

Current Biology

Combien d'espèces de métazoaires vivent dans la plus grande région d'exploration minière du monde ?

Faits saillants

- d Nous fournissons la première liste de contrôle pour la zone Clarion Clipperton (CCZ) faune métazoaire
- d 5 142 espèces sans nom (noms informels) sont enregistrées le CCZ
- d Les estimations totales de la richesse spécifique vont de >6 000 à >8 000
- d On estime que 88 à 92 % des espèces de la région CCZ au total ne sont pas décrits

Auteurs

Muriel Rabone, Joris H. Wiethase, Erik Simon-Lledo', ..., Helena Wiklund, Tammy Horton, Adrian G. Glover

Correspondance

m.rabone@nhm.ac.uk

En bref

Les informations sur la biodiversité au niveau des espèces sont essentielles pour comprendre les écosystèmes et suivre les impacts environnementaux. Rabon et al. fournissent la première liste de contrôle (436 espèces) et les estimations d'espèces totales (> 6 000→ 8 000) pour la plus grande région d'exploration minière au monde, la ZCC. Les estimations fournissent une base de référence pour acquérir des connaissances sur la biodiversité à l'échelle régionale.

Article

Combien d'espèces de métazoaires vivent dans la plus grande région d'exploration minérale du monde ?

Muriel Rabone,^{1,7} Jøris H. Wiethase,² Erik Simon-Lledo³, Aidan M. Emery,¹ Dan OB Jones,³ Thomas G. Dahlgren,^{4,5} Guadalupe Bribiesca-Contreras,¹ Helena Wiklund,^{1,4} Tammy Horton,³ et Adrian G. Glover^{1,6} ¹Deep-Sea Systematics and Ecology Group, Life Sciences Department, Natural History Museum, Cromwell Rd, SW7 5BD London, UK ²Department of Biology, University of York, Heslington, York YO10 5DD, UK ³National Oceanography Centre, European Way, SO14 3ZH Southampton, UK ⁴Department of Marine Sciences, University of Gothenburg, 405 30 Göteborg, Suède ⁵NORCE, Centre de recherche norvégien, 112, 5008 Bergen, Norvège ⁶Auteur principal ⁷Contact principal

*Correspondance : m.rabone@nhm.ac.uk <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.04.052>

RÉSUMÉ

La forte augmentation de la demande mondiale de métaux tels que le cobalt et le nickel a suscité un intérêt sans précédent pour les habitats des grands fonds riches en ressources minérales. La plus grande zone d'activité est une région de 6 millions de km² connue sous le nom de zone Clarion Clipperton (CCZ) dans le Pacifique central et oriental, réglementée par l'Autorité internationale des fonds marins (ISA). La connaissance de base de la biodiversité de la région est cruciale pour une gestion efficace de l'impact environnemental des activités minières potentielles en haute mer, mais jusqu'à récemment, cela faisait presque totalement défaut. La croissance rapide des résultats taxonomiques et de la disponibilité des données pour la région au cours de la dernière décennie nous a permis de réaliser la première synthèse complète de la biodiversité des métazoaires benthiques CCZ pour toutes les classes de taille faunique. Nous présentons ici la liste de contrôle CCZ, un inventaire de la biodiversité des métazoaires benthiques indispensable aux futures évaluations des impacts environnementaux. On estime que 92 % des espèces identifiées dans la ZCC sont nouvelles pour la science (436 espèces nommées sur un total de 5 578 enregistrées). Il s'agit probablement d'une surestimation en raison des synonymes dans les données, mais elle est étayée par l'analyse d'études taxonomiques récentes suggérant que 88 % des espèces échantillonnées dans la région ne sont pas décrites. Les estimateurs de la richesse en espèces placent la diversité benthique métazoaire totale de la ZCC à 6 233 (+82 SE) espèces pour Chao1 et 7 620 (+132 SE) espèces pour Chao2, ce qui représente très probablement les limites inférieures de la diversité dans la région. Bien que l'incertitude des estimations soit élevée, les synthèses régionales deviennent de plus en plus possibles à mesure que des ensembles de données comparables s'accumulent. Celles-ci seront essentielles pour comprendre les processus écologiques et les risques de perte de biodiversité.

INTRODUCTION

La zone Clarion-Clipperton (CCZ) est une zone de fonds marins d'environ deux fois la taille de l'Inde (environ 6 millions de km²), s'étendant sur 5 à 20° nord entre les zones de fracture océanique de Clarion et Clipperton, et 115 à 160° à l'ouest. Cette vaste région, entre Hawaï, Kiribati et le Mexique, se situe entièrement dans des zones au-delà de la juridiction nationale (ABNJ), légalement désignées en vertu de la Convention des Nations Unies sur le droit de la mer (UNCLOS). La région est composée de fonds marins abyssaux à des profondeurs de 4 000 à 6 000 m, caractérisés par des sédiments boueux recouverts de nodules polymétalliques de la taille d'une pomme de terre, riches en minéraux. Malgré l'obscurité et la faible disponibilité de nourriture, les habitats de champs de nodules contiennent diverses communautés de faune d'invertébrés benthiques, bien qu'à de faibles densités par rapport aux écosystèmes côtiers et du plateau.¹

L'exploration minérale a commencé dans la ZCC dans les années 1960, puis a été officialisée par l'Autorité internationale des fonds marins (ISA).² Actuellement, il existe 17 contrats d'exploration minière couvrant 1,2 million de km². Malgré des décennies d'exploration intensive, il

a été un manque historique de travaux taxonomiques dans la région.

Des enquêtes environnementales CCZ à grande échelle menées entre la fin des années 1970 et le début des années 1990 ont produit des listes de noms informels d'espèces,³ mais peu d'espèces ont été formellement décrites. Les noms informels font référence à des espèces différenciées par la morphologie et/ou des données moléculaires et enregistrées avec des noms temporaires avant la description formelle^{4,5} (ci-après « espèces sans nom »). Ces noms posent des défis à la normalisation taxonomique et à la synthèse à l'échelle régionale des données biologiques. Le travail moléculaire fournit un arbitre pour la compatibilité entre les identifications,^{6–8} mais n'est pas sans défis. En plus de cette complexité, les espèces cryptiques ou celles ayant une morphologie similaire ou identique mais des âges de lignées moléculaires distincts sont nombreuses dans les environnements en haute mer,^{9,10} y compris la ZCC.^{11,12}

D'autres facteurs contribuant au manque de comparabilité entre les ensembles de données sont variables méthodes d'échantillonnage,¹³ et plus fondamentalement, un manque de données.¹⁴ En conséquence, les travaux de synthèse CCZ sont rares et se concentrent principalement sur des taxons particuliers, des classes de taille et/ou des régions.^{15–19} Les lacunes d'information couvrent toutes

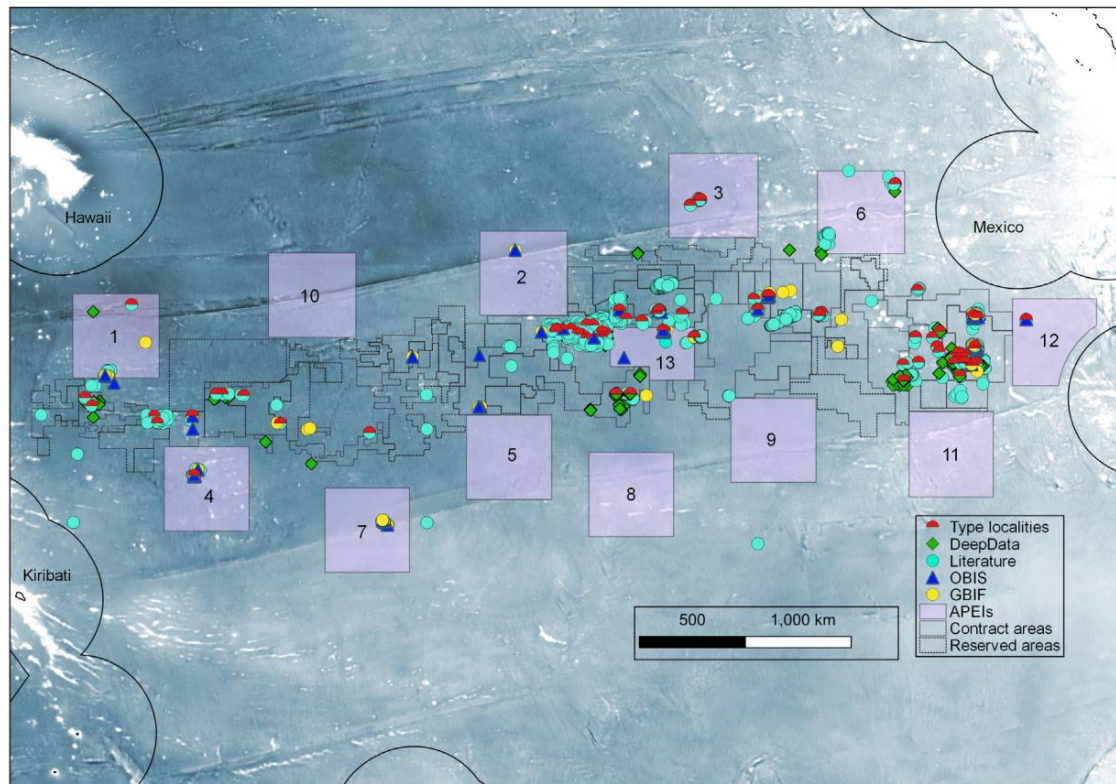


Figure 1. Tous les enregistrements géolocalisés publiés des métazoaires benthiques de la littérature et des bases de données

des zones d'intérêt environnemental particulier (APEI) et des zones de contrat d'exploration minière, actives et réservées, sont présentés dans leurs grandes lignes. Les localités types de toutes les espèces décrites de la ZCC à ce jour sont également indiquées (185 au total). Couche de fond : la grille GEBCO, 2022.

Voir également [les figures S4 à S6](#), le [tableau des ressources clés](#) et des [informations supplémentaires](#).

petite méiofaune (généralement > 150 μ m) et macrofaune (> 300 μ m), à grande mégafoune (généralement > 10 mm).²⁰ Le manque de données est particulièrement notable pour le réseau des Zones d'Intérêt Environnemental Particulier (APEI), régions protégées contre l'exploitation minière²¹ (mais voir Bonifa'cio et al.¹⁵, Brix et al.¹⁷, B1azewicz et al. ²², et Hauquier et al.²³). Cela a entravé l'évaluation de leur représentativité, avec des implications claires pour la gestion de l'environnement évaluations d'impact sur l'environnement (EIE) en cas d'exploitation minière.^{24,25} La nécessité d'une gestion environnementale à l'échelle régionale a été de plus en plus reconnue par les décideurs politiques et l'ISA,²¹ soutenant une récente résurgence de travaux taxonomiques comparatifs, y compris l'incorporation d'ADN méthodes qui permettent une méthodologie plus comparable.^{13,26} La création d'une liste de contrôle des taxons connus et des estimations du nombre total d'espèces non décrites est essentielle au développement des connaissances sur la biodiversité de la ZCC. S'appuyant sur des synthèses régionales récentes²⁰, nous présentons la première synthèse complète de la biodiversité des métazoaires benthiques et une liste de contrôle pour cette vaste région à la veille d'éventuelles opérations minières à grande échelle.

RÉSULTATS

Combien d'espèces animales sont connues pour vivre dans la ZCC ?

La synthèse a produit plus de 100 000 enregistrements compilés à partir de sept sources de données ([Figure 1](#), [tableau des ressources clés](#)). La croissance récente des efforts taxonomiques pour la CCZ est évidente, en particulier au cours des 5 dernières années ([figure 2A](#)). À ce jour, 219 taxons nouveaux pour la science (familles, genres et espèces) ont été décrits à partir du CCZ. La plupart de ces nouveaux taxons ont été décrits ces dernières années, avec seulement sept descriptions avant l'an 2000. La liste de contrôle CCZ présentée ici comprend 436 espèces benthicmétazoaires nommées de toutes les classes de taille ([tableau 1](#); [données S1](#)). Celles-ci comprennent 185 espèces, trois familles et 31 genres décrits à partir du CCZ (voir [les figures 2](#) et 3). Seules six des 185 nouvelles espèces de CCZ ont également été signalées ailleurs, à savoir les holothuries *Psychronaetes hansen* (Pawson, 1983)41 et *Psychropotes dyscrita* (Clark, 1920)32 ; le nématode, *Erebussau tenebricosus* (Bussau, 1993)

Bezerra, Pape, Hauquier & Vanreusel, 202136 ; l'éponge carnivore, *Axoniderma longipinna* (Ridley & Dendy, 1886)42 ; le crinoïde *Hyocrinus foelli* Roux & Pawson, 199943 ; et le corail antipa tharian, *Abyssopathes anomala* Molodtsova & Opresko, 201731 (ce dernier sur [la figure 3](#)).

Nous mettons ces données et interprétations à la disposition de toutes les parties prenantes afin d'éclairer le débat en cours sur l'extraction minière en haute mer et d'approfondir nos connaissances sur le plus grand écosystème de notre planète.

La liste de contrôle CCZ enregistre 27 embranchements, 49 classes, 163 ordres, 501 familles et 1 119 genres au total (tableau 1). Pour toutes les identifications au niveau des espèces dans la liste de contrôle, 42 % sont basées sur la morphologie et les données moléculaires (185/436). 50 %, la morphologie uniquement (217/436).

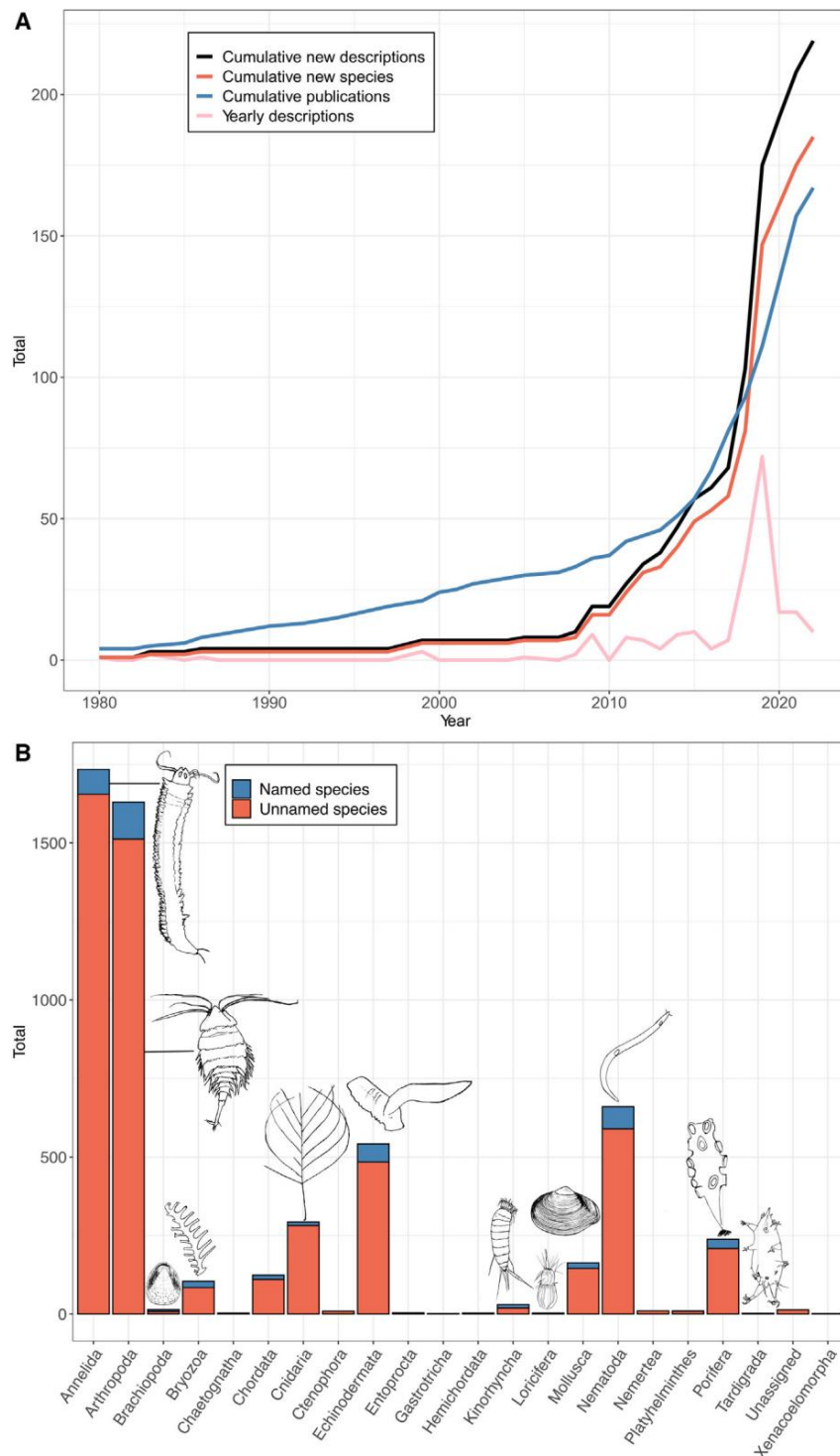


Figure 2. Taux de descriptions d'espèces dans la ZCC ; proportion de la diversité des espèces dans la ZCC qui n'est pas décrite (A) Taux de

nouvelles descriptions et publications dans la ZCC. Totaux cumulés des nouveaux taxons (familles, genres et espèces combinés) et des nouvelles espèces décrites à partir du CCZ et des publications taxonomiques par an, sur la période 1980-2022. Les totaux annuels des nouvelles descriptions sont également affichés.

