 out of 528 (50.4%) comparisons of taxonomic turnover were significantly different from random expectations while the median of distribution did not differ significantly from 0 (median = 0.245, z = -1.5092, p = 0.1312) (Table 3). Fewer pairs of communities were different from random expectations for the functional turnover (194 out of 528 i.e. 36.7%). The median of its simulated distribution was significantly different from 0 (median = 0.9956, z = 13.30, p < 0.001). As we did for the local scale, we resume this information for each survey in the same way in the Table 3. For all surveys, taxonomic turnovers did not differ significantly from random expectations. However, functional turnovers differed significantly from random expectations with positive medians for all surveys indicating higher functional turnovers than expected by chance following the null model (Table 3).

Table 2. Results of Wilcoxon signed-rank test (z and p-values) between taxonomic β -diversity and functional β -diversity and between taxonomic turnover and functional turnover.

	taxonomic β -diversity - functional β -diversity		taxonomic turnover - functional turnover	
	z	p	z	p
1993	-1.34	0.18	11.35	< 0.001
1994	1.14	0.25	13.21	< 0.001
2006	6.04	< 0.001	14.40	< 0.001
2007	0.86	0.39	14.38	< 0.001
2009	2.62	0.0087	15.30	< 0.001
2014	1.85	0.044	12.11	< 0.001
2016	8.67	< 0.001	17.08	< 0.001
2017	6.92	< 0.001	15.89	< 0.001

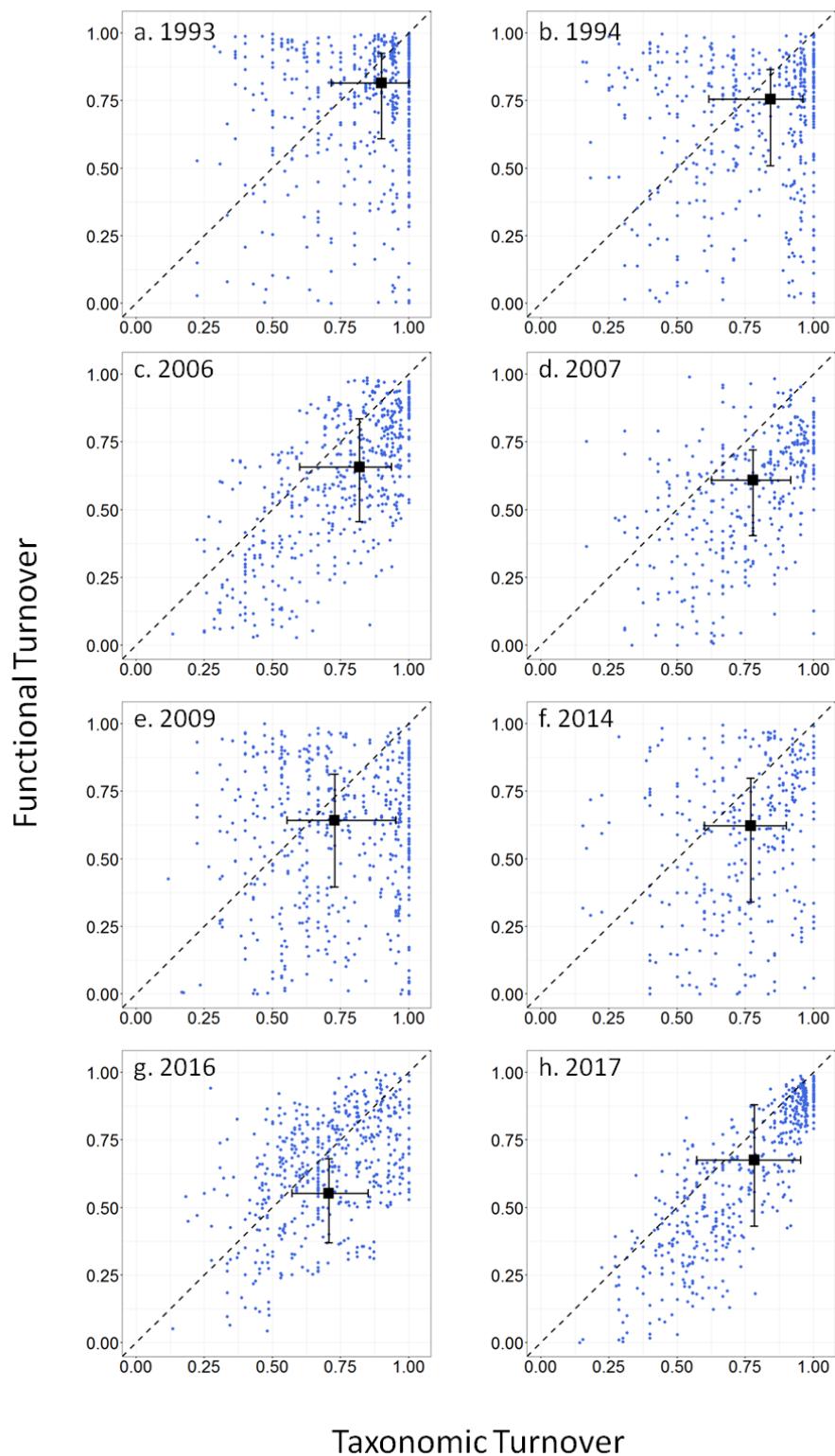


Fig. 3. Relationships between pairwise taxonomic and functional observed turnovers among the 33 assemblages in (a) 1993, (b) 1994, (c) 2006, (d) 2007, (e) 2009, (f) 2014, (g) 2016 and (h) 2017. Black squares and bars represent medians and 25th/75th percentiles respectively. The theoretical line 1:1 is represented by the dashed line.

Table 3. Parameters of standardized effect size (SES) values for taxonomic and functional turnovers. ‘Median’ is the median of all SES values computed. The z -statistic represents the z distribution. If z is less than -1.96 or greater than 1.96, the null hypothesis (random distribution following the null model) is rejected. Pc represents pairwise comparisons between assemblages which are different from random expectations over the 528 comparisons possible.

	SES of taxonomic turnovers				SES of functional turnovers			
	Median	z	p	Pc	Median	z	p	Pc
1993	0.5730	0.6270	0.5306	168	0.7055	7.0287	< 0.001	194
1994	0.4863	-0.9892	0.3226	228	1.1694	11.1335	< 0.001	183
2006	0.3852	-1.4522	0.1464	238	1.3111	13.7263	< 0.001	237
2007	-0.1202	-1.8860	0.0593	199	0.4406	4.9190	< 0.001	136
2009	-0.5223	-2.3689	0.0578	251	0.7343	8.4795	< 0.001	187
2014	-0.0889	-1.2311	0.2183	110	0.5442	6.0652	< 0.001	121
2016	-0.0905	-1.5965	0.1104	251	0.93	9.3854	< 0.001	220
017	0.245	-1.5092	0.1312	266	0.9956	13.3	< 0.001	194

4. DISCUSSION

In a previous work we showed the dominance of the environmental filtering on fish assemblages from the continental shelf of French Guiana at local and regional scales based on data collected in 2016 and 2017 (Vallée et al. 2019). In another study, we pointed out significant changes which occurred in these communities in response to important variations of 2 structuring factors that are the fishing pressure by bottom trawling and the increase in SST (Vallée et al. unpublished). Bottom trawling fisheries have huge negative impacts on biodiversity and benthic habitats (Kaiser et al. 2003, Blanchard et al. 2004, Thrush et al. 2016, Sciberras et al. 2018). In French Guiana, the collapse of the shrimp fishery allowed the restructuring of fish communities illustrated by significant increases in taxonomic and functional diversity indices, increases in the theoretical maximum size spectra and increases in the biomasses of bottom related species. In the same time, we also observed the tropicalization of fish communities in response to warmer waters (Vallée et al. unpublished). Considering such important changes in dynamics of structuring factors and in structure and diversity of fish communities we wondered if the relative influence of assembly processes could have changed and how.

First, at local scale we showed that environmental filtering has always been the dominant structuring process over interspecific competition since the 1990s. However, it appears that the influence of the environment became dominant for an increasing number of stations over time. The increasing part of stations more influenced by the environmental filtering concern mainly stations which were more or less equally structured by both processes before (i.e. distributed within the interquartile range). If a bigger part of stations values were distributed below the 25% quartile zone while the SR and the FR tended to increase over time (Vallée et al. unpublished), it means that the increase of FR tend to be asymptotic regarding SR. A relatively low increase in FR regarding the increase in SR illustrates an increase in functional redundancy for local assemblages. Functional diversity at regional scale (i.e. functional richness, functional dispersion and functional specialization) increased over time (Vallée et al. unpublished) but here we showed that the local FR remains always relatively low regarding SR, with an important and an increasing part of stations situated below the 25% quartile zone (Fig. 2). On the one hand, the mean local FR increased while on the other hand, functional redundancy increased. Functional redundancy quantifies how species tend to exhibit similar ecological functions and thus occupying the central area around the barycentre in the functional space. Functional redundancy is the opposite concept of functional originality which

quantifies the average isolation of individuals from barycentre of the functional space and their nearest neighbors (Lechêne et al. 2018). Functional redundancy increased while functional originality remained stable since the 1990s (Vallée et al. unpublished). High functional redundancy is considered as a property of ecosystems granting them higher resistance and resilience capacities in regards to perturbations (Funk et al. 2008, Brandl et al. 2016, Dolbeth et al. 2016, McLean et al. 2019). Here, we showed an important and increasing functional redundancy of fish communities over time which certainly allowed them their well and rapid restructuring after the decrease of the fishing pressure toward a more stable state (Vallée et al. unpublished).

Considering these results, we can wonder whether the increasing dominance of the environmental filtering is linked with the environment and especially the increasing SST, which is an important abiotic factor influencing species distribution, or whether these results are due to the recovery capacity of communities to regain their functional redundancy after the decrease of fishing pressure and, thus, their stability lost because of fisheries exploitation. Here, the difficulty is to disentangle and evaluate the relative importance of 2 factors which have potentially the same effects. We assumed that is probably both reasons because regional and local diversity increased in response to the decreasing fishing pressure while we highlighted also a tropicalization of communities in response to warmer waters (Vallée et al. unpublished). However, the fact that functional redundancy increased in such proportions over time, showed the importance of restructuring mechanisms toward a more stable state. Moreover, if the observed dynamic of structuring processes was only the result of the environmental pressure, only tropical species would have been responsible for diversity increases. However, we observed significant diversity increases in tropical as well as in subtropical groups of species and we did not show a significant increasing part of tropical species among stations more influenced by environmental filters (Vallée et al. unpublished). The environment had a definite impact in the observed dynamic of assembly rules over time illustrated by the tropicalization of communities and the decreasing proportion of subtropical species (Vallée et al. unpublished). But it seems that observed results responded also largely to the recovery capacity of fish communities to regain a stable structure at local scale with higher taxonomic and functional diversity and higher functional redundancy. Functional redundancy was mainly due to homogeneous habitats, mostly represented by mud banks, which enhances the co-existence of functionally closely related species. French Guiana's coastal waters are considered as highly productive ecosystems ($>300 \text{ g C.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$), that certainly weakens competition for food

acquisition (Vieira and Castello, 1997) and promote the redundancy. Moreover, the abundance of omnivorous species in a productive environment may also limit competition on specific trophic resources.

Based on data collected in 2016 and 2017, neither of dispersal limitation nor environmental filtering processes could have been identified as dominant over the other one. However, some elements indicated the importance of the environment and the weaker influence of dispersal limitation on marine fish communities at this scale (Vallée et al. 2019). As we did for local scales, we analyzed the dynamic of assembly rules at the regional scale over time. Observed medians of taxonomic turnovers were higher than observed medians of functional turnovers for all surveys indicating that species replacements were higher than functional profile replacements between sites. Then, by using null models, simulated medians of taxonomic turnover distribution did not differ significantly from random expectations for all surveys from 1993 to 2017. These results were in contradiction with our hypothesis since a non-random and higher taxonomic turnover was expected due to the spatial shift pattern from coastal to offshore fish assemblages in French Guiana and Suriname (Guéguen 2000, Vendeville & Baudrier 2006, Willems et al. 2015). However, species replacements between sites correspond to random variations and cannot be assigned to a specific process for the whole study period. Then, for all surveys, simulated medians of functional turnovers were higher than random expectations. This means that functional profile replacements between sites were higher than expected by chance. These results indicated that fish assemblages were distributed in habitats with abiotic parameters which requiring different functional profiles. Since FR increase with the SR (Guillemot et al. 2011), we assume that the FR measured in the study area was relatively high due to the high regional SR. In French Guiana, functional turnovers have always been high between pairs of assemblages over time. These observations are congruent with those observed at local scale as functional turnover must be high between pairs of assemblages in such a biodiverse ecosystem which is highly functionally redundant.

Overall, despite increases of regional biodiversity, general conclusions observed at the regional scale in 2016 and 2017 (Vallée et al. 2019) can also be drawn for the long term period from 1993 to 2017. Species replacements correspond to random variations due to the joint effects of both structuring processes acting with more or less equal strength. However, functional turnovers revealed a relative importance of environmental filtering at this scale.

Local habitats are generally homogeneous on the continental shelf of French Guiana but regional environments seemed sufficiently heterogeneous to provoke a higher change in fish functional profiles than what could be expected randomly.

In recent years, functional diversity has progressively been used to describe the ecological dynamic in response to disturbance such as invasions by exotic species (Funk et al. 2008, Sagouis et al. 2017), habitat degradation (Villéger et al. 2010, Clavel et al. 2011) or climate change (Munday 2004, Buisson et al. 2013). Works which investigated the effects of anthropogenic pressures on functional diversity have highlighted 2 major conclusions. On the one hand, disturbances lead to the homogenization of species' functional traits due to the homogenization of habitats which become more favourable to generalist species at the expense of specialized species more vulnerable to habitats destruction (Thrush et al. 2006, Villéger et al. 2010, Buisson et al. 2013, Su et al. 2015). On the other hand, disturbances decrease functional redundancy by eliminating functionally closely related species. High functional redundancy ensure the maintain of ecological functions against diversity loss and provide a better stability for the functional structure of communities (Guillemot et al. 2011, Mouillot et al. 2013b, Brandl et al. 2016, McLean et al. 2019). In parallel, works have also investigated the effects of the decrease of anthropogenic pressures on functional diversity such as habitat restoration (Shaffer et al. 2018, Lechêne et al. 2018), marine protected areas establishment (Micheli et al. 2012, Bates et al. 2014, Mellin et al. 2016, Roberts et al. 2017) or the collapse of local fishery (Vallée et al. 2019). Main results of this literature showed that the decrease or the interruption of disturbances led to the increase of several functional indices which allowed higher traits diversity and more stable communities. Functional redundancy is a key parameter in the structure of communities. According to the Insurance hypothesis (Yachi & Loreau 1999), redundancy in functional traits contributes to increase the resistance, the resilience and the stability of communities and their functioning (Rosenfeld 2002, Bellwood et al. 2003). Species sharing similar functions ensure ecosystem resistance to disturbances by compensating the loss of functionally redundant species (Rosenfeld 2002, Elmquist et al. 2003, McLean et al. 2019). Therefore, the influence of species loss on ecosystem functioning is expected to be greater in less redundant assemblages, especially if singular traits and functions are supported by original and vulnerable species (Mouillot et al. 2008, Toussaint et al. 2016). Redundancy provides a "functional backup" in the case of species loss and potential functional alteration.

Our results highlighted the capacity of fish communities to regain local redundancy to ensure a more stable state. In the same time, we showed that environmental conditions have always been dominant in the structuring of fish communities and that its influence have probably also increased over time. In French Guiana, future dynamics of fisheries are difficult to predict for the next decades and abiotic parameters as SST are projected to increase by approximately 2 to 4°C by 2050 in tropical regions (IPCC, 2019). Such changes are likely to have important, yet poorly understood consequences for species distributions and the overall biological communities. A better understanding of the fish communities' assembly structure response regarding changing in climate and fisheries is a crucial key to anticipate diversity loss and set up ecosystem-based management. Environmental changes are occurring fast (Hoegh-Guldberg et al. 2018) and tropical fish communities are expected to be especially impacted by those changes (Worm et al. 2006, Cheung et al. 2009). This study provides useful information concerning structuring mechanisms on tropical fish communities in a large marine ecosystem on a long-term period. These results have great implications for fisheries management. They highlighted the importance to consider the influence of the environment in climate projections for future fisheries management. The study of communities' functional diversity will allow us to point out major mechanisms in the ecosystem structure and functioning to mitigate biodiversity and economic losses in an ecosystem-based management fisheries context.

Acknowledgments. We thank FEDER and CNES for their financial support in providing funding for the STUDY 2 research program. We thank 'Antoine Abchée et Fils (SARL)' for providing the shrimp trawler, 'The Miss Sinamary', and Captain Geoffrey and fishermen for help.

LITERATURE CITED

- Amatali MA (1993) Climate and surface water hydrology. In: Ouboter, P.E. (Eds.) The freshwater ecosystems of Suriname. Springer, p 29–51
- Baselga A (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness: Species replacement and nestedness. *Global Ecology and Biogeography* 21:1223–1232.
- Bates AE, Barrett NS, Stuart-Smith RD, Holbrook NJ, Thompson PA, Edgar GJ (2014) Resilience and signatures of tropicalization in protected reef fish communities. *Nature Climate Change* 4:62–67.
- Bellwood DR, Hoey AS, Choat JH (2003) Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecol Letters* 6:281–285.
- 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. *Mar Ecol Prog Ser* 280:249–260.
- Brandl SJ, Emslie MJ, Ceccarelli DM, T. Richards Z (2016) Habitat degradation increases functional originality in highly diverse coral reef fish assemblages. *Ecosphere* 7.
- Buisson L, Grenouillet G, Villéger S, Canal J, Laffaille P (2013) Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology* 19:387–400.
- Cadee GC (1975) Primary production off the Guyana coast. *Netherlands Journal of Sea Research* 9:128–143.
- 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.
- Cilleros K, Allard L, Grenouillet G, Brosse S (2016) Taxonomic and functional diversity patterns reveal different processes shaping European and Amazonian stream fish assemblages. *Journal of Biogeography* 43:1832–1843.
- Clavel J, Julliard R, Devictor V (2011) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment* 9:222–228.
- Córdova-Tapia F, Hernández-Marroquín V, Zambrano L (2018) The role of environmental filtering in the functional structure of fish communities in tropical wetlands. *Ecology of Freshwater Fish* 27:522–532.

- Diamond JM (1975) The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* 7:129–146.
- Diaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:20684–20689.
- Dolbeth M, Vendel AL, Pessanha A, Patrício J (2016) Functional diversity of fish communities in two tropical estuaries subjected to anthropogenic disturbance. *Marine Pollution Bulletin* 112:244–254.
- Drew JA, Amatangelo KL (2017) Community assembly of coral reef fishes along the Melanesian biodiversity gradient. *PLOS ONE* 12:e0186123.
- Dumay O, Tari PS, Tomasini JA, Mouillot D (2004) Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology* 64:970–983.
- Elmqvist T, Folke C, Nyström M, Peterson G, Bengtsson J, Walker B, Norberg J (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1:488–494.
- Fitzgerald DB, Winemiller KO, Sabaj Pérez MH, Sousa LM (2017) Seasonal changes in the assembly mechanisms structuring tropical fish communities. *Ecology* 98:21–31.
- Funk JL, Cleland EE, Suding KN, Zavaleta ES (2008) Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution* 23:695–703.
- Froese R, D Pauly (2019) FishBase. www.fishbase.org
- Gower JC (1971) A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics* 27:857.
- Guéguen F (2000) Distribution et abondance des poissons démersaux et de quelques autres organismes benthiques marins du plateau continental (0–60 m) de Guyane française. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* 323:775–791.
- Guillemot N, Kulbicki M, Chabanet P, Vigliola L (2011) Functional Redundancy Patterns Reveal Non-Random Assembly Rules in a Species-Rich Marine Assemblage. *PLoS ONE* 6:e26735.
- Hoegh-Guldberg O et al. (2018) Impacts of 1.5°C of Global Warming on Natural and Human Systems:138
- Hu C, Montgomery ET, Schmitt RW, Muller-Karger FE (2004) The dispersal of the Amazon and Orinoco River water in the tropical Atlantic and Caribbean Sea: Observation from

space and S-PALACE floats. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 51:1151–1171.

IPCC (2019) Summary for Policymakers. In: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate, H.- O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, N. Weyer (eds.) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Kaiser MJ, Collie JS, Hall SJ, Jennings S, Poiner IR (2003) Impacts of fishing gear on marine benthic habitats. In: *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. Sinclair M, Valdimarsson G (eds) CABI, Wallingford, p 197–217

Keddy PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science 3:157–164.

Koleff P, Gaston KJ, Lennon JJ (2003) Measuring beta diversity for presence-absence data. Journal of Animal Ecology 72:367–382.

Kraft NJ, Comita LS, Chase JM, Sanders NJ, Swenson NG, Crist TO, Stegen JC, Vellend M, Boyle B, Anderson MJ (2011) Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. Science 333:1755–1758.

Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology 91:299–305.

Lechêne A, Lobry J, Boët P, Laffaille P (2018) Change in fish functional diversity and assembly rules in the course of tidal marsh restoration. PLoS ONE 13:e0209025.

Leitão RP, Zuanon J, Villéger S, Williams SE, Baraloto C, Fortunel C, Mendonça FP, Mouillot D (2016) Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 283:20160084.

MacArthur R, Levins R (1967) The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. The American Naturalist 101:377–385.

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

McGill B, Enquist B, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution 21:178–185.

- McLean M, Auber A, Graham NAJ, Houk P, Villéger S, Violle C, Thuiller W, Wilson SK, Mouillot D (2019) Trait structure and redundancy determine sensitivity to disturbance in marine fish communities. *Glob Change Biol* 25:3424–3437.
- Mellin C, Aaron MacNeil M, Cheal AJ, Emslie MJ, Julian Caley M (2016) Marine protected areas increase resilience among coral reef communities. *Ecol Lett* 19:629–637.
- Micheli F, Saenz-Arroyo A, Greenley A, Vazquez L, Espinoza Montes JA, Rossetto M, De Leo GA (2012) Evidence That Marine Reserves Enhance Resilience to Climatic Impacts. *PLoS ONE* 7:e40832.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules: Functional diversity measures. *Functional Ecology* 24:867–876.
- Mouillot D (2007) Niche-assembly vs. dispersal-assembly rules in coastal fish metacommunities: implications for management of biodiversity in brackish lagoons: Biodiversity management in coastal lagoon fish communities. *Journal of Applied Ecology* 44:760–767.
- Mouillot D, Bellwood DR, Baraloto C, Chave J, Galzin R, Harmelin-Vivien M, Kulbicki M, Lavergne S, Lavorel S, Mouquet N, Paine CET, Renaud J, Thuiller W (2013a) Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLoS Biology* 11:e1001569.
- Mouillot D, Culjoli JM, Pelletier D, Tomasini JA (2008) Do we protect biological originality in protected areas? A new index and an application to the Bonifacio Strait Natural Reserve. *Biological Conservation* 141:1569–1580.
- Mouillot D, Dumay O, Tomasini JA (2007) Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71:443–456.
- Mouillot D, Graham NAJ, Villéger S, Mason NWH, Bellwood DR (2013b) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28:167–177.
- Munday PL (2004) Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Global Change Biol* 10:1642–1647.
- Myers JA, Chase JM, Jiménez I, Jørgensen PM, Araujo-Murakami A, Paniagua-Zambrana N, Seidel R (2013) Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters* 16:151–157.