(B) Proportion de la diversité des métazoaires benthiques enregistrée dans la CCZ qui n'est pas décrite : les espèces nommées enregistrées en rouge (celles décrites dans la CCZ et ailleurs), les espèces sans nom indiquées en bleu ("non assignées" sont des enregistrements non identifiés à l'embranchement). Représentations de certaines des nouvelles espèces CCZ par embranchements : Annelida, Neanthes goodayi Drennan, Wiklund, Rabone, Georgieva, Dahlgren & Glover, 202127 ; Arthropodes, Siphonis aureus Mercado Salas, Khodami & Martínez Arbizu, 201928 ; Brachiopoda, Oceanithyris juveniformis Bitner & Zezina, 201329 ; Bryozoaires, Pandanipora helix Grischenko, Gordon & Melnik, 201830 ; Cnidaria, Abyssopathes anomala Molodtsova & Opresko, 201731 ; Echino dermata, Psychropotes dyscrita (Clark, 1920)32 ; Ki norhyncha, Meristoderes taro Sanchez, Pardos & Martínez Arbizu, 201933 ; Loricifera, Fafnirlicurus polymetallicus Fujimoto, 202034 ; Mollusques, Ledella knudseni JD Taylor & Wiklund, 201735 ; Nematoda, Oditenema gesarae Bezerra, Pape, Hauquier & Vanreusel, 202136 ; Porifera, Chaunoplectella megapora Wang, Zhang, Lu & Wang, 201837 ; et Tar digrada, Moebjergarctus clarionclippertonensis Bai, Wang, Zhou, Lin, Meng & Fontoura, 2020.38

Voir également les données S1 et S2 et le tableau S1.

espèces, noms différents pour la même espèce), soit un total corrigé de 5 142 (tableau 1 ; données S2).

Quels types d'animaux vivent dans la ZCC ?

La liste de contrôle CCZ illustre la composition globale de la faune CCZ identifiée à ce jour. Les cinq embranchements les plus spécifiques sont les arthropodes (27 %), les annélides (18 %), les nématodes (16 %), les échinodermes (13 %) et les porifères (7 %) (figures 2B et 4 ; toutes les fractions de taille, espèces nommées uniquement). Les proportions pour les espèces sans nom sont similaires, à l'exception d'une prédominance d'Annélides (classe Polychètes, Figures 2B et 4). Dans le Registre mondial des espèces d'eaux profondes (WoRDSS, 2023),44 un nœud thématique du Registre mondial des

le reste, données non disponibles (Données S1). 51 % des nouvelles espèces sont décrites uniquement par la morphologie et pour la méiofaune, 86 % sont décrites uniquement par la morphologie. Pour les principaux groupes macrofauniques (tanaïdés, isopodes et polychètes), 23 % des espèces de la liste de contrôle ont des localités types en dehors de la ZCC, y compris d'autres bassins océaniques (33/145). Au total, 5 367 espèces sans nom sont enregistrées, dont environ 3,9 % sont des synonymes (sensu nomenclature)

espèces marines (WoRMS, 2023),45 il existe actuellement 36 579 espèces d'eaux profondes métazoaires nommées trouvées dans le monde à des profondeurs > 500 m. Au sein de WoRDSS, les embranchements les plus spécifiques sont Arthropoda, 31 %, Mollusca, 17 %, Chordata, 15 %, et Annelida et Echinodermata, 10 %. Les principales différences incluent relativement plus d'annélides, de nématodes et d'échinodermes dans la ZCC et dans une moindre mesure, d'éponges et de bryozoaires), et inversement plus de mollusques

Tableau 1. Résumé de la biodiversité des métazoaires benthiques dans la zone de Clarion-Clipperton basé sur les connaissances taxonomiques du CCZ (ouvrages taxonomiques et écologiques publiés) ; la liste de contrôle CCZ (résumé de tous les métazoaires benthiques nommés de toutes les sources de données publiées) et les estimateurs de la biodiversité CCZ (basés sur l'analyse de cette étude)

CCZ Connaissances taxonomiques		Liste de contrôle CCZ		Estimateurs de biodiversité CCZ	
Nouvelle espèce :	185	Phyla :	27	Espèce sans nom :	5 142
Nouveaux genres :	31	Des classes:	49	Nombre total d'espèces :a	5 578
Nouvelles familles :	3	Ordres:	163	Richesse en espèces Chao1 :	6 233 (+/82 SE)
Descriptions totales de la ZCC :	219	Des familles:	501	Richesse en espèces Chao2 :	7 620 (+/132 SE)
Articles de taxonomie/écologie :	168	Genres :	1 119	Estimateur ACE :	6 109 (+/45 SE)
Documents avec descriptions :	64	Espèces:	436	Estimateur Jackknife2 :	8 514 (+/438 SE)
N / A		Espèces inc. qualitatifs :b	654	N / A	

^aTotal des espèces de la ZCC : total combiné des espèces nommées et des espèces sans nom. La proportion globale de la diversité des espèces sans nom dans la ZCC est estimée à 92 % (5 142/5 578). Tailles d'échantillons pour les estimateurs de la biodiversité des espèces CCZ : Chao1 et ACE, N = 112 428 ind., S(obs) = 4 716 ; Chao 2 et 2nd order Jackknife, N = 1 668 échantillons, S(obs) = 4 779. Extrapolation max. N : Chao1 : 224 858 ind. ; Chao2 : 3 336 échantillons. Voir aussi [Tableau S1, Données S1–S5](#). b

La liste de contrôle CCZ contient 436 espèces nommées au total sans qualificatifs d'identification (c'est-à-dire, cf. aff.) et 654 espèces, y compris celles enregistrées avec des qualificatifs d'identification egcf de aff (c'est-à-dire, en nomenclature ouverte) ou identifiées uniquement à partir d'images.

Gastropoda) et les accords (classe Teleostei) dans WoRDS (Figure 4). Une autre différence notable au niveau de la classe est que les Holothuridea (nommées et non nommées) sont relativement plus spécifiques dans la CCZ que les autres classes clés d'échinodermes (Asteroidea, Ophiuroidea) par rapport à WoRDS. Bien que de nombreuses lacunes fauniques soient évidentes dans la liste de contrôle CCZ à travers les embranchements (par exemple, pas de Pycnogonida dans les arthropodes), ces groupes sont enregistrés à partir du CCZ dans la liste des espèces sans nom (données S2).

En examinant les groupements fauniques communs, 50% des espèces de la liste de contrôle sont la macrofaune (220), avec des proportions similaires pour la mégafaune, 28% (122), et la méiofaune, 22% (96). De même, la plupart des études évaluent principalement la macrofaune (46%), suivie de la mégafaune (30%) et de la méiofaune (22%). Les descriptions par classe de taille (familles, genres et espèces confondues) sont de 153 pour la macrofaune, 24 pour la mégafaune et 42 pour la méiofaune. Une caractéristique dominante de la CCZ est l'insolite combinaison de boue et de substrat dur/faune de nodules. Dans l'ensemble, on estime que 14 % des espèces nommées et 13 % des espèces sans nom dans la ZCC sont principalement des habitants des nodules (données S1 et S2). Plusieurs descriptions de mégafaune nodulaire (cnidaires et éponges) ont récemment été publiées^{37,39,40,46,47} ; mais seulement deux études quantitatives sur la faune des nodules métazoaires.^{48,49} La majorité des habitants des nodules de la macrofaune de la CCZ (principalement des bryozoaires et des éponges) ne sont pas décrits (Figure 2, Données S2), une rare exception étant une monographie récente sur les Bryozoaires décrivant 16 espèces, neuf genres et deux familles nouvelles pour la science.³⁰

Combien d'espèces pourraient vivre dans la ZCC ?

L'estimateur Chao1 (basé sur l'abondance) pour la richesse spécifique totale dans la ZCC est de 6233 (+/ 82 SE, N = 112 429 ind., S(obs) = 4 716) et Chao2 (basé sur l'échantillon), 7 620 (+/132 SE ; N = 1 668 échantillons, S(obs) = 4 779 ; Tableau 1). Les courbes de raréfaction et d'accumulation des espèces sont loin d'atteindre une asymptote (Figures 5 et S1). Les estimations des autres espèces vont de 6 109 (+/42 SE), ACE à 8 514 (+/438 SE), Jackknife2 (Tableau 1). Aux niveaux taxonomiques inférieurs, la courbe d'accumulation familiale se rapproche de l'asymptote, avec une richesse familiale totale estimée de 469 au total (+/18 SE, N = 70 597 ind., F(obs) = 406) pour Chao1 et 544 au total (+/24 SE ; N = 2 179 échantillons, F(obs) = 423) pour Chao2 (Figures 5 et S1). Ces estimations sont basées sur une

sous-ensemble de données où des informations sur l'abondance et le site sont disponibles. En comparaison, la liste de contrôle CCZ incorporant tous les enregistrements comprend 501 familles au total. Les estimations du nombre total de genres vont de 947 (+/26 SE) pour Chao1 à 1 034 (+/32 SE) pour Chao2, avec un aplatissement relativement plus important des courbes de raréfaction que pour les espèces mais encore loin de l'asymptote (Figures 5 et S2). Cela se compare aux 1 119 genres de la liste de contrôle (Tableau 1). Les courbes de complétude de l'échantillonnage montrent une complétude plus élevée pour les estimations au niveau de la famille que pour les espèces, et une complétude plus élevée pour les estimations Chao1 que Chao2 (Figure S3).

La proportion d'espèces non décrites dans l'ensemble de la ZCC est estimée à 92 % (5 142 espèces sans nom/5 578 espèces nommées et sans nom combinées ; Tableau 1). L'analyse du sous-ensemble de 18 publications fournit un chiffre moyen de 88% d'espèces non décrites (Tableau S1). Les proportions non décrites au sein des principaux groupes de macrofaune vont de 99,4 % pour les tanaïdes^{3,22} à 96,8 % pour les isopodes^{3,17} et 87 % pour les polychètes^{11,15,50–56} (Tableau S1).

Le chiffre de 92 % d'espèces CCZ non décrites est similaire à la proportion d'espèces marines (eucaryotes) mondiales connues actuellement dans WoRMS⁴⁵ par rapport à l'estimation mondiale de Mora et al.⁵⁷ à 89 % (241 129 décrites contre 2 200 000 estimées). Il est nettement supérieur aux fourchettes d'Appeltans et al.⁵⁸, de 59 % à 70 % (241 129 décrites contre 704 000 à 972 000 estimées).

Répartition de l'effort d'échantillonnage

L'effort d'échantillonnage, en tant que densité de sites d'échantillonnage uniques, montre une distribution très inégale à travers la région. Les échantillons sont concentrés dans les zones contractuelles du centre et de l'est de la ZCC, et de vastes régions avec très peu d'échantillons sont évidentes (Figure S4). Les APEI ont une très faible densité d'échantillonnage ou pas d'échantillons du tout. Les grandes régions, en particulier entre l'ouest et le centre de la ZCC, sont presque non échantillonnées (Figures 1 et S4). La densité d'échantillonnage est la plus élevée à certaines profondeurs (par exemple, 4 200 m, 5 000 m ; Figure S5). Ces densités sont en corrélation avec les profondeurs des zones contractuelles dans l'est et le centre de la ZCC (Figure S6). Lorsque des données d'abondance sont disponibles, 37 % des espèces sont des singletons, c'est-à-dire représentés par un seul spécimen dans tous les déploiements d'échantillonnage (1 586/4 409), ce qui indique un sous-échantillonnage important. Parmi ces singletons, 91 % se trouvent dans des zones minières/zones réservées/proximité (1 441), le reste (145) se trouve unique

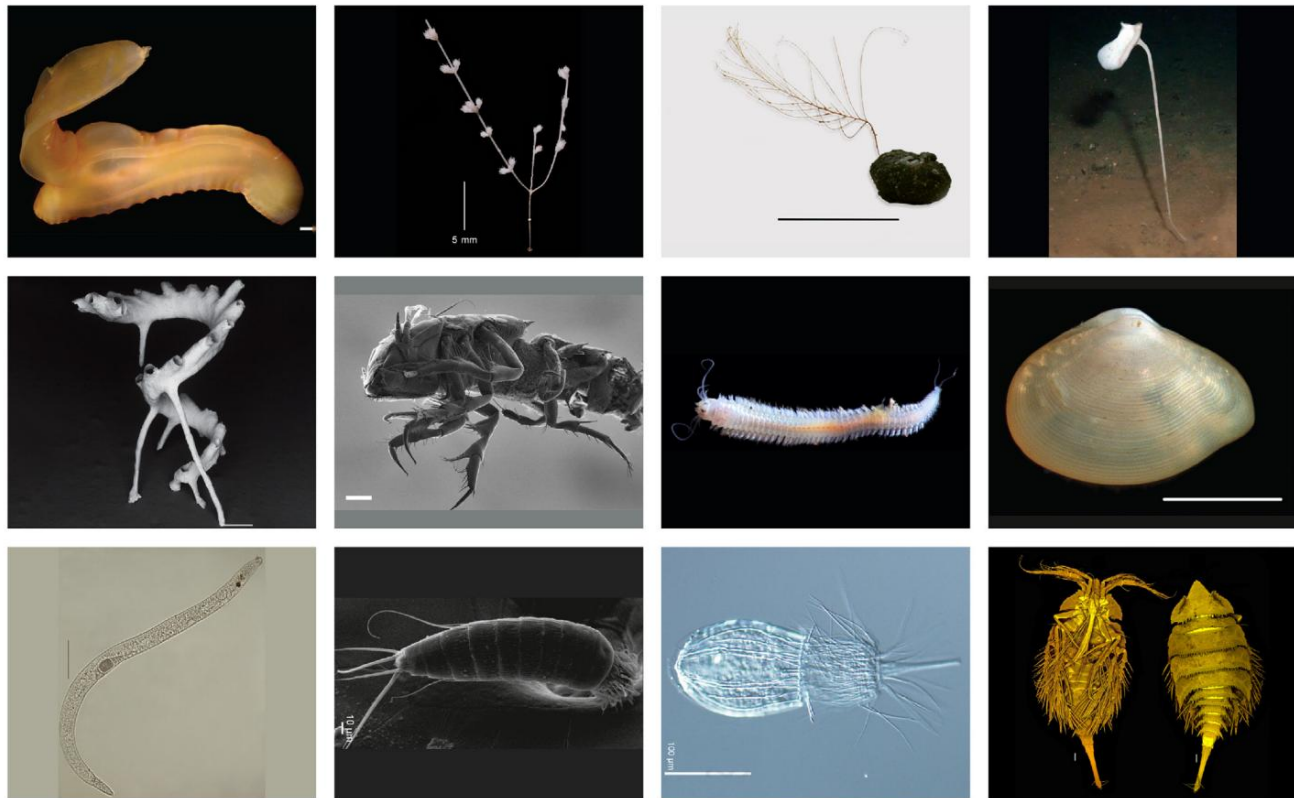


Figure 3. Faune de la ZCC (A–J)

Toutes les faunes sont des espèces décrites de la région et illustrant une gamme d'embranchements et de classes de taille, (A) le concombre de mer, *Psychropotes dyscrita* (Clark, 1920), 32 communément appelé le "écureuil gommeux" (barre d'échelle : 5 cm); (B) le corail primnoïde *Abyssoprímnoa gemina* Cairns, 201539 (barre d'échelle : 5 mm, notez que les droits sur cette image appartiennent à Springer Nature qui a accordé l'autorisation de réutilisation); (C) le corail antipathaire, *Abyssopathes anomala* Molodtsova & Opreško, 201731 (barre d'échelle : 2 cm); et (D) l'éponge hexactinellide, *Sympagella clippertonae* Herzog, Amon, Smith & Janussen, 2018.40 (barre d'échelle : 1 cm). Rangée 2, (E) le bryozoaire cyclostomatidé, *Pandaniopora helix* Grischenko, Gordon & Melnik, 201830 (échelle : 500 µm); (F) l'isopode, *Macrostylis metallicola* Riehl & De Smet, 20207 (barre d'échelle : 0,2 mm); (G) le polychète, *Neanthes goodayi* Drennan, Wiklund, Rabone, Georgieva, Dahlgren & Glover, 202127; et (H) le mollusque, *Ledella knudseni* JD Taylor & Wiklund, 201735 (barre d'échelle : 0,5 mm). Rangée 3, (I) le nématode, *Odetenema gesarae* Bezerra, Pape, Hauquier & Vanreusel, 202136 (échelle : 100 µm); (J) le kinorhynch, *Meristoderes taro* Sanchez, Pardos & Martínez Arbizu, 201933 (barre d'échelle : 10 mm); le loricifère, *Fafniriloricus polymetallicus* Fujimoto, 202034 (barre d'échelle : 100 µm), et le copépode, *Siphonis aureus* Mercado-Salas, Khodami & Martínez Arbizu, 201928 (barre d'échelle : 100 µm). Tous les auteurs ont autorisé la réutilisation des planches (voir [Remerciements](#)).

APEI (Données S3 et S4). La plupart des espèces sont enregistrées dans la ZCC orientale, suivies de près par la ZCC centrale, avec quelques-unes à l'ouest (Figure 6). La majorité de toutes les espèces sont enregistrées dans des zones contractuelles ou réservées, avec quelques-unes dans les APEI. Globalement, 95% des espèces nommées/non nommées n'ont pas été enregistrées dans les APEI.

DISCUSSION

Les estimations de la richesse en espèces sont susceptibles d'augmenter à mesure que les données s'améliorent. Cette synthèse de toute la biodiversité publiée du CCZ a permis les premières estimations de la richesse en espèces connues et inconnues dans la région. Ceci est important car il établit une base de référence pour l'état actuel des connaissances tout en plaçant le CCZ dans un contexte mondial.

Au niveau des espèces, il est clair que l'échantillonnage de la ZCC est très loin d'être complet. Les espèces s'accumulent rapidement avec l'augmentation des échantillons, avec des courbes de raréfaction et d'accumulation loin de l'asymptote (Figures 5 et S1). Les estimations au niveau de la famille peuvent être

plus robuste compte tenu de la probabilité plus faible de synonymes et d'identifications erronées que pour les espèces.) le dépasse. On s'attend à ce que la diversité au niveau de la famille soit plus élevée que ce qui est actuellement enregistré dans la liste de contrôle étant donné les preuves d'un sous-échantillonnage important et l'observation que les courbes n'ont pas atteint l'asymptote (figures 5, S1 et S2). Les estimations Chao2 (basées sur des échantillons) dépassant la liste de contrôle semblent plus robustes, ce qui peut en partie provenir du fait que Chao2 tient davantage compte des données manquantes dans les enquêtes. Cependant, peu d'enregistrements d'espèces dans l'ensemble de données représentent des analyses d'échantillons entiers (c'est-à-dire que seuls certains taxons sont identifiés), ce qui contribue probablement également à la sous-estimation de la diversité dans ces estimations.60,61

La duplication des données peut contribuer à sous-estimer la diversité, car les proportions relatives d'espèces rares, y compris les singletons, seront affectées.15,62–66 Une duplication importante des enregistrements est évidente dans la base de données ISA DeepData, estimée à au moins un quart du total. Bien que supprimé pour analyse finale, une duplication supplémentaire est suspectée mais ne peut pas être définitivement identifiée en raison de

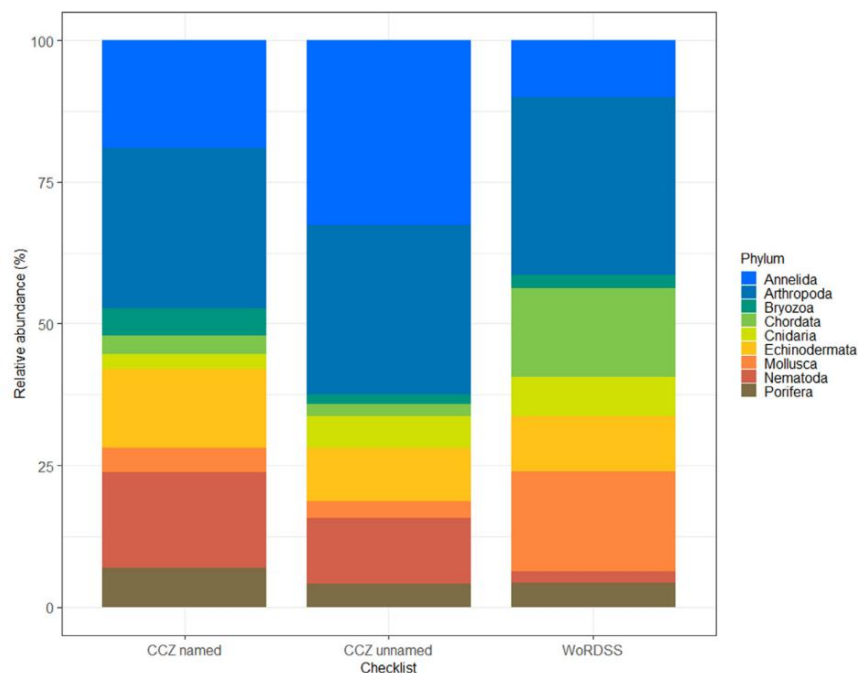


Figure 4. Composition au niveau des phylums de la CCZ et des listes de contrôle mondiales des métazoaires benthiques

Abondance relative des phylums dans la liste de contrôle CCZ — espèces nommées/connues (Données S1) ; la liste des espèces sans nom du CCZ (Données S2) ; et toutes les espèces mondiales de métazoaires d'eaux profondes enregistrées dans le WoRDS (World Register of Deep-Sea Species)⁴⁴ au 1er janvier 2023.

répandu en haute mer^{9,10,82,83} et précédemment enregistré dans le CCZ.^{11,12} La résolution de ces identifications nécessite des données génétiques provenant à la fois du spécimen du CCZ et de la localité type de l'espèce à laquelle il ressemble le plus. La diversité basée uniquement sur l'évaluation morphologique peut sous-estimer la biodiversité de 20 % à 25 %.^{82,84} Bien que la plupart des nouvelles espèces CCZ aient été décrites depuis l'avènement des méthodes de taxonomie ADN (figure 2A), 51 % sont décrites uniquement par morphologie. Ce chiffre monte à 86 % pour la méiofaune, reflétant en partie les défis du sous-échantillonnage moléculaire à partir de spécimens de petite taille.⁸⁵ Une spéciation cryptique inconnue peut être élevée dans cette fraction de taille

limites sous-jacentes de la base de données.⁶⁷ En incluant les doubles connus, les estimations d'espèces sont inférieures de plus de 1 000.

Peut-être le plus important pour ces estimations, certaines régions et certains habitats de la ZCC ont à peine été échantillonnés. Par exemple, il n'y a que six études publiées sur les monts et affleurements rocheux sous-marins, qui semblent abriter des communautés très différentes.^{68–73} La ZCC, avec d'abondants nodules et des cultures rocaillieuses, présente une grande hétérogénéité d'habitat^{16,74} par rapport aux plaines abyssales sédimentées^{75, 76} (bien qu'une étude récente suggère que les affleurements rocheux pourraient être plus fréquents qu'on ne le pense généralement⁷⁷). Cet habitat « mosaïque » inhabituel de nodules et de sédiments à l'échelle locale soutient une biodiversité benthique relativement plus élevée.^{16,74,78,79} L'absence contribuera à sous-estimer la diversité de la région.

Les estimations de la richesse spécifique sont sujettes à d'autres biais qui peuvent soit gonfler soit réduire les projections. Les synonymes d'espèces non nommées semblent rares à 4 %, mais des synonymes supplémentaires encore à identifier sont inévitables, ce qui gonflerait l'estimation de l'espèce. L'inflation des noms informels peut également s'accumuler au fil du temps à mesure que les désignations changent et que les noms prolifèrent. Les erreurs d'identification pourraient augmenter ou réduire les estimations de la diversité, mais contribuer de la même manière à l'incertitude globale. Une proportion inconnue des espèces nommées dans la liste de contrôle CCZ sera mal identifiée, en partie à cause du manque de guides de terrain régionaux. À l'inverse, certaines des espèces sans nom peuvent être des espèces connues qui n'ont pas encore été correctement identifiées. Le manque de guides de terrain peut également contribuer à l'inflation de l'aire de répartition des espèces

cosmopolites^{80,81}. bassins (33/145). Bien que la présence d'espèces benthiques étendues ait été confirmée,^{80,81} y compris dans la ZCC²⁶, les 23 % peuvent être des espèces cryptiques non décrites (ou des complexes d'espèces), en particulier

pour le CCZ³³, mais cela peut être assez spécifique au taxon.⁸⁶ Le chiffre de 92 % d'espèces non décrites est probablement une surestimation des espèces non décrites en raison de synonymes, mais une sous-estimation étant donné les niveaux connus d'espèces cryptiques¹¹ et le sous-échantillonnage dans la ZCC (Figure S4). Dans l'analyse de sous-ensemble des études taxonomiques, le risque d'erreur d'identification est considérablement réduit lorsque les groupes sont examinés par leurs spécialistes (tableau S1). Cela fournit une ligne de preuve supplémentaire pour soutenir que 90% des espèces CCZ ne sont pas décrites.

Où se situe la biodiversité de la ZCC dans un contexte mondial ?

La composition des espèces de la liste de contrôle CCZ diffère de WoRDS, même au niveau du phylum (Figure 4). Bien que certaines tendances (telles qu'une diversité relativement élevée d'holothuries) puissent être réelles, elles seront fortement influencées par les tendances taxonomiques, les fractions de taille évaluées, le biais d'échantillonnage et la disponibilité de spécialistes.

La majorité des espèces (nommées et non nommées) sont de la macrofaune, reflétant de nombreuses études sur cette classe de taille. La mégafoaune, comprenant les espèces les plus grandes et donc les moins abondantes⁸⁷, est rarement collectée, ce qui compromet l'identification au niveau de l'espèce. Outre les descriptions, il n'y a que deux études de listes de contrôle taxonomiques synthétiques avec des bons archivés qui couvrent plusieurs taxons de mégafoaune,^{88,89} et trois couvrant des taxons spécifiques.^{90–92} Cela reflète les défis de la collecte d'animaux plus gros, impliquant généralement des véhicules télécommandés (ROV). — qui coûtent cher et nécessitent des spécialistes pour fonctionner — ou les chaluts, qui sont intrinsèquement destructeurs d'animaux.⁹³ La méiofaune, souvent considérée comme la composante dominante des écosystèmes des grands fonds, du moins en termes de biomasse sinon de également susceptibles d'avoir une richesse considérable en espèces non documentées étant donné les défis d'échantillonnage importants. notoirement difficile à identifier au niveau de l'espèce.^{36,96}

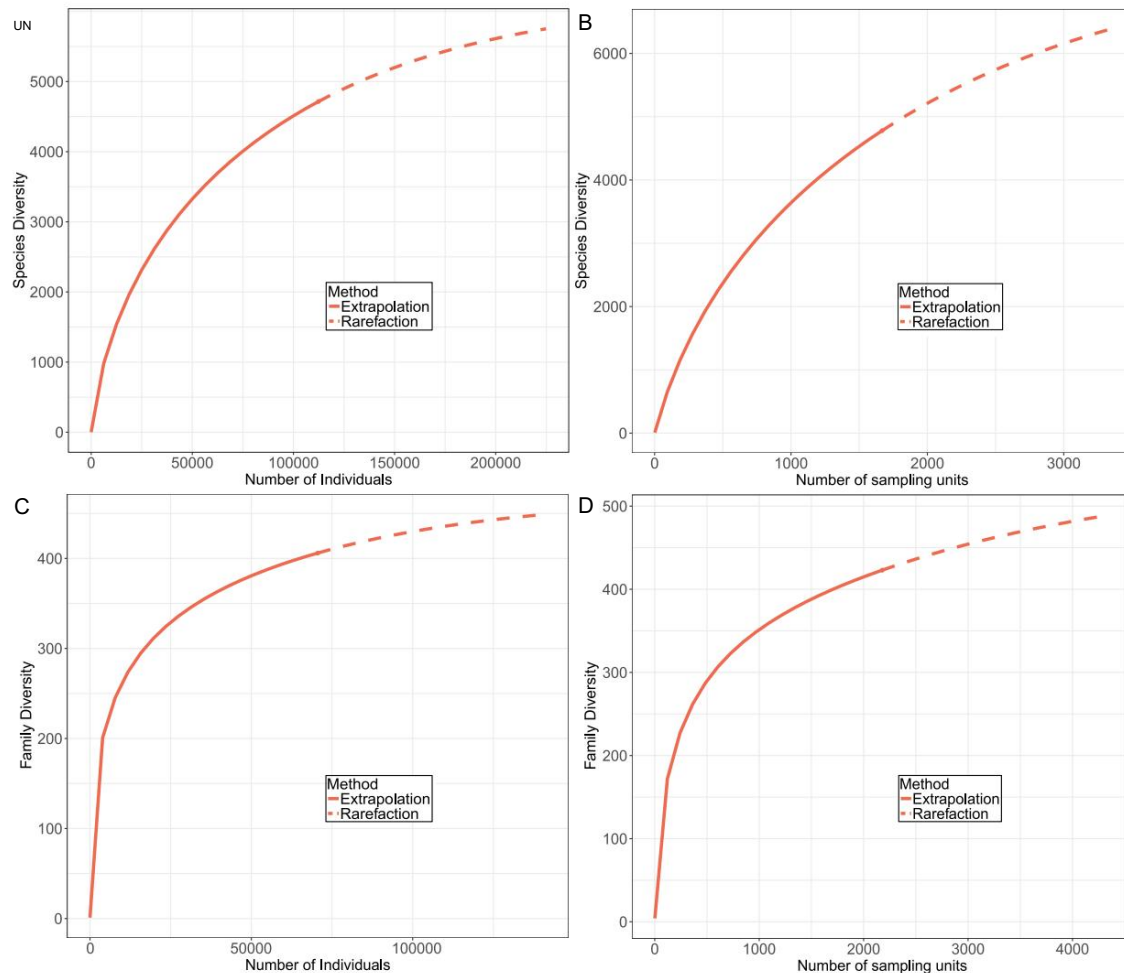


Figure 5. Diversité des espèces et des familles dans les estimateurs de diversité

de Clarion-Clipperton (A–D) (ligne pleine, rarefaction ; ligne pointillée, extrapolation) : (A) diversité des espèces Chao1 6 233 (+/82 SE) ; N = 112 428 ind., S(obs) = 4 716 ; taille maximale de l'échantillon d'extrapolation : 224 858 ind ; (B) Diversité des espèces Chao2 7 620 (+/132 SE) ; N = 1 668 échantillons ; S(obs) = 4 779, taille d'échantillon maximale d'extrapolation, 3 336 échantillons. Estimateurs de diversité familiale : (C) Chao1 diversité familiale 469 (+/18 SE) ; N = 70 597 ind., F(obs) = 406 ; maximum d'extrapolation. N : 141 194 ind. ; (D) Diversité de la famille Chao2 544 (+/24 SE) ; N = 2 179 échantillons ; F(obs) = 423 ; maximum d'extrapolation N : 4 358 échantillons.

Voir également le tableau 1, les figures S1 à S3 et les données S3 et S4.

Il existe peu d'estimateurs comparables de la biodiversité dans d'autres régions à grande échelle des grands fonds marins. Une étude des eaux profondes de l'océan Austral a signalé 674 espèces d'isopodes dont une forte proportion (87 %) étaient nouvelles pour la science. Les estimations de la richesse totale en espèces marines examinées par Appeltans et al.⁵⁸ vont de 300 000 99 à 10 millions, 100 cette dernière étant considérée comme une surestimation significative et la première une sous-estimation significative.^{97,101} Notre chiffre de 92 % est similaire à la proportion de espèces marines actuellement connues dans WoRMS (241,129)45 à Mora et al. estimation globale à 89 %. La liste de contrôle CCZ actuelle ne représente que 1 % des espèces d'eau profonde actuellement enregistrées dans WoRDSS (36 579).⁴⁴ En incluant les espèces sans nom, ce chiffre passerait à 15 %, ou les estimateurs d'espèces, à 17 %-24 %.

Il est clair que la ZCC représente une importante biodiversité non décrite. Avec 31 nouveaux genres et trois nouvelles familles, (et plusieurs nouveaux genres supplémentaires et au moins une nouvelle famille supplémentaire connue des

auteurs), la liste de contrôle illustre la nouveauté de la région à des niveaux taxonomiques profonds. La nouveauté évolutive a déjà été enregistrée dans la ZCC pour les échinodermes, 12 mais il convient de noter que cela s'étend à d'autres taxons. La diversité des stratégies d'histoire de vie commence à être enregistrée dans la ZCC¹⁰² comme ailleurs en haute mer, comme l'association avec des tiges d'éponges. sur les nodules, illustrant l'interconnectivité des modes de vie dans les nodules et les sédiments.^{27,104,105} Au-delà des habitants des nodules, de nombreuses formes d'alimentation en suspension dépendent des nodules. Des études d'écologie spatiale rapportent que 60 à 80 % de la mégafaune (largement dominée par les suspensivores dans la ZCC) poussent attachée aux nodules.^{78,79} Des questions pertinentes demeurent sur la vulnérabilité relative de la faune des nodules et des sédiments aux impacts miniers.¹⁰⁶ On sait remarquablement peu de choses sur les traits d'histoire de vie de ces espèces et répondre à ces questions est un immense défi dans une région où la plupart des espèces sont rares et où un tiers semble n'avoir été trouvé qu'une seule fois.