- Nekola JC, White PS (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26:867–878.
- Pavoine S, Vallet J, Dufour A-B, Gachet S, Daniel H (2009) On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118:391–402.
- Pecuchet L, Törnroos A, Lindegren M (2016) Patterns and drivers of fish community assembly in a large marine ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 546:239–248.
- Puschke O, Schmid BC, Sykes MT, Poschlod P, Michalski SG, Durka W, Kühn I, Winter M, Prentice HC (2013) Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *J Ecol* 101:857–866.
- R Core Team 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation.
- Roberts CM, O’Leary BC, McCauley DJ, Cury PM, Duarte CM, Lubchenco J, Pauly D, Sáenz-Arroyo A, Sumaila UR, Wilson RW, Worm B, Castilla JC (2017) Marine reserves can mitigate and promote adaptation to climate change. *Proc Natl Acad Sci USA* 114:6167–6175.
- Rosenfeld JS, (2002) Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98:156–162.
- Sagouis A, Jabot F, Argillier C (2017) Taxonomic versus functional diversity metrics: how do fish communities respond to anthropogenic stressors in reservoirs? *Ecol Freshw Fish* 26:621–635.
- Sciberras M, Hiddink JG, Jennings S and others (2018) Response of benthic fauna to experimental bottom fishing: A global meta-analysis. *Fish and Fisheries* 19:698–715.
- Shaffer JA, Munsch S, Juanes F (2018) Functional diversity responses of a nearshore fish community to restoration driven by large-scale dam removal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 213:245–252.
- Smith WO, Demaster DJ (1996) Phytoplankton biomass and productivity in the Amazon River plume: correlation with seasonal river discharge. *Continental Shelf Research* 16:291–319.
- Solan M (2004) Extinction and Ecosystem Function in the Marine Benthos. *Science* 306:1177–1180.
- Su G, Xu J, Akasaka M, Molinos JG, Matsuzaki SS (2015) Human impacts on functional and taxonomic homogenization of plateau fish assemblages in Yunnan, China. *Global Ecology and Conservation* 4:470–478.

- Sutherland WJ, Goulden C, Bell K, Bennett F and others (2013) 100 Questions: identifying research priorities for poverty prevention and reduction. *Journal of Poverty and Social Justice* 21:189–205.
- Thrush SF, Ellingsen KE, Davis K (2016) Implications of fisheries impacts to seabed biodiversity and ecosystem-based management. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 73:i44–i50.
- Thrush SF, Gray JS, Hewitt JE, Ugland KI (2006) PREDICTING THE EFFECTS OF HABITAT HOMOGENIZATION ON MARINE BIODIVERSITY. *Ecological Applications* 16:1636–1642.
- Toussaint A, Charpin N, Brosse S, Villéger S (2016) Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. *Sci Rep* 6:22125.
- Vallée V, Villanueva M, Blanchard F (2019) Functional richness and turnover patterns reveal assembly rules structuring marine fish communities on the continental shelf of French Guiana. *Mar Ecol Prog Ser* 630:183–195.
- Vendeville P, Baudrier J (2006) Étude des peuplements de juvéniles de poissons et de crevettes de fonds du littoral de Guyane. Rapport IFREMER 03/12/1214788/F.
- Vieira JP, Castello JP (1997) Fish fauna. In: Seeliger U, Odebrecht C, Castello, JP (Eds.) Subtropical convergence environments: The coast and sea in the southwestern Atlantic. Springer, p 56–61
- Vieira JP, Castello JP (1997) Fish fauna. In: Seeliger U, Odebrecht C, Castello, JP (Eds.) Subtropical convergence environments: The coast and sea in the southwestern Atlantic. Springer, p 56–61
- Villéger S, Grenouillet G, Brosse S (2013) Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages: Decomposing functional β -diversity. *Global Ecology and Biogeography* 22:671–681.
- Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290–2301
- Villéger S, Miranda JR, Hernández DF, Mouillot D (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20:1512–1522.

- Villéger S, Novack-Gottshall PM, Mouillot D (2011) The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time: Long-term functional diversity changes. *Ecology Letters* 14:561–568.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- Walker BH (1992) Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation biology* 6:18–23.
- Willems T, De Backer A, Mol JH, Vincx M, Hostens K (2015) Distribution patterns of the demersal fish fauna on the inner continental shelf of Suriname. *Regional Studies in Marine Science* 2:177–188.
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, Sala E, Selkoe KA, Stachowicz JJ, Watson R (2006) Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* 314:787–790.
- Yachi S, Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96:1463–1468.

SUPPLEMENT

The following supplement accompanies the article

Local and regional assembly rules on a long time period in marine fish communities on the continental shelf of French Guiana

Vincent Vallée, Maria Ching Villanueva, Fabian Blanchard

Table S1. List of the 174 taxa collected during both surveys with information on their two ecological traits considered in analyses (for “Trophic group”: Inv.: Invertivorous; Omn.: Omnivorous; Plan.: Planktivorous; Pis.: Piscivorous and for “Habitat”: Dem.: Demersal; Ben.: Benthic; Pel.: Pelagic).

Species	Trophic group	Habitat
1 <i>Acanthostracion quadricornis</i> (Linnaeus, 1758)	Inv.	Dem.
2 <i>Acanthurus chirurgus</i> (Bloch, 1787)	Inv.	Dem.
3 <i>Achirus achirus</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Ben.
4 <i>Albula vulpes</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Dem.
5 <i>Aluterus monoceros</i> (Linnaeus, 1758)	Inv.	Dem.
6 <i>Aluterus schoepfii</i> (Walbaum, 1792)	Inv.	Dem.
7 <i>Amphiarius rugispinis</i> (Valenciennes, 1840)	Omn.	Dem.
8 <i>Anchoa hepsetus</i> (Linnaeus, 1758)	Plan.	Pel.
9 <i>Anchoa spinifer</i> (Valenciennes, 1848)	Plan.	Pel.
10 <i>Anchovia surinamensis</i> (Bleeker, 1865)	Omn.	Pel.
11 <i>Anchoviella lepidentostole</i> (Fowler, 1911)	Plan.	Pel.
12 <i>Ancylopsetta kumperae</i> Tyler, 1959	Omn.	Ben.
13 <i>Anisotremus surinamensis</i> (Bloch, 1791)	Omn.	Dem.
14 <i>Anisotremus virginicus</i> (Linnaeus, 1758)	Inv.	Dem.

15	<i>Antennarius striatus</i> (Shaw, 1794)	Omn.	Ben.
16	<i>Apionichthys dumerili</i> Kaup, 1858	Inv.	Ben.
17	<i>Ariosoma balearicum</i> (Delaroche, 1809)	Inv.	Ben.
18	<i>Aspistor quadriscutis</i> (Valenciennes, 1840)	Inv.	Dem.
19	<i>Aspredo aspredo</i> (Linnaeus, 1758)	Inv.	Ben.
20	<i>Bagre bagre</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Dem.
21	<i>Bairdiella ronchus</i> (Cuvier, 1830)	Omn.	Dem.
22	<i>Balistes capriscus</i> Gmelin, 1789	Inv.	Dem.
23	<i>Batrachoides manglae</i> Cervignón, 1964	Omn.	Ben.
24	<i>Batrachoides surinamensis</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omn.	Ben.
25	<i>Bothus lunatus</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Ben.
26	<i>Bothus ocellatus</i> (Agassiz, 1831)	Omn.	Ben.
27	<i>Brotula barbata</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omn.	Ben.
28	<i>Calamus penna</i> (Valenciennes, 1830)	Omn.	Dem.
29	<i>Cantherhines macrocerus</i> (Hollard, 1853)	Inv.	Dem.
30	<i>Caranx cryos</i> (Mitchill, 1815)	Omn.	Pel.
31	<i>Caranx hippos</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Pel.
32	<i>Caranx latus</i> Agassiz, 1831	Omn.	Pel.
33	<i>Carcharhinus falciformis</i> (Müller & Henle, 1839)	Pis.	Pel.
34	<i>Carcharhinus leucas</i> (Müller & Henle, 1839)	Omn.	Dem.
35	<i>Carcharhinus limbatus</i> (Müller & Henle, 1839)	Omn.	Dem.
36	<i>Cathorops spixii</i> (Agassiz, 1829)	Omn.	Dem.
37	<i>Centropomus ensiferus</i> Poey, 1860	Omn.	Dem.
38	<i>Centropomus pectinatus</i> Poey, 1860	Omn.	Dem.
39	<i>Chaetodipterus faber</i> (Broussonet, 1782)	Inv.	Dem.
40	<i>Chaetodon ocellatus</i> Bloch, 1787	Inv.	Dem.
41	<i>Chaetodon sedentarius</i> Poey, 1860	Inv.	Dem.
42	<i>Chilomycterus antillarum</i> Jordan & Rutter, 1897	Inv.	Dem.

43	<i>Chloroscombrus chrysurus</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Pel.
44	<i>Colomesus psittacus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Inv.	Dem.
45	<i>Conodon nobilis</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Dem.
46	<i>Ctenosciaena gracilicirrus</i> (Metzelaar, 1919)	Inv.	Dem.
47	<i>Cyclopsetta chittendeni</i> Bean, 1895	Omn.	Ben.
48	<i>Cyclopsetta fimbriata</i> (Goode & Bean, 1885)	Omn.	Ben.
49	<i>Cynoponticus savanna</i> (Bancroft, 1831)	Omn.	Dem.
50	<i>Cynoscion acoupa</i> (Lacepède, 1801)	Omn.	Dem.
51	<i>Cynoscion jamaicensis</i> (Vaillant & Bocourt, 1883)	Omn.	Dem.
52	<i>Cynoscion microlepidotus</i> (Cuvier, 1830)	Omn.	Dem.
53	<i>Cynoscion similis</i> Randall & Cervigón, 1968	Omn.	Dem.
54	<i>Cynoscion virescens</i> (Cuvier, 1830)	Omn.	Dem.
55	<i>Dactylopterus volitans</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Ben.
56	<i>Decapterus macarellus</i> (Cuvier, 1833)	Plan.	Pel.
57	<i>Diapterus auratus</i> Ranzani, 1842	Omn.	Dem.
58	<i>Diapterus rhombeus</i> (Cuvier, 1829)	Omn.	Dem.
59	<i>Dibranchus atlanticus</i> (Cuvier, 1833)	Inv.	Ben.
60	<i>Diplectrum formosum</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Dem.
61	<i>Diplectrum radiale</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	Omn.	Dem.
62	<i>Echeneis naucrates</i> Linnaeus, 1758	Omn.	Pel.
63	<i>Elops saurus</i> Linnaeus, 1766	Omn.	Dem.
64	<i>Equetus punctatus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Inv.	Dem.
65	<i>Eucinostomus argenteus</i> Baird & Girard, 1855	Inv.	Dem.
66	<i>Eucinostomus gula</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	Inv.	Dem.
67	<i>Fistularia tabacaria</i> Linnaeus, 1758	Omn.	Dem.
68	<i>Fontitrygon geijskesi</i> (Boeseman, 1948)	Omn.	Ben.
69	<i>Genyatremus luteus</i> (Bloch, 1790)	Inv.	Dem.
70	<i>Ginglymostoma cirratum</i> (Bonnaterre, 1788)	Omn.	Dem.

71	<i>Gymnachirus nudus</i> Kaup, 1858	Omn.	Ben.
72	<i>Gymnothorax funebris</i> Ranzani, 1839	Omn.	Ben.
73	<i>Gymnothorax ocellatus</i> Agassiz, 1831	Omn.	Ben.
74	<i>Gymnura micrura</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omn.	Ben.
75	<i>Haemulon aurolineatum</i> Cuvier, 1830	Omn.	Dem.
76	<i>Haemulon bonariense</i> Cuvier, 1830	Omn.	Dem.
77	<i>Haemulon boschmae</i> (Metzelaar, 1919)	Omn.	Dem.
78	<i>Haemulon flavolineatum</i> (Desmarest, 1823)	Omn.	Dem.
79	<i>Haemulon parra</i> (Desmarest, 1823)	Omn.	Dem.
80	<i>Haemulon plumieri</i> (Lacepède, 1801)	Omn.	Dem.
81	<i>Haemulon steindachneri</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	Omn.	Dem.
82	<i>Haemulon striatum</i> (Linnaeus, 1758)	Plan.	Pel.
83	<i>Halieutichthys aculeatus</i> (Mitchill, 1818)	Inv.	Ben.
84	<i>Harengula jaguana</i> Poey, 1865	Plan.	Dem.
85	<i>Hemicaranx amblyrhynchus</i> (Cuvier, 1833)	Omn.	Pel.
86	<i>Holocentrus rufus</i> (Walbaum, 1792)	Inv.	Dem.
87	<i>Hoplunnis diomediana</i> Goode & Bean, 1896	Inv.	Dem.
88	<i>Hypanus americanus</i> (Hildebrand & Schroeder, 1928)	Omn.	Ben.
89	<i>Hypanus guttatus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omn.	Ben.
90	<i>Hyporthodus niveatus</i> (Valenciennes, 1828)	Omn.	Dem.
91	<i>Isopisthus parvipinnis</i> (Cuvier, 1830)	Inv.	Dem.
92	<i>Lagocephalus laevigatus</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Dem.
93	<i>Larimus breviceps</i> Cuvier, 1830	Inv.	Dem.
94	<i>Lepophidium profundorum</i> (Gill, 1863)	Omn.	Dem.
95	<i>Lonchopisthus higmani</i> Mead, 1959	Inv.	Dem.
96	<i>Lonchurus elegans</i> (Boeseman, 1948)	Omn.	Dem.
97	<i>Lonchurus lanceolatus</i> (Bloch, 1788)	Omn.	Dem.
98	<i>Lutjanus jocu</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omn.	Dem.

99	<i>Lutjanus purpureus</i> (Poey, 1866)	Omn.	Dem.
100	<i>Lutjanus synagris</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Dem.
101	<i>Macrodon ancylodon</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omn.	Dem.
102	<i>Menticirrhus americanus</i> (Linnaeus, 1758)	Inv.	Dem.
103	<i>Micropogonias furnieri</i> (Desmarest, 1823)	Omn.	Dem.
104	<i>Mustelus canis</i> (Mitchill, 1815)	Omn.	Dem.
105	<i>Mustelus higmani</i> Springer & Lowe, 1963	Omn.	Dem.
106	<i>Narcine brasiliensis</i> (Olfers, 1831)	Omn.	Ben.
107	<i>Nebris microps</i> Cuvier, 1830	Omn.	Dem.
108	<i>Notarius grandicassis</i> (Valenciennes, 1840)	Inv.	Dem.
109	<i>Odontognathus mucronatus</i> Lacepède, 1800	Plan.	Dem.
110	<i>Ogcocephalus nasutus</i> (Cuvier, 1829)	Omn.	Ben.
111	<i>Ogcocephalus notatus</i> (Valenciennes, 1837)	Omn.	Ben.
112	<i>Oligoplites saliens</i> (Bloch, 1793)	Omn.	Pel.
113	<i>Opisthonema oglinum</i> (Lesueur, 1818)	Omn.	Pel.
114	<i>Orthopristis ruber</i> (Cuvier, 1830)	Omn.	Dem.
115	<i>Paralabrax dewegeri</i> (Metzelaar, 1919)	Inv.	Dem.
116	<i>Paralichthys tropicus</i> Ginsburg, 1933	Omn.	Dem.
117	<i>Paralonchurus brasiliensis</i> (Steindachner, 1875)	Omn.	Ben.
118	<i>Pellona flavipinnis</i> (Valenciennes, 1837)	Plan.	Pel.
119	<i>Pellona harroweri</i> (Fowler, 1917)	Plan.	Pel.
120	<i>Peprilus paru</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Dem.
121	<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)	Omn.	Dem.
122	<i>Polydactylus oligodon</i> (Günther, 1860)	Omn.	Dem.
123	<i>Pomacanthus arcuatus</i> (Linnaeus, 1758)	Inv.	Dem.
124	<i>Pomacanthus paru</i> (Bloch, 1787)	Omn.	Dem.
125	<i>Pomadasys corvinaeformis</i> (Steindachner, 1868)	Inv.	Dem.
126	<i>Pomatomus saltatrix</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Pel.

127	<i>Porichthys plectrodon</i> Jordan & Gilbert, 1882	Omn.	Ben.
128	<i>Priacanthus arenatus</i> Cuvier, 1829	Omn.	Dem.
129	<i>Prionotus punctatus</i> (Bloch, 1793)	Omn.	Ben.
130	<i>Pristipomoides aquilonaris</i> (Goode & Bean, 1896)	Omn.	Dem.
131	<i>Pristipomoides freemani</i> Anderson, 1966	Omn.	Dem.
132	<i>Prognathodes guyanensis</i> (Durand, 1960)	Inv.	Dem.
133	<i>Pseudauchenipterus nodosus</i> (Bloch, 1794)	Omn.	Dem.
134	<i>Pseudobatos percellens</i> (Walbaum, 1792)	Omn.	Ben.
135	<i>Pterengraulis atherinoides</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Pel.
136	<i>Rachycentron canadum</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Dem.
137	<i>Rhinoptera bonasus</i> (Mitchill, 1815)	Inv.	Dem.
138	<i>Rhizoprionodon porosus</i> (Poey, 1861)	Pis.	Dem.
139	<i>Rhomboplites aurorubens</i> (Cuvier, 1829)	Omn.	Dem.
140	<i>Saurida normani</i> Longley, 1935	Omn.	Ben.
141	<i>Sciades parkeri</i> (Traill, 1832)	Omn.	Dem.
142	<i>Sciades proops</i> (Valenciennes, 1840)	Omn.	Dem.
143	<i>Scomberomorus brasiliensis</i> Collette, Russo & Zavala-Camin, 1978	Omn.	Pel.
144	<i>Scorpaena brasiliensis</i> Cuvier, 1829	Omn.	Ben.
145	<i>Scorpaena isthmensis</i> Meek & Hildebrand, 1928	Omn.	Ben.
146	<i>Selar crumenophthalmus</i> (Bloch, 1793)	Omn.	Pel.
147	<i>Selene brownii</i> (Cuvier, 1816)	Omn.	Dem.
148	<i>Selene vomer</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Dem.
149	<i>Seriola dumerili</i> (Risso, 1810)	Omn.	Pel.
150	<i>Seriola fasciata</i> (Bloch, 1793)	Omn.	Dem.
151	<i>Serranus atrobranchus</i> (Cuvier, 1829)	Omn.	Dem.
152	<i>Serranus phoebe</i> Poey, 1851	Inv.	Dem.
153	<i>Sparisoma chrysopterum</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Inv.	Dem.

154	<i>Sphoeroides dorsalis</i> Longley, 1934	Inv.	Dem.
155	<i>Sphoeroides testudineus</i> (Linnaeus, 1758)	Inv.	Dem.
156	<i>Sphyraena guachancho</i> Cuvier, 1829	Omn.	Pel.
157	<i>Sphyraena tudes</i> (Valenciennes, 1822)	Omn.	Dem.
158	<i>Stellifer microps</i> (Steindachner, 1864)	Inv.	Dem.
159	<i>Stellifer rastrifer</i> (Jordan, 1889)	Inv.	Dem.
160	<i>Stephanolepis hispidus</i> (Linnaeus, 1766)	Inv.	Dem.
161	<i>Stephanolepis setifer</i> (Bennett, 1831)	Inv.	Dem.
162	<i>Syacium papillosum</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Ben.
163	<i>Sympodus plagusia</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Omn.	Ben.
164	<i>Synodus foetens</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Ben.
165	<i>Synodus myops</i> (Forster, 1801)	Omn.	Ben.
166	<i>Thalassophryne nattereri</i> Steindachner, 1876	Omn.	Ben.
167	<i>Trachinotus carolinus</i> (Linnaeus, 1766)	Omn.	Pel.
168	<i>Trachinotus cayennensis</i> Cuvier, 1832	Omn.	Pel.
169	<i>Trachinotus falcatus</i> (Linnaeus, 1758)	Omn.	Pel.
170	<i>Trachurus lathami</i> Nichols, 1920	Inv.	Dem.
171	<i>Trichiurus lepturus</i> Linnaeus, 1758	Omn.	Dem.
172	<i>Trinectes paulistanus</i> (Miranda Ribeiro, 1915)	Omn.	Ben.
173	<i>Upeneus parvus</i> Poey, 1852	Inv.	Dem.
174	<i>Uraspis secunda</i> (Poey, 1860)	Pis.	Pel.

Table S2. List of the 13 morphological traits from 14 measures taken from lateral view pictures of fishes. The 14th morphological trait is the logarithm of the maximum standard length. These traits have been selected as a consensus choice based on a literature review (Dumay et al. 2004, Micheli & Halpern 2005, Mouillot et al. 2006, Viole et al. 2007, Mason et al. 2008, Reecht 2009, Villéger et al. 2010, Pessanha et al. 2015, Silva-Júnior et al. 2016).

Functions of interest	Functional trait	Formula	Ecological meaning
Food acquisition	Eye size (Es)	$\frac{Ed}{Hd}$	Visual acuity
	Mouth position (Mp)	$\frac{Mo}{Hd}$	Feeding method in the water column
	Maxillary length (Ml)	$\frac{Jl}{Hd}$	Size and strength of jaw
Habitat use	Eye position (Ep)	$\frac{Eh}{Hd}$	Vertical position of fish in the water column
	Elongation (El)	$\frac{Bl}{Bd}$	Vertical position of fish in the water column and hydrodynamism
Locomotion	Body lateral shape (Bls)	$\frac{Hd}{Bd}$	Relative depth of the head compared to the body
	Pectoral fin position (Pfp)	$\frac{Pfi}{Pfb}$	Pectoral fin use for maneuverability
	Pectoral fin aspect ratio (Pfar)	$\frac{Pfl^2}{Pfs}$	Pectoral use for propulsion
	Pectoral fin size (Pfs)	$\frac{Pfl}{Bl}$	Relative size of the pectoral fin compared to the body
	Caudal peduncle throttling (Cpt)	$\frac{Cfd}{CPd}$	Caudal propulsion efficiency through reduction of drag
	Caudal fin aspect ratio (Cfar)	$\frac{CFd^2}{CFS}$	Caudal fin use for propulsion and/or direction
	Fins surface ratio (Fsr)	$\frac{2 \times Pfs}{CFS}$	Fin use / surface of propulsion
	Relative fin surface (Rfs)	$\frac{Pfs + CFS}{Bl \times Bd}$	Fin total surface compared to the body lateral surface

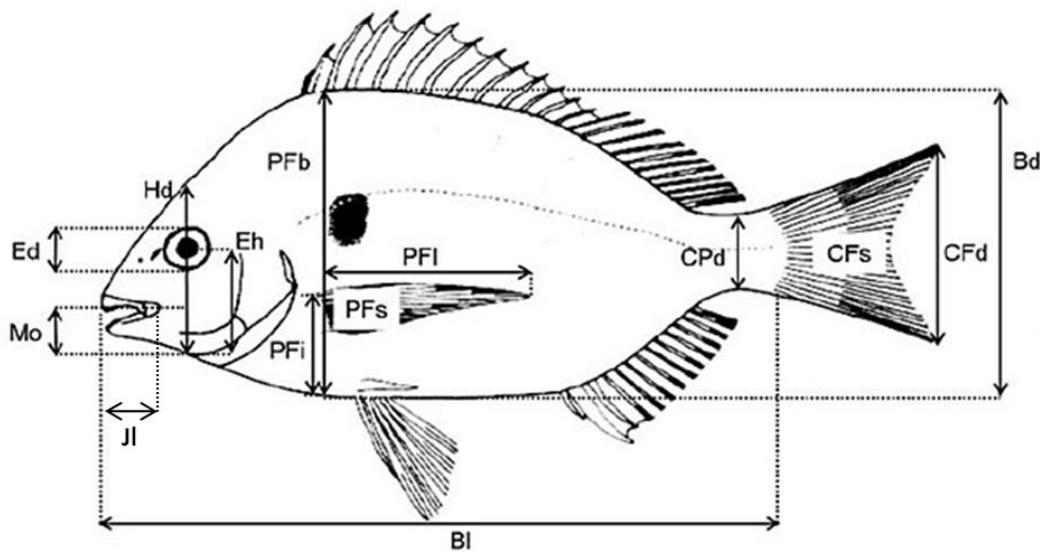


Fig. S1. Representation of the 14 morphological measurements used to compute morphological traits (modified from Villéger et al. 2010). *Bl* body standard length, *Bd* body depth, *CPd* caudal peduncle minimal depth, *CFd* caudal fin depth, *CFs* caudal fin surface, *PFI* distance between the insertion of the pectoral fin to the bottom of the body, *PFb* body depth at the level of the pectoral fin insertion, *Pfl* pectoral fin length, *PFs* pectoral fin surface, *Hd* head depth along the vertical axis of the eye, *Ed* eye diameter, *Eh* distance between the center of the eye to the bottom of the head, *Mo* distance from the top of the mouth to the bottom of the head along the head depth axis, *Jl* jaw length.

For flatfishes, we followed the same procedure proposed by Villéger et al. (2010). This means that body depth, mouth depth and position, and eye position were measured with respect to the position of the fish in its environment. In other words, the lateralization was not considered. Additionally, as flatfishes have their two eyes on the top of the head, *eye position* was computed as: $(2*Ed)/Hd$. Flatfishes were considered without functionally pectoral fins, so *Pectoral fin position* and *Pectoral fin aspect ratio* were fixed to 0. Similarly, for species without caudal fin, the *Caudal fin aspect ratio* and *Fins surface ratio* were fixed to 0.