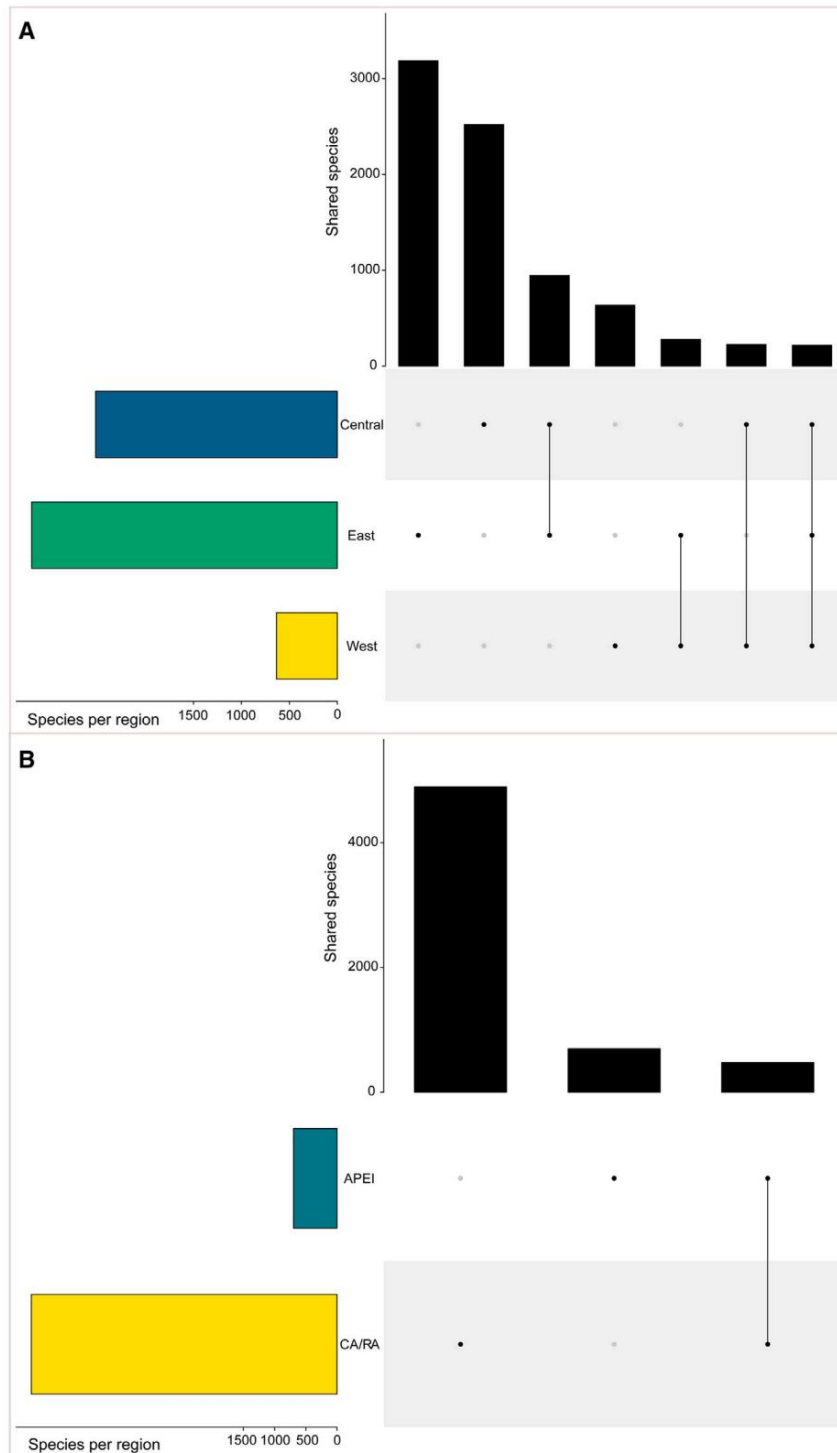


Figure 6. Parcelle UpSet de toutes les espèces CCZ (espèces nommées et non nommées combinées) à l'échelle régionale (A et B). Les barres

supérieures montrent le nombre total d'espèces partagées ou dépendantes, se croisant avec la région dans le panneau inférieur (espèces indépendantes par région corrélées à un "point" ou partagé entre les régions à un "tiret" reliant les régions). Les barres latérales montrent le nombre total d'espèces par région. (A) : toutes les espèces par région, (B) toutes les espèces des zones sous contrat et des zones réservées regroupées versus celles des APEI regroupées.

Voir également les données S3 et S4.

La taxonomie CCZ nécessitera une collaboration étendue entre les parties prenantes soutenues par les organismes de réglementation/gouvernements et un financement approprié et durable. Pour financer les descriptions dans tous les groupes taxonomiques. Comme les nouvelles espèces prendront des années à être formellement décrites, une approche robuste de la nomenclature ouverte à moyen terme est également importante pour garantir que les taxons au niveau de l'espèce peuvent être référencés et que les ensembles de données

sont comparables et liés aux données ouvertes et aux spécimens de bons.5,85,90,91 La liste de contrôle CCZ est une étape clé dans un processus itératif vers des guides de terrain pour la région, ce qui améliorera considérablement les identifications et réduira l'incertitude. Notre étude fournit les premières estimations régionales de la diversité des espèces pour toutes les classes de taille. Bien que l'incertitude soit élevée, ces estimations fournissent un point de départ à développer au fur et à mesure que des données et des approches supplémentaires deviennent disponibles. Le développement de méthodes statistiques pour estimer la richesse en espèces sera essentiel pour les futures évaluations de la diversité dans des environnements aussi peu échantillonnés. Évaluer en particulier le risque d'extinction des espèces. Souvent supposée être plus faible dans les environnements marins, cela apparaît en grande partie comme un artefact de connaissances taxonomiques inférieures par rapport aux écosystèmes terrestres.112

conclusion

La proportion d'espèces non décrites dans la ZCC a été signalée comme étant supérieure à 80 % au sein des taxons.11,17,22 Notre étude fournit le premier support quantitatif pour ce chiffre dans plusieurs groupes taxonomiques, avec deux estimateurs (88 % et 92 %), illustrant clairement l'obstacle taxonomique restant à une compréhension de la biodiversité de la ZCC. Aborder les "décennies perdues" de

pour protéger l'environnement de tout effet nocif. Bien que parfois assimilée à l'absence de perte de biodiversité, la définition du terme « dommage grave » (et celle de « seuils environnementaux inférieurs ») reste à clarifier24,113. risque, nécessite une analyse complète

taxonomie¹¹⁴, des études moléculaires approfondies¹¹⁵ et des méthodes quantitatives standardisées²⁰ permettant des analyses régionales.

Ceci est particulièrement important étant donné que la ZCC reste l'une des rares zones restantes de l'océan mondial avec une grande intégrité de la nature sauvage.¹¹⁶ Des données et une compréhension solides sont essentielles pour faire la lumière sur cette région unique et assurer sa protection future contre les impacts humains.

STAR+MÉTHODES

Des méthodes détaillées sont fournies dans la version en ligne de ce document et incluent les éléments suivants :

d TABLEAU DES RESSOURCES CLÉS

d DISPONIBILITÉ DES RESSOURCES

B Contact principal

B Disponibilité des matériaux

B Disponibilité des données et des codes

d DÉTAILS DE LA MÉTHODE

B Collecte, traitement et analyse exploratoire des données :

Bases de données

B Littérature publiée

B La liste de contrôle CCZ : espèces connues/nommées

B Espèces sans nom/liste informelle des espèces d **QUANTIFICATION**

ET ANALYSE STATISTIQUE

B Estimations de la diversité

B Évaluation de l'effort d'échantillonnage à l'échelle régionale

B Comparaison de la liste de contrôle CCZ avec les listes de contrôle mondiales

d RESSOURCES SUPPLÉMENTAIRES

INFORMATION SUPPLÉMENTAIRE

Des informations supplémentaires sont disponibles en ligne sur <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.04.052>.

REMERCIEMENTS

Le financement complet de cette étude a été fourni par The Pew Charitable Trusts (Contract ID 34394). Ce travail a été possible grâce à la collaboration de The Pew Charitable Trusts, du Natural History Museum London et de l'International Seabed Authority, le premier partenariat formel de ces organisations. Nous sommes très reconnaissants à Andrew Friedman, Chris Pickens et Peter Edwards de The Pew Charitable Trusts pour leur soutien et leur assistance tout au long du projet.

Nous tenons également à remercier Luciana Genio, Sheldon Carter, Tami Lewis et Ansel Cadien du Secrétariat de l'ISA pour leur coopération et leur assistance.

Nous sommes très reconnaissants aux personnes suivantes : Dave Pawson, Paulo Bonifacio, Saskia Brix, Diva Amon, Travis Washburn, Stefanie Kaiser, Magdalena Błazewicz, Jeff Drazen, Ellen Pape, Daphne Cuvelier, Lenaick Menot, Daisuke Shimada, Magdalini Christodoulou, Tim O'Hara, Ann Vanreusel, Elena Mar khaseva, Freijia Hauquier, Ok Hwan Yu, Aleksandra Bitner, Bart De Smet et Craig Smith pour avoir fourni des données/informations contextuelles supplémentaires à leurs travaux publiés ; Steve Cairns, Tina Molodtsova, Lifan Bai, Sascha Herzog, Regan Drennan, Ta'nia Campinas Bezerra, Torben Riehl, Andrei Grishenko, Nancy Mercado-Salas, Shinta Fujimoto et Nuria Sanchez Santos pour les informations contextuelles et la permission de réutiliser les plaques dans [figure 3](#); Geoff Box shall, NHM London, Pedro Martinez, Senckenberg, Hambourg, Ta'nia Campinas Bezerra, Université de Gand, et Simone Branda'o et Stefanie Dekeyzer de WoRMS pour des informations supplémentaires sur les traits des espèces dans la liste de contrôle CCZ ; Bart Vanhoorne de WoRMS pour avoir fourni un miroir de la base de données WoRDSS ; Leen Vandepitte et Bart pour avoir fourni une page Web de WoRDSS pour la liste de contrôle du CCZ et avoir contribué à la structure de la page Web ; le personnel de la bibliothèque NHM pour son aide avec les prêts entre bibliothèques pour la revue de la littérature, en particulier Jon Earle et Rosie Jones ; Steve Persall et Chris Williams de UK Seabed Resources Ltd. pour

des informations sur les procédures de soumission des données ISA ; et Pieter Provoost et Ward Appeltans, Secrétariat de l'OBIS, pour leur aide et leurs informations générales sur la base de données OBIS. Les auteurs sont très reconnaissants aux quatre relecteurs anonymes pour leurs précieux commentaires, qui ont énormément amélioré la qualité du manuscrit. MR et AGG reconnaissent le soutien financier actuel du projet SMARTEX (Seabed Mining And Resilience To Experimental impact) du UK Natural Environment Research Council (NERC) (Grant Reference NE/T003537/1) et du Department for Environment, Food & Rural du Royaume-Uni. (DEFRA) Programme du Centre mondial sur la biodiversité pour le climat GCBC.

AGG, DOBJ, HW, ES-L., GB-C., TGD et TH reçoivent un financement pour un autre projet de The Metals Company Inc. AGG et TGD reçoivent un financement pour un autre projet de UK Seabed Resources Ltd.

CONTRIBUTIONS D'AUTEUR

MR et AGG ont conceptualisé l'étude. JHW, TH, AME, DOBJ et ES-L. fourni une contribution supplémentaire à l'approche générale. MR a collecté et organisé des données, mené des enquêtes et des analyses, créé des chiffres et rédigé la première ébauche. JHW a apporté une contribution supplémentaire aux chiffres et à l'archivage des données/codes. TH, TGD, HW et AGG ont entrepris l'AQ/CQ sur la liste de contrôle CCZ. Tous les auteurs ont édité et révisé des brouillons de manuscrits et approuvé le manuscrit final.

DÉCLARATION D'INTÉRÊTS

Les auteurs ne déclarent aucun intérêt concurrent.

INCLUSION ET DIVERSITÉ

Nous soutenons une conduite de recherche inclusive, diversifiée et équitable.

Reçu : 11 novembre 2022

Révisé : 22 février 2023

Accepté : 21 avril 2023

Publié : 25 mai 2023

LES RÉFÉRENCES

- Hessler, RR et Sanders, HL (1967). Diversité faunique en haute mer. *Deep-Sea Res. Océanogr. Résumé* 14, 65–78.
- Jones, DOB, Kaiser, S., Sweetman, AK, Smith, CR, Menot, L., Vink, A., Trueblood, D., Greinert, J., Billett, DSM, Arbizu, PM, et al. (2017). Réponses biologiques aux perturbations provenant de l'exploitation minière simulée de nodules polymétalliques en eaux profondes. *PLoS One* 12, 0171750. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171750>.
- Wilson, GDF (2017). Abondance de la macrofaune, diversité des espèces et renouvellement sur trois sites de la zone de fracture Clipperton-Clarion. *Mar. Biodivers.* 47, 323–347. <https://doi.org/10.1007/s12526-016-0609-8>.
- Horton, T., Marsh, L., Bett, BJ, Gates, AR, Jones, DOB, Benoist, NMA, Pfeifer, S., Simon-Lledo', E., Durden, JM, Vandepitte, L., et Appeltans, W. (2021). Recommandations pour la normalisation de la nomenclature taxonomique ouverte pour les identifications basées sur l'image. *Devant. Mars Sci.* 8, <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.620702>.
- Sigovini, M., Keppel, E. et Tagliapietra, D. (2016). Nomenclature ouverte à l'ère de la biodiversité. *Méthodes Écol. Évol.* 7, 1217–1225. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12594>.
- Kaiser, S., Brix, S., Kihara, TC, Janssen, A. et Jennings, RM (2018). La délimitation intégrative des espèces dans le genre d'eau profonde Thaumastoma Hessler, 1970 (Isopoda, Asellota, Nannoniscidae) révèle un nouveau genre et une nouvelle espèce des abysses de l'Atlantique et du Pacifique central. *Deep Sea Res.* 2 Haut. Étalon. *Océanogr.* 148, 151–179. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.05.006>.
- Riehl, T., et De Smet, B. (2020). Macrostylis metallicola sp. nov.—un isopode avec une variabilité génétique géographiquement regroupée provenant d'une zone de nodules polymétalliques dans la zone de fracture de Clarion-Clipperton. *PeerJ* 8, 8621. <https://doi.org/10.7717/peerj.8621>.