Chapitre V

Implementing the ecosystem approach for fisheries management: conflicting environmental and exploitation goals from European and national policies - The case of the shrimp trawling fishery in French Guiana

Fabian Blanchard^{1,*}, Vincent Vallée¹, Olivier Thébaud²

1 Ifremer, UMSR LEEISA, CNRS, Université de Guyane, Ifremer

2 Ifremer, UMR AMURE, Ifremer, UBO, CNRS

*Corresponding author: fabian.blanchard@ifremer.fr

Abstract: European fisheries resources are exploited and regulated through European, national and local policies under the Common Fisheries Policy (CFP) framework. The CFP recently recognized the necessity of limiting by-catches and discards with the maximum sustainable yield (MSY) as a core objective. On another hand, habitats and biodiversity are managed under European environmental policy frameworks which aims to maintain marine ecosystem health and to reduce the impacts of human activities in order to achieve good environmental status. The shrimp trawling fishery of French Guiana has been managed with a total allowable landing and licenses based on MSY but these have never constrained the observed landings and fishing effort. Despite this, we showed, from independent bottom trawl surveys data, that the shrimp trawling effort observed during the last three decades has induced an increase of the bottom and demersal fish diversity on the continental shelf. The objectives of the two policy frameworks are then not compatible in this case study. We argued i) that the framework of viability should be used for fisheries management, rather than optimality because it allows to consider a set of objectives and ii) for the implementation of more integrated policies and approaches to management, such as ecosystem-based management.

1. Introduction

European fisheries resources are exploited and regulated through European, national and local policies under the Common Fisheries Policy (CFP) framework. The CFP recently recognized the necessity of limiting by-catches and discards with the maximum sustainable yield (MSY) as a core objective. The CFP aims to ensure that fishing and aquaculture are environmentally, economically and socially sustainable and that they provide a source of healthy food for European citizens. The current policy stipulates that between 2015 and 2020 catch limits should be set that are sustainable and maintain fish stocks in the long term. The principal aim of fisheries management under the CFP is to ensure high long-term fishing yields for all stocks by 2015 where possible, and at the latest by 2020. This is referred to as the MSY. Another increasingly important aim is to reduce unwanted catches and wasteful practices to the minimum or avoid them altogether, through the gradual introduction of a landing obligation.

On another hand, habitats and biodiversity are managed under the European environmental policy frameworks. The objectives are to maintain marine ecosystems health and to reduce the impacts of human activities in order to achieve good environmental status. Concerning the marine environment, the Marine Strategy Framework Directive (MSFD) 2008/56/CE, requires that the member states maintain the marine ecosystem health or reduce human activities to reach a good state of marine ecosystems if altered. A good ecological state means among other criteria that the biological diversity should be maintained. Hence, acknowledging the ecosystem effects of fishing, if biological diversity alteration was observed and linked to a given fishery pressure, the concerned state should reduce the fishing effort of this fishery or even close it.

These two European frameworks, one concerning fish stock management and the other concerning the ecosystem state management, are independent regulations. They are managed by two different Directorate-General (DG MARE for the Maritime Affairs and Fisheries and DG ENV for the Environment). However, their respective subject interacts as the fisheries have impacts on the ecosystems. This raises the question of whether fishery and environmental policies conflict or can be compatible. Does fishing at MSY and reducing by-catches or banning discards allow maintaining ecosystem integrity? And what are the implied institutional requirements for integrated management?

We investigated these questions in the case of the shrimp trawling fishery of French Guiana. Tropical shrimp bottom trawling is known to have low selectivity hence impacting marine habitats and biological diversity. This fishery is regulated under the CFP through a European total allowable catch (TAC) and is strongly declining. Data sets on fish diversity are available for three time periods allowing us to investigate a relationship between the fishing effort of this fishery managed under the MSY and the biological diversity level⁴.

2. Material and methods

2.1. Regulation of the shrimp trawling fishery

Some of the European fisheries management tools were implemented in French Guiana after the implementation of an economic exclusive zone (EEZ). In 1983, a TAC defined on the MSY basis was established according to the CFP and reached a maximum value of 4,108 t in 1998. After 1998, the landings, however, were always below this TAC even when its value began to decrease in 2011 (Fig. 1). The TAC was never effectively constraining. We can say that the shrimp stock was exploited below the MSY value. France decided to implement free fishing licenses for shrimp trawling in 1991. The initial number of licenses was fixed at 69 and was delivered on an annual basis. However, the number of active shrimp trawlers was always lower than the number of available licenses, hence, as for the TAC, the license system was never effectively constraining. The minimum mesh size at the cod-end of shrimp trawls was set at 45 mm, allowing small juvenile shrimp to escape. A trawling ban in coastal waters less than 30 meters in depth was implemented with two objectives. First, considering the relatively narrow local market for fish products, the ban limited by-catch and landing of commercially valued coastal fish species by trawlers, thus limiting the economic competition with the coastal small-scale fisheries targeting these species with drift nets. Moreover, the ban protected the juvenile shrimp that live mainly in shallow waters. Finally, as shrimp bottom trawling is known to have a very low selectivity hence impacting marine diversity, a turtle and large-fish excluding device (TED for Turtle Excluding device) was implemented and became mandatory in 2010 to reduce the by-catch and discards.

⁴ The French Guiana, as the other French overseas departments, is not concerned by the Marine Strategy Framework so that the compatibility of the two frameworks, MSFD and PCP is not here a real question for management. However, this is an interesting case study to investigate the question and illustrate potentially conflicting goals.

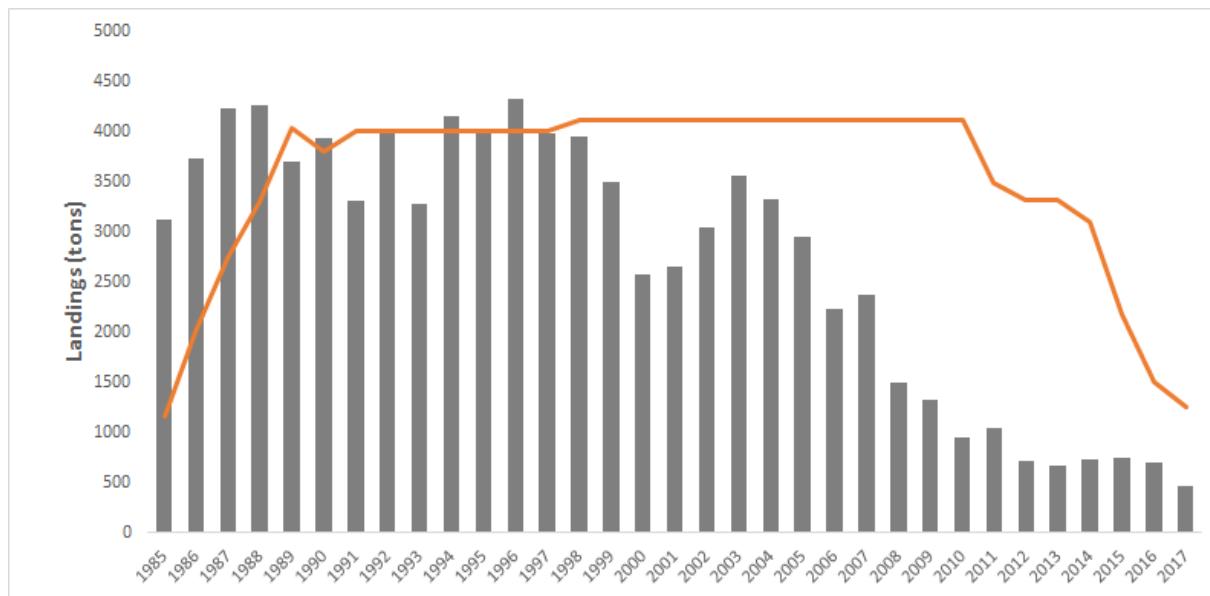


Figure 1. Trawler landings in tons of peneid shrimps (vertical bars) and TAC value in tons (line).

2.2.Ecosystem health and good environmental states characterization

Biological diversity is a component of the ecosystem that can be characterized to assess the ecosystem state. Among the indicators used to assess the ecosystem state, diversity indices can be used as well as individual size-based indices. We will use here i) taxonomic and functional diversity indices to account not only for diversity per se but also for the role of the species in the ecosystem, i.e. the functioning of the ecosystem and ii) maximal theoretical size distribution of the species present in the samples.

Two classical taxonomic diversity indices have been computed: the specific richness S , the number of species, and the Shannon-Weaver index H' (Blanchard, 2001). Two functional diversity indices used in numerous ecological studies (Maire et al., 2015; Mouillot et al., 2014, 2013; Villéger et al., 2013, 2011, 2010, 2008) have been computed based on the functional traits. The functional richness ($FRic$), the analogous of S for the functional diversity, represents the percentage (from 0 to 1) of the convex hull volume occupied by a local species assemblage given that the total $FRic$ from the species' regional pool is equal to 1. The functional dispersion ($FDis$), is the abundance-weighted mean distance of species trait values to the centroid of all species in the functional⁵ space (Vallée et al., 2019).

⁵ Fish functional diversity was characterized by using 16 functional traits. For each of the 174 species present in our surveys, information on 2 ecological traits was collected on their trophic and habitat affinities. Complementary information on diet, habitat and also on food acquisition and locomotion has been gathered for each species by computing functional indices through 14 morphological traits (Vallée et al., 2019).

The mean of theoretical maximum length of the fish species in community is used to quantify relative abundances of large and small species (Jennings et al., 1999; Nicholson and Jennings, 2004). Here, we investigated the maximum fish size distribution of the community by summing the species abundances per size class and per year. The maximum individual size of the species was collected in Fishbase (Froese and Pauly, 2019). A total of 15 size classes were chosen to have a homogeneous distribution per size class allowing a better representation of the data (12 size classes with a 10 cm range from 10 to 130 cm, one with a 20 cm range from 130 to 150 cm, one with a 50 cm range from 150 to 200 cm and finally one for a maximum size above 200 cm). A log-log transformation was then applied to get a linearized distribution (maximum size spectrum).

2.3.Data from surveys at sea

Data were compiled from 8 scientific trawl surveys carried out on 33 stations on the continental shelf of French Guiana during the month of October or November between 1993 and 2017 (1993, 1994, 2006, 2007, 2009, 2014, 2016, 2017). The 8 standardized surveys were intended to collect mainly Teleosts and Chondrichthyes, hereafter simply fishes. Stations were distributed by a stratified random sampling protocol between 15 and 60 meters depth from the Brazilian border (east) to the Surinamese border (west). This sampling plan covered a surface of approximately 25,000 km². For each station, fishes were sampled using a bottom shrimp trawl (horizontal mouth opening: 6.7 m; vertical mouth opening: 1.5 m; cod end mesh size: 45 mm), towed for 30 minutes at a constant speed of 2.5 knots. When possible, all individuals collected were identified at the species level.

3. Results

All the taxonomic diversity indices increased significantly between the 1990s and 2000s and between the 1990s and 2010s (Figure 2a, 2b). The mean S was estimated at 12.1 in the 1990s while this was close to 19.0 in the 2010s. Similarly, a mean H' of 4.3 was obtained in the 1990s which increased to 7.0 in the 2010s. Significant changes have been detected between the 2000s and 2010s for S but not for H' .

Similarly to taxonomic indices, significant increases were reported in the mean *FRic* and *FDis* between the 1990s and 2010s (Figure 2c, 2d). *FRic* index tripled in value between the 1990s and 2000s, from 0.06 to 0.18, and remained stable from the 2000s to 2010s, from 0.18 to 0.20, (Figure 2c) while *FDis* index remained stable from the 1990s to 2000s, from 0.33 to 0.36, and significantly increased in 2010s with a mean of 0.46 (Figure 2d).

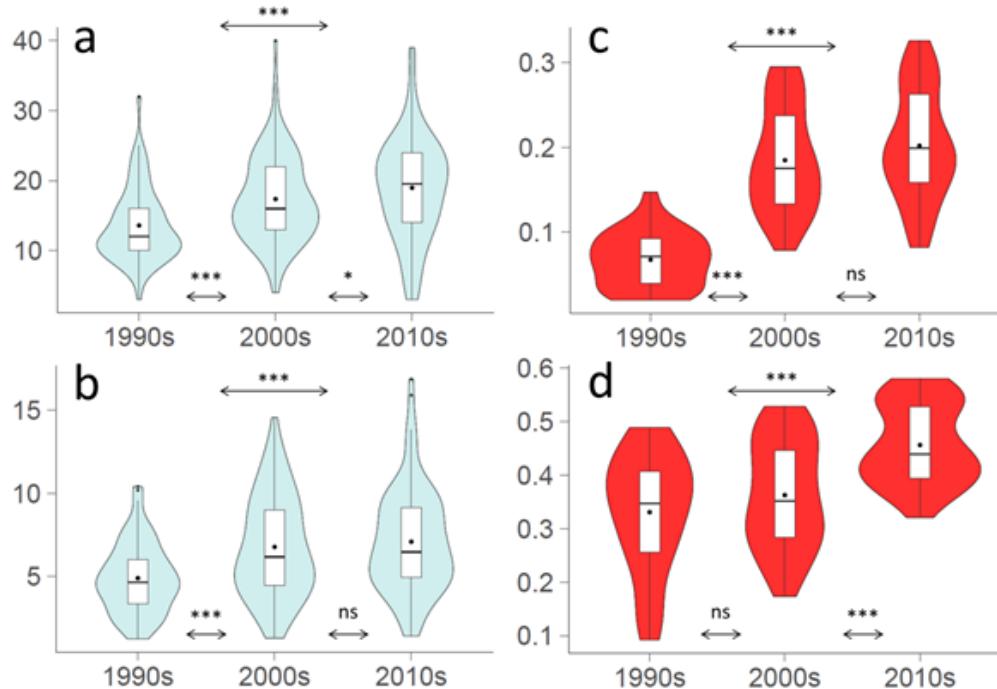


Figure 2. Taxonomic (a: S, b: H') and functional diversity indices (c: *FRic*, d: *FDis*) for each decade. The boxplot represents the median, 25th and 75th quartiles, and the minimum and maximum values. The shaded areas represent the frequency distribution. Black dots represent the mean of values. Arrows and signs represent statistical results of Wilcoxon pairwise tests between each decade and their significant difference (* < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001) or not (ns).

A significant increase of the theoretical maximum size spectra slopes over successive surveys was observed (Spearman test, $\rho = 0.86$, $p = 0.011$). The maximum size spectra estimate per decade showed an abundance increase of the largest species increased in the 2000s and 2010s compared to the 1990s. The increase of larger species was observed mainly between the 1990s and 2000s as the two linear regressions obtained for the two last decades were almost perfectly superimposed (Figure 3).

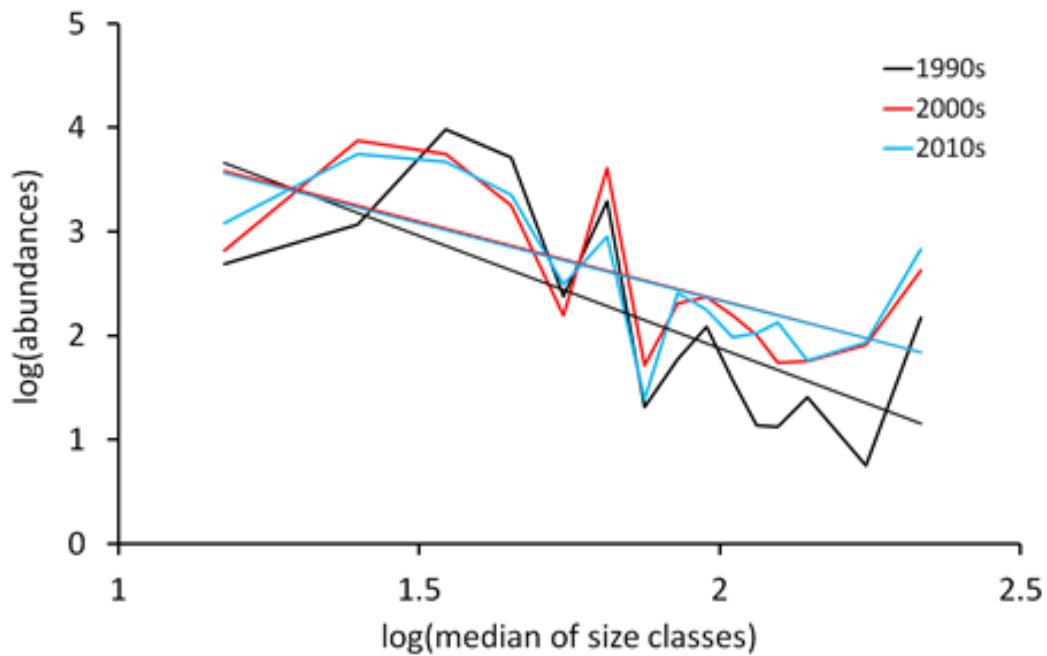


Figure 3. Representation of theoretical maximum size spectra slopes for each decade. Lines are the best-fitted lines from linear regressions for each data series.

4. Discussion

The decrease of the trawling fishery effort led to an increase of the fish diversity (taxonomic and functional), meaning i) that there was an impact of the fishery on the ecosystem despite management at MSY under the CFP, ii) that there is a recovery capacity of the fish community and iii) that it is not necessary to completely close a trawling fishery to observe an ecosystem recovery as the progressive decrease of the fishing pressure has allowed a relatively quick increase of the biological diversity in approximately 12 years, may be less.

However, we wonder if the greater selectivity of the trawls thanks to the implementation of the TED in 2010 could explain this recovery independently of a decrease of the fishing effort: if there are less by-catches, and less discards, the impact on diversity is lowered. The main changes of the indices were especially observed between the 1990s and 2000s, before the implementation of the TED in 2010. Some changes were also observed between the 2000s and 2010s but less significantly. Therefore, the changes observed in the fish community are more an effect of a decrease of the fishing effort than an effect of the decrease of by-catch due to the

TED. However, we cannot assume that the TED had no effects has it has been implemented after the main restructuring.

Moreover, the environmental conditions have changed on the Guianese continental shelf, such as rising sea surface temperatures due to climate change (Diop et al., 2018a, 2018b; Sanz et al., 2017). Thus, we wondered if these changes could explain the increase in diversity. The same analyses were then performed separately on the tropical species group and on the subtropical species group. We actually hypothesized that warming may have a more negative effect on subtropical species than on tropical ones as we showed in the Bay of Biscay that the thermal affinity of the fish species corresponding to their biogeographic origin (boreal, temperate, subtropical) is a quite good proxy of the potential effect of warming (Poulard and Blanchard, 2005). The thermal preference of subtropical species is characterized by colder temperatures than that of the tropical species and these species reach their upper thermal limit in French Guiana. Warming should move them away from this area. Hence there is no theoretical explanation of a diversity increase that could be linked to warming in the warm tropical waters of French Guiana. Moreover, the analyses showed that increases of diversity on the study period were observed not only for the tropical species but also for the subtropical ones (Table 1). This claims for an effect of the fishing pressure release and not of warming.

Table 1. Diversity indicators and Wilcoxon pairwise tests between each decade and their significant difference (* < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001) or not (ns) between the three decades for the tropical fish species group and the subtropical one.

Biogeographic origin	Indicator	Mean ± sd			p-value wilcoxon test			
		1990s	2000s	2010s	1990s-	2000s-	1990s-	
		2000s	2010s	2010s	2000s	2010s	2010s	
Taxonomic diversity	Trop. sp.	<i>S</i>	8.18 ±3.06	14.45 ±5.65	17.09 ±4.78	***	*	***
		<i>H'</i>	3.75 ±1.63	4.68 ±2.75	6.59 ±2.06	ns	***	***
	Subtrop. sp.	<i>S</i>	12.12 ±5.40	19.48 ±5.40	19.76 ±5.64	***	ns	***
		<i>H'</i>	4.04 ±1.90	6.92 ±3.01	6.38 ±2.21	***	ns	***
	Trop. sp.	<i>FRic</i>	0.01 ±0.01	0.05 ±0.05	0.08 ±0.05	***	*	***
		<i>FDis</i>	0.25 ±0.13	0.27 ±0.19	0.36 ±0.13	ns	*	***
Functional diversity	Subtrop. sp.	<i>FRic</i>	0.03 ±0.03	0.09 ±0.05	0.10 ±0.04	***	ns	***
		<i>FDis</i>	0.34 ±0.12	0.37 ±0.11	0.44 ±0.11	ns	*	**

The environmental legislation like the Birds and Habitats Directives or the Marine Strategy Framework Directive (or Marine Directive) aims to create a framework for the sustainable use of the marine waters. In order to meet their environmental obligations under the three directives, European countries need to act on various fronts. This includes addressing different human activities affecting the seas, for instance fisheries. Since fisheries policy is an exclusive competence of the European Union, it is up to the Europe to take any fisheries-related measures. However, the European's CFP also gives member states the chance to play an active role in designing fisheries conservation measures. Affected countries should then submit

recommendations regarding the fisheries conservation measures necessary to achieve the environmental objectives. The Commission can then adopt legislation based on those recommendations.

Despite the increasing accumulated knowledge on the impact of fishing on the marine environment, the CFP adopted only a cautious approach which recognizes the impact of human activity on all components of the ecosystem. It seeks to make fishing fleets more selective and to limit the practice of discarding unwanted fish. However, stocks are still managed mainly with TACs related to MSY objectives. We can observe here that fishing at the MSY, or even below it, have impacts on diversity and does not allow maintaining a good ecosystem state.

However, we showed that, except for *FDis* (***) and *S* (*), increases of indicators between the 2000s and 2010s were not significant for *H'*, *FRic* and theoretical maximum size spectra. On the contrary, very significant differences were observed between the 1990s and 2000s for *S*, *H'*, *FRic* and theoretical maximum size spectra. In other words, even if the fishing effort goes on decreasing, the biological diversity seems to have yet recovered an optimal level, may be equilibrium between the 1990s and 2000s. This could be interpreted as a capacity of fish communities to bear a fishing pressure allowing to maintain the biological diversity. The perspective should be then to find a “maximum sustainable diversity yield (MSDY)”: i.e. to quantify the maximum fishing effort of the trawlers which prevent biodiversity loss. The effort value allowing to maintain the diversity, is probably lower than the effort value to reach the MSY. It is then a new objective, allowing to respect the MSFD that should be integrated in the CFP.

Integration of both objectives, sustainable fisheries and good marine ecosystem state would then be more achievable using management concepts such as the ecological and economical co-viability rather than the concept of biological (stock) optimality or maximization. When maximum selectivity is reached in the fishery, the framework of viability should then be used for management: this framework allows the identification of a fishing effort level accounting for a set of objectives on stocks, the ecosystem but also on socioeconomics. It means that the implementation of more integrated policies and approaches to management is required, such as ecosystem-based management. However, it raises the question of operationalizing socio-ecological science, and of the institutional contexts in which this could be applied.

Acknowledgments: These works have been carried out in the framework of the program STUDY II. This program was funded by the FEDER in French Guiana, the CNES and Ifremer. We thank the shrimp trawler companies for their help during surveys at the sea.