8. Brix, S., Bober, S., Tschesche, C., Kihara, TC, Driskell, A. et Jennings, RM (2018). Délimitation moléculaire des espèces et ses implications pour les descriptions d'espèces en utilisant les isopodes desmosomatides et nannoniscidés de la zone de fracture VEMA comme exemples de taxons. *Deep Sea Res. 2 Haut. Étalon. Océanogr.* 148, 180–207. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2018.02.004>.
9. Knowlton, N. (1993). Espèces sœurs dans la mer. *Annu. Rév. Ecol. Syst.* 24, 189–216. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001201>.
10. Brandt, A., Griffiths, H., Gutt, J., Linse, K., Schiaparelli, S., Ballerini, T., Danis, B. et Pfannkuche, O. (2014). Défis des évaluations de la biodiversité en haute mer dans l'océan Austral. *Adv. Polaire Sci.* 25, 204–212. <https://doi.org/10.13679/j.advps.2014.3.00204>.
11. Bonifacio, P., et Menot, L. (2019). De nouveaux genres et espèces du Pacifique équatorial fournissent des informations phylogénétiques sur les polynoides des grands fonds (Annelida). *Zool. J. Linn. Soc. Zool. J. Linn. Soc.* 185, 555–635. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zly063>.
12. Christodoulou, M., O'Hara, TD, Hugall, AF et Arbizu, PM (2019). Biodiversité des ophiuroïdes sombres dans un futur champ minier abyssal. *Courant. Biol.* 29, 3909–3912.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.09.012>.
13. Glover, A., Dahlgren, T., Wiklund, H., Mohrbeck, I. et Smith, C. (2015). Une méthodologie de taxonomie ADN de bout en bout pour l'étude de la biodiversité benthique dans la zone Clarion-Clipperton, abysse central du Pacifique. *J. Mar. Sci. Ing.* 4, 2. <https://doi.org/10.3390/jmse4010002>.
14. Mincks, S. et Smith, CR (2006). Examen critique des données biologiques benthiques de la zone Clarion-Clipperton (CCZ) et des zones adjacentes Projet : Développement de paramètres biologiques benthiques pour entrée dans le modèle géologique (phase 2 du modèle géologique). Rapport AIS.
15. Bonifacio, P., Martínez Arbizu, P., et Menot, L. (2020). Modèles de diversité alpha et bêta des assemblages de polychètes dans la province nodulaire de la zone de fracture de Clarion-Clipperton orientale (Pacifique équatorial). *Biogéosciences* 17, 865–886. <https://doi.org/10.5194/bg-17-865-2020>.
16. Simon-Lledo, E., Pomee, C., Ahokava, A., Drazen, JC, Leitner, AB, Flynn, A., Parianos, J. et Jones, DO (2020). Variations multi-échelles de la mégafaune d'invertébrés et de poissons dans la zone Mid-East de Clarion Clipperton. Programme. *Océanogr.* 187, 102405. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102405>.
17. Brix, S., Osborn, KJ, Kaiser, S., Truskey, SB, Schnurr, SM, Brenke, N., Malyutina, M. et Martínez Arbizu, P. (2020). La stratégie de vie adulte affecte les schémas de distribution des isopodes abyssaux - implications pour la conservation dans les zones de nodules du Pacifique. *Biogéosciences* 17, 6163–6184. <https://doi.org/10.5194/bg-17-6163-2020>.
18. Drazen, JC, Leitner, AB, Jones, DO et Simon-Lledo, E. (2021). Variation régionale des communautés de poissons démersaux et charognards dans la zone Clarion Clipperton et l'océan Pacifique. *Devant. Mars Sci.* 8, 1110. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.630616.full>.
19. Leizorowicz, F., Gooday, AJ, Barrenechea Angeles, I., Cordier, T., Morard, R., Apotheloz-Perret-Gentil, L., Lins, L., Menot, L., Brandt, A., Levin, LA, et al. (2021). Biodiversité eucaryote et modèles spatiaux dans la zone de Clarion-Clipperton et d'autres régions abyssales : aperçus du métabarcodage de l'ADN et de l'ARN des sédiments. *Devant. Mars Sci.* 8, 671033. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.671033>.
20. Smith, CR, Clark, MR, Goetze, E., Glover, AG et Howell, KL (2021). Éditorial : Biodiversité, connectivité et fonction de l'écosystème dans la zone de Clarion-Clipperton : une synthèse régionale pour une zone ciblée pour l'extraction de nodules. *Devant. Mars Sci.* 8, 797516. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.797516>.
21. Wedding, LM, Friedlander, AM, Kittinger, JN, Watling, L., Gaines, SD, Bennett, M., Hardy, SM et Smith, CR (2013). Des principes à la pratique : une approche spatiale de la planification systématique de la conservation en haute mer. *Proc. Biol. Sci.* 280, 20131684. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1684>.
22. Błazewicz, P., zwiak, P., Menot, L. et Pabis, K. (2019). Grande richesse en espèces et composition unique des communautés de tanaïdacés associées à cinq zones dans les champs de nodules polymétalliques du Pacifique. Programme. *Océanogr.* 176, 102141. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102141>.
23. Hauquier, F., Macheriotou, L., Bezerra, TN, Eggho, G., Martínez Arbizu, P. et Vanreusel, A. (2019). Répartition des nématodes marins libres dans la zone Clarion-Clipperton : implications pour les futurs scénarios d'exploitation minière en eaux profondes. *Biogéosciences* 16, 3475–3489. <https://doi.org/10.5194/bg16-3475-2019>.
24. Amon, DJ, Gollner, S., Morato, T., Smith, CR, Chen, C., Christiansen, S., Currie, B., Drazen, JC, Fukushima, T., Gianni, M., et Al. (2022). Évaluation des lacunes scientifiques liées à la gestion environnementale efficace de l'exploitation minière des fonds marins. *Mar. Policy* 138, 105006. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2022.105006>.
25. Durden, JM, Murphy, K., Jaeckel, A., Van Dover, CL, Christiansen, S., Gjerde, K., Ortega, A. et Jones, DO (2017). Un cadre procédural pour une gestion environnementale robuste des projets miniers en eaux profondes à l'aide d'un modèle conceptuel. *Politique de mars* 84, 193–201. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2017.07.002>.
26. Janssen, A., Kaiser, S., Meissener, K., Brenke, N., Menot, L. et Martínez Arbizu, P. (2015). Une approche taxonomique inverse pour évaluer les schémas de distribution de la macrofaune dans les champs de nodules polymétalliques abyssaux du Pacifique. *PLoS One* 10, 0117790. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117790>.
27. Drennan, R., Wiklund, H., Rabone, M., Georgieva, MN, Dahlgren, TG et Glover, AG (2021). *Neanthes goodayi* sp. nov. (Annelida, Nereididae), une remarquable nouvelle espèce d'annélide vivant à l'intérieur des nodules polymétalliques des grands fonds. *EUR. J. Taxon.* 760, 160–185. <https://doi.org/10.5852/ejt.2021.760.1447>.
28. Mercado-Salas, NF, Khodami, S. et Martínez Arbizu, P. (2019). Evolution convergente de la morphologie des pièces buccales entre Siphonostomatoida et un nouveau genre d'Aegisthidae d'eaux profondes Giesbrecht, 1893 (Copepoda : Harpacticoida). *Mar. Biodivers.* 49, 1635–1655. <https://doi.org/10.1007/s12526-018-0932-3>.
29. Bitner, MA, Melnik, vice-président, et Zezina, ON (2013). Nouveaux brachiopodes pédomorphes de la zone abyssale du nord-est de l'océan Pacifique. *Zootaxa* 3613, 281–288. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3613.3.6>.
30. Grischenko, AV, Gordon, DP et Melnik, VP (2018). Bryozoa (Cyclostomata et Ctenostomata) provenant de nodules polymétalliques dans la zone d'exploration russe, zone de fracture de Clarion-Clipperton, nouveauté des taxons de l'océan Pacifique oriental et implications de l'exploitation minière. *Zootaxons* 4484, 1–91. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4484.1.1>.
31. Molodtsova, TN, et Opresko, DM (2017). Coraux noirs (Anthozoa : Antipatharia) de la zone de fracture de Clarion-Clipperton. *Mar. Biodivers.* 47, 349–365. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0659-6>.
32. Gebruk, AV, Kremenetskaia, A., et Rouse, GW (2020). Un groupe d'espèces "Psychropotes longicauda" (Psychropotidae, Elaspodida, Holothuroidea) de la zone de la fosse Kourile-Kamchatka (Pacifique Nord-Ouest). Programme. *Océanogr.* 180, 102222. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102222>.
33. Sanchez, N., Pardos, F. et Martínez Arbizu, P. (2019). Diversité Kinorhyncha en haute mer des champs de nodules polymétalliques dans la zone de fracture de Clarion Clipperton (CCZ). *Zool. Anz.* 282, 88–105. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2019.05.007>.
34. Fujimoto, S., et Murakami, C. (2020). Un nouveau genre et une nouvelle espèce de Nanaloricidae (Loricifera : Nanaloricida) de la zone de fracture de Clarion-Clipperton. *Zool. Anz.* 289, 177–188.
35. Wiklund, H., Taylor, JD, Dahlgren, TG, Todt, C., Ikebe, C., Rabone, M. et Glover, AG (2017). Faune abyssale de la zone d'exploration des nodules polymétalliques UK-1, Zone Clarion-Clipperton, Pacifique central : Mollusques. *ZooKeys* 707, 1–46. <https://doi.org/10.3897/zookeys.707.13042>.
36. Bezerra, TN, Pape, E., Hauquier, F., et Vanreusel, A. (2021). Description et distribution d'Erebussau nom. nov. pro Erebussau, 1993 nca Erebussau Latreille, 1810 avec description d'une nouvelle espèce, et d'Odetenema gesarae gen. nov., sp. nov. (Nematoda : Desmoscolecidae) des sédiments abyssaux nodulaires du Pacifique. *Zootaxons* 4903. <https://doi.org/10.11646/zootaxons.4903.4.4>.

37. Wang, C., Zhang, Y., Lu, B. et Wang, D. (2018). Nouvelle éponge Hexactinellida Chaunoptelella megapora sp. nov. (Lyssacinosida : Leucosacidae) de la zone de fracture de Clarion-Clipperton, océan Pacifique oriental. Zootaxons 4375, 136–142. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4375.1.8>.
38. Bai, L., Wang, X., Zhou, Y., Lin, S., Meng, F. et Fontoura, P. (2020). Moebjergartus clarionclippertonensis, un nouveau tardigrade abyssal (Arthrotardigrada, Halechiniscidae, Euclavartinae) de la zone de fracture de Clarion Clipperton, Pacifique Nord-Est. Zootaxons 4755, 561–575. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.4755.3.8>.
39. Cairns, SD (2016). Nouveaux Primnoidae abyssaux (Anthozoa : Octocorallia) de la zone de fracture de Clarion-Clipperton, Pacifique nord-est équatorial. Mar. Biodivers. 46, 141–150. <https://doi.org/10.1007/s12526-015-0340-x>.
40. Herzog, S., Amon, DJ, Smith, CR et Janussen, D. (2018). Deux nouvelles espèces de Sympagella (Porifera : Hexactinellida : Rossellidae) récoltées dans la zone Clarion-Clipperton, Pacifique Est. Zootaxons 4466, 152–163. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4466.1.12>.
41. Pawson, DL (1983). Psychronaetes hansenii, un nouveau genre et une nouvelle espèce d'holothuries élapodes du Pacifique centre-est (Echinodermata : Holothuroidea). Proc. Biol. Soc. Wash. 96, 154–159.
42. Ridley, SO, et Dendy, A. (1887). Rapport sur les Monaxonida recueillis par le HMS 'Challenger' durant les années 1873-76. Rapport sur les résultats scientifiques du voyage du HMS Challenger au cours des années 1873–76. Zoologie 20, 1–275.
43. Roux, M., et Pawson, DL (1999). Deux nouvelles espèces de crinoïdes hyocrinides (Echinodermata) de l'océan Pacifique, avec des commentaires sur les gradients présumés de géants-nains liés aux monts sous-marins et aux plaines abyssales. Pac. Sci. 53, 289–298.
44. Glover, AG, Higgs, N. et Horton, T. (2023). Registre mondial des espèces d'eau profonde (WoRDSS). Consulté à : <https://doi.org/10.14284/352>. <https://www.marinespecies.org/deepsea>.
45. Comité de rédaction de WoRMS (2023). Registre mondial des espèces marines (VLI2). <https://doi.org/10.14284/170>. <https://www.marinespecies.org>.
46. Kersken, D., Janussen, D. et Martínez Arbizu, P. (2018). Éponges siliceuses d'eau profonde (Hexactinellida) provenant de champs de nodules polymétalliques dans la zone de fracture de Clarion-Clipperton (CCFZ), nord-est du Pacifique : Partie I - Amphidiscopora. Mar. Biodivers. 48, 545–573. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0727-y>.
47. Kersken, D., Janussen, D. et Arbizu, PM (2019). Éponges siliceuses d'eau profonde (Hexactinellida) provenant de champs de nodules polymétalliques dans la zone de fracture de Clarion Clipperton (CCFZ), Pacifique nord-est : partie II : Hexasterophora. Mar. Biodivers. 49, 947–987. <https://doi.org/10.1007/s12526-018-0880-y>.
48. Veillette, J., Sarrazin, J., Gooday, AJ, Galaron, J., Caprais, JC, Vangriesheim, A., E' toubleau, J., Christian, JR et Kim Juniper, S. (2007). Faune de nodules de ferromanganèse dans l'océan Pacifique nord tropical : richesse spécifique, couverture faunique et répartition spatiale. Deep Sea Res. 1 Océanogr. Rés. Bouillie. 54, 1912–1935. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2007.06.011>.
49. Mullineaux, LS (1987). Organismes vivant sur des nodules et des croûtes de manganèse : répartition et abondance sur trois sites du Pacifique Nord. Deep Sea Res. 34, 165–184. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(87\)90080-X](https://doi.org/10.1016/0198-0149(87)90080-X).
50. Bonifa'cio, P., Neal, L., et Menot, L. (2021). Diversité des cochenilles profondes (Polynoidae) dans la zone de fracture de Clarion-Clipperton. Devant. Mar. Sci. 8, 656899. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.656899>.
51. Neal, L., Wiklund, H., Rabone, M., Dahlgren, TG et Glover, AG (2022). Faune abyssale des zones d'exploration de nodules polymétalliques, zone orientale de Clarion-Clipperton, océan Pacifique central : Annelida : Spionidae et Poecilochaetidae. Mar. Biodivers. 52, 51–48. <https://doi.org/10.1007/s12526-022-01277-1>.
52. Neal, L., Wiklund, H., Gunton, LM, Rabone, M., Bribiesca-Contreras, G., Dahlgren, TG et Glover, AG (2022). Faune abyssale des zones d'exploration de nodules polymétalliques, zone est de Clarion-Clipperton, centre Océan Pacifique : Annelida : Amphinomidae et Euphosinidae. ZooKeys 1137, 33–74. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1137.86150>.
53. Glover, AG, Smith, CR, Paterson, GLJ, Wilson, GDF, Hawkins, L. et Sheader, M. (2002). Diversité des espèces de polychètes dans les abysses du Pacifique central : schémas locaux et régionaux et relations avec la productivité. Mar. Écol. Programme. Ser. 240, 157–170.
54. Guggolz, T., Meißner, K., Schwentner, M., Dahlgren, TG, Wiklund, H., Bonifa'cio, P. et Brandt, A. (2020). Grande diversité et répartition panocéanique des polychètes d'eau profonde : Prionospio et Aurospio (Annelida : Spionidae) dans l'Atlantique et le Pacifique. Org. Plongeurs. Évol. 1–17. <https://doi.org/10.1007/s13127-020-00430-7>.
55. Wiklund, H., Neal, L., Glover, AG, Drennan, R., Rabone, M. et Dahlgren, TG (2019). Faune abyssale des zones d'exploration de nodules polymétalliques, zone orientale de Clarion-Clipperton, océan Pacifique central : Annelida : Capitellidae, Opheliidae, Scalibregmatidae et Traviidae. ZooKeys 883, 1–82. <https://doi.org/10.3897/zookeys.883.36193>.
56. Smith, CR, Paterson, G., Lamshead, J., Glover, A., Rogers, A., Gooday, A., Kitazato, H., Sibuet, M., Galaron, J. et Menot, L. (2008). Biodiversité, aire de répartition des espèces et flux de gènes dans la province nodulaire abyssale du Pacifique : prévoir et gérer les impacts de l'exploitation minière des grands fonds marins. Rapport AIS.
57. Mora, C., Tittensor, DP, Adl, S., Simpson, AGB et Worm, B. (2011). Combien d'espèces existe-t-il sur Terre et dans l'océan ? PLoS Biol. 9, 1001127. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001127>.
58. Appeltans, W., Ah Yong, ST, Anderson, G., Angel, MV, Artois, T., Bailly, N., Bamber, R., Barber, A., Bartsch, I., Berta, A., et coll. (2012). L'ampleur de la diversité mondiale des espèces marines. Courant. Biol. 22, 2189–2202. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.09.036>.
59. Costello, MJ, Bouchet, P., Boxshall, G., Fauchald, K., Gordon, D., Hoeksema, BW, Poore, GCB, van Soest, RWM, Stohr, S., Walter, TC, et coll. (2013). Coordination et normalisation mondiales de la biodiversité marine par le biais du Registre mondial des espèces marines (WoRMS) et des bases de données connexes. PLoS One 8, 51629. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051629>.
60. Gotelli, NJ, et Colwell, RK (2001). Quantifier la biodiversité : procédés et écueils de la mesure et de la comparaison de la richesse spécifique. Écol. Lett. 4, 379–391.
61. Longino, JT, Coddington, J. et Colwell, RK (2002). La fourmifaune d'une forêt tropicale humide : estimer la richesse spécifique de trois manières différentes. Écologie 83, 689–702.
62. Coddington, JA, Agnarsson, I., Miller, JA, Kuntner, M. et Hormiga, G. (2009). Biais de sous-échantillonnage : l'hypothèse nulle pour les espèces uniques dans les enquêtes sur les arthropodes tropicaux. J. Anim. Écol. 78, 573–584. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01525.x>.
63. Colwell, RK, Chao, A., Gotelli, NJ, Lin, SY, Mao, CX, Chazdon, RL et Longino, JT (2012). Modèles et estimateurs liant rarefaction individuelle et par échantillon, extrapolation et comparaison d'assemblages. J. Plant Ecol. 5, 3–21. <https://doi.org/10.1093/jpe/trr044>.
64. O'Hara, RB (2005). Estimateurs de richesse spécifique : combien d'espèces peuvent danser sur la tête d'une épingle ? J. Anim. Écol. 74, 375–386. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00940.x>.
65. Ugland, KI et Gray, JS (2004). Estimation de la richesse spécifique : analyse des méthodes développées par Chao et Karakassis. Mar. Écol. Programme. Ser. 284, 1–8. <https://doi.org/10.3354/meps284001>.
66. Chao, A., et Chiu, CH (2016). Estimation non paramétrique et comparaison de la richesse spécifique. Els, 1–11. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0026329>.
67. Rabone, M., Horton, T., Jones, DOB, Simon-Llledo, E., et Glover, AG (2023). Un examen de la base de données DeepData de l'Autorité internationale des fonds marins d'un point de vue biologique : défis et opportunités dans la Décennie des océans des Nations Unies. Base de données 2023, bad013. <https://doi.org/10.1093/database/baad013>.
68. Cuvelier, D., Ribeiro, PA, Ramalho, SP, Kersken, D., Martínez Arbizu, P. et Colaco, A. (2020). Les monts sous-marins sont-ils des zones refuges pour la faune