Literature cited

- Blanchard, F., 2001. 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). *Aquat Living Resour* 12.
- Diop, B., Blanchard, F., Sanz, N., 2018a. Mangrove increases resiliency of the French Guiana shrimp fishery facing global warming. *Ecol. Model.* 387, 27–37. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.08.014>
- Diop, B., Sanz, N., Duplan, Y.J.J., Guene, E.H.M., Blanchard, F., Pereau, J.-C., Doyen, L., 2018b. Maximum Economic Yield Fishery Management in the Face of Global Warming. *Ecol. Econ.* 154, 52–61. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2018.07.027>
- Froese R, D Pauly (2019) FishBase. www.fishbase.org
- Jennings, S., Greenstreet, Simon.P.R., Reynolds, John.D., 1999. Structural change in an exploited fish community: a consequence of differential fishing effects on species with contrasting life histories. *J. Anim. Ecol.* 68, 617–627. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00312.x>
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., Villéger, S., 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces: Assessing functional space quality. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 728–740. <https://doi.org/10.1111/geb.12299>
- Mouillot, D., Bellwood, D.R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., Kulbicki, M., Lavergne, S., Lavorel, S., Mouquet, N., Paine, C.E.T., Renaud, J., Thuiller, W., 2013. Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLoS Biol.* 11, e1001569. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001569>
- Mouillot, D., Villeger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-Gonzalez, J.E., Bender, M., Chabanet, P., Floeter, S.R., Friedlander, A., Vigliola, L., Bellwood, D.R., 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 13757–13762. <https://doi.org/10.1073/pnas.1317625111>

- Nicholson, M.D., Jennings, S., 2004. Testing candidate indicators to support ecosystem-based management: the power of monitoring surveys to detect temporal trends in fish community metrics. *ICES J. Mar. Sci.* 61, 35–42. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2003.09.004>
- Poulard, J.-C., Blanchard, F., 2005. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 1436–1443. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.04.017>
- Sanz, N., Diop, B., Blanchard, F., Lampert, L., 2017. On the influence of environmental factors on harvest: the French Guiana shrimp fishery paradox. *Environ. Econ. Policy Stud.* 19, 233–247. <https://doi.org/10.1007/s10018-016-0153-6>
- Vallée, V., Villanueva, M., Blanchard, F., 2019. Functional richness and turnover patterns reveal assembly rules structuring marine fish communities on the continental shelf of French Guiana. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 630, 183–195. <https://doi.org/10.3354/meps13129>
- Villéger, S., Grenouillet, G., Brosse, S., 2013. Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages: Decomposing functional β -diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22, 671–681. <https://doi.org/10.1111/geb.12021>
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. NEW MULTIDIMENSIONAL FUNCTIONAL DIVERSITY INDICES FOR A MULTIFACETED FRAMEWORK IN FUNCTIONAL ECOLOGY. *Ecology* 89, 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F., Mouillot, D., 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecol. Appl.* 20, 1512–1522. <https://doi.org/10.1890/09-1310.1>
- Villéger, S., Novack-Gottshall, P.M., Mouillot, D., 2011. The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time: Long-term functional diversity changes. *Ecol. Lett.* 14, 561–568. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01618.x>

Chapitre VI

Discussion générale

Résumé des principaux résultats

- 1) Les résultats ont mis en évidence la dominance des facteurs environnementaux dans la structuration des communautés aux échelles ‘locale’ et ‘régionale’ définies. Ils ont également pu montrer des assemblages locaux riches et redondants fonctionnellement.
- 2) À la suite d'une diminution importante de la pression de pêche crevettière, les résultats ont montré une restructuration des communautés illustrée par l'augmentation significative de certains indices de diversité taxonomique (S , $\exp(H)$, J' , D_2) et fonctionnelle ($Fric$, $FDis$, $FSpe$). Il a également été constaté une augmentation des spectres de tailles maximales des espèces capturées et une augmentation de la biomasse du groupe fonctionnel des poissons benthiques. Ces augmentations se sont essentiellement produites entre les années 1990 et 2000 sans évolution significatives ensuite entre les années 2000 et 2010 malgré une diminution constante de l'effort de pêche.
- 3) Cette restructuration s'est accompagnée d'une tropicalisation des peuplements illustrée par une dominance progressive des espèces tropicales caractérisées par des affinités thermiques plus élevées et ce en réponse à l'augmentation de la température de surface de l'eau utilisée comme proxy du réchauffement climatique.
- 4) Malgré les changements importants observés dans la structure et la diversité des communautés, il apparaît que le filtre environnemental a toujours été le processus dominant depuis les années 1990. Cependant, l'influence des facteurs environnementaux est de plus en plus dominante dans l'assemblage des communautés. Associés à la restructuration observée, les résultats montrent aussi une augmentation de la redondance fonctionnelle qui est un facteur clé de la stabilité des communautés.

1. La dynamique de la biodiversité mondiale contemporaine dans la perspective des temps géologiques

Depuis l'apparition de la vie sur Terre, notre planète a connu de nombreuses variations environnementales qui ont mené à de grands changements dans le monde vivant tels que des migrations, des régulations, des extinctions et des émergences d'espèces (Lotze, 2005). Ces épisodes se sont généralement produits sur des périodes de plusieurs milliers d'années suite à des événements naturels cycliques (glaciation / déglaciation et variation du niveau des océans, anoxie des océans, variations de la composition de l'atmosphère...) ou ponctuels (chute d'astéroïde, éruption volcanique...) qui ont pu à la fois nuire à certains groupes d'espèces et bénéficier à d'autres (Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010). Cependant, les changements climatiques modernes sont beaucoup plus rapides que ceux observés auparavant (Brierley and Kingsford, 2009) et provoquent des changements importants dans l'équilibre des écosystèmes à des échelles de temps relativement courtes (IPBES, 2016, 2019 ; IPCC, 2014, 2019). De récentes études mettent en avant une « 6^{ème} extinction de masse » qui se déroule actuellement (Ceballos et al., 2015, 2017). Elle aurait commencé progressivement depuis le début de l'ère de l'Homme moderne il y a environ 13 000 ans (Crutzen, 2002; Haff, 2014; Williams et al., 2015). Elle serait la conséquence de la « révolution du Néolithique » marquant la sédentarisation des peuples humains, l'agriculture et l'élevage et qui a enclenché un tournant dans l'exploitation des ressources végétales et animales (Williams et al., 2015). Selon les débats en cours, et notamment concernant la date du début de cette période, cette dernière marquerait le début de l'Anthropocène : l'ère géologique moderne et actuelle initiée par les activités anthropiques et leurs conséquences. Par ailleurs, depuis quelques décennies seulement, cette 6^{ème} extinction de masse s'est largement accélérée notamment en réponse à la mondialisation d'après-guerre (Ceballos et al., 2015). Des travaux ont estimé que le taux d'extinction des espèces au cours du 20^{ème} siècle pouvait être entre 100 et 1000 fois plus élevé qui ne l'a été par rapport aux taux moyens d'extinctions relevés au cours des cinq précédentes extinctions de masse répertoriées (Pimm et al., 2014; Ceballos et al., 2015;). La gamme de cette estimation est large et doit être manipulée avec prudence car elle dépend largement des taxons retenus et des connaissances réelles. Elle donne néanmoins un ordre de grandeur concernant l'ampleur du cycle d'extinction actuel. Le terme employé « d'anéantissement biologique » (« biological annihilation ») est justifié par une situation suffisamment alarmante pour utiliser un vocabulaire percutant selon Ceballos et al. (2017).

Entre 1970 et 2014, l'Indice Planète Vivante® (basé sur des abondances, des effectifs, des densités ou des estimations d'abondances), qui mesure la dynamique de 16 700 populations représentatives de plus de 4000 espèces de vertébrés (mammifères, oiseaux, reptiles, amphibiens et poissons), a diminué de 60% en moyenne (WWF, 2018). Cette estimation n'est pas représentative de l'ensemble des communautés vivantes sur Terre mais elle témoigne malgré tout d'une forte tendance à la diminution des populations sauvages au cours de cette période. Les raisons de cette dynamique sont multiples et ne font *a priori* plus débats. 97%, soit la quasi-totalité de la communauté scientifique est désormais d'accord sur le consensus à propos de l'origine anthropique des changements climatiques récents (Anderegg et al., 2010; Cook et al., 2013; 2016) avec notamment la destruction et la perte des habitats, les pollutions, le transport d'espèces invasives, la surexploitation des écosystèmes, la croissance démographique, la surconsommation...

En 2017, plus de 15 000 scientifiques de 184 pays ont signé un appel pour alerter sur la dégradation de l'environnement qui sonne comme une seconde mise en garde pour l'humanité : « World Scientists' Warning to Humanity : A Second Notice » (Ripple et 15 364 scientifiques signataires, 2017). Le premier datant de 1992 durant le Sommet de la Terre à Rio. Ce rapport se base sur l'analyse et les tendances de 9 indicateurs mesurés à l'échelle globale dont l'évolution est suivie depuis 1960. Tout comme l'Indice Planète Vivante® ces indicateurs ne constituent pas une liste exhaustive pour établir l'état écologique de la Terre mais ils permettent malgré tout de décrire des paramètres importants qui témoignent de la qualité de notre environnement : l'ozone stratosphérique, la disponibilité de l'eau douce, les prises de pêche maritimes par capture, les zones mortes maritimes, la déforestation, l'abondance des espèces vertébrées, les émissions de CO₂, l'augmentation de la température de l'air et la croissance démographique des hommes et des ruminants. Ce document décrit la vitesse à laquelle nous approchons des potentielles limites de ce que la biosphère peut tolérer avant atteindre un point de basculement vers des changements irréversibles. Le point de « non-retour » d'un système dynamique, aussi complexe que les 9 variables présentées, est difficile à définir tant qu'il n'a pas déjà été expérimenté. Cependant, certains experts s'accordent à dire que nous nous en approchons dangereusement pour certains indicateurs mesurés ci-dessous (Lenton et al., 2008; Figure 23). Parmi ces 9 indicateurs, 8 sont dans le rouge. Seule la concentration d'ozone stratosphérique présente une tendance rassurante au cours du temps. Parmi les autres, on observe notamment une diminution des captures de pêches maritimes depuis 1996 (Figure 23c).

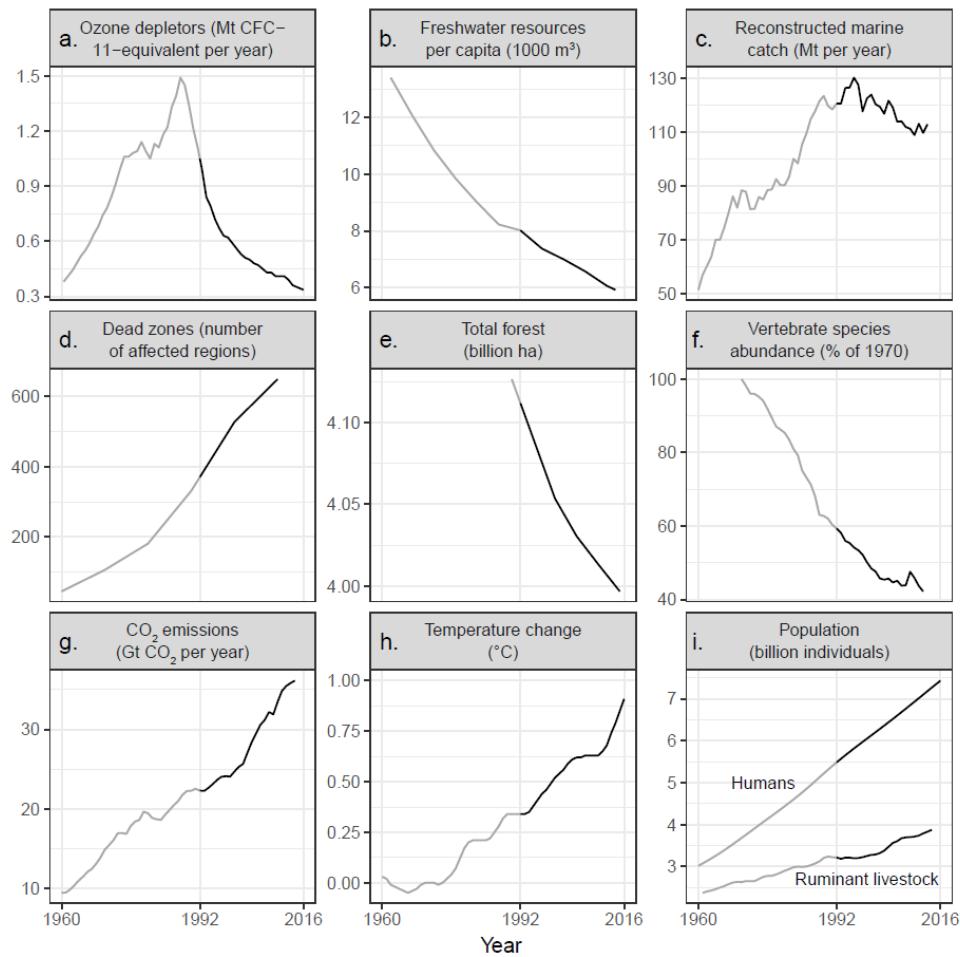


Figure 23 : Évolution entre 1960 et 2016 des 9 indicateurs environnementaux identifiés dans l’« Avertissement des scientifiques du monde à l’humanité » de 1992 avec (a.) l’ozone stratosphérique, (b.) la disponibilité de l’eau douce, (c.) les prises de pêche maritimes par capture, (d.) les zones mortes maritimes, (e.) la déforestation, (f.) l’abondance des espèces vertébrées, (g.) les émissions de CO₂, (h.) l’augmentation de la température de l’air et (i.) la croissance démographique. Dans le panneau (c.), les prises de pêches maritimes par capture ont diminué depuis 1996, malgré une augmentation toujours croissante de l’effort de pêche mondial sur la période de temps illustrée (extrait de Ripple et al., 2017).

L’évolution des stocks de poissons mondiaux présentées ici est assez préoccupante pour l’avenir. Sur cette courbe on identifie deux phases. Depuis les années 1960, on observe une augmentation progressive des captures en corrélation avec l’effort de pêche, lui aussi constant. En revanche, à partir de 1996 les captures commencent non pas à stagner mais à diminuer malgré un effort de pêche mondial qui augmente toujours de plus en plus (Pauly and Zeller, 2016). Si l’effort pour collecter une ressource augmente progressivement mais que la récolte de cette ressource commence à diminuer malgré tout, on tend nécessairement vers un épuisement de la ressource en question. En d’autres termes, cette courbe illustre le fait que depuis 1996 l’effort de pêche vide progressivement les océans de leurs poissons.

2. L'impact de l'environnement de plus en plus dominant dans un contexte de changements climatiques

Même si l'écologie des communautés est une discipline complexe (Simberloff, 2004) et qu'elle peut paraître compliquée à appréhender (Lawton, 1999), il semble malgré tout que des règles générales peuvent être dégagées dans l'assemblage des espèces et dans les patrons de biodiversité (Mcgill et al., 2006). Aux échelles spatiales relativement petites, c'est-à-dire aux échelles dites locales (la définition de l'échelle spatiale étant propre à chaque étude et dépendant surtout des communautés étudiées), les interactions biotiques ont plus de chances de s'exercer d'une manière dominante dans la structuration des populations (Chesson, 2000; Leibold et al., 2004; Cadotte and Tucker, 2017). En revanche, à des échelles supérieures, les conditions environnementales sont probablement les facteurs les plus structurants (Willig et al., 2003; Wiens and Donoghue, 2004; Duffy et al., 2016). Avant même d'entrer en interaction ou en compétition avec d'autres entités biologiques les individus sont soumis et définis par l'aire de répartition de leur propre espèce. Celle-ci correspond à la niche réalisée, qui peut être définie par les interactions interspécifique, elle-même comprise dans la niche fondamentale qui est délimitée par les conditions environnementales nécessaires et tolérées par l'espèce en question (Hutchinson, 1957). Les paramètres environnementaux sont les premières conditions auxquelles sont confrontées les espèces et les individus qui rendent possible ou non leur existence et leur persistance dans l'espace et le temps.

Dans le souci de la protection et de la restauration des écosystèmes, les variables environnementales et leurs dynamiques futures doivent certainement occuper une place de premier plan. Il est certes compliqué de mettre en place des accords communs entre gestionnaires et professionnels pour encadrer l'exploitation d'une ressource naturelle. Néanmoins, c'est probablement une des seules pressions directes qui s'exerce sur elle que nous puissions contrôler. En effet, la pression environnementale, qui n'est certes pas complètement indépendante de l'activité humaine, est beaucoup moins prévisible et maîtrisable à l'échelle d'un écosystème d'où l'importance de la considérer avec attention étant donné son fort pouvoir structurant.

Concernant les communautés de poissons du plateau continental de Guyane, les chapitres II et IV ont montré que le filtre environnemental était le facteur structurant dominant dans l'assemblage des communautés à travers les échelles locales et régionales définies. Il semble aussi que l'environnement tend à avoir un rôle de plus en plus important depuis les

années 1990. Les conditions environnementales des eaux littorales de Guyane ont pour conséquences de produire des assemblages locaux très redondants fonctionnellement. C'est à dire que les espèces qui cohabitent ont tendance à se ressembler plus que des assemblages théoriques générés aléatoirement avec le pool régional d'espèces. Cette redondance fonctionnelle confère aux assemblages une résistance et une résilience accrue vis-à-vis des pressions extérieures comme la pêche ou la température de l'eau par exemple (Bates et al., 2014; McLean et al., 2019a). Si pour le moment la pression de pêche n'est plus une menace pour l'équilibre des peuplements de poissons au large de la Guyane, la température de l'eau peut être un facteur de pression important dans les années à venir. En 2007, les modèles de température du scénario RCP2.6 estimaient un réchauffement compris entre +0,5 et +1°C des eaux marines tropicales de Guyane entre 2081 et 2100 par rapport à la moyenne de la période 1986-2005 (IPCC, 2007). Or, cette valeur de +1°C a déjà été dépassée en 2017 (Vallée et al., unpublished). Le dernier scénario RCP8.5 annonce quant à lui un réchauffement compris entre +3 et +4°C (IPCC, 2019). Au vu de la tendance actuelle de la température des eaux côtières de Guyane, avec un réchauffement de +1°C en moins de 30 ans, les scénarios les plus pessimistes sont largement envisageables pour les régions tropicales. Un réchauffement des eaux côtières guyanaises de ne serait-ce que 1,5 à 2°C amènerait leur température à une moyenne de plus de 30°C. D'après les données disponibles sur le site spécialisé FishBase (Froese and Pauly, 2019), les poissons que nous avons échantillonnés au cours des campagnes de pêches scientifiques avaient des affinités thermiques maximales observées comprises entre 29°C et 30°C. Ces valeurs maximales sont théoriques et sont issues de données d'observations. Elles sont certainement évolutives selon le degré d'adaptation des espèces à des eaux plus chaudes. Néanmoins, au vu des prévisions des différents scénarios climatiques, certaines questions se posent concernant l'évolution future des communautés de poissons dans les eaux de Guyane, et dans les eaux tropicales de manière générale, notamment concernant les migrations et les extinctions locales que cela pourrait entraîner et les conséquences que cela pourrait avoir sur les écosystèmes.

Les efforts à faire pour respecter les Accords de Paris en limitant le réchauffement de l'air entre 1,5°C et 2°C à l'horizon 2100 par rapport au niveau préindustriel (valeurs sur la période 1950-1969) paraissent certes conséquents. En revanche, les limitations de pertes écologiques et économiques entre un scénario avec un réchauffement limité à +1,5°C et des scénarios avec des réchauffements plus accentués peuvent être très importantes. Le fait de décrire et quantifier les relations entre le réchauffement climatique et les impacts écologiques

et économiques sur les pêcheries peut motiver les décideurs politiques à fournir ces efforts. En utilisant un modèle d'enveloppe bioclimatique dynamique, Cheung et al. (2016) ont montré que les bénéfices pourraient être très importants pour la filière de la pêche. Pour cela, les auteurs ont décrit l'évolution des captures maximales potentielles et du turnover des espèces exploitées (c'est-à-dire le nombre d'espèces avec une nouvelle occurrence, plus le nombre d'espèces éteintes localement, par rapport au nombre d'espèces pour cet assemblage local entre les années 1950 et 1969) au cours du temps et selon les différents scénarios. À l'échelle globale, les captures maximales potentielles pourraient diminuer trois fois plus si le réchauffement atmosphérique atteint 3,5°C par rapport à une augmentation limité à 1,5°C (Figure 24A). Le turnover des espèces exploitées pourrait quant à lui augmenter 2,5 fois plus dans le cas d'un scénario à +3,5°C par rapport à un scénario à +1,5°C (Figure 24B).

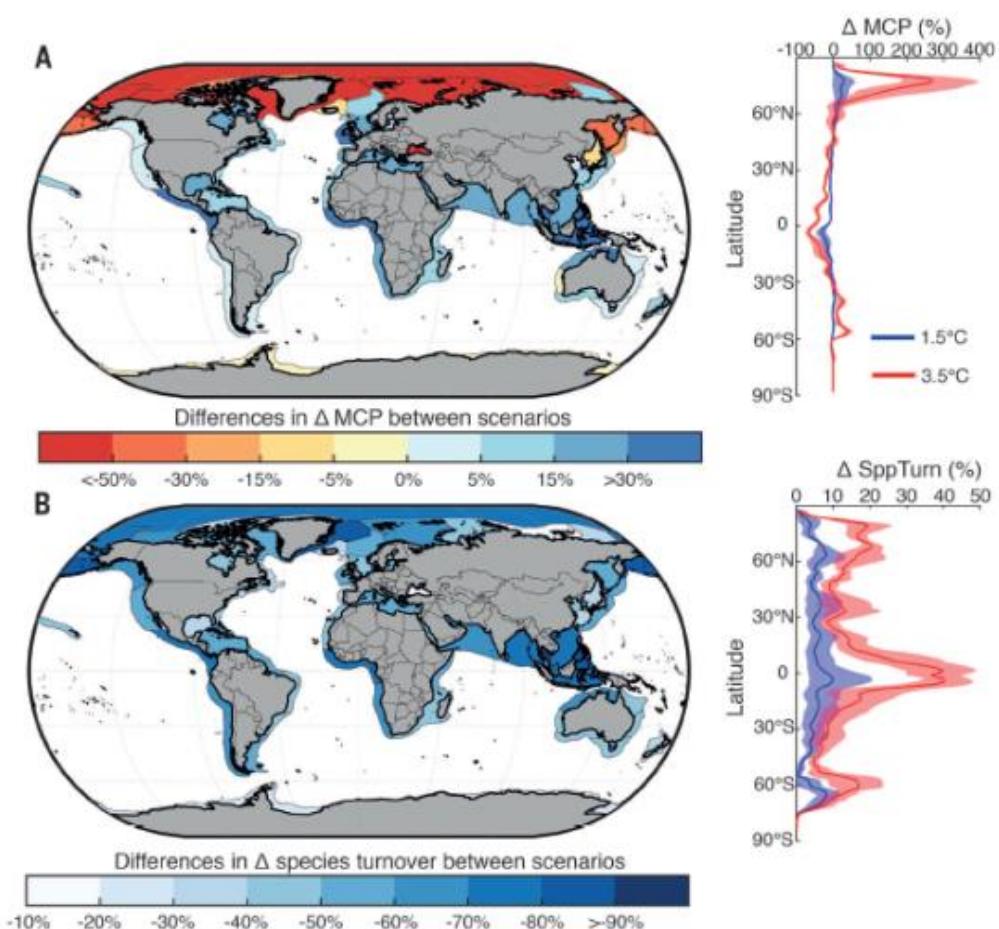


Figure 24 : Différences projetées dans (A) les captures maximales potentielles (ΔMCP) et (B) les turnovers des espèces exploitées ($\Delta\text{SppTurn}$) entre le scénario à +3,5°C et celui à +1,5°C (extrait de Cheung et al., 2016a).

Entre ces deux projections, les écarts de pertes économiques peuvent représenter plusieurs dizaines voire centaines de millions d'euros (Sumaila et al., 2011). Les scénarios montrent qu'une trajectoire du climat avec des hautes émissions de CO₂ et un réchauffement intense pourrait réduire les revenus mondiaux de la pêche de 10% voire plus alors qu'ils seraient limités à 7% dans le cadre d'un scénario avec de faibles émissions de CO₂ (Lam et al., 2016). Les bénéfices, ou du moins la limitation des pertes liées à la réduction du réchauffement climatique, seront les plus importants pour les écosystèmes tropicaux où l'enjeu sera maximal en partie en raison de la limitation des extinctions locales (Figure 24). Dans les zones tropicales, les températures et les conditions environnementales vont dépasser des seuils jamais atteints au cours du 20^{ème} siècle (Nguyen et al., 2011; Rodgers et al., 2015). Ces régions représentent déjà souvent un extrême pour certains paramètres environnementaux (García Molinos et al., 2016). Par conséquent, de nombreuses espèces vont s'éteindre localement si elles n'arrivent pas à migrer vers des conditions plus favorables ou s'éteindre définitivement si elles ne parviennent ni à migrer ni à s'adapter physiologiquement aux changements (Worm et al., 2006; Cheung et al., 2009).