- champs de nodules polymétalliques ? *Biogéosciences* 17, 2657–2680. <https://doi.org/10.5194/bg-17-2657-2020>.
69. Jones, DO, Simon-Lledo, E., Amon, DJ, Bett, BJ, Caule, C., Clement, L., Connelly, DP, Dahlgren, TG, Durden, JM, Drazen, JC, et al. (2021). Environnement, écologie et efficacité potentielle d'une zone protégée de l'exploitation minière en haute mer (zone Clarion Clipperton, Pacifique abyssal). *Programme. Océanogr.* 197, 102653. <https://doi.org/10.1016/j.pcean.2021.102653>.
 70. Leitner, AB, Drazen, JC et Smith, CR (2021). Test de l'hypothèse du refuge du mont sous-marin pour les prédateurs et les charognards dans la zone ouest de Clarion Clipperton. *Devant. Mars Sci.* 8, 1146. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.636305>.
 71. Durden, JM, Putts, M., Bingo, S., Leitner, AB, Drazen, JC, Gooday, AJ, Jones, DOB, Sweetman, AK, Washburn, TW et Smith, CR (2021). Écologie de la mégafaune de la zone ouest de Clarion Clipperton. *Devant. Mars Sci.* 8, 722. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.671062>.
 72. Bribiesca-Contreras, G., Dahlgren, TG, Horton, T., Drazen, JC, Drennan, R., Jones, DO, Leitner, AB, McQuaid, KA, Smith, CR, Taboada, S., et al. (2021). Biogéographie et connectivité entre les types d'habitats et les échelles géographiques chez les amphipodes charognards abyssaux du Pacifique. *Devant. Mars Sci.* 8, 705237. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.705237>.
 73. Meji'a-Saenz, A., Simon-Lledo, E., Partridge, LS, Xavier, JR et Jones, DOB (2023). Les affleurements rocheux améliorent la biodiversité benthique abyssale. *Deep Sea Research Part I: Documents de recherche océanographique*, 195, p.103999. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2023.103999>.
 74. Simon-Lledo, E., Bett, BJ, Huvenne, VAI, Schoening, T., Benoist, NMA, Jeffreys, RM, Durden, JM et Jones, DOB (2019). Variation mégafaunique dans le paysage abyssal de la zone Clarion Clipperton. *Programme. Océanogr.* 170, 119–133. <https://doi.org/10.1016/j.pcean.2018.11.003>.
 75. Durden, JM, Bett, BJ, Jones, DO, Huvenne, VA et Ruhl, HA (2015). Collines abyssales - source cachée d'hétérogénéité accrue de l'habitat, de la biomasse de la mégafaune benthique et de la diversité en haute mer. *Programme. Océanogr.* 137, 209-218. <https://doi.org/10.1016/j.pcean.2015.06.006>.
 76. Ruhl, HA (2008). Changement communautaire dans l'habitat à ressources variables du Pacifique nord-est abyssal. *Écologie* 89, 991–1000. <https://doi.org/10.1890/06-2025.1>.
 77. Riehl, T., Wo' Ifl, AC, Augustin, N., Devey, CW et Brandt, A. (2020). La découverte de plaques de roches abyssales largement disponibles révèle un type d'habitat négligé et incite à repenser la biodiversité des grands fonds. *Proc. Natl. Acad. Sci. États-Unis* 117, 15450–15459. <https://doi.org/10.1073/pnas.1920706117>.
 78. Simon-Lledo, E., Bett, BJ, Huvenne, VAI, Schoening, T., Benoist, NMA et Jones, DOB (2019). Écologie d'un gradient d'occurrence de nodules polymétalliques : implications pour l'exploitation minière en eaux profondes. *Limnol. Océanogr.* 64, 1883–1894. <https://doi.org/10.1002/lno.11157>.
 79. Amon, DJ, Ziegler, AF, Dahlgren, TG, Glover, AG, Goineau, A., Gooday, AJ, Wiklund, H. et Smith, CR (2016). Aperçu de l'abondance et de la diversité de la mégafaune abyssale dans une région de nodules polymétalliques dans la zone orientale de Clarion-Clipperton. *Sci. Rep.* 6, 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep30492>.
 80. Bik, HM, Thomas, WK, Lunt, DH et Lamshead, PJD (2010). Faible endémisme, échanges continus profonds-peu profonds et preuves de distributions cosmopolites chez les nématodes marins vivant en liberté (ordre Enoptida). *BMC Évol. Biol.* 10, 1–10. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-389>.
 81. Brandt, A., Błazewicz-Paszkowycz, M., Bamber, RN, Mu' hienhardt Siegel, U., Maljutina, MV, Kaiser, S., De Broyer, C. et Havermans, C. (2012). Existe-t-il des espèces de peracaridae largement répandues en haute mer (Crustacea : Malacostraca) ? *Pol. Polar Res.* 33, 139–162. <https://doi.org/10.2478/v10183-012-0012-5>.
 82. Brasier, MJ, Wiklund, H., Neal, L., Jeffreys, R., Linse, K., Ruhl, H. et Glover, AG (2016). Le code-barres ADN révèle une diversité cryptique dans 50% des polychètes antarctiques des grands fonds. *R. Soc. Ouvvres SCL* 3, 160432. <https://doi.org/10.1098/rsos.160432>.
 83. Brandt, A., Gooday, AJ, Branda'o, SN, Brix, S., Bro' keland, W., Cedhagen, T., Choudhury, M., Cornelius, N., Danis, B., De Mesel, I., et al. (2007). Premiers aperçus de la biodiversité et de la biogéographie des fonds marins de l'océan Austral. *Nature* 447, 307–311. <https://doi.org/10.1038/nature05827>.
 84. Smith, CR, Washburn, T., Menot, L., Bonifa'cio, P., Pape, E. et Ju, SJ (2019). Atelier de synthèse de la biodiversité profonde-Rapport sur la macrofaune. Dans *Actes de l'atelier de synthèse de la biodiversité Deep CCZ (Université d'Hawaï à Manoa et Autorité internationale des fonds marins)*.
 85. Rabone, M., Harden-Davies, H., Collins, JE, Zajderman, S., Appeltans, W., Droege, G., Brandt, A., Pardo-Lopez, L., Dahlgren, TG, Glover, AG et Horton, T. (2019). Accès aux ressources génétiques marines (RGM) : sensibilisation aux meilleures pratiques grâce à un nouvel accord pour la biodiversité au-delà des juridictions nationales (BBNJ). *Devant. Mars Sci.* 6, 520. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00520>.
 86. Miljutin, DM et Miljutina, MA (2016). Variabilité intraspécifique des caractères morphologiques dans le genre d'eaux profondes riche en espèces *Acantholaimus* Allgen, 1933 (Nematoda: Chromadoridae). *Nématologie* 18, 455–473. <https://doi.org/10.1163/15685411-00002970>.
 87. White, EP, Ernest, SKM, Kerkhoff, AJ et Enquist, BJ (2007). Relations entre la taille corporelle et l'abondance en écologie. *Tendances Écol. Évol.* 22, 323–330. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.03.007>.
 88. Amon, DJ, Ziegler, AF, Drazen, J., Grischenko, A., Leitner, A., Lindsay, D., Voight, J., Wicksten, M., Young, C. et Smith, CR (2017). Mégafaune de la zone du contrat d'exploration UKSRL et de la zone orientale de Clarion-Clipperton dans l'océan Pacifique : Annelida, Arthropoda, Bryozoa, Chordata, Ctenophora, Mollusca. *Biodivers. Données J.* 5, e14598. <https://doi.org/10.3897/BDJ.5.e14598>.
 89. Bribiesca-Contreras, G., Dahlgren, TG, Amon, DJ, Cairns, S., Drennan, R., Durden, JM, Eleaume, MP, Hosie, AM, Kremenetskaia, A., McQuaid, K., et Al. (2022). Mégafaune benthique de la zone ouest de Clarion-Clipperton, océan Pacifique. *ZooKeys* 1113, 1–110. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1113.82172>.
 90. Amon, DJ, Ziegler, AF, Kremenetskaia, A., Mah, CL, Mooi, R., O'Hara, T., Pawson, DL, Roux, M. et Smith, CR (2017). Mégafaune de la zone du contrat d'exploration UKSRL et de l'est de la zone Clarion-Clipperton dans l'océan Pacifique : échinodermes. *Biodivers. Données J.* 5, e11794. <https://doi.org/10.3897/BDJ.5.e11794>.
 91. Christodoulou, M., O'Hara, T., Hugall, AF, Khodami, S., Rodrigues, CF, Hilario, A., Vink, A. et Martinez Arbizu, P. (2020). Diversité ophiuroïde abyssale élevée inattendue dans les champs de nodules polymétalliques du nord-est de l'océan Pacifique et implications pour la conservation. *Biogéosciences* 17, 1845–1876. <https://doi.org/10.5194/bg-17-1845-2020>.
 92. Christodoulou, M., De Grave, S., Vink, A. et Martinez Arbizu, P. (2022). Évaluation taxonomique des crustacés décapodes d'eau profonde collectés dans les champs de nodules polymétalliques de l'océan Pacifique Est à l'aide d'une approche intégrative. *Mar. Biodivers.* 52, 61. <https://doi.org/10.1007/s12526-022-01284-2>.
 93. Pawson, DL (1988). *Mégafaune de la plaine abyssale dans la zone de fracture de Clarion Clipperton, océan Pacifique centre-est : relevé photographique d'un champ de nodules de manganèse. Rapport de la NOAA, p. 1–80.*
 94. Sinniger, F., Pawlowski, J., Harii, S., Gooday, AJ, Yamamoto, H., Chevaldonne, P., Cedhagen, T., Carvalho, G. et Creer, S. (2016). L'analyse mondiale de l'ADN sédimentaire révèle des lacunes majeures dans les connaissances taxonomiques du benthos des grands fonds. *Devant. Mars Sci.* 3, 92. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00092>.
 95. Le, JT, Levin, LA, Lejzerowicz, F., Cordier, T., Gooday, AJ et Pawlowski, J. (2022). Arbitrages scientifiques et budgétaires entre méthodes morphologiques et moléculaires pour l'évaluation de la biodiversité profonde. *Intégr. Environ. Évaluer. Géré.* 18, 655–663. <https://doi.org/10.1002/ieam.4466>.
 96. Lins, L., Zeppilli, D., Menot, L., Michel, LN, Bonifa'cio, P., Brandt, M., Pape, E., Rossel, S., Uhlenkott, K., Macheriotou, L., et al. (2021). Vers une évaluation fiable des impacts écologiques potentiels de

extraction de nodules polymétalliques en eaux profondes sur l'endofaune abyssale. *Limnol Oceanogr. Méthodes* 19, 626–650. <https://doi.org/10.1002/lom3.10448>.

97. Higgs, ND, et Attrill, MJ (2015). Biais de la biodiversité : les espèces à distribution étendue sont d'abord découvertes en haute mer. *Devant. Mars Sci.* 2, 61. <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00061>.
98. Gage, JD, et May, RM (1993). Un plongeur dans les profondeurs marines. *Nature* 365, 609–610. <https://doi.org/10.1038/365609a0>.
99. Costello, MJ, Wilson, S. et Houlding, B. (2012). Prédire la richesse mondiale totale en espèces à l'aide des taux de description des espèces et des estimations de l'effort taxonomique. *Syst. Biol.* 61, 871–883. <https://doi.org/10.1093/sys bio/syr080>.
100. Grassle, JF et Maciolek, NJ (1992). Richesse des espèces d'eaux profondes : estimations de la diversité régionale et locale à partir d'échantillons quantitatifs de fond. *Suis. Nat.* 139, 313–341. <https://doi.org/10.1086/285329>.
101. Poore, GCB, Avery, L., Błazewicz-Paszkowycz, M., Browne, J., Bruce, NL, Gerken, S., Glasby, C., Greaves, E., McCallum, AW, Staples, D., et coll. (2015). Diversité des invertébrés de la marge occidentale marine inexplorée de l'Australie : taxonomie et implications pour la biodiversité mondiale. *Mar. Biodivers.* 45, 271–286. <https://doi.org/10.1007/s12526-014-0255-y>.
102. Kristensen, RM, Gooday, AJ et Goineau, A. (2019). Loricifera habitant des structures sphériques agglutinées dans les champs de nodules abyssaux du Pacifique équatorial oriental. *Mar. Biodivers.* 49, 2455–2466. <https://doi.org/10.1007/s12526-019-00962-y>.
103. Lo'iz, AN, et Horton, T. (2021). L'enquête sur les Amathillopsidae (Amphipoda, Crustacea), y compris la description d'une nouvelle espèce, révèle un mode de vie accroché dans les profondeurs marines du monde entier. *ZooKeys* 1031, 19–39. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1031.62391>.
104. Malyutina, MV (2011). Description de deux nouvelles espèces d'isopodes de munnopsidés (Crustacea : Isopoda : Asellota) de la zone de nodules de manganèse de la zone de fracture de Clarion-Clipperton, océan Pacifique. *Zootaxons* 2783, 1–20. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2783.1.1>.
105. Pape, E., Bezerra, TN, Gheerardyn, H., Buydens, M., Kieswetter, A. et Vanreusel, A. (2021). Impacts potentiels de l'élimination des nodules polymétalliques sur la méiofaune des grands fonds. *Sci. Rép.* 11, 19996-15. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-99441-3>.
106. Ardrón, JA, Simon-Lledo, E., Jones, DOB et Ruhl, HA (2019). Détecter les effets de l'extraction de nodules dans les fonds marins : simulations à l'aide de données sur la mégafaune de la zone Clarion-Clipperton. *Devant. Mars Sci.* 6, <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00604>.
107. Engel, MS, Ceri'aco, LMP, Daniel, GM, Dellape, PM, Lo bl, I., Marinov, M., Reis, RE, Young, MT, Dubois, A., Agarwal, I., et Al. (2021). L'obstacle taxonomique : une pénurie de taxonomistes, pas le manque d'approches techniques. *Zool. J. Linn. Soc.* 193, 381–387. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab072>.
108. Mammola, S., Fukushima, CS, Biondo, G., Bongiorni, L., Cianferoni, F., Domenici, P., Fruciano, C., Lo Giudice, A., Maci'as-Herna'ndez, N., Malumbres-Olarte, J., et al. (2023). Quelle biodiversité se cache dans le mot « biodiversité » ? *Courant. Biol.* 33, R59–R60. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.12.003>.
109. AIS. Initiative de connaissance durable des fonds marins. <https://www.isa.org.jm/sski/>.
110. Caley, MJ, Fisher, R. et Mengersen, K. (2014). Les estimations de la richesse mondiale en espèces n'ont pas convergé. *Tendances Écol. Évol.* 29, 187–188. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.002>.
111. Fisher, R., O'Leary, R., Low-Choy, S., Mengersen, K., Knowlton, N., Brainard, RE et Caley, MJ (2015). Richesse spécifique des récifs coralliens et recherche d'estimations globales convergentes. *Courant. Biol.* 25, 500–505. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.12.022>.
112. Webb, TJ et Mindel, BL (2015). Modèles mondiaux de risque d'extinction dans les systèmes marins et non marins. *Courant. Biol.* 25, 506–511. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.12.023>.
113. Levin, LA, Mengerink, K., Gjerde, KM, Rowden, AA, Van Dover, CL, Clark, MR, Ramirez-Llodra, E., Currie, B., Smith, CR, Sato, KN, et al. (2016). Définir les « dommages graves » à l'environnement marin dans le contexte de l'exploitation minière des grands fonds marins. *Politique de mars* 74, 245–259. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2016.09.032>.
114. Kaiser, S., Kihara, TC, Brix, S., Mohrbeck, I., Janssen, A. et Jennings, RM (2021). Limites des espèces et schémas phylogéographiques chez les nouvelles espèces de Nannoniscus (Janiroidea : Nannoniscidae) de la province des nodules du Pacifique équatorial déduits de l'ADNmt et de la morphologie. *Zool. J. Linn. Soc.* 193, 1020–1071. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa174>.
115. Macheriotou, L., Rigaux, A., Derycke, S. et Vanreusel, A. (2020). Le regroupement phylogénétique et la rareté impliquent un risque d'extinction des espèces locales dans les zones minières prospectives en eaux profondes de la zone de fracture de Clarion – Clipperton. *Proc. Biol. Sci.* 287, 20192666. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2666>.
116. Jones, KR, Klein, CJ, Halpern, BS, Venter, O., Grantham, H., Kuempel, CD, Shumway, N., Friedlander, AM, Possingham, HP et Watson, JEM (2018). L'emplacement et le statut de protection de la nature sauvage marine de la Terre diminue. *Courant. Biol.* 28, 2506–2512.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.06.010>.
117. Équipe de base R (2023). R : Un langage et un environnement pour le calcul statistique (R Foundation for Statistical Computing).
118. Équipe de développement QGIS (2023). Système d'information géographique QGIS (projet Open Source Geospatial Foundation). <http://qgis.osgeo.org>.
119. Provoost, P., et Bosch, S. (2017). robis : R Client pour accéder aux données de l'API OBIS. In *Ocean Biogeographic Information System* (Commission océanographique intergouvernementale de l'UNESCO). Pack R version 1.0.0. <https://cran.r-project.org/package=robis>.
120. Noeud ISA du système d'information sur la biodiversité des océans (OBIS). <https://obis.org/noeud/9d2d95be-32eb-4d81-8911-32cb8bc641c8>.
121. Outils GADM. GitHub lamKDO - GADMTools. <https://github.com/Je suisKDO/GADMTools>.
122. Pebesma, EJ, et Bivand, RS (2005). Classes et méthodes pour les données spatiales dans RR News 5, 9–13. <https://CRAN.R-project.org/doc/Rnews/>.
123. Evans, JS (2021). spatialeEco. Package R version 1.3-6. <https://github.com/jeffreylvans/spatialeEco>. 124. outils cartographiques. Outils de manipulation d'objets spatiaux. 1.1-7. <http://maptools.r-forge.r-project.org/>.
125. rgdal. Liaisons pour la bibliothèque d'abstraction de données géospatiales. 1.6-4. <http://rgdal.r-forge.r-project.org/>.
126. Forge R. R Interface vers GEOS : Project Home. <https://r-forge.r-project.org/projects/rgeos/>.
127. Wilkinson, MD, Dumontier, M., Aalbersberg, IJJ, Appleton, G., Axton, M., Baak, A., Blomberg, N., Boiten, JW, da Silva Santos, LB, Bourne, PE, et Al. (2016). Les principes directeurs FAIR pour la gestion et l'intendance des données scientifiques. *Sci. Données* 3, 160018–160019. <https://doi.org/10.1038/sdata.2016.18>.
128. Kembel, SW, Cowan, PD, Helmus, MR, Cornwell, WK, Morlon, H., Ackerly, DD, Blomberg, SP et Webb, CO (2010). Picante : outils R pour intégrer phylogénies et écologie. *Bioinformatique* 26, 1463–1464. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>.
129. Barbosa, AM (2015). fuzzySim : application de la logique floue aux indices de similarité binaire en écologie. *Méthodes Écol. Évol.* 6, 853–858. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12372>.
130. Conway, JR, Lex, A. et Gehlenborg, N. (2017). UpSetR : un package R pour la visualisation des ensembles qui se croisent et de leurs propriétés. *Bioinformatique* 33, 2938–2940. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btx364>.
131. Colline, Missouri (1973). Diversité et régularité : une notation unificatrice et ses Conséquences. *Écologie* 54, 427–432.
132. Chao, A., et Jost, L. (2012). Rarefaction et extrapolation basées sur la couverture : standardisation des échantillons par exhaustivité plutôt que par taille. *Écologie* 93, 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>.
133. Chao, A., Gotelli, NJ, Hsieh, TC, Sander, EL, Ma, KH, Colwell, RK et Ellison, AM (2014). Rarefaction et extrapolation avec les nombres de Hill :