Ces résultats concernent « uniquement » 892 espèces exploités qui sont en grande majorité des poissons avec quelques espèces d'invertébrés (Cheung et al., 2016a). C'est-à-dire qu'ils ne prennent pas en compte les milliers d'autres espèces dont peuvent dépendre directement ou indirectement les espèces considérées dans cette étude. De plus ils ne considèrent pas non plus l'acidification des océans et les interactions potentielles avec les autres facteurs d'impacts anthropiques comme la perte des habitats, les pollutions et les scénarios futurs d'exploitation des ressources. Ils ne considèrent pas non plus la dynamique de certains écosystèmes comme les herbiers marins ou les mangroves qui jouent un rôle important dans la dynamique des stocks de poissons (Figure 25). Bien sûr, le travail de Cheung et al. (2016) est conséquent et représente un des plus complets à ce sujet mais il ne prend pas en compte beaucoup d'autres paramètres susceptibles d'avoir aussi de grandes implications dans la dynamique des espèces présentées. Selon les auteurs, la seule prise en compte de l'acidification des océans dans cette étude pourrait largement renforcer et même accentuer leurs conclusions en faveur d'une limitation du réchauffement climatique (Gattuso et al., 2015). Cette dernière remarque fait référence au fait que même en ne prenant pas en compte de nombreux paramètres susceptibles d'accentuer les conclusions, ces dernières sont déjà inquiétantes.

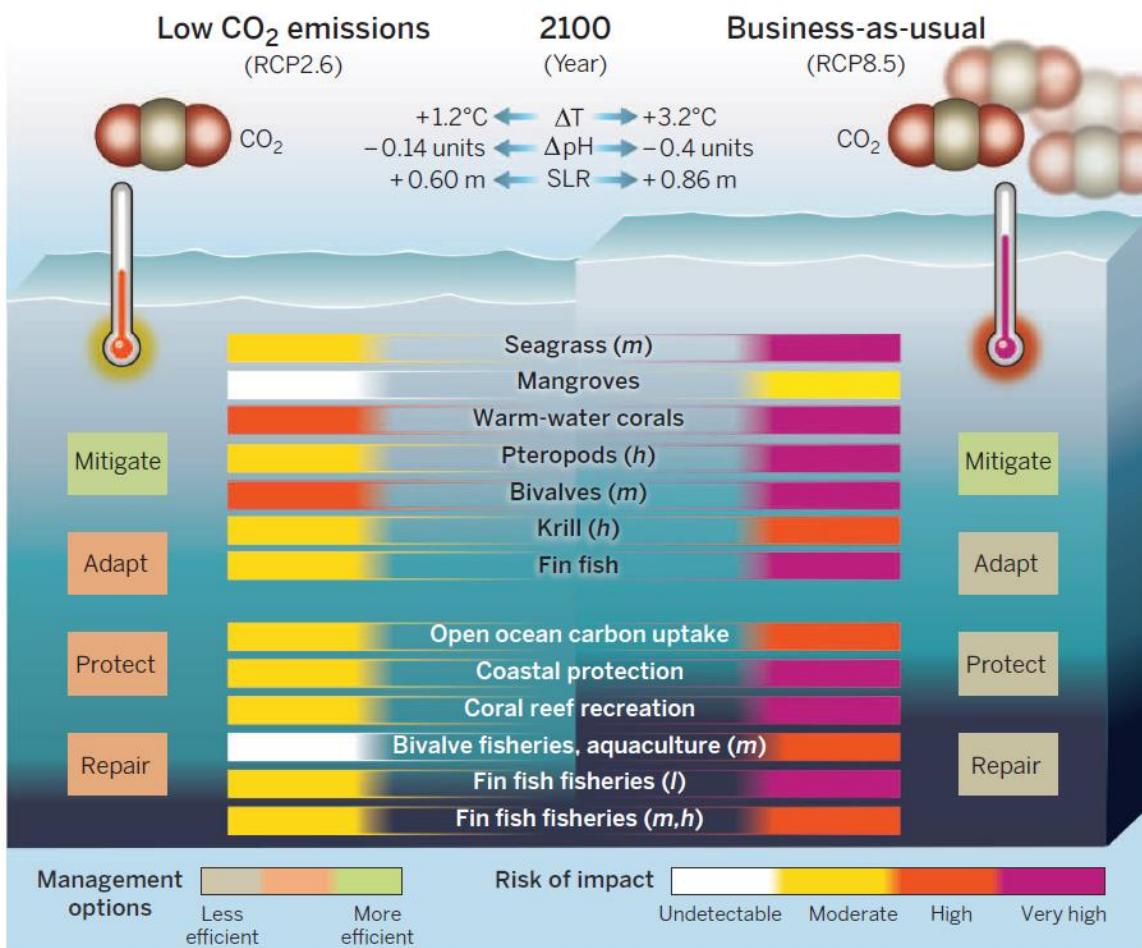


Figure 25 : Différences sur les changements physiques et chimiques et les impacts sur les organismes, les écosystèmes et les services écosystémiques entre le scénario RCP2.6 et le RCP8.5 d'émissions de gaz à effets de serre. Bien que des grands changements soient prévus quel que soit les scénarios, le scénario RCP2.6 en bien plus favorables pour les océans, les écosystèmes et les services écosystémiques qu'ils nous rendent (extrait de Gattuso et al., 2015).

3. La biodiversité pour limiter les effets du changement climatique

Face à la menace climatique plusieurs attitudes sont possibles pour atténuer ses impacts sur les écosystèmes et les pêcheries. Le premier, comme il a été présenté dans le paragraphe précédent, est de limiter le réchauffement à un seuil minimum en réduisant notamment les émissions de gaz à effets de serres. Cette voie est ambitieuse car elle nécessite des projets politiques nationaux vers une transition écologique et une entente commune internationale des grandes puissances économiques mondiales pour garantir la limitation des rejets de CO₂.

Cependant, la Politique est parfois une discipline bien plus compliquée à comprendre que l'écologie des communautés. Des exemples récents, comme le retrait des États-Unis des Accords de Paris ou bien la politique environnementale menée par le Brésil, illustrent une certaine instabilité et la difficulté de prévoir de futures actions communes internationales en faveur de la limitation du réchauffement climatique.

Plus concrètement, à une échelle moindre, d'autres actions efficaces peuvent être entreprises comme la mise en place d'espaces réglementés (parcs, réserves, sanctuaires...) et des politiques des pêches plus soutenables. Ces initiatives permettent non seulement la restructuration des peuplements et le bon équilibre des stocks (voir I. 6) mais elles peuvent aussi contribuer à limiter l'effet du réchauffement climatique. En effet, certaines études ont montré que la capacité de résistance et de résilience des écosystèmes face aux perturbations climatiques étaient accrues avec une biodiversité plus élevées (McCann, 2000; Bernhardt and Leslie, 2013; Olds et al., 2014; Barnett and Baskett, 2015; Isbell et al., 2015; Duffy et al., 2016; Duncan et al., 2019). La diminution de la pression de pêche peut donc induire indirectement des changements dans la réponse des écosystèmes face aux perturbations. La restructuration des communautés et l'augmentation de la diversité spécifique et fonctionnelle peuvent agir comme un tampon face aux changements des conditions environnementales et notamment face à l'augmentation de la température de l'eau (Planque et al., 2010; Micheli et al., 2012). Une étude récente, a montré que les communautés de poissons protégées de l'exploitation possédaient une plus grande résistance à l'effets du réchauffement des eaux en limitant la tropicalisation des communautés (Bates et al., 2014). En effet, plus une communauté est diversifiée plus elle va tendre à avoir des espèces redondantes fonctionnellement. La redondance est une caractéristique qui confère aux communautés une meilleure résistance aux pertes d'espèces et de fonctions ayant un rôle dans l'équilibre de l'écosystème (Brandl et al., 2016; Dolbeth et al., 2016; McLean et al., 2019a).

4. Une restructuration rapide des communautés encourageante

La mise en place d'espaces protégés et de politiques efficaces est donc dans l'intérêt des écosystèmes, des professionnels qui en exploitent les ressources et de toutes les personnes qui dépendent directement ou indirectement de leurs services écosystémiques, autrement dit plusieurs milliards de personnes sur Terre. Bien sûr ces propositions ne sont pas nouvelles et

ces perspectives ont déjà été évoquées depuis plusieurs années avec l'approche écosystémique. Cependant, il semble que nous sommes encore loin de remplir les attentes telles qu'elles ont été définies (I. 5). La marge de progression vers des modèles pérennes pour atteindre les Objectifs du Développement Durable est encore grande. Ce n'est pourtant pas les exemples à suivre qui manquent car de nombreux dispositifs de protection des écosystèmes marins ont déjà montré leur efficacité depuis plusieurs décennies (Gell and Roberts, 2003; Lester et al., 2009). Les aires marines protégées dans lesquels la pêche était partiellement voire strictement interdite ont montré des résultats intéressants très peu de temps après leur mise en place (Gell and Roberts, 2003; Lester et al., 2009; McCook et al., 2010). Pour beaucoup d'exemples, les résultats positifs avec un bon état des écosystèmes ont été constatés au bout de quelques années seulement et rarement plus de dix ans (McClanahan et al., 2008; Lester et al., 2009; Bates et al., 2014).

Cependant la mise en place de réserves partielles ou intégrales peut être à l'origine de désaccords et de conflits entre gestionnaires et professionnels (Sale et al., 2005). Cette notion d'interdiction partielle ou totale de la pêche dans certaines zones peut être associée à un manque à gagner pour les pêcheurs et / ou à une restriction de leur liberté pour exercer leur métier. Il est donc nécessaire de mettre en place un échange et un dialogue avec les professionnels afin de trouver des dispositifs qui n'aillent pas à l'encontre de leur activité et de leurs revenus, du moins modérément ou en assurant des aides économiques si nécessaire, tout en ayant des effets positifs remarquables sur les écosystèmes. Le chapitre III apporte des éléments de réponse intéressants dans ce sens et dans le cadre d'une gestion écosystémique qui soit bénéfique pour les écosystèmes mais aussi soutenable pour les pêcheries et l'activité économique.

Nous avons notamment vu qu'une simple diminution de la pression de pêche sur une période relativement courte a produit des résultats significatifs et non négligeables pour la diversité et la stabilité des écosystèmes. L'état des communautés à partir de 2006 ne peut pas être comparé à un état de référence avant l'exploitation ou même antérieur à 1993 mais les résultats indiquent malgré tout une bonne restructuration dans un lapse de temps relativement court d'une douzaine d'années voire inférieur (1994-2006). En raison de l'absence d'un état initial, on ne peut pas parler ici de « résilience » à proprement parler telle qu'elle est défini (Bernhardt and Leslie, 2013). Cependant, dans ce cas d'étude la capacité et la rapidité des communautés à se rétablir vers un état plus stable est remarquable sans pour autant arrêter totalement la pêche. Ce type d'observation est intéressant et encourageant pour la mise en place de gestions plus durables des pêcheries.

5. Des pistes vers une gestion de la pêche plus raisonnée

5.1 À l'échelle de la pêcherie Guyanaise et d'autres pêcheries comparables

Dans le cadre d'une approche écosystémique, on va chercher à atteindre un niveau d'exploitation qui génère un minimum d'impact tout en garantissant la rentabilité économique des pêcheries en place. Pour cela il faut détecter la capacité maximale de l'écosystème à supporter une exploitation de pêche qui évite d'entrainer une diminution significative de certaines composantes essentielles pour l'équilibre des communautés. En Guyane, d'après les résultats apportés dans le chapitre III, les augmentations les plus importantes des indicateurs de diversité et de la pente des spectres de tailles maximales des individus ont été observées entre les années 1990 et 2000. Période pour laquelle une pression de pêche équivalente à environ 40 à 50 bateaux pour 6000 à 9000 jours de mer par an ont été relevés (cf Tableau 1). La réciproque de cette observation serait donc que les communautés de poissons qui subissent la pêche crevettière peuvent supporter une pression de pêche équivalente à environ une cinquantaine de bateaux maximum avant une diminution significative des indicateurs calculés dans ce cas d'étude. Sachant que la pression de pêche a commencé à diminuer dès le milieu des années 1980 et qu'aucune donnée de campagne scientifique n'est disponible entre 1994 et 2006, on pourrait même supposer que ces regains de diversités et d'espèces avec des tailles maximales plus élevées aient pu apparaître avant 2006 et donc avant les seuils mentionnés. Cependant, les données à notre disposition ne nous permettent pas d'être plus précis et d'éventuellement revoir ces seuils de tolérance à la hausse. Les augmentations de ces indicateurs témoignent malgré tout d'une capacité de restructuration de ces communautés rapide et efficace. Ensuite, malgré une pression de pêche qui continue de diminuer de manière constante jusque dans les années 2010, aucun des indicateurs ayant montré des augmentations significatives entre les années 1990 et 2000 ne montre d'autres changements significatifs entre les années 2000 et 2010. Les principaux changements dans la restructuration des communautés se sont produits entre les années 1990 et 2000. Cette observation montre que les communautés semblent avoir atteint un état de stabilité assez rapidement. Cet état évolue ensuite toujours avec les augmentations de *FDis* et *FSpe* qui ne sont pas à négliger puisqu'elles concernent aussi des composantes importantes de la stabilité fonctionnelle des communautés.

Certains de ces résultats nous indiquent aussi que les ressources halieutiques au large de la Guyane pourraient être exploitées. Il serait effectivement intéressant de développer une pêche

plus au large sur des espèces peu voire pas exploitées actuellement et qui peuvent présenter des effectifs suffisamment importants pour supporter une pêche durable dans la zone étudiée. On peut notamment penser à certaines espèces comme *Trachinotus cayennensis* (la fausse-carangue), *Aspistor quadriscutis* (le tit'gueule) ou *Scomberomorus brasiliensis* (le thazard) qui présentent des tendances de biomasses et d'abondances en augmentation et des effectifs *a priori* suffisants. D'autres espèces ne présentent pas d'augmentations significatives de biomasses ou d'abondances sur les 24 dernières années mais possèdent malgré tout des biomasses et des abondances stables et probablement capables de supporter une exploitation comme *Cynoscion similis* (l'acoupa tonquiche), *Lutjanus synagris* (vivaneau rayé) et *Orthopristis ruber* (la gorette corocoro). De plus ces espèces sont toutes tropicales (sauf *Lutjanus synagris*) et auront potentiellement moins de chance de souffrir du réchauffement des eaux en Guyane dans le futur.

Les enjeux de la filière pêche sont nombreux et cruciaux pour l'économie locale en Guyane (Cissé, 2013 ; Diop, 2016). La structuration et le développement des pêcheries pourraient dynamiser le secteur qui possède un fort potentiel. Cela doit bien sûr se réaliser en garantissant l'intégrité des populations et des écosystèmes, la viabilité économique et les bonnes conditions sociales des différents acteurs de la filière. Augmenter la production nécessiterait avant tout le développement d'infrastructures plus adaptées aux différentes pêcheries telles que des débarcadères mieux aménagés, des outils de conditionnement respectant les normes européennes et des sites de carénage adaptés à la flottille en place. Actuellement, les conditions et les aménagements qui encadrent la pêche côtière en Guyane sont encore loin des conditions optimales et ne répondent probablement pas aux normes d'hygiène et de sécurité selon la réglementation française et européenne.

Les résultats avancés dans ce travail concernent l'écosystème marin de Guyane avec son contexte qui lui est propre et ne peut pas être transposé directement à d'autres écosystèmes. En revanche, ce cas d'étude a la particularité d'être unique. À notre connaissance, il y a très peu de travaux qui fournissent l'évolution d'indicateurs de peuplements de poissons en parallèle de la diminution progressive de la pêche sur une zone aussi grande et sur 24 ans. Ce travail a donc le mérite d'apporter des informations intéressantes sur la capacité des communautés de poissons tropicaux à supporter une certaine pression de pêche et sur leur capacité de restructuration. Les résultats obtenus pourraient donc fournir des pistes pour construire des propositions de gestion à des pêcheries tropicales présentant des caractéristiques similaires et désireuses de développer une approche écosystémique plus efficace. Selon l'ampleur de la pêcherie concernée et le nombre de bateaux déjà en activité, il peut être judicieux de commencer par réduire progressivement la pression de pêche en diminuant de manière raisonnée le nombre de navires

en action et en analysant les effets d'année en année. Si les résultats sont satisfaisants écologiquement et économiquement, il peut être intéressant de continuer la diminution de la pêche, toujours de manière progressive, jusqu'à trouver un seuil qui puisse concilier stabilité des communautés (avec la détection d'un seuil qui précède l'augmentation des indicateurs) et viabilité économique et sociale.

5.2 À l'échelle globale

La notion de RMD des populations ciblées doit être redéfinie à l'échelle de l'écosystème. Pour une approche écosystémique, le principe de minimisation de l'impact des pêches doit être un objectif non seulement pour les stocks exploités, mais plus généralement pour les différentes composantes de l'écosystème en interaction avec l'exploitation. Il est nécessaire de limiter fortement les effets de la pêche sur les écosystèmes marins et notamment benthiques. Pour cela, il faut surtout réduire la pression de pêche et éventuellement adapter les techniques et les engins utilisés pour qu'ils soient moins impactant.

Le chalutage de fond ciblant la crevette est probablement l'une des pêches les plus impactantes au monde pour les écosystèmes. Dans le cadre d'une approche écosystémique, sa pratique intensive doit légitimement être remise en question. En effet, une technique de pêche générant autant de perturbations peut être considérée comme incompatible avec une gestion écosystémique (Bellido et al., 2011; Chuenpagdee et al., 2003). Il est évident qu'un arrêt total du chalutage de fond ne pourrait être que bénéfique pour l'équilibre des écosystèmes exploités. Cependant, à travers le monde, de nombreuses pêcheries dépendent encore largement de cette technique d'exploitation. Dans le contexte de la transition écologique, il peut sembler effectivement raisonnable d'abandonner le chalutage de fond sur le long terme, mais il faut aussi pouvoir assurer cette transition par étapes pour qu'elle soit une réussite non seulement écologiquement mais aussi économiquement et socialement. Les résultats apportés dans cette étude montrent que le chalutage de fond, avec une pression de pêche raisonnablement définie, peut être en accord avec le maintien de la biodiversité. Les informations extraites de ce travail prennent ici tout leur sens dans la recherche d'une minimisation de l'impact à l'échelle des écosystèmes. Le chalutage de fond doit donc être limité à un seuil d'activité maximale qui évite des pertes de diversité trop importantes pour être compatible avec une approche écosystémique. De plus, il doit certainement être encadré spatialement pour limiter les perturbations sur les habitats benthiques les plus fragiles.

De nombreuses régions impactées, particulièrement celles situées dans les régions tropicales, sont vulnérable socioéconomiquement aux changements d'état des écosystèmes. Il est crucial de pouvoir identifier des seuils à partir desquels les écosystèmes exploités arrivent potentiellement à la limite d'un changement d'état pour prévenir et empêcher de tels changements vers des états dégradés, moins rentables et presque irréversibles (Scheffer et al., 2005; Henriques et al., 2014). Bien que certains indicateurs soient déjà utilisés comme le niveau trophique moyen, la longévité moyenne ou la proportion des poissons prédateurs (Rochet and Trenkel, 2003; Blanchard et al., 2010; Shin et al., 2010), il est probablement judicieux d'élargir cette gamme en intégrant des indicateurs de diversité comme ceux utilisés dans ce travail. Dans l'ambition d'une approche écosystémique plus efficace, le calcul d'indicateurs de diversité structurelle et fonctionnelle devrait servir plus amplement pour évaluer l'état des communautés exploitées (Bremner, 2008; Auster and Link, 2009; Mouillot et al., 2013). L'identification de ces seuils de « pré-basculement » pourrait indiquer aux gestionnaires et professionnels les limites d'exploitation à ne pas dépasser pour éviter des changements brutaux dommageables pour les écosystèmes et les pêcheries qui en dépendent.

Conclusion

Dans une évaluation globale des écosystèmes marins, Halpern et al. (2008) souligne le fait qu'aucune zone maritime sur Terre n'est intacte face à l'influence humaine et que plus de 40% des aires marines sont fortement impactées par de multiples pressions d'origine anthropique. À l'heure actuelle, il est clair que l'état écologique de la planète ne cesse de se dégrader depuis quelques décennies et ce à une vitesse relativement rapide et préoccupante (IPCC, 2019 ; IPBES, 2016, 2019). Bien que des solutions existent face à la crise climatique et aux problèmes de surexploitation des écosystèmes, le souci majeur qui se pose aujourd'hui est la mise en place de ces solutions de manière concrète et efficace à grandes échelles. Cela nécessite des efforts dans la volonté politique et une écoute attentive des experts et des gestionnaires pour mener à bien les solutions proposées.

Le rôle initial du scientifique est de témoigner le plus objectivement possible sur les faits qu'il étudie. De plus en plus, et notamment dans le cadre du changement climatique, on lui confère aussi un rôle d'expertise et de conseil qui peut servir dans la mise en place de stratégies pour le bon maintien des ressources et des écosystèmes. Les experts du GIEC et de l'IPBES rendent des rapports très complets sur la situation de l'environnement et des écosystèmes avec des versions condensées à l'attention du grand public mais aussi et surtout à l'intention des décideurs politiques. Les différents scénarios présentés et leurs conséquences y sont illustrés clairement pour qu'ils puissent être considérés suffisamment dangereux pour l'avenir de l'humanité (Figure 26). Les résultats de ces différents rapports sont alarmants et chaque nouvelle édition prévoit un scénario extrême encore plus engageant que le précédent (Steffen et al., 2018; IPCC, 2019 ; IPBES, 2019). Malgré plusieurs avertissements et rapports sur l'urgence climatique (Ripple et al., 2017), les engagements internationaux restent timides et pas encore à la hauteur des évènements. Pire encore, certaines grandes puissances économiques semblent emprunter un chemin contraire à celui préconisé.

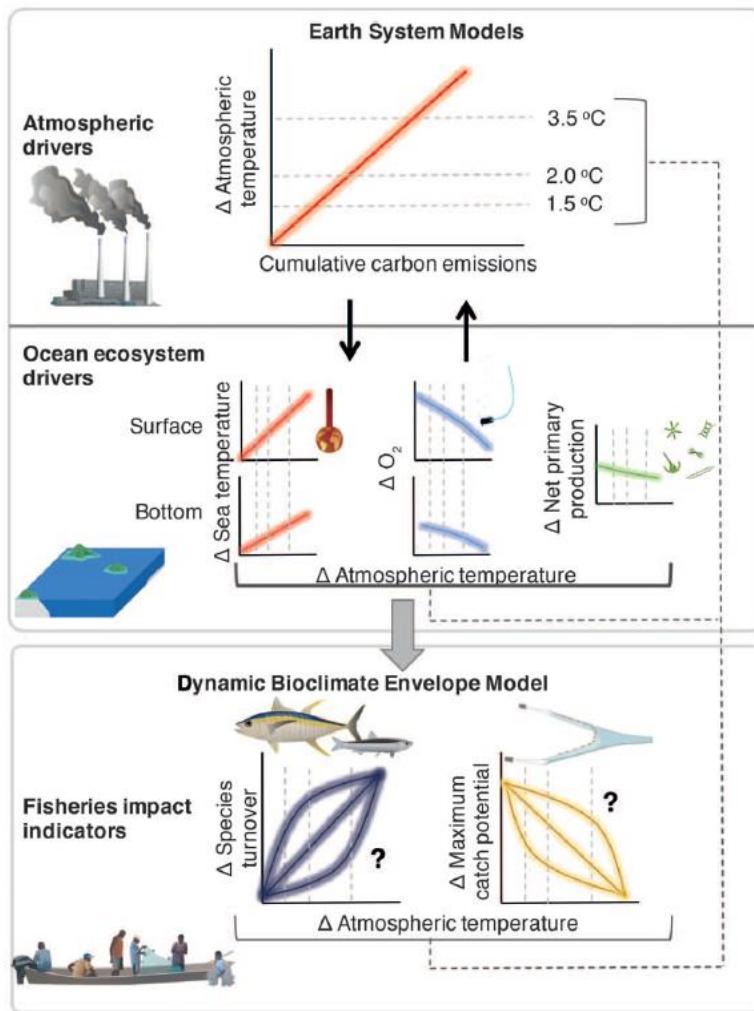


Figure 26 : Illustration simplifiée de l’effet du réchauffement global sur quelques paramètres des océans et des impacts potentiels sur les pêcheries (extrait de Cheung et al., 2016a).

Alors que nous nous interrogeons sur nos capacités à pouvoir contenir le réchauffement global à 1,5 voire 2°C, Lenton et al. (2019) indiquent que des changements bruts et irréversibles seraient beaucoup plus probables pour des augmentations de températures plus faibles que prévu dans les précédents rapports du GIEC (Figure 27). Les changements radicaux que va entraîner le réchauffement climatique sont déjà en train de se produire et les actions politiques et citoyennes pour endiguer cela sont plus que jamais nécessaires aussi bien dans le secteur de la pêche que dans les autres.

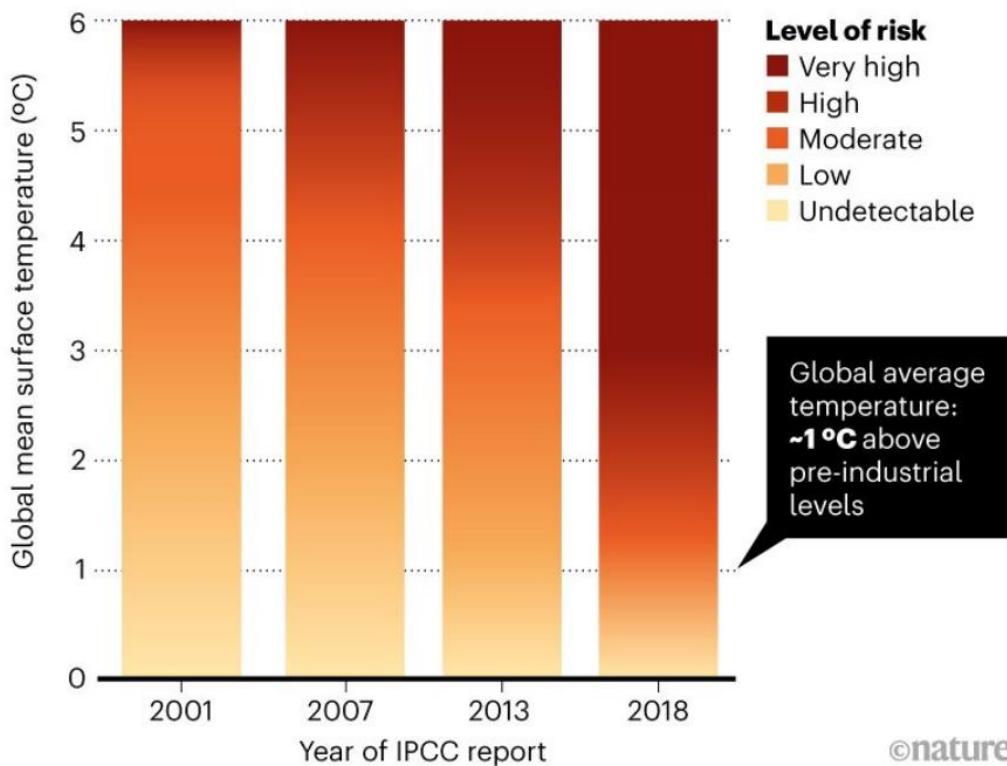
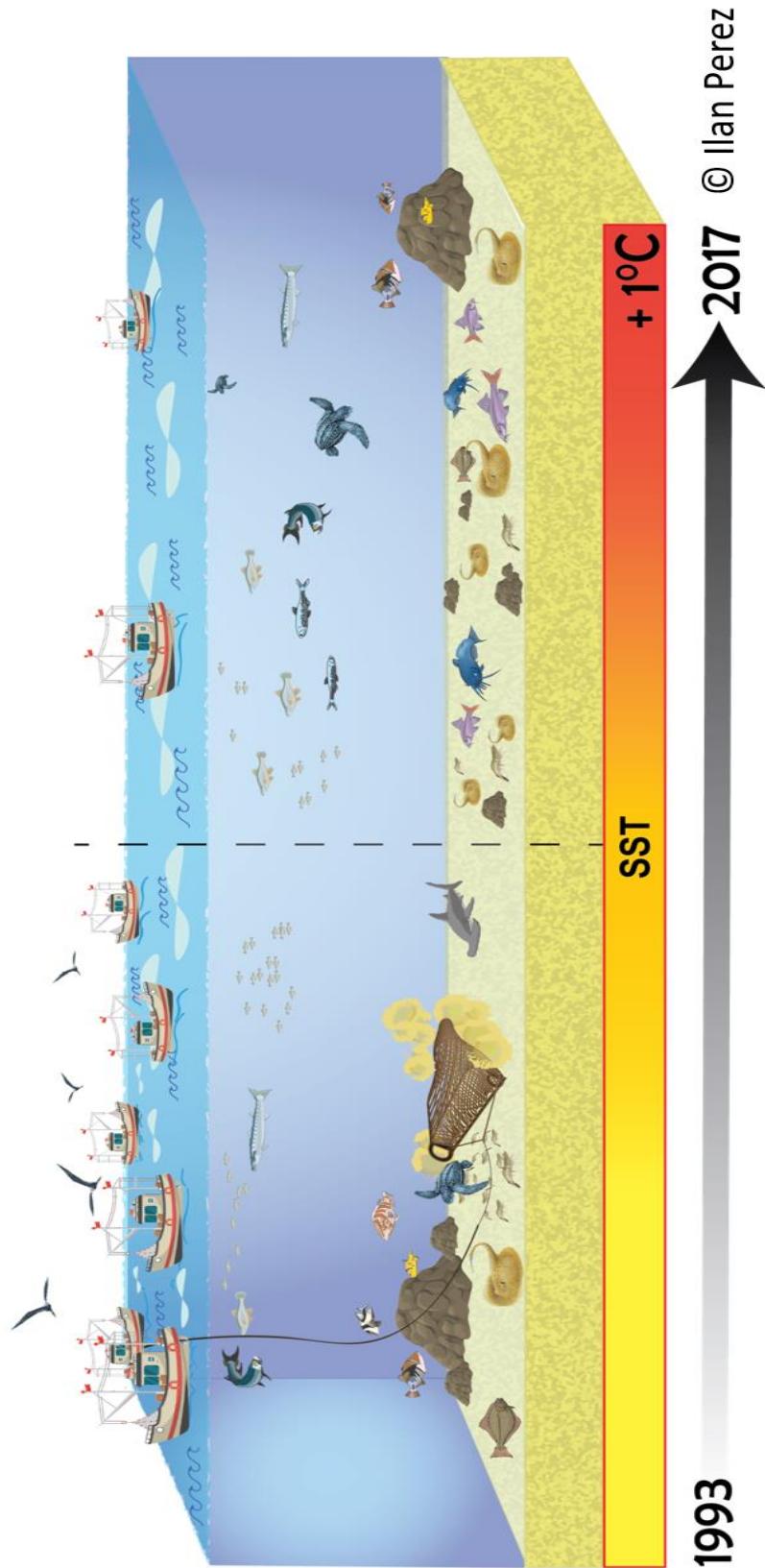


Figure 27 : Les changements brutaux et irréversibles prévus dans le contexte du réchauffement climatique sont devenus beaucoup plus probable pour des augmentations de températures plus faibles (extrait de Lenton et al., 2019).

Étant donné la situation actuelle il semble urgent de mettre en place le plus rapidement possible des actions concrètes proposées par les experts pour radicalement réduire l'empreinte de la pêche et encadrer plus strictement l'usage de certains outils de pêche (Chuenpagdee et al., 2003). Toutes les régions du globe seront concernées tôt ou tard par ces changements mais les régions tropicales seront les premières affectées par la diminution de production des écosystèmes marins et certainement de façon plus sévère (Cheung et al., 2010; Barange et al., 2014). De plus, le potentiel d'adaptation des pêcheries tropicales est relativement faible à cause des forts niveaux d'impacts attendus, le manque de nouvelle filière à exploiter et la plus faible capacité socio-économique des pays et régions tropicales à s'adapter à ces changements. Par conséquent, le niveau de confiance de ces projections aux basses latitudes est fort (Gattuso et al., 2015). Il est donc important de mettre en place des mesures à la hauteur des enjeux le plus tôt possible dans les régions les plus vulnérables.

Il y a aujourd’hui une réelle nécessité de restaurer et préserver les écosystèmes et les pêcheries en adoptant une gestion écosystémique des ressources. Cela sous-entend d’établir plus de zones marines protégées, d’adapter les exploitations aux conditions locales, promouvoir les pêcheries responsables, adopter le principe de précaution et de minimisation de l’impact dans le cadre d’exploitation des ressources, encourager la sensibilisation publique à la conservation des océans… Sur le papier, l’approche écosystémique est une révolution qui peut permettre de passer d’une situation écologique et économique critique des pêcheries à une situation organisée et encadrée garante de ressources abondantes dans des écosystèmes en bon état écologique et accompagnée d’une forte rentabilité économique.

Schéma récapitulatif



Bibliographie

- Amatali, M.A., 1993. Climate and surface water hydrology. In: Ouboter, P.E. (Eds.) The freshwater ecosystems of Suriname. Springer, p 29–51.
- Anderegg, W.R.L., Prall, J.W., Harold, J., Schneider, S.H., 2010. Expert credibility in climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 12107–12109. <https://doi.org/10.1073/pnas.1003187107>
- Artigas, L.F., Vendeville, P., Leopold, M., Guiral, D., Ternon, J.-F., 2003. Marine biodiversity in French Guiana: estuarine, costal and shelf ecosystems under the influence of Amazonian waters. *Gayana* 67, 302-326.
- Auber, A., Travers-Trolet, M., Villanueva, M.C., Ernande, B., 2015. Regime Shift in an Exploited Fish Community Related to Natural Climate Oscillations. *PLOS ONE* 10, e0129883. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129883>
- Auster, P., Link, J., 2009. Compensation and recovery of feeding guilds in a northwest Atlantic shelf fish community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 382, 163–172. <https://doi.org/10.3354/meps07962>
- Audzijonyte, A., Fulton, E., Haddon, M., Helidoniotis, F., Hobday, A.J., Kuparinen, A., Morrongiello, J., Smith, A.D.M., Upston, J., Waples, R.S., 2016. Trends and management implications of human-influenced life-history changes in marine ectotherms. *Fish Fish.* 17, 1005-1028. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 382, 163–172. doi: 10.1111/faf.12156
- Badalamenti, F., D'Anna, G., Pinnegar, J., Polunin, R., 2002. Size-related trophodynamic changes in three target fish species recovering from intensive trawling. *Mar. Biol.* 141, 561–570. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0844-3>
- Barange, M., Merino, G., Blanchard, J.L., Scholtens, J., Harle, J., Allison, E.H., Allen, J.I., Holt, J., Jennings, S., 2014. Impacts of climate change on marine ecosystem production in societies dependent on fisheries. *Nat. Clim. Change* 4, 211–216. <https://doi.org/10.1038/nclimate2119>
- Barnett, L.A.K., Baskett, M.L., 2015. Marine reserves can enhance ecological resilience. *Ecol. Lett.* 18, 1301–1310. <https://doi.org/10.1111/ele.12524>

- Bates, A.E., Barrett, N.S., Stuart-Smith, R.D., Holbrook, N.J., Thompson, P.A., Edgar, G.J., 2014. Resilience and signatures of tropicalization in protected reef fish communities. *Nat. Clim. Change* 4, 62–67. <https://doi.org/10.1038/nclimate2062>
- Baudron, A.R., Needle, C.L., Rijnsdorp, A.D., Tara Marshall, C., 2014. Warming temperatures and smaller body sizes: synchronous changes in growth of North Sea fishes. *Glob. Change Biol.* 20, 1023–1031. <https://doi.org/10.1111/gcb.12514>
- Baum, J.K., Ransom, R.A., Kehler, D.G., Worm, B., Harley, S.J., Doherty, P.A., 2003. Collapse and conservation of shark populations in the Northwest Atlantic. *Science* 299, 389-392. doi: 10.1126/science.1079777
- Begg, G.A., Hare, J.A., Sheehan, D.D., 1999. The role of life history parameters as indicators of stock structure. *Fish. Res.* 43, 141–163. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00071-5](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00071-5)
- Bellido, J.M., Santos, M.B., Pennino, M.G., Valeiras, X., Pierce, G.J., 2011. Fishery discards and bycatch: solutions for an ecosystem approach to fisheries management? *Hydrobiologia* 670, 317–333. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0721-5>
- Benoît, E., Rochet, M.-J., 2003. The meaning of fish size spectra, the effects of fishing on them and the usefulness of their slope as indicator of fishing impacts. *ICES J. Mar. Sci.* N:05.
- Bernhardt, J.R., Leslie, H.M., 2013. Resilience to Climate Change in Coastal Marine Ecosystems. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 5, 371–392. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172411>
- Beukhof, E., Dencker, T. S., Pecuchet, L., & Lindegren, M., 2019. Spatio- temporal variation in marine fish traits reveals community-wide responses to environmental change. *Marine Ecology Progress Series*, 610, 205–222. <https://doi.org/10.3354/meps12826>
- Bianchi, G., 2000. Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 558–571. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0727>
- Bigg, G.R., Jickells, T.D., Liss, P.S., Osborn, T.J., 2003. The role of the oceans in climate. *Int. J. Climatol.* 23, 1127–1159. <https://doi.org/10.1002/joc.926>
- 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
- Blanchard, F., Vandermeirsch, F., 2005. Warming and exponential abundance increase of the subtropical fish Capros aper in the Bay of Biscay (1973–2002). *C. R. Biol.* 328, 505–509. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2004.12.006>

- Blanchard, F., 2014. Biodiversité halieutique : impacts de la pêche et des changements climatiques: Conséquences économiques pour les pêcheries. Habilitation à diriger des recherches.
- Blanchard, J.L., Coll, M., Trenkel, V.M., Vergnon, R., Yemane, D., Jouffre, D., Link, J.S., Shin, Y.-J., 2010. Trend analysis of indicators: a comparison of recent changes in the status of marine ecosystems around the world. ICES J. Mar. Sci. 67, 732–744. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp282>
- Boerema, L.K., Gulland, J.A., 1973. Stock Assessment of the Peruvian Anchovy (*Engraulis ringens*) and Management of the Fishery. J. Fish. Res. Board Can. 30, 2226-2235.
- Brandl, S.J., Emslie, M.J., Ceccarelli, D.M., T. Richards, Z., 2016. Habitat degradation increases functional originality in highly diverse coral reef fish assemblages. Ecosphere 7. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1557>
- Bremner, J., 2008. Species' traits and ecological functioning in marine conservation and management. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 366, 37–47. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.007>
- Brierley, A.S., Kingsford, M.J., 2009. Impacts of Climate Change on Marine Organisms and Ecosystems. Curr. Biol. 19, 602–614. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.05.046>
- Cachera, M., Ernande, B., Villanueva, M.C., Lefebvre, S., 2017. Individual diet variation in a marine fish assemblage: Optimal Foraging Theory, Niche Variation Hypothesis and functional identity. J. Sea Res. 120, 60–71. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2016.08.004>
- Caddy, J.F., Agnew, D., 2003. A summary of global stock recovery plans for marine organisms, including indicative information on the time to recovery, and associated regime changes that may affect recruitment and recovery success ICES J. Mar. Sci. 43.
- Cadee, G.C., 1975. Primary production off the Guyana coast. Neth. J. Sea Res. 9, 128–143.
- Cadotte, M.W., Tucker, C.M., 2017. Should Environmental Filtering be Abandoned? Trends Ecol. Evol. 32, 429–437. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>
- Canales, T.M., Law, R., Wiff, R., Blanchard, J.L., 2015. Changes in the size-structure of a multispecies pelagic fishery off Northern Chile. Fish. Res. 161, 261–268. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.08.006>
- Carter, A.B., Davies, C.R., Emslie, M.J., Mapstone, B.D., Russ, G.R., Tobin, A.J., Williams, A.J., 2017. Reproductive benefits of no-take marine reserves vary with region for an exploited coral reef fish. Sci. Rep. 7, 9693. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-10180-w>

- Castilla, J.C., 1999. Coastal marine communities: trends and perspectives from human-exclusion experiments. *Trends Ecol. Evol.* 14, 280–283. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01602-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01602-X)
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci. Adv.* 1, e1400253. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, E6089–E6096. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>
- Chaboud, C., Thébaud, O., 2009. Bioeconomic model of the dynamics of fisheries facing global economic and environment changes: The French Guyana shrimp fishery 18th World IMACS / MODSIM Congress, Cairns, Australia 13-17 July 2009.
- Chave, J., 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecol. Lett.* 7, 241–253. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00566.x>
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Cheung, W.W.L., Sumaila, U., 2015. Economic incentives and overfishing: a bioeconomic vulnerability index. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 530, 223–232. <https://doi.org/10.3354/meps11135>
- Cheung, W.W.L., 2018. The future of fishes and fisheries in the changing oceans: fishes and fisheries in the changing oceans. *J. Fish Biol.* 92, 790–803. <https://doi.org/10.1111/jfb.13558>
- Cheung, W.W.L., Dunne, J., Sarmiento, J.L., Pauly, D., 2011. Integrating ecophysiology and plankton dynamics into projected maximum fisheries catch potential under climate change in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 1008–1018. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr012>
- Cheung, W.W.L., Lam, V.W.Y., Sarmiento, J.L., Kearney, K., Watson, R., Pauly, D., 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish Fish.* 10, 235–251. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00315.x>
- Cheung, W.W.L., Lam, V.W.Y., Sarmiento, J.L., Kearney, K., Watson, R., Zeller, D., Pauly, D., 2010. Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change: climate change impacts on catch potential. *Glob. Change Biol.* 16, 24–35. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01995.x>

- Cheung, W.W.L., Meeuwig, J.J., Feng, M., Harvey, E., Lam, V.W.Y., Langlois, T., Slawinski, D., Sun, C., Pauly, D., 2012. Climate-change induced tropicalisation of marine communities in Western Australia. *Mar. Freshw. Res.* 63, 415. <https://doi.org/10.1071/MF11205>
- Cheung, W.W.L., Reygondeau, G., Frölicher, T.L., 2016a. Large benefits to marine fisheries of meeting the 1.5°C global warming target. *Science* 354, 1591–1594. <https://doi.org/10.1126/science.aag2331>
- Cheung, W.W.L., Jones, M.C., Reygondeau, G., Stock, C.A., Lam, V.W.Y., Frölicher, T.L., 2016b. Structural uncertainty in projecting global fisheries catches under climate change. *Ecol. Model.* 325, 57–66. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.12.018>
- Cheung, W.W.L., Sarmiento, J.L., Dunne, J., Frölicher, T.L., Lam, V.W.Y., Deng Palomares, M.L., Watson, R., Pauly, D., 2013a. Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems. *Nat. Clim. Change* 3, 254–258. <https://doi.org/10.1038/nclimate1691>
- Cheung, W.W.L., Watson, R., Pauly, D., 2013b. Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature* 497, 365–368. <https://doi.org/10.1038/nature12156>
- Christensen, V., Guenette, S., Heymans, J.J., Walters, C.J., Watson, R., Zeller, D., Pauly, D., 2003. Hundred-year decline of North Atlantic predatory fishes. *Fish Fish.* 4, 1–24. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00103.x>
- Chuenpagdee, R., Morgan, L.E., Maxwell, S.M., Norse, E.A., Pauly, D., 2003. Shifting gears: assessing collateral impacts of fishing methods in US waters. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1 (10), 517-524.
- Cissé, A.A., 2013. Evaluation, scénarios et viabilité écologique et économique des pêcheries côtières tropicales : Application au cas de la Guyane Française. Thèse de doctorat.
- Coll, M., Libralato, S., Tudela, S., Palomera, I., Pranovi, F., 2008. Ecosystem Overfishing in the Ocean. *PLoS ONE* 3, e3881. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003881>
- Cook, J., Nuccitelli, D., Green, S.A., Richardson, M., Winkler, B., Painting, R., Way, R., Jacobs, P., Skuce, A., 2013. Quantifying the consensus on anthropogenic global warming in the scientific literature. *Environ. Res. Lett.* 8, 024024. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/2/024024>
- Cook, J., Oreskes, N., Doran, P.T., Anderegg, W.R.L., Verheggen, B., Maibach, E.W., Carlton, J.S., Lewandowsky, S., Skuce, A.G., Green, S.A., Nuccitelli, D., Jacobs, P., Richardson, M., Winkler, B., Painting, R., Rice, K., 2016. Consensus on consensus: a synthesis of

- consensus estimates on human-caused global warming. *Environ. Res. Lett.* 11, 048002. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/4/048002>
- Crain, C.M., Kroeker, K., Halpern, B.S., 2008. Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecol. Lett.* 11, 1304–1315. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01253.x>
- Crutzen, P.J., 2002. Geology of mankind: The Anthropocene. *Nature* 415, 23.
- Darling, E.S., Côté, I.M., 2008. Quantifying the evidence for ecological synergies. *Ecol. Lett.* 11, 1278–1286. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01243.x>
- Darling, E.S., McClanahan, T.R., Côté, I.M., 2010. Combined effects of two stressors on Kenyan coral reefs are additive or antagonistic, not synergistic. *Conserv. Lett.* 3, 122–130. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2009.00089.x>
- Daufresne, M., Lengfellner, K., Sommer, U., 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 12788–12793. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>
- Davies, R.W.D., Cripps, S.J., Nickson, A., Porter, G., 2009. Defining and estimating global marine fisheries bycatch. *Mar. Policy* 33, 661–672. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2009.01.003>
- Dencker, T.S., Pecuchet, L., Beukhof, E., Richardson, K., Payne, M.R., Lindegren, M., 2017. Temporal and spatial differences between taxonomic and trait biodiversity in a large marine ecosystem: Causes and consequences. *PLOS ONE* 12, e0189731. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189731>
- Denney, N.H., Jennings, S., Reynolds, J.D., 2002. Life-history correlates of maximum population growth rates in marine fishes. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 269, 2229–2237. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2138>
- Diamond, J.M., 1975. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol. Conserv.* 7, 129–146. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(75\)90052-X](https://doi.org/10.1016/0006-3207(75)90052-X)
- Diamond, S.L., 2003. Estimation of bycatch in shrimp trawl fisheries: a comparison of estimation methods using field data and simulated data. *Fishery Bulletin* 101, 484–500.
- Diop, B., Blanchard, F., Sanz, N., 2018a. Mangrove increases resiliency of the French Guiana shrimp fishery facing global warming. *Ecol. Model.* 387, 27–37. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.08.014>

- Diop, B., Sanz, N., Duplan, Y.J.J., Guene, E.H.M., Blanchard, F., Pereau, J.-C., Doyen, L., 2018b. Maximum Economic Yield Fishery Management in the Face of Global Warming. *Ecol. Econ.* 154, 52–61. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2018.07.027>
- Diop, B.M., 2016. Economie écologique des ressources marines: Le cas de la pêcherie crevettière guyanaise. Thèse de doctorat.
- Dolbeth, M., Vendel, A.L., Pessanha, A., Patrício, J., 2016. Functional diversity of fish communities in two tropical estuaries subjected to anthropogenic disturbance. *Mar. Pollut. Bull.* 112, 244–254. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.08.011>
- Drake, J.A., 1990. The mechanics of community assembly and succession. *J. Theor. Biol.* 147, 213–233.
- Duffy, J.E., Lefcheck, J.S., Stuart-Smith, R.D., Navarrete, S.A., Edgar, G.J., 2016. Biodiversity enhances reef fish biomass and resistance to climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 6230–6235. <https://doi.org/10.1073/pnas.1524465113>
- Dulvy, N.K., Polunin, N.V., Mill, A.C., Graham, N.A., 2004. Size structural change in lightly exploited coral reef fish communities: evidence for weak indirect effects. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61, 466–475. <https://doi.org/10.1139/f03-169>
- Duncan, M.I., Bates, A.E., James, N.C., Potts, W.M., 2019. Exploitation may influence the climate resilience of fish populations through removing high performance metabolic phenotypes. *Sci. Rep.* 9, 11437. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47395-y>
- Edgar, G.J., Stuart-Smith, R.D., Willis, T.J., Kininmonth, S., Baker, S.C., Banks, S., Barrett, N.S., Becerro, M.A., Bernard, A.T.F., Berkhout, J., Buxton, C.D., Campbell, S.J., Cooper, A.T., Davey, M., Edgar, S.C., Försterra, G., Galván, D.E., Irigoyen, A.J., Kushner, D.J., Moura, R., Parnell, P.E., Shears, N.T., Soler, G., Strain, E.M.A., Thomson, R.J., 2014. Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature* 506, 216–220. <https://doi.org/10.1038/nature13022>
- Eklöf, J., Fröcklin, S., Lindvall, A., Stadlinger, N., Kimathi, A., Uku, J., McClanahan, T., 2009. How effective are MPAs? Predation control and ‘spill-in effects’ in seagrass–coral reef lagoons under contrasting fishery management. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 384, 83–96. <https://doi.org/10.3354/meps08024>
- Ellingsen, K.E., Anderson, M.J., Shackell, N.L., Tveraa, T., Yoccoz, N.G., Frank, K.T., 2015. The role of a dominant predator in shaping biodiversity over space and time in a marine ecosystem. *J. Anim. Ecol.* 84, 1242–1252. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12396>
- FAO, 1995. The state of food and agriculture 1995. FAO Agriculture Series. Rome. Italy.