- 14 Current Biology 33, 1–14, 19 juin 2023

STAR+MÉTHODES

TABEAU DES RESSOURCES CLÉS

RÉACTIF ou RESSOURCE	SOURCE	IDENTIFIANT
Données déposées		
Données brutes et traitées compilées à partir de sources secondaires (voir « Autre ») ; scénario d'analyse	Ce papier	https://github.com/howlerMoonkey/CCZ_BIODIVERSITY/ ; Données S5
Liste de contrôle CCZ	Ce papier	https://www.marinespecies.org/deepsea/ccz_checklist.php/ ; Données S1
Logiciels et algorithmes		
WoRMS (Registre mondial des espèces d'eaux profondes)	WoRMS7	https://www.marinespecies.org/ ; https://github.com/howlerMoonkey/CCZ_BIODIVERSITY/tree/main/Data-fin https://www.r-project.org/ https://
R version 4.0.2 (2020-06-22) "Taking Off Again" QGIS (Quantum GIS) version 3.10, Corun~ a (QGIS.org, 2020).	Équipe centrale de développement R117 Équipe de développement QGIS118	www.qgis.org/
Autre		
DeepData (base de données de l'International Autorité des fonds marins)	N / A	https://data.isa.org/jm/isa/map/
OBIS (Système d'information sur la biodiversité des océans)	OBIS140	http://www.obis.org/ https://
GBIF (Global Biodiversity Information Facility)	GBIF141	www.gbif.org/ https://
Littérature publiée	N / A	github.com/howlerMoonkey/CCZ_BIODIVERSITY/tree/main/Data-fin
GenBanque	GenBank142	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/ https://ibol.org/
GRAS (code-barres de la vie)	N / A	https://
PANGÉE	N / A	www.pangaea.de/

LA DISPONIBILITÉ DES RESSOURCES

Contact principal

De plus amples informations et demandes de ressources doivent être adressées à la personne-ressource principale, Muriel Rabone (m.rabone@nhm.ac.uk), et seront satisfaites par celle-ci .

Disponibilité du matériel Cette

étude n'a pas généré de nouveaux réactifs, séquences ou abouti à l'archivage des échantillons.

Disponibilité des données et des codes

d Ce document analyse principalement les données existantes accessibles au public. Les sources sont répertoriées dans le [tableau des ressources clés](#) et les ensembles de données sont également disponibles dans [les informations supplémentaires](#) de ce document ([données S1 à S4](#)). Toutes les données générées/utilisées dans cette étude sont également déposées sur GitHub et accessibles au public à compter de la date de publication. Les DOI sont répertoriés dans le [tableau des ressources clés](#). d Tout le code a été déposé sur GitHub et est accessible au public à compter de la date de publication. Les DOI sont répertoriés dans le [tableau des ressources clés](#). Tout le code est également disponible dans [les informations supplémentaires](#) de ce document ([Données S5](#)). d Toute information supplémentaire requise pour réanalyser les données rapportées dans ce document est disponible sur demande auprès du [contact principal](#) .

DÉTAILS DE LA MÉTHODE

Collecte, traitement et analyse exploratoire des données : Bases de données Toutes les données

ont été analysées et traitées dans R, version 4.0.2 (2020-06-22) "Taking Off Again", R Core Team,117 et Microsoft Excel 365.

Le script R est inclus dans les données supplémentaires ([Data S5](#) et dans GitHub (https://github.com/howlerMoonkey/CCZ_BIODIVERSITY/tree/main/R). Toute la cartographie a été effectuée dans R et dans Quantum GIS (QGIS), version 3.10, Corogne ([QGIS.org](http://qgis.org), 2020).118

Les données biologiques ont été téléchargées depuis le portail Web de la base de données DeepData (<https://data.isa.org/jm/isa/map/>) le 12 juillet 2021. La sélection des données était la suivante : onglet "Couches" : "Minéral Type" : 'Nodules polymétalliques', 'Emplacement' : 'Clarion Clipperton Fracture Zone', onglet Recherche, 'Données biologiques', 'Point', et pour exporter les données, 'requête d'exportation'. La même procédure de recherche a été exécutée pour 'Trawl

doubler'. Les téléchargements de données distinctes « Point » et « Trawl Line » ont été combinés dans le même ensemble de données. Les en-têtes de données et de colonnes variaient entre les deux ensembles de données, par exemple « latitude réelle » dans les données « Point » et « latitude de début » et « latitude finale » dans les données de « ligne de chalutage ». Les données ont été harmonisées, par exemple pour les coordonnées et la profondeur, le point final a été utilisé et des colonnes supplémentaires ont été ajoutées aux données « ponctuelles » pour permettre de combiner les ensembles de données. L'exploration initiale des données a révélé que l'exportation de la base de données ne contenait pas d'identifiant d'enregistrement. Pour examiner les données, il était d'abord nécessaire d'établir une clé unique ou un identifiant d'enregistrement pour chaque enregistrement individuel (ou ligne de données) dans l'ensemble de données. Une clé composite a été créée pour garantir une clé ou un identifiant unique pour chaque enregistrement en combinant les champs d'identifiant DeepData suivants : 'ContractorID' + 'StationID' + 'SampleID'. La clé composite a été vérifiée pour tous les doublons, et aucun n'a été trouvé. Les colonnes de données ont été vérifiées et modifiées si nécessaire, par exemple pour la profondeur, les valeurs manquantes ont été répertoriées comme 9, celles-ci ont été remplacées par 'NA'. Dans la mesure du possible, cela a été scripté dans R, mais lorsque plusieurs entrées pour les variables de caractère étaient présentes, cela a été fait dans Microsoft Excel 365. Tout point de données nécessitant un nettoyage ou une modification a été copié afin que la colonne de données d'origine et la colonne de données traitées soient dans le même dataset, ce dernier étant renommé avec le suffixe '_ed'.

L'examen initial des informations taxonomiques a révélé un enregistrement variable des données. Les informations taxonomiques ont été nettoyées avec l'outil « taxon match » dans WoRMS, une fonction QA/QC sur le portail Web où les noms scientifiques peuvent être validés par rapport à la base de données. Comme ci-dessus, les colonnes de données ont été copiées et des modifications ont été apportées à la colonne copiée, les fautes d'orthographe et de formatage ayant été supprimées. La taxonomie a été mappée à la bonne colonne, par exemple les noms de classe dans la colonne d'ordre ont été déplacés vers la colonne de classe. Aucune colonne pour le nom scientifique n'était présente, c'est-à-dire l'identification réelle du spécimen référencé dans un enregistrement donné, ici une colonne a été ajoutée, remplie avec le niveau taxonomique le plus bas signalé (c'est-à-dire le nom de l'espèce si enregistré plutôt que le nom du genre uniquement). Si un nom a été noté avec un point d'interrogation, enregistré avec un qualificatif indiquant une incertitude dans l'identification (par exemple Incerta) ou écrit sous la forme de deux noms, alors le niveau taxonomique suivant le plus élevé a été enregistré, par exemple si deux noms de famille ont été enregistrés, le nom de l'ordre a été enregistré plutôt. Pour les noms informels ou les désignations de nomenclature ouverte, le nom scientifique a également été enregistré, mappé au niveau scientifique le plus bas enregistré au-dessus du niveau de l'espèce. Si un nom d'espèce était présent, par exemple *Paralicella cf. caperesca* no 5, le nom du genre a été enregistré pour le nom scientifique. Cela a abouti à un ensemble de données final de 40 518 enregistrements pour DeepData (https://github.com/howlerMoonkey/CCZ_BIODIVERSITY/blob/main/Data-fin/Data_S6_DeepData.csv).

Pour les données spatiales contextuelles, toutes les zones de contrat d'exploration minière, actives et réservées, et les fichiers de formes des zones d'intérêt environnemental particulier (APEI) ont été téléchargés à partir du site Web de l'ISA (<https://www.isa.org.jm/exploration-contracts/maps/>); combinés en un seul fichier de formes dans QGIS version 3.10, Corun" a ([QGIS.org](https://www.qgis.org), 2020). Les données bathymétriques proviennent de GEBCO (General Bathymetric Chart of the Oceans ; <https://www.gebco.net/>). Une zone de recherche a été créée couvrant toute la région CCZ. Les coordonnées d'un polygone couvrant la CCZ, y compris le fichier de formes CCZ combiné, ont été établies avec les coordonnées suivantes (en degrés décimaux) : nord-ouest 164,01462, 15,70629 ; sud-ouest 155,04998–5,51238 ; sud-est 101,9181 6,05623 ; nord-est 117,66088 23,72549 (voir script R, données S5).

Les données ont été recueillies auprès du Système d'information sur la biodiversité océanique (OBIS) et du Système mondial d'information sur la biodiversité (GBIF). Les données d'occurrence OBIS ont également été téléchargées sous forme de fichier Darwin Core le 12 juillet 2021 à l'aide de la fonction « occurrence » dans le package robis,119 avec le polygone CCZ tel que défini ci-dessus, pour toutes les profondeurs. Les enregistrements DeepData sont collectés par OBIS depuis juin 2021 et publiés sur le nœud OBIS ISA.120 Ces enregistrements ont été analysés séparément dans l'étude parallèle, Rabone et al.67 pour examiner les procédures de cartographie des données ISA. Pour éviter la duplication des enregistrements DeepData dans les bases de données, ils n'ont pas été inclus dans l'ensemble de données pour l'analyse (identifiés comme des enregistrements marqués comme appartenant à l'ISA dans le champ Darwin Core « accessRights »). Les données d'occurrence du GBIF ont également été téléchargées à partir du portail Web le 12 juillet 2021 ; de toutes les profondeurs, en utilisant la fonction de recherche de polygone, avec les coordonnées du polygone CCZ.

Tous les enregistrements de GBIF et OBIS ont été mappés avec le fichier de formes CCZ, à l'aide des packages R suivants : 'GADMTools'121 ; 'sp'122 ; 'Ecospatiale'123 ; 'maptools',124 'rgdal'125 et 'rgeos'.126 Tous les enregistrements d'ensembles de données ont été sous-sélectionnés par profondeur, avec des profondeurs de 3000 m et plus incluses. Certains enregistrements sans valeurs de profondeur étaient présents, ceux tombant à l'intérieur ou à proximité du fichier de formes CCZ ont été examinés et inclus s'ils sont valides, par exemple si une espèce/un taxon benthique est associé à une publication et une méthode de collecte benthique, par exemple un échantillon de carotte de boîte ; et/ou une référence pertinente dans la colonne 'datasetName' ou 'associatedReferences'. Comme vérification supplémentaire pour s'assurer que tous les enregistrements benthiques pertinents ont été sélectionnés et que les enregistrements pélagiques ont été supprimés, les noms scientifiques enregistrés ont été croisés avec les informations sur l'habitat enregistrées dans WoRMS (le Registre mondial des espèces marines).45 Après la sélection des enregistrements par profondeur, les ensembles de données ont été remappés. La sélection des données par profondeur a entraîné une réduction significative des enregistrements, tous les enregistrements en profondeur relevant des zones contractuelles/APEI ou à proximité. Ces derniers enregistrements ne figurant pas dans le fichier de formes CCZ ont été examinés pour vérifier que tous les enregistrements pertinents ont été capturés. Lors de la sélection finale des données, tous les enregistrements non métazoaires et fossiles ont été exclus des ensembles de données. Cela a abouti à un ensemble de données final de 2185 enregistrements pour OBIS (https://github.com/howlerMoonkey/CCZ_BIODIVERSITY/blob/main/Data-fin/Data_S7_OBIS.csv) et 2405 enregistrements pour GBIF (https://github.com/howlerMoonkey/CCZ_BIODIVERSITY/blob/main/Data-fin/Data_S8_GBIF.csv).

Littérature publiée

Une revue systématique de la littérature a été entreprise ; la question de recherche a priori étant : quelle information taxonomique est disponible pour les métazoaires benthiques dans la ZCC ? Des bases de données en ligne ont été consultées à la recherche de publications par l'intermédiaire de la bibliothèque du Natural History Museum (NHM) de Londres, notamment Google Scholar, Scopus, ScienceDirect et Web of Science. Les citations ont été vérifiées et toute autre publication pertinente identifiée a été incluse. Les références de tous les articles ont été systématiquement vérifiées et ajoutées si elles n'avaient pas été identifiées auparavant par des recherches dans la base de données. La revue de la littérature a été effectuée principalement du 2 février au 20 août 2021, la date de la dernière recherche étant le 1er janvier 2023. Les termes de recherche comprenaient : "Clarion Clipperton (Fracture) Zone" ; "Centre"/"Est"/"Pacifique" ; nouveau"/"espèce"/"genre"/"famille"/"description" ; "biodiversité" ; "méga-faune" ; "macro-faune" ; "méio-faune" ;

"communauté"/"composition"; "espèces"/"assemblages"; "études taxonomiques"; "écologie"; "génétique"; "génomique"; "polymétallique"/ "manganèse"/"nodule". Des recherches intra-revues ont également été effectuées pour les revues clés (par exemple Zootaxa) en utilisant les mêmes termes de recherche.

Les critères d'inclusion étaient les publications contenant des enregistrements de taxons de métazoaires benthiques.