- FAO, 2016. Abandoned, lost and discarded gillnets and trammel nets: methods to estimate ghost fishing mortality, and the status of regional monitoring and management, by Eric Gilman, Francis Chopin, Petri Suuronen and Blaise Kuemlangan. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No. 600. Rome. Italy.
- FAO. 2018. The State of World Fisheries and Aquaculture 2018 - Meeting the sustainable development goals. Rome. Licence: CC BY-NC-SA 3.0 IGO
- Finney, B.P., 2000. Impacts of Climatic Change and Fishing on Pacific Salmon Abundance Over the Past 300 Years. *Science* 290, 795–799.
<https://doi.org/10.1126/science.290.5492.795>
- Flanagan, P.H., Jensen, O.P., Morley, J.W., Pinsky, M.L., 2019. Response of marine communities to local temperature changes. *Ecography* 42, 214–224.
<https://doi.org/10.1111/ecog.03961>
- Floeter, J., Temming, A., 2005. Analysis of prey size preference of North Sea whiting, saithe, and grey gurnard. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 897–907.
<https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.03.004>
- Fogarty, M.J., 2014. The art of ecosystem-based fishery management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 71, 479–490. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0203>
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S., 2004. Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 557–581.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711>
- Forster, J., Hirst, A.G., 2012. The temperature-size rule emerges from ontogenetic differences between growth and development rates: Ontogenetic differences between growth and development rates. *Funct. Ecol.* 26, 483–492. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01958.x>
- Forster, J., Hirst, A.G., Atkinson, D., 2012. Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 19310–19314.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1210460109>
- Forster, J., Hirst, A.G., Atkinson, D., 2011. How do organisms change size with changing temperature? The importance of reproductive method and ontogenetic timing: Reproductive method and ontogenetic timing. *Funct. Ecol.* 25, 1024–1031.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01852.x>
- Frainer, A., Primicerio, R., Kortsch, S., Aune, M., Dolgov, A. V., Fossheim, M., & Aschan, M. M., 2017. Climate-driven changes in functional biogeography of Arctic marine fish

- communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(46), 12202–12207. <https://doi.org/10.1073/pnas.1706080114>
- France, R., 1998. Mapping trophic continua of benthic food webs: body size - $\delta^{15}\text{N}$ relationships. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 174, 301–306.
- Frank, K.T., Petrie, B., Choi, J.S., Leggett, W.C., 2005. Trophic Cascades in a Formerly Cod-Dominated Ecosystem. *Science* 308, 1621–1623. doi: 10.1126/science.1113075.
- Frank, K.T., Petrie, B., Fisher, J.A.D., Leggett, W.C., 2011. Transient dynamics of an altered large marine ecosystem. *Nature* 477, 86–89. <https://doi.org/10.1038/nature10285>
- Fraschetti, S., Guarneri, G., Bevilacqua, S., Terlizzi, A., Boero, F., 2013. Protection Enhances Community and Habitat Stability: Evidence from a Mediterranean Marine Protected Area. *PLoS ONE* 8, e81838. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081838>
- Froese. R., Pauly, D., 2019. FishBase. www.fishbase.org
- Fry, B., Quinones, R., 1994. Biomass spectra and stable isotope indicators of trophic level in zooplankton of the northwest Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 112, 201–204. <https://doi.org/10.3354/meps112201>
- Fu, C., Large, S., Knight, B., Richardson, A.J., Bundy, A., Reygondeau, G., Boldt, J., van der Meeren, G.I., Torres, M.A., Sobrino, I., Auber, A., Travers-Trolet, M., Piroddi, C., Diallo, I., Jouffre, D., Mendes, H., Borges, M.F., Lynam, C.P., Coll, M., Shannon, L.J., Shin, Y.-J., 2015. Relationships among fisheries exploitation, environmental conditions, and ecological indicators across a series of marine ecosystems. *J. Mar. Syst.* 148, 101–111. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.01.004>
- Fu, C., Travers-Trolet, M., Velez, L., Grüss, A., Bundy, A., Shannon, L.J., Fulton, E.A., Akoglu, E., Houle, J.E., Coll, M., Verley, P., Heymans, J.J., John, E., Shin, Y.-J., 2018. Risky business: The combined effects of fishing and changes in primary productivity on fish communities. *Ecol. Model.* 368, 265–276. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.12.003>
- Fulton, E.A., Link, J.S., Kaplan, I.C., Savina-Rolland, M., Johnson, P., Ainsworth, C., Horne, P., Gorton, R., Gamble, R.J., Smith, A.D.M., Smith, D.C., 2011. Lessons in modelling and management of marine ecosystems: the Atlantis experience: Lessons learnt with Atlantis. *Fish Fish.* 12, 171–188. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2011.00412.x>
- Gaines, S.D., White, C., Carr, M.H., Palumbi, S.R., 2010. Designing marine reserve networks for both conservation and fisheries management. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 18286–18293. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906473107>

- Garcia, S.M., Cochrane, K.L., 2005. Ecosystem approach to fisheries: a review of implementation guidelines1. ICES J. Mar. Sci. 62, 311–318. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.12.003>
- García Molinos, J., Halpern, B.S., Schoeman, D.S., Brown, C.J., Kiessling, W., Moore, P.J., Pandolfi, J.M., Poloczanska, E.S., Richardson, A.J., Burrows, M.T., 2016. Climate velocity and the future global redistribution of marine biodiversity. Nat. Clim. Change 6, 83–88. <https://doi.org/10.1038/nclimate2769>
- Gattuso, J.-P., Magnan, A., Billé, R., Cheung, W.W.L., Howes, E.L., Joos, F., Allemand, D., Bopp, L., Cooley, S.R., Eakin, C.M., Hoegh-Guldberg, O., Kelly, R.P., Pörtner, H.-O., Rogers, A.D., Baxter, J.M., Laffoley, D., Osborn, D., Rankovic, A., Rochette, J., Sumaila, U.R., Treyer, S., Turley, C., 2015. Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO₂ emissions scenarios. Science 349, aac4722. <https://doi.org/10.1126/science.aac4722>
- Gell, F.R., Roberts, C.M., 2003. Benefits beyond boundaries: the fishery effects of marine reserves. Trends Ecol. Evol. 18, 448–455. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00189-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00189-7)
- Givan, O., Edelist, D., Sonin, O., Belmaker, J., 2018. Thermal affinity as the dominant factor changing Mediterranean fish abundances. Glob. Change Biol. 24, e80–e89. <https://doi.org/10.1111/gcb.13835>
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M., Messier, C., 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis: Reconciling niche and neutrality. Ecol. Lett. 9, 399–409. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00884.x>
- Haedrich, R.L., Barnes, S.M., 1997. Changes over time of the size structure in an exploited shelf fish community. Fish. Res. 31, 229–239. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(97\)00023-4](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(97)00023-4)
- Haff, P.K., 2014. Technology as a geological phenomenon: implications for human well-being. Geol. Soc. Lond. Spec. Publ. 395, 301–309. <https://doi.org/10.1144/SP395.4>
- Halpern, B.S., 2003. The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? Ecol. Appl. 13, 117–137. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0117:TIOMRD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0117:TIOMRD]2.0.CO;2)
- Halpern, B.S., McLeod, K.L., Rosenberg, A.A., Crowder, L.B., 2008. Managing for cumulative impacts in ecosystem-based management through ocean zoning. Ocean Coast. Manag. 51, 203–211. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2007.08.002>

- Harrison, H.B., Williamson, D.H., Evans, R.D., Almany, G.R., Thorrold, S.R., Russ, G.R., Feldheim, K.A., van Herwerden, L., Planes, S., Srinivasan, M., Berumen, M.L., Jones, G.P., 2012. Larval Export from Marine Reserves and the Recruitment Benefit for Fish and Fisheries. *Curr. Biol.* 22, 1023–1028. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.04.008>
- Heino, M., Díaz Pauli, B., Dieckmann, U., 2015. Fisheries-Induced Evolution. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 46, 461–480. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054339>
- Henderson, P.A., Seaby, R.M.H., Somes, J.R., 2011. Community level response to climate change: The long-term study of the fish and crustacean community of the Bristol Channel. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 400, 78–89. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.02.028>
- Henriques, S., Pais, M.P., Vasconcelos, R.P., Murta, A., Azevedo, M., Costa, M.J., Cabral, H.N., 2014. Structural and functional trends indicate fishing pressure on marine fish assemblages. *J. Appl. Ecol.* 51, 623–631. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12235>
- Hiddink, J.G., Rijnsdorp, A.D., Piet, G., 2008. Can bottom trawling disturbance increase food production for a commercial fish species? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65, 1393–1401. <https://doi.org/10.1139/F08-064>
- Hoegh-Guldberg, O., Bruno, J.F., 2010. The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science* 328, 1523–1528. <https://doi.org/10.1126/science.1189930>
- Hofmann, E.E. and the IMBeR Scientific Steering Committee (eds.) 2016. IMBeR 2016- 2025: Science Plan and Implementation Strategy. IMBeR International Project Office, Bergen, Norway. Holmlund, C.M., Hammer, M., 1999. Ecosystem services generated by fish populations. *Ecol. Econ.* 29, 253–268. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00015-4](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00015-4)
- Horta e Costa, B., Assis, J., Franco, G., Erzini, K., Henriques, M., Gonçalves, E., Caselle, J., 2014. Tropicalization of fish assemblages in temperate biogeographic transition zones. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 504, 241–252. <https://doi.org/10.3354/meps10749>
- Hu, C., Montgomery E.T., Schmitt, R.W., Muller-Karger, F.E., 2004. The dispersal of the Amazon and Orinoco River water in the tropical Atlantic and Caribbean Sea: Observation from space and S-PALACE floats. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 51, 1151–1171
- Hu, Y., Shang, H., Tong, H., Nehlich, O., Liu, W., Zhao, C., Yu, J., Wang, C., Trinkaus, E., Richards, M.P., 2009. Stable isotope dietary analysis of the Tianyuan 1 early modern human. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 10971–10974. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904826106>

- Hubbell, S., 2001. The Unified Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Hughes, T., Bellwood, D., Folke, C., Mccook, L., Pandolfi, J., 2007. No-take areas, herbivory and coral reef resilience. *Trends Ecol. Evol.* 22, 1–3. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.10.009>
- Hughes, T., Bellwood, D., Folke, C., Steneck, R., Wilson, J., 2005. New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 20, 380–386. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.03.022>
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, p. 415-427
- IEDOM, 2018. Rapport Guyane Annuel 2018. Edition 2019. pp 185.
- IPBES, 2016. Summary for policymakers of the methodological assessment of scenarios and models of biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. S. Ferrier, K. N. Ninan, P. Leadley, R. Alkemade, L.A. Acosta, H. R. Akçakaya, L. Brotons, W. Cheung, V. Christensen, K. A. Harhash, J. Kabubo-Mariara, C. Lundquist, M. Obersteiner, H. Pereira, G. Peterson, R. Pichs-Madruga, N. H. Ravindranath, C. Rondinini, B. Wintle (eds.). Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany. 32 pages.
- IPBES, 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. S. Díaz, J. Settele, E. S. Brondízio E.S., H. T. Ngo, M. Guèze, J. Agard, A. Arneth, P. Balvanera, K. A. Brauman, S. H. M. Butchart, K. M. A. Chan, L. A. Garibaldi, K. Ichii, J. Liu, S. M. Subramanian, G. F. Midgley, P. Miloslavich, Z. Molnár, D. Obura, A. Pfaff, S. Polasky, A. Purvis, J. Razzaque, B. Reyers, R. Roy Chowdhury, Y. J. Shin, I. J. Visseren-Hamakers, K. J. Willis, and C. N. Zayas (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 56 pages.
- IPCC, 2007. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden and C.E. Hanson, Eds., Cambridge University Press, Cambridge, UK, 976 pp.
- IPCC, 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate

Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.

IPCC, 2019. Summary for Policymakers. In: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate, H.- O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, N. Weyer (eds.) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer, T.M., Bonin, C., Bruelheide, H., de Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J.N., Guo, Q., Hautier, Y., Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., Lanta, V., Manning, P., Meyer, S.T., Mori, A.S., Naeem, S., Niklaus, P.A., Polley, H.W., Reich, P.B., Roscher, C., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Thakur, M.P., Tilman, D., Tracy, B.F., van der Putten, W.H., van Ruijven, J., Weigelt, A., Weisser, W.W., Wilsey, B., Eisenhauer, N., 2015. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature* 526, 574–577. <https://doi.org/10.1038/nature15374>

Jackson, J.B.C., 2001. Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science* 293, 629–637. <https://doi.org/10.1126/science.1059199>

Jennings, S., Greenstreet, S., Hill, L., Piet, G., Pinnegar, J., Warr, K.J., 2002a. Long-term trends in the trophic structure of the North Sea fish community: evidence from stable-isotope analysis, size-spectra and community metrics. *Mar. Biol.* 141, 1085–1097. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0905-7>

Jennings, S., Greenstreet, Simon.P.R., Reynolds, John.D., 1999. Structural change in an exploited fish community: a consequence of differential fishing effects on species with contrasting life histories. *J. Anim. Ecol.* 68, 617–627. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00312.x>

Jennings, S., Kaiser, M.J., 1998. The Effects of Fishing on Marine Ecosystems, in: Advances in Marine Biology. Elsevier, pp. 201–352. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60212-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60212-6)

Jennings, S., Pinnegar, J., Polunin, N., Warr, K., 2002b. Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 226, 77–85. <https://doi.org/10.3354/meps226077>

Jones, M.C., Cheung, W.W.L., 2015. Multi-model ensemble projections of climate change effects on global marine biodiversity. *ICES J. Mar. Sci.* 72, 741–752. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu172>

- Jorgensen, C., Enberg, K., Dunlop, E.S., Arlinghaus, R., Boukal, D.S., Brander, K., Ernande, B., Gardmark, A.G., Johnston, F., Matsumura, S., Pardoe, H., Raab, K., Silva, A., Vainikka, A., Dieckmann, U., Heino, M., Rijnsdorp, A.D., 2007. Ecology: Managing Evolving Fish Stocks. Science 318, 1247–1248. <https://doi.org/10.1126/science.1148089>
- Kaiser, M.J., Collie, J.S., Hall, S.J., Jennings, S., Piner, I.R., 2003. Impacts of fishing gear on marine benthic habitats., in: Sinclair, M., Valdimarsson, G. (Eds.), Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem. CABI, Wallingford, pp. 197–217. <https://doi.org/10.1079/9780851996332.0197>
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3, 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Kelleher, K., 2004. Discards in the World's Marine Fisheries. An Update. FAO Fisheries Technical Paper No. 470. Rome, FAO. 2004. 131 p.
- Kirby, R.R., Beaugrand, G., Lindley, J.A., 2009. Synergistic Effects of Climate and Fishing in a Marine Ecosystem. *Ecosystems* 12, 548–561. <https://doi.org/10.1007/s10021-009-9241-9>
- Lam, V.W.Y., Cheung, W.W.L., Reygondeau, G., Sumaila, U.R., 2016. Projected change in global fisheries revenues under climate change. *Sci. Rep.* 6, 32607. <https://doi.org/10.1038/srep32607>
- Lawton, J.H., 1999. Are There General Laws in Ecology? *Oikos* 84, 177. <https://doi.org/10.2307/3546712>
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology: The metacommunity concept. *Ecol. Lett.* 7, 601–613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Lenton, T.M., Held, H., Kriegler, E., Hall, J.W., Lucht, W., Rahmstorf, S., Schellnhuber, H.J., 2008. Tipping elements in the Earth's climate system. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 1786–1793. <https://doi.org/10.1073/pnas.0705414105>
- Lester, S., Halpern, B., Grorud-Colvert, K., Lubchenco, J., Ruttenberg, B., Gaines, S., Airamé, S., Warner, R., 2009. Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 384, 33–46. <https://doi.org/10.3354/meps08029>

- Levin, P.S., Fogarty, M.J., Murawski, S.A., Fluharty, D., 2009. Integrated Ecosystem Assessments: Developing the Scientific Basis for Ecosystem-Based Management of the Ocean. *PLoS Biol.* 7, e1000014. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000014>
- Lewison, R., Crowder, L., Read, A., Freeman, S., 2004. Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends Ecol. Evol.* 19, 598–604. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.004>
- Lindgren, M., Östman, Ö., Gårdmark, A., 2011. Interacting trophic forcing and the population dynamics of herring. *Ecology* 92, 1407–1413. <https://doi.org/10.1890/10-2229.1>
- Link, J.S., Yemane, D., Shannon, L.J., Coll, M., Shin, Y.-J., Hill, L., Borges, M. de F., 2010. Relating marine ecosystem indicators to fishing and environmental drivers: an elucidation of contrasting responses. *ICES J. Mar. Sci.* 67, 787–795. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp258>
- Lokrantz, J., Nyström, M., Thyresson, M., Johansson, C., 2008. The non-linear relationship between body size and function in parrotfishes. *Coral Reefs* 27, 967–974. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0394-3>
- Lorentzen, T., Hannesson, R., 2006. The Collapse of the Norwegian Herring Fisheries in the 1960s and 1970s: Crisis, Adaptation and Recovery, in: Climate Change and the Economics of the World's Fisheries. Edward Elgar Publishing, p. 3888. <https://doi.org/10.4337/9781845428846.00007>
- Lotze, H.K., 2005. Radical changes in the Wadden Sea fauna and flora over the last 2,000 years. *Helgol. Mar. Res.* 59, 71–83. <https://doi.org/10.1007/s10152-004-0208-0>
- Lundberg, P., Ranta, E., Ripa, J., Kaitala, V., 2000. Population variability in space and time. *Trends Ecol. Evol.* 15, 460–464. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01981-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01981-9)
- MacArthur, R., Levins, R., 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *Am. Nat.* 101, 377–385. <https://doi.org/10.1086/282505>
- Mackinson, S., Platts, M., Garcia, C., Lynam, C., 2018. Evaluating the fishery and ecological consequences of the proposed North Sea multi-annual plan. *PLOS ONE* 13, e0190015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190015>
- Martinet, V., Blanchard, F., 2009. Fishery externalities and biodiversity: Trade-offs between the viability of shrimp trawling and the conservation of Frigatebirds in French Guiana. *Ecol. Econ.* 68, 2960–2968. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2009.06.012>
- Martins, G.M., Arenas, F., Neto, A.I., Jenkins, S.R., 2012. Effects of Fishing and Regional Species Pool on the Functional Diversity of Fish Communities. *PLoS ONE* 7, e44297. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044297>

- Marty, L., Dieckmann, U., Ernande, B., 2014. Fisheries-induced neutral and adaptive evolution in exploited fish populations and consequences for their adaptive potential. *Evolutionary Applications* 8, 47–63.
- McCann, K.S., 2000. The diversity–stability debate. *Nature* 405, 228–233.
<https://doi.org/10.1038/35012234>
- McClanahan, T.R., Hicks, C.C., Darling, E.S., 2008. Malthusian overfishing and efforts to overcome it on kenyan coral reefs. *Ecol. Appl.* 18, 1516–1529.
<https://doi.org/10.1890/07-0876.1>
- McCook, L.J., Ayling, T., Cappo, M., Choat, J.H., Evans, R.D., De Freitas, D.M., Heupel, M., Hughes, T.P., Jones, G.P., Mapstone, B., Marsh, H., Mills, M., Molloy, F.J., Pitcher, C.R., Pressey, R.L., Russ, G.R., Sutton, S., Sweatman, H., Tobin, R., Wachenfeld, D.R., Williamson, D.H., 2010. Adaptive management of the Great Barrier Reef: A globally significant demonstration of the benefits of networks of marine reserves. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 18278–18285. <https://doi.org/10.1073/pnas.0909335107>
- Mcgill, B., Enquist, B., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21, 178–185.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- McLean, M., Auber, A., Graham, N.A.J., Houk, P., Villéger, S., Violle, C., Thuiller, W., Wilson, S.K., Mouillot, D., 2019a. Trait structure and redundancy determine sensitivity to disturbance in marine fish communities. *Glob. Change Biol.* 25, 3424–3437.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14662>
- McLean, M., Mouillot, D., Lindegren, M., Villéger, S., Engelhard, G., Murgier, J., Auber, A., 2019b. Fish communities diverge in species but converge in traits over three decades of warming. *Glob. Change Biol.* 25, 3972–3984. <https://doi.org/10.1111/gcb.14785>
- McLean, M.J., Mouillot, D., Goascoz, N., Schlaich, I., Auber, A., 2019c. Functional reorganization of marine fish nurseries under climate warming. *Glob. Change Biol.* 25, 660–674. <https://doi.org/10.1111/gcb.14501>
- Micheli, F., Saenz-Arroyo, A., Greenley, A., Vazquez, L., Espinoza Montes, J.A., Rossetto, M., De Leo, G.A., 2012. Evidence That Marine Reserves Enhance Resilience to Climatic Impacts. *PLoS ONE* 7, e40832. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040832>
- Miller, E.F., Pondella, D.J., Beck, D.S., Herbinson, K.T., 2011. Decadal-scale changes in southern California sciaenids under different levels of harvesting pressure. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 2123–2133. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr167>

- Mouillot, D., 2007. Niche-assembly vs. dispersal-assembly rules in coastal fish metacommunities: implications for management of biodiversity in brackish lagoons: Biodiversity management in coastal lagoon fish communities. *J. Appl. Ecol.* 44, 760–767. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01330.x>
- Mouillot, D., Dumay, O., Tomasini, J.A., 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 71, 443–456. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.08.022>
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* 28, 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Myers, R.A., Baum, J.K., Shepherd, T.D., Powers, S.P., Peterson, C.H., 2007. Cascading Effects of the Loss of Apex Predatory Sharks from a Coastal Ocean. *Science* 315, 1846–1850. <https://doi.org/10.1126/science.1138657>
- Myers, R.A., Hutchings, J.A., Barrowman, N.J., 1997. Why do fish stocks collapse? The example of cod in Atlantic Canada. *Ecol. Appl.* 7, 91–106. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[0091:WDFSC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[0091:WDFSC]2.0.CO;2)
- Myers, R.A., Worm, B., 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423, 280–283. <https://doi.org/10.1038/nature01610>
- Nakamura, Y., Feary, D.A., Kanda, M., Yamaoka, K., 2013. Tropical Fishes Dominate Temperate Reef Fish Communities within Western Japan. *PLoS ONE* 8, e81107. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081107>
- Neukom, R., Steiger, N., Gómez-Navarro, J.J., Wang, J., Werner, J.P., 2019. No evidence for globally coherent warm and cold periods over the preindustrial Common Era. *Nature* 571, 550–554. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1401-2>
- Nguyen, K.D.T., Morley, S.A., Lai, C.-H., Clark, M.S., Tan, K.S., Bates, A.E., Peck, L.S., 2011. Upper Temperature Limits of Tropical Marine Ectotherms: Global Warming Implications. *PLoS ONE* 6, e29340. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029340>
- O'Connor, S., Ono, R., Clarkson, C., 2011. Pelagic Fishing at 42,000 Years Before the Present and the Maritime Skills of Modern Humans. *Science* 334, 1117–1121. <https://doi.org/10.1126/science.1207703>
- Olds, A.D., Pitt, K.A., Maxwell, P.S., Babcock, R.C., Rissik, D., Connolly, R.M., 2014. Marine reserves help coastal ecosystems cope with extreme weather. *Glob. Change Biol.* 20, 3050–3058. <https://doi.org/10.1111/gcb.12606>