Les publications dans toutes les langues ont été incluses dans la revue. La recherche ne s'est pas limitée aux rangs taxonomiques inférieurs, tous les enregistrements étant inclus quel que soit le niveau de résolution taxonomique. Les publications sans aucune notice taxonomique ont été exclues. Toutes les publications examinant uniquement les taxons pélagiques, les microbes ou les foraminifères (par exemple, les xénophyophores) ont également été exclues (https://github.com/howlerMoonkey/CCZ_BIODIVERSITY/blob/main/Data-fin/Data_S9A_lit_papers.csv). Les enregistrements identifiés à partir de l'imagerie, par exemple les relevés des fonds marins par ROV ou AUV (véhicule sous-marin autonome) ont été inclus, c'est-à-dire que la sélection n'a pas été limitée aux études basées sur des spécimens. Toutes les classes de taille de métazoaires ont été incluses. La définition des fractions de taille était la suivante : méiofaune : animaux retenus sur un tamis de 63 mm, macrofaune, sur un tamis de 250 à 300 mm, et mégafaune, de 2 cm et plus. Les informations pertinentes, par exemple les informations taxonomiques et d'échantillonnage, ont été capturées et compilées dans un tableau (https://github.com/howlerMoonkey/CCZ_BIODIVERSITY/blob/main/Data-fin/Data_S9B_lit_taxa.csv). Les localités types des espèces décrites dans la ZCC ont été rassemblées à partir de la littérature, avec les coordonnées enregistrées textuellement et converties au format décimal. Les ensembles de données associés aux publications provenaient également de PANGAEA, incorporés dans l'ensemble de données de la littérature. L'ensemble de données final de la littérature avec des enregistrements géoréférencés comprenait 57 858 enregistrements (https://github.com/howlerMoonkey/CCZ_BIODIVERSITY/blob/main/Data-fin/Data_S9C_lit_site%2Btaxa.csv). Les informations taxonomiques ont été nettoyées avec le "taxon-match" outil dans WoRMS. Les qualificatifs d'identification ont été normalisés selon les directives de la littérature, par exemple n sp. enregistré comme sp. nov.4,5 Pour les enregistrements détenus dans les bases de données International Nucleotide Sequence Database Collaboration (INSDC) (principalement GenBank) et BOLD, les numéros d'accès ont été rassemblés à partir de publications, soit directement à partir de publications, soit de fichiers supplémentaires, et lorsque des informations clés manquaient, par exemple marqueur , les bases de données elles-mêmes ont été croisées.

Cela a abouti à un fichier de données de 4738 enregistrements de GenBank et 1674 enregistrements de BOLD (https://github.com/howlerMoonkey/CCZ_BIODIVERSITY/blob/main/Data-fin/Data_S10_INSDC.csv).

La liste de contrôle CCZ : espèces connues/nommées

Tous les noms scientifiques ont été rassemblés à partir des différentes sources de données pour créer une liste de contrôle des taxons de métazoaires benthiques connus enregistrés à partir de la région, référencée ici sous le nom de 'CCZ Checklist'. Pour les espèces sans nom/non décrites, le nom scientifique a également été ajouté, mappé au niveau scientifique le plus bas enregistré au-dessus des espèces. Les noms ont été enregistrés à leur niveau taxonomique, et après la correspondance des taxons avec WoRMS, tous les noms taxonomiques supérieurs non présents ont été déduits, par exemple pour les enregistrements d'espèces présents, le nom du genre a été ajouté s'il n'était pas déjà enregistré séparément. Tous les noms non acceptés ont été remplacés par des noms acceptés, et lorsque les noms n'ont pas été trouvés dans WoRMS, cela a été enregistré et le nom d'origine conservé (sept au total dont quatre espèces, non inclus dans les totaux finaux). Lorsque les noms n'étaient présents que dans une seule source de données, l'origine des enregistrements a été examinée. Une correspondance taxonomique avec WoRDS44 le nœud en eau profonde de WoRMS, a également été réalisée pour déterminer si les taxons étaient déjà enregistrés en eau profonde à l'aide des services Web VLIZ du Flanders Marine Institute (<https://www.lifewatch.be/data-prestations-de-service/>).

Enregistrements suspectés de taxons pélagiques potentiels, par exemple les copépodes Calanoida et Cyclopoida ; les ostracodes ; des amphipodes hypéridés et des polychètes Tomopteridae étaient présents. Ces groupes ont été évalués par des spécialistes, Geoff Boxshall et Pedro Martinez pour Copepoda ; Simone Brandao pour Ostracodes ; auteur TH pour Amphipoda et auteurs TD, HW et AGG pour Polychaeta. D'autres taxons pélagiques potentiels ont été identifiés en croisant les informations sur les « attributs » dans WoRMS, le cas échéant. Après ces évaluations, tous les noms pélagiques identifiés ont été supprimés du total final, et tous les enregistrements d'espèces/taxons pélagiques ont été supprimés pour l'analyse de la diversité.

Ces noms ont été conservés dans l'ensemble de données principal pour une référence plus large (étiquetés comme pélagiques). Tout nom avec un degré connu d'incertitude taxonomique a été noté et supprimé de la liste de contrôle CCZ sensu stricto, par exemple un nom interpolé à partir d'un enregistrement d'imagerie, d'un nom morphospécifique/temporaire/informel ou avec l'un des qualificatifs suivants : aff. ; cf. ; indentation ; Incerta (ou incertae sedis utilisé comme proxy pour Incerta); et/ou sp. inc. (tous les enregistrements avec le qualificatif sp. nov ont été inclus au niveau de l'espèce, ou gen. nov au niveau du genre).

Les espèces identifiées comme étant probablement des erreurs d'identification (par exemple Eurythenes gryllus, Valettietta gracilis) ont également été marquées et, comme pour les taxons pélagiques, retirées pour analyse et totaux globaux. Au total, 656 noms ont été marqués pour être exclus, mais ont été conservés dans l'ensemble des données (onglet 2 des [données](#) S1).

Pour les deux principaux groupes fauniques, les arthropodes (tanaïdes et isopodes) et les annélides (polychètes), les noms ont été évalués par les auteurs TH et TD respectivement pour évaluer le niveau d'erreur d'identification potentielle dans les groupes clés. Ici, la localité type (y compris la profondeur) a été déterminée à partir de la description originale lorsqu'elle était disponible, sinon l'enregistrement a été vérifié sur WoRMS. Pour les principaux groupes macrofauniques, toute espèce décrite à partir de spécimens de la ZCC mais d'un holotype provenant d'ailleurs a été enregistrée comme telle dans la Checklist. L'histoire de vie et les traits fonctionnels tels que l'association clé de l'habitat (p. ex. habitat dans les sédiments) et le type d'alimentation ont été enregistrés à partir de la littérature, le cas échéant. La liste de contrôle a été préparée pour être publiée sous forme de page Web dans WoRDS44 afin de permettre aux données d'être FAIR.127 Une page d'accueil a été préparée par le secrétariat de WoRMS en consultation avec les auteurs TH et MER en février-avril 2023, disponible sur (https://www.marinespecies.org/deepsea/ccz_checklist.php).

Espèces sans nom/liste d'espèces à noms informels Une liste distincte de

noms informels de « nomenclature ouverte » pour les espèces sans nom a été rassemblée pour analyse ([données](#) S2). La nomenclature ouverte est un système de signes décrivant l'incertitude autour des identifications ou désignant des taxons comme non décrits.4,5 Les noms temporaires sont également appelés « morphoespèces », « noms informels », « espèces non décrites », « espèces de travail », « unités taxonomiques moléculaires/opérationnelles » (M/OTU).4,5 Ces termes diffèrent légèrement sur le plan conceptuel, par exemple, le morphotype fait généralement référence à un nom temporaire donné à la mégafaune identifiée uniquement à partir d'images (par exemple, des séquences ROV), et les MOTU aux taxons ont été discriminé à l'espèce

niveau par comparaison des données de séquence génétique (voir également la liste des abréviations et des termes dans [les informations supplémentaires](#)). Par souci de cohérence, nous utilisons ici le terme « espèces sans nom », un terme pour délimiter les espèces non décrites mais qui permet d'inclure l'incertitude dans l'identification, ou la possibilité que certaines de ces espèces sans nom puissent être des espèces connues qui n'ont pas encore été correctement identifiées. Ce terme est équivalent à 'taxonConceptID' dans Darwin Core4 (<https://dwc.tdwg.org/terms/#dwc:taxonConceptID>). Les noms enregistrés spécifiquement comme « nouvelles espèces/genres non décrits » ont été distingués en tant que tels dans la liste des espèces sans nom ([données S2](#)). Espèces enregistrées avec des qualificatifs d'identification en nomenclature ouverte, c'est-à-dire cf. et aff. ont été incluses. Ces enregistrements ont été enregistrés au niveau du genre uniquement pour le nom scientifique et étiquetés comme « nomenclature ouverte », avec le nom d'espèce textuel enregistré dans le terme Darwin Core « taxonConceptID ». Tous les doublons de noms dans les sources de données, par exemple les noms identiques, ont été identifiés par des références croisées et supprimés. En outre, l'analyse des chaînes de texte a montré des noms très similaires publiés à des moments différents et identifiés comme provenant du même ensemble de données mais avec un formatage légèrement différent (par exemple, des traits de soulignement ajoutés ou supprimés). Ceux-ci ont également été supprimés en tant que doublons (tous conservés dans l'ensemble de données complet). Les synonymes de la liste des espèces sans nom (synonymes sensu dans les noms scientifiques, c'est-à-dire plusieurs noms pour la même espèce) ont également été identifiés grâce à des références croisées dans des publications et des bases de données. Ceux-ci ont été marqués comme synonymes dans l'ensemble de données principal et supprimés des totaux ([données S2](#)).

QUANTIFICATION ET ANALYSE STATISTIQUE

Estimations de la diversité Les

enregistrements à tous les niveaux taxonomiques de toutes les sources de données, DeepData, la littérature (y compris ceux récoltés à partir de PANGAEA), OBIS et GBIF qui comprenaient des informations sur l'abondance et/ou l'échantillonnage ont été compilés dans un ensemble de données pour l'analyse de la diversité ([Données S3 et S4](#)). Tous les doublons identifiés dans et entre les sources de données ont été supprimés, par exemple les enregistrements du même ensemble de données présents à la fois dans la littérature et dans le GBIF, ou la duplication des ensembles de données présents dans la base de données DeepData.⁶⁷ Les données au niveau des espèces comprenaient des espèces nommées et non nommées. Au total, 27 des noms informels ont été spécifiés comme taxons supérieurs, par exemple un nom de genre non décrit.

Ces noms ont été inclus dans l'ensemble de données au niveau de l'espèce étant donné que tout enregistrement de taxons supérieurs sans nom représenterait également une nouvelle espèce sans nom. Tous les synonymes dans les noms informels identifiés comme ci-dessus via des références croisées ont été supprimés pour analyse afin d'éviter l'inflation des estimations. Cela a abouti à un ensemble de données final pour l'analyse de la diversité de 91 996 enregistrements à tous les niveaux taxonomiques et 66 679 au niveau de l'espèce uniquement ([données S4](#)).

Pour la diversité alpha, des paramètres simples de diversité, le nombre total de nouvelles espèces, par région, classe de taille et zone contractuelle/APEI ont été estimés. Des tableaux matriciels d'espèces d'abondance ont été générés avec le package R picante¹²⁸ ([données S3](#)) et des tableaux matriciels d'espèces de présence/absence avec FuzzySim.¹²⁹ Les singletons, ou les espèces représentées par un seul spécimen pour un déploiement donné, ont été calculés à partir de l'ensemble de données d'abondance. Une vaste classification régionale de l'est, du centre et de l'ouest a été ajoutée aux ensembles de données finaux, avec des points de rupture à 128 et 140 degrés de longitude pour l'est au centre et le centre à l'ouest respectivement. Les schémas généraux de la diversité et de la distribution des espèces au niveau régional ont été visualisés à l'aide de graphiques UpSet.¹³⁰ Ces graphiques permettent de visualiser plusieurs ensembles de données, tels que les intersections de la richesse spécifique avec la région.¹³³

Des estimateurs non paramétriques ont été utilisés pour estimer la diversité totale des espèces pour toutes les classes de taille à l'échelle régionale, c'est-à-dire pour l'ensemble de la région CCZ. Les nombres de collines pour la richesse en taxons raréfiés ($q = 0$)¹³¹ ont été estimés dans iNEXT.¹³² Des estimations de la richesse des espèces basées sur l'échantillon/l'incidence, Chao2, et le jackknife de premier et second ordre¹³⁷ ont également été réalisées à l'aide de la fonction specpool chez les végétaliens.¹³⁸ Les estimations de la richesse basées sur l'abondance, Chao1 et l'estimateur de couverture basé sur l'abondance [ACE65,66](#) ont également été, en utilisant la fonction estimateR. La raréfaction pour toutes les espèces à l'échelle de la CCZ a été estimée chez les végétaliens à l'aide des fonctions de raréfaction et de rarecourbe. Les courbes d'accumulation d'espèces ont été tracées (avec un effort d'échantillonnage défini comme le nombre d'événements d'échantillonnage), avec 1000 randomisations, en utilisant la fonction specaccum en végétalien ([Figure S1](#)). Des parcelles d'exhaustivité de l'échantillonnage (type = 2) ont également été réalisées dans iNEXT ([Figure S3](#)).

Étant donné que l'incertitude taxonomique est plus faible aux rangs taxonomiques plus élevés, avec moins de probabilité de synonymes et d'erreurs d'identification (et probablement une complétude d'échantillonnage proportionnelle plus élevée) qu'au niveau de l'espèce, des estimations de la richesse (Chao1 et Chao2) au niveau du genre et de la famille ont été réalisées ([Figures 5](#), [S1](#), et [S2](#)). Cela a également permis de comparer les estimations de la diversité à des niveaux taxonomiques plus élevés aux totaux connus de taxons dans la liste de contrôle CCZ (c'est-à-dire le nombre total de familles/genres enregistrés). Les estimations étaient basées sur des sous-ensembles de données où des informations sur l'abondance et/ou l'échantillonnage du site ont été enregistrées, tandis que la liste de contrôle était basée sur tous les enregistrements jugés valides après qa/qc comme ci-dessus.

Pour tenir compte des synonymies et des erreurs d'identification potentielles dans les espèces sans nom, une analyse des études taxonomiques moléculaires et morphologiques récentes qui ont fourni des estimations du nombre de taxons d'espèces a été réalisée. Pour l'analyse évaluant la proportion d'espèces nommées par rapport aux espèces non nommées/non décrites dans la littérature (l'analyse du « sous-ensemble »), les publications ont été sélectionnées dans lesquelles un ou plusieurs groupes taxonomiques ont été évalués dans leur totalité, plutôt qu'une description taxonomique d'une nouvelle espèce, et où tous les taxons ont été identifiés au niveau de l'espèce (nommés et non nommés) ; basées sur des approches morphologiques et/ou moléculaires (les publications où les identifications étaient basées sur l'imagerie ont donc été exclues, [Tableau S1](#)).

Évaluation de l'effort d'échantillonnage à l'échelle régionale Une vaste

évaluation de l'effort d'échantillonnage à l'échelle de la ZCC a également été menée pour visualiser la couverture d'échantillonnage et les lacunes particulières des données. L'effort d'échantillonnage a été visualisé sous la forme d'une carte thermique de sites d'échantillonnage uniques à l'aide du plug-in Density Analysis dans QGIS, basé sur l'ensemble de données combiné de tous les taxons¹³⁹ ([Figure S4](#)). Pour évaluer visuellement la couverture d'échantillonnage et les lacunes d'échantillonnage ou le sous-échantillonnage par profondeur, densité de

les enregistrements par profondeur ont été calculés dans R pour visualiser l'effort d'échantillonnage par profondeur, en subdivisant les données en 10 quantiles d'échantillon (Figure S5). Le nombre total d'enregistrements d'échantillons par zone de contrat/APEI et profondeur a également été tracé pour visualiser les différences par zone de contrat, compte tenu du gradient de profondeur connu dans la ZCC (Figure S6)⁸⁴.

Comparaison de la liste de contrôle CCZ avec les listes de contrôle mondiales

Pour fournir un degré de contexte mondial à la biodiversité CCZ telle qu'elle est actuellement enregistrée, la proportion d'espèces nommées par rapport aux espèces non nommées a été comparée aux estimations publiées de la diversité mondiale des espèces marines par rapport au total enregistré actuel des espèces marines mondiales connues (eucaryotes). espèces actuellement dans WoRMS (241,129)⁴⁴ La littérature pertinente a été recherchée pour identifier les estimations et toute évaluation de leur exactitude. Aucune estimation mondiale de la richesse des espèces d'eaux profondes publiée à ce jour n'a été identifiée dans la recherche, par conséquent mondiale et Appeltans et al.⁵⁸ ont été principalement ont été examinées. Les estimations de Mora et al. d'analyse par Poore et al.¹⁰¹ Pour examiner la composition⁵⁷ utilisés sur la base des estimations de la richesse des espèces marines taxonomique de la liste de contrôle par rapport aux ensembles de données mondiaux, des données ont été demandées à WoRMS et une copie de la base de données de WoRDS44 a été fournie à partir du 1er janvier 2023 et archivée sur GitHub (https://github.com/howlerMoonkey/CCZ_BIODIVERSITY/blob/main/Data-fin/Data_S11_WoRDS44.csv). Les non-métazoaires ont été retirés de l'ensemble de données et les proportions relatives d'espèces par embranchement ont été calculées et tracées pour comparer la CCZ à toutes les espèces de métazoaires d'eaux profondes enregistrées à ce jour.

RESSOURCES ADDITIONNELLES

La liste de contrôle CCZ créée dans cette étude est publiée sous forme de page Web, disponible via le World Register of Deep-Sea Species WoRDS44 sous-registre du World Register of Marine Species (WoRMS)⁴⁵ à https://www.marinespecies.org/deepsea/ccz_checklist.php.