- Pauly, D., Chritensen, V., Dalsgaard, J., Froese, Rainer, Torres Jr., F. 1998. Fishing Down Marine Food Webs. Science 279, 860–863.
<https://doi.org/10.1126/science.279.5352.860>
- Pauly, D., Cheung, W.W.L., 2018. Sound physiological knowledge and principles in modeling shrinking of fishes under climate change. *Glob. Change Biol.* 24, e15–e26.
<https://doi.org/10.1111/gcb.13831>
- Pauly, D., Chuenpagdee, R., 2003. Development of Fisheries in the Gulf of Thailand Large Marine Ecosystem: Analysis of an unplanned experiment. 337-354. In: G. Hempeland K. Sherman (eds.) *Large Marine Ecosystems of the World 12: Change and Sustainability*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Pauly, D., Watson, R., Alder, J., 2005. Global trends in world fisheries: impacts on marine ecosystems and food security. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 360, 5–12.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1574>
- Pauly, D., Zeller, D., 2016. Catch reconstructions reveal that global marine fisheries catches are higher than reported and declining. *Nat. Commun.* 7, 10244.
<https://doi.org/10.1038/ncomms10244>
- Perry, R.I., Cury, P., Brander, K., Jennings, S., Möllmann, C., Planque, B., 2010. Sensitivity of marine systems to climate and fishing: Concepts, issues and management responses. *J. Mar. Syst.* 79, 427–435. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.12.017>
- Pershing, A.J., Record, N.R., Franklin, B.S., Kennedy, B.T., McClenachan, L., Mills, K.E., Scott, J.D., Thomas, A.C., Wolff, N.H., 2019. Challenges to natural and human communities from surprising ocean temperatures. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 18378–18383. <https://doi.org/10.1073/pnas.1901084116>
- Petchey, O.L., Gonzalez, A., Wilson, H.B., 1997. Effects on population persistence the interaction between environmental noise colour intraspecific competition and space. *Proc. R. Soc. Lond.* 264, 1841-1847.
- Pimm, S.L., Jenkins, C.N., Abell, R., Brooks, T.M., Gittleman, J.L., Joppa, L.N., Raven, P.H., Roberts, C.M., Sexton, J.O., 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* 344, 1246752–1246752.
<https://doi.org/10.1126/science.1246752>
- Planque, B., Fromentin, J.-M., Cury, P., Drinkwater, K.F., Jennings, S., Perry, R.I., Kifani, S., 2010. How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *J. Mar. Syst.* 79, 403–417. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.12.018>

- Poloczanska, E.S., Brown, C.J., Sydeman, W.J., Kiessling, W., Schoeman, D.S., Moore, P.J., Brander, K., Bruno, J.F., Buckley, L.B., Burrows, M.T., Duarte, C.M., Halpern, B.S., Holding, J., Kappel, C.V., O'Connor, M.I., Pandolfi, J.M., Parmesan, C., Schwing, F., Thompson, S.A., Richardson, A.J., 2013. Global imprint of climate change on marine life. *Nat. Clim. Change* 3, 919–925. <https://doi.org/10.1038/nclimate1958>
- Pope, J.G., Shepherd, J.G., Webb, J., 1994. Successful surf-riding on size spectra: the secret of survival in the sea. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 343, 41–49. <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0006>
- Portner, H.O., Knust, R., 2007. Climate Change Affects Marine Fishes Through the Oxygen Limitation of Thermal Tolerance. *Science* 315, 95–97. <https://doi.org/10.1126/science.1135471>
- Poulard, J.-C., Blanchard, F., 2005. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 1436–1443. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.04.017>
- Queirós, A.M., Fernandes, J., Genevier, L., Lynam, C.P., 2018. Climate change alters fish community size-structure requiring adaptive policy targets. *Fish Fish.* 19, 613–621. doi: 10.1111/faf.12278
- Quijón, P.A., Snelgrove, P.V.R., 2005. Predation regulation of sedimentary faunal structure: potential effects of a fishery-induced switch in predators in a Newfoundland sub-Arctic fjord. *Oecologia* 144, 125–136. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0017-4>
- Ripple, W.J., Wolf, C., Newsome, T.M., Galetti, M., Alamgir, M., Crist, E., Mahmoud, M.I., Laurance, W.F., 15,364 scientist signatories from 184 countries, 2017. World Scientists' Warning to Humanity: A Second Notice. *BioScience* 67, 1026–1028. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix125>
- Rochet, M.-J., Trenkel, V.M., 2003. Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60, 86–99. <https://doi.org/10.1139/f02-164>
- Rodgers, K.B., Lin, J., Frölicher, T.L., 2015. Emergence of multiple ocean ecosystem drivers in a large ensemble suite with an Earth system model. *Biogeosciences* 12, 3301–3320. <https://doi.org/10.5194/bg-12-3301-2015>
- Rosenberg, A.A., 2003. Managing to the margins: the overexploitation of fisheries. *Front. Ecol. Environ.* 1, 102–106. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0102:MTMTO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0102:MTMTO]2.0.CO;2)

- Rosindell, J., Hubbell, S.P., Etienne, R.S., 2011. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. *Trends Ecol. Evol.* 26, 340–348. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.024>
- Sadovy, Y., Cheung, W.W.L., 2003. Near extinction of a highly fecund fish: the one that nearly got away. *Fish Fish.* 4, 86–99. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00104.x>
- Sala, E., Knowlton, N., 2006. Global Marine Biodiversity Trends. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 31, 93–122. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.31.020105.100235>
- Sale, P., Cowen, R., Danilowicz, B., Jones, G., Kritzer, J., Lindeman, K., Planes, S., Polunin, N., Russ, G., Sadovy, Y., 2005. Critical science gaps impede use of no-take fishery reserves. *Trends Ecol. Evol.* 20, 74–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.11.007>
- Scheffer, M., Carpenter, S., Young, B., 2005. Cascading effects of overfishing marine systems. *Trends Ecol. Evol.* 20, 579–581. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.08.018>
- Sciberras, M., Hiddink, J.G., Jennings, S., Szostek, C.L., Hughes, K.M., Kneafsey, B., Clarke, L.J., Ellis, N., Rijnsdorp, A.D., McConaughey, R.A., et al., 2018. Response of benthic fauna to experimental bottom fishing A global meta-analysis. *Fish Fish.* 19, 698–715. doi: 10.1111/faf.12283
- Shackell, N.L., Bundy, A., Nye, J.A., Link, J.S., 2012. Common large-scale responses to climate and fishing across Northwest Atlantic ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 69, 151–162. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr195>
- Shackell, N.L., Frank, K.T., Fisher, J.A.D., Petrie, B., Leggett, W.C., 2010. Decline in top predator body size and changing climate alter trophic structure in an oceanic ecosystem. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277, 1353–1360. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1020>
- Sherman, K., and L.M. Alexander, eds. 1986. Variability and management of large marine ecosystems. AAAS Selected Symposium 99. Westview Press, Boulder, CO, 319 pp.
- Sherman, K., 1991. The Large Marine Ecosystem Concept: Research and Management Strategy for Living Marine Resources. *Ecological Applications* 1, 349. doi:10.2307/1941896
- Sherman, K., 1993. Large Marine Ecosystems as Global Units for Management: An Ecological perspective. In: Sherman, K., Alexander, L.M., Gold, B.D. (eds.) Stress, mitigation and sustainability of large marine ecosystems. Proceedings of Symposium on Large Marine Ecosystems, 1-6 October 1990, Monaco. AAAS Press, Washington, DC, pp. 3-14.
- Shin, Y.-J., Rochet, M.-J., Jennings, S., Field, J.G., Gislason, H., 2005. Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 384–396. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.01.004>

- Shin, Y.-J., Shannon, L.J., Bundy, A., Coll, M., Aydin, K., Bez, N., Blanchard, J.L., Borges, M. de F., Diallo, I., Diaz, E., Heymans, J.J., Hill, L., Johannessen, E., Jouffre, D., Kifani, S., Labrosse, P., Link, J.S., Mackinson, S., Masski, H., Möllmann, C., Neira, S., Ojaveer, H., ould Mohammed Abdallahi, K., Perry, I., Thiao, D., Yemane, D., Cury, P.M., 2010. Using indicators for evaluating, comparing, and communicating the ecological status of exploited marine ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 67, 692–716. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp294>
- Simberloff, D., 2004. Community Ecology: Is It Time to Move On? *Am. Nat.* 163, 787–799. <https://doi.org/10.1086/420777>
- Smith, W.O., Demaster, D.J., 1996. Phytoplankton biomass and productivity in the Amazon River plume: correlation with seasonal river discharge. *Cont. Shelf Res.* 16, 291–319. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(95\)00007-N](https://doi.org/10.1016/0278-4343(95)00007-N)
- Steffen, W., Rockström, J., Richardson, K., Lenton, T.M., Folke, C., Liverman, D., Summerhayes, C.P., Barnosky, A.D., Cornell, S.E., Crucifix, M., Donges, J.F., Fetzer, I., Lade, S.J., Scheffer, M., Winkelmann, R., Schellnhuber, H.J., 2018. Trajectories of the Earth System in the Anthropocene. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 8252–8259. <https://doi.org/10.1073/pnas.1810141115>
- Stelfox, M., Hudgins, J., Sweet, M., 2016. A review of ghost gear entanglement amongst marine mammals, reptiles and elasmobranchs. *Mar. Pollut. Bull.* 111, 6–17. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.06.034>
- Stewart, G.B., Kaiser, M.J., Côté, I.M., Halpern, B.S., Lester, S.E., Bayliss, H.R., Pullin, A.S., 2009. Temperate marine reserves: global ecological effects and guidelines for future networks: Effectiveness of temperate marine reserves. *Conserv. Lett.* 2, 243–253. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2009.00074.x>
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T., Navas, M.-L., 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Glob. Change Biol.* 14, 1125–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x>
- Sumaila, U.R., Cheung, W.W.L., Lam, V.W.Y., Pauly, D., Herrick, S., 2011. Climate change impacts on the biophysics and economics of world fisheries. *Nat. Clim. Change* 1, 449–456. <https://doi.org/10.1038/nclimate1301>
- Sumaila, U.R., Lam, V., Le Manach, F., Swartz, W., Pauly, D., 2016. Global fisheries subsidies: An updated estimate. *Mar. Policy* 69, 189–193. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2015.12.026>

- Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Cummings, V.J., Dayton, P.K., Cryer, M., Turner, S.J., Funnell, G.A., Budd, R.G., Milburn, C.J., Wilkinson, M.R., 1998. Disturbance of the marine benthic habitat by commercial fishing: impacts at the scale of the fishery. *Ecol. Appl.* 8, 866–879. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[0866:DOTMBH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[0866:DOTMBH]2.0.CO;2)
- Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Dayton, P.K., Coco, G., Lohrer, A.M., Norkko, A., Norkko, J., Chiantore, M., 2009. Forecasting the limits of resilience: integrating empirical research with theory. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 3209–3217. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0661>
- Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Parkes, S., Lohrer, A.M., Pilditch, C., Woodin, S.A., Wethey, D.S., Chiantore, M., Asnaghi, V., De Juan, S., Kraan, C., Rodil, I., Savage, C., Van Colen, C., 2014. Experimenting with ecosystem interaction networks in search of threshold potentials in real-world marine ecosystems. *Ecology* 95, 1451–1457. <https://doi.org/10.1890/13-1879.1>
- Tittensor, D.P., Worm, B., Myers, R.A., 2006. Macroecological changes in exploited marine system. *Marine Macroecology*.
- Tschernij, V., Larsson, P.-O., 2003. Ghost fishing by lost cod gill nets in the Baltic Sea. *Fish. Res.* 64, 151–162. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(03\)00214-5](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(03)00214-5)
- Van Denderen, P.D., van Kooten, T., Rijnsdorp, A.D., 2013. When does fishing lead to more fish? Community consequences of bottom trawl fisheries in demersal food webs. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20131883. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1883>
- Vendeville, P., Baudrier, J., 2006. Etude des peuplements juvéniles de poissons et de crevettes des fonds du littoral de Guyane. *Rapport IFREMER* 03/12/1214788/F
- Vergés, A., Steinberg, P.D., Hay, M.E., Poore, A.G.B., Campbell, A.H., Ballesteros, E., Heck, K.L., Booth, D.J., Coleman, M.A., Feary, D.A., Figueira, W., Langlois, T., Marzinelli, E.M., Mizerek, T., Mumby, P.J., Nakamura, Y., Roughan, M., van Sebille, E., Gupta, A.S., Smale, D.A., Tomas, F., Wernberg, T., Wilson, S.K., 2014. The tropicalization of temperate marine ecosystems: climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 20140846. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0846>
- Vergnon, R., Blanchard, F., 2006. Evaluation of trawling disturbance on macrobenthic invertebrate communities in the Bay of Biscay, France: Abundance Biomass Comparison (ABC method). *Aquat. Living Resour.* 19, 219–228. <https://doi.org/10.1051/alr:2006022>

- Wernberg, T., Smale, D.A., Tuya, F., Thomsen, M.S., Langlois, T.J., de Bettignies, T., Bennett, S., Rousseaux, C.S., 2013. An extreme climatic event alters marine ecosystem structure in a global biodiversity hotspot. *Nat. Clim. Change* 3, 78–82. <https://doi.org/10.1038/nclimate1627>
- Whittaker, R.J., Willis, K.J., Field, R., 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity: Towards a general theory of diversity. *J. Biogeogr.* 28, 453–470. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x>
- Wiens, J.J., Donoghue, M.J., 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends Ecol. Evol.* 19, 639–644. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>
- Williams, M., Zalasiewicz, J., Haff, P., Schwägerl, C., Barnosky, A.D., Ellis, E.C., 2015. The Anthropocene biosphere. *Anthr. Rev.* 2 (3), 196-219. doi:10.1177/2053019615591020
- Willig, M.R., Kaufman, D.M., Stevens, R.D., 2003. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 273–309. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032>
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J., Watson, R., 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* 314, 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.1132294>
- WWF, 2018. Rapport Planète Vivante® 2018 : Soyons ambitieux. Grooten, M., Almond, R.E.A., (Eds). WWF, Gland, Suisse.

Liste des figures et des tableaux

Figure 1 : Évolution des stocks ichtyologiques marins mondiaux de 1975 à 2015 (extrait et modifié depuis FAO, 2018).

Figure 2 : Production halieutique totale mondiale (extrait depuis FAO, 2018).

Figure 3 : Représentation schématique des différentes techniques de pêche les plus répandues dans le monde (extrait et modifié depuis Chuenpagdee et al., 2003).

Figure 4 : Changement de la moyenne des longueurs maximales de poissons dans les débarquements entre les années 1950 et 1990. On peut noter de fortes diminutions (jusqu'à plus de 100 cm) dans les eaux de l'Atlantique Nord Est, qui correspond essentiellement aux effets de la pêche à la morue et des autres poissons démersaux. Cette tendance peut également être observée au large d'autres pays industrialisés qui exercent aussi de fortes pressions de pêche dans ces zones (extrait de Pauly et al., 2005).

Figure 5 : Figures extraites de Christensen et al., 2003 qui montrent la corrélation entre la pression de pêche sur les espèces de haut niveau trophique (Figure 10) et les distributions des biomasses de ces mêmes espèces (Figure 7) au cours du 20^{ème} siècles (a. 1900 ; b. 1950 ; c. 1975 ; d. 1999) (extrait de Christensen et al., 2003).

Figure 6 : Tendances des captures et des biomasses de poissons prédateurs dans de nombreuses régions du globe (a-l) soumises à la pêche industrielle entre les années 1950 et 2000 (extrait de Myers et Worm, 2003).

Figure 7 : Effet cascade de l'effondrement des stocks de gros prédateurs benthiques sur la chaîne trophique. La taille des sphères représente l'abondance relative de chaque niveau trophique et les flèches illustrent l'effet « top - down » (extrait de Scheffer et al., 2005).

Figure 8 : Changements des abondances relatives de plusieurs espèces appartenant à différents niveaux trophiques. La première ligne représente les tendances d'abondances des grands requins, prédateurs des élasmobranches représentés en deuxième ligne (raies et petits requins), parmi lesquels certaines espèces se nourrissent du pétoncle épibenthique *Argopecten irradians* en bas à droite (extrait de Myers et al., 2007).

Figure 9 : Évolution de la température moyenne de surface des océans sur la période (a) 1880-2015 (extrait de <https://www.noaa.gov/> ; température indiquée en °F) et sur la période (b) 1980-2016 (extrait de <https://bobjisdale.wordpress.com/> ; température indiquée en °C).

Figure 10 : Changements historiques observés et modélisés dans l'air et l'océan depuis 1950 et projections à 2100 sous les scénarios de basses (RCP2.6 en bleu) et hautes (RCP8.5 en rouge) émissions de gaz à effets de serre pour (a) la moyenne globale de la température de l'air à la surface de la Terre, (b) la moyenne globale de la température de l'eau à la surface des océans, (h) du pH à la surface des océans et de (i) l'oxygénéation des océans entre 100 et 600 m de profondeur. Les projections sont basées sur la moyenne des paramètres observés sur la période 1986-2005 (extrait de IPCC, 2019).

Figure 11 : Illustration schématique des populations de poissons sous différentes latitudes et de leur évolution potentielle selon les scénarios climatiques (Cheung et al., 2016).

Figure 12 : Illustration des différences dans les projections des futures captures maximales potentielles (MCP) par zone économique exclusive entre le scénario climatique RCP8.5 et le scénario climatique RCP2.6 (extrait de Cheung, 2018).

Figure 13 : Changements prévus dans les simulations de (a) la production primaire, (b) la biomasse animale totale et (c) des captures maximales potentielles en fonction des deux scénarios RCP2.6 et RCP8.5 à l'horizon 2100 (extrait de IPCC, 2019).

Figure 14 : Diagramme schématique illustrant les impacts biologiques et socio-économique du changement climatique à différents niveaux : de l'individus des espèces exploitées à la société humaine (extrait de Sumaila et al., 2011).

Figure 15 : Représentation conceptuelle des effets cumulés des changements climatiques et des perturbations d'origine anthropique (reproduit depuis Cabral et al., 2019).

Figure 16 : Schéma des différentes composantes de l'approche écosystémique des pêches et de leurs interactions. Les éléments en noir et en gras spécifient l'approche mono-spécifique de la gestion des pêches et les éléments en gris et en italique représentent les conditions nécessaires pour une gestion écosystémique (extrait de Garcia et Cochrane, 2005).

Figure 17 : Localisation de la Guyane (French Guiana : Guyane ; Sur. : Suriname ; Bra. : Brésil)

Figure 18 : Dynamiques des différentes pêches en Guyane entre 1985 et 2018.

Figure 19 : Évolution du nombre de crevettiers (histogrammes gris) et de l'effort de pêche (jours en mer, courbe noire) par année entre 1985 et 2018.

Figure 20 : Représentation schématique des 17 Objectifs du Développement Durable (ODD).

Figure 21 : Infographie représentant les différentes démarches à mettre en place dans le cadre d'une gestion intégrée et durable des écosystèmes marins en partant des connaissances empiriques jusqu'aux prédictions, en passant par la mise en place de modèles. Dans ce travail de thèse, nous nous situons au

premier maillon de ce réseau (à gauche) en tentant d'apporter des connaissances sur les réponses des communautés de poissons à la pression de pêche et au réchauffement des eaux à l'échelle de la Guyane, pour éventuellement alimenter des modèles ou apporter des pistes de gestions pour d'autres pêcheries comparables (extrait de Imber, 2017 « Science Plan and Implementation Strategy – 2016-2025).

Figure 22 : Localisation de la zone d'étude et des 33 stations d'échantillonnage (les isobathes sont représentés tous les 10 mètres). Ven. : Venezuela, Guy. : Guyana, Sur. : Suriname.

Figure 23 : Évolution entre 1960 et 2016 des 9 indicateurs environnementaux identifiés dans l'« Avertissement des scientifiques du monde à l'humanité » de 1992 avec (a.) l'ozone stratosphérique, (b.) la disponibilité de l'eau douce, (c.) les prises de pêche maritimes par capture, (d.) les zones mortes maritimes, (e.) la déforestation, (f.) l'abondance des espèces vertébrées, (g.) les émissions de CO₂, (h.) l'augmentation de la température de l'air et (i.) la croissance démographique. Dans le panneau (c.), les prises de pêches maritimes par capture ont diminué depuis 1996, malgré une augmentation toujours croissante de l'effort de pêche mondial sur la période de temps illustrée (extrait de Ripple et al., 2017).

Figure 24 : Différences projetées dans A. les captures maximales potentielles (ΔMCP) et B. les turnovers des espèces exploitées ($\Delta SppTurn$) entre le scénario à +3.5°C et celui à +1.5°C (extrait de Cheung et al., 2016).

Figure 25 : Différences sur les changements physiques et chimiques et les impacts sur les organismes, les écosystèmes et les services écosystémiques entre le scénario RCP2.6 et le RCP8.5 d'émissions de gaz à effets de serre. Bien que des grands changements soient prévus quel que soit les scénarios, le scénario RCP2.6 en bien plus favorables pour les océans et leurs écosystèmes (extrait de Gattuso et al., 2015).

Figure 26 : Illustration simplifiée de l'effet du réchauffement global sur quelques paramètres des océans et des impacts potentiels sur les pêcheries (extrait de Cheung et al., 2016).

Figure 27 : Les changements brutaux et irréversibles prévus dans le contexte du réchauffement climatique sont devenus beaucoup plus probable pour des augmentations de températures plus faibles (extrait de Lenton et al., 2019).

Tableau 1 : Données de la pression de pêche crevettière (nombres de bateaux et effort de pêche) en Guyane entre 1985 et 2018.

Annexes

Les différentes embarcations des 3 types de pêches pratiquées en Guyane.

1. La pêche côtière :



Figure 1 : Des pirogues



Figure 2 : Un canot créole (au premier plan)



Figure 3 : Un canot créole amélioré



Figure 4 : Une tapouille

2. La pêche au Vivaneau :



Figure 5 : Un ligneur Vénézuélien (1)



Figure 6 : Un ligneur Vénézuélien (2)

3. La pêche crevettière :



Figure 7 : Le crevettier Miss Sinnamary, qui a été utilisé pour les campagnes scientifiques STUDY II de 2016 et 2017. Les chalutiers floridiens utilisés en Guyane possèdent deux tangons (bras métalliques, ici repliés en position haute).



Figure 8 : Chaque tangon (ici en position dépliée en action) supporte un chalut à son extrémité précédé par deux panneaux métalliques qui, une fois le filet descendu sur le fond et avec l'inertie du navire, vont remettre en suspension les espèces sur leur passage qui seront capturées ensuite dans le chalut.

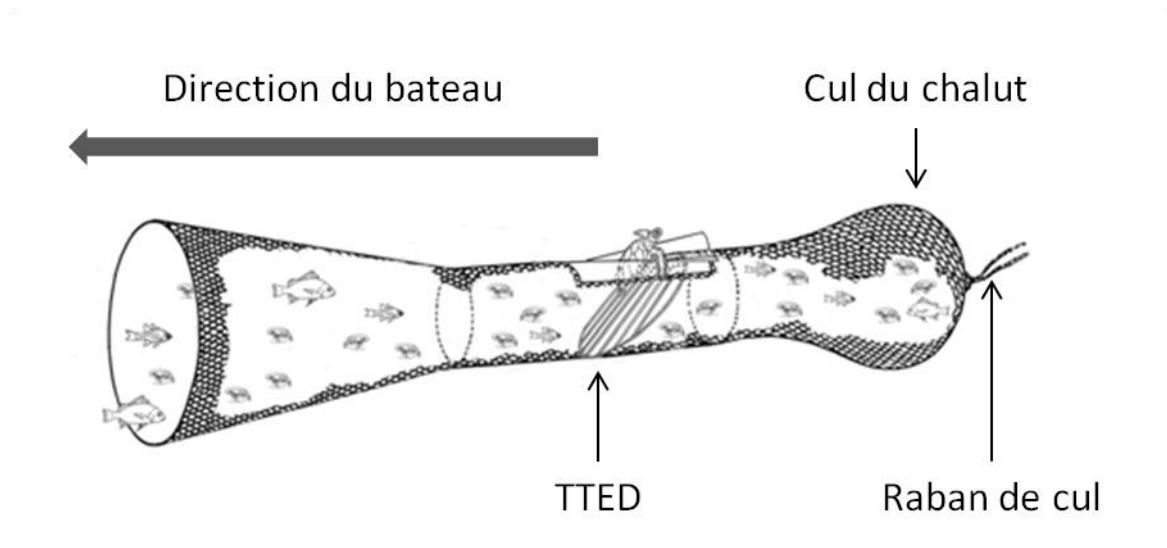


Figure 9 : Schéma de l'arrière du chalut en action. Le TTED (Trash and Turtle Excluder Device) est positionné juste avant le cul du chalut pour permettre aux plus grosses espèces, et notamment les tortues, de ne pas être piégées dans le filet.



Figure 10 : TTED hors de l'eau.



Figure 11 : Remontée du chalut sur le pont arrière.



Figure 12 : Pont arrière du crevettier où est vidé le cul du chalut avec les captures et où sont réalisées les étapes de tri, identification, mesures et prises de photos. La bâche était remise en place à chaque fois avant le début de ces étapes pour nous protéger aussi bien du soleil que des frégates en nombre et au repos qui savent plutôt bien viser.



Quelque part au large de la Guyane en novembre 2016 !