

N° d'ordre : 3647



THÈSE
présentée à
L'UNIVERSITÉ BORDEAUX I

École Doctorale
« SCIENCES ET ENVIRONNEMENT »

Pour obtenir le grade de DOCTEUR
Spécialité ÉCOLOGIE AQUATIQUE

Impacts des changements globaux sur la distribution des poissons migrateurs amphihalins

Une approche par modélisation à l'échelle continentale

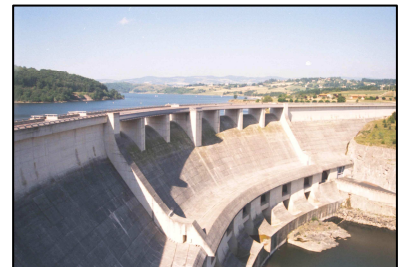
GÉRALDINE LASSALLE



UNE ESPÈCE
La lamproie marine
Photo Erling Svensen



UN BASSIN
La rivière Sieg, affluent du Rhin
Photo Jörg Freyhof



UNE VARIABLE
Barrage de Villerest sur la Loire
Photo Philippe Crouzet

Soutenue publiquement le : 13 - 11 - 2008

Après avis de :

M. Richard BEAMISH (Senior scientist, Pacific Biological Station)
M. Didier PONT (Directeur de Recherche, Cemagref)

Rapporteur
Rapporteur

Devant la commission d'examen formée de :

M. Jean-Luc BAGLINIÈRE (Directeur de Recherche, INRA)
M. Richard BEAMISH (Senior scientist, Pacific Biological Station)
M. Pierre CHARDY (Professeur émérite, Université Bordeaux I)
M. Philippe CROUZET (Project Manager, EEA)
M. Didier PONT (Directeur de Recherche, Cemagref)
M. Éric ROCHARD (Directeur de Recherche, Cemagref)

Examinateur
Rapporteur
Président
Examinateur
Rapporteur
Directeur de thèse

*« Astronomy was a respected, rigorous science long before ecology was,
but Copernicus and Galileo never moved a star »
Robert MacArthur*

Remerciements

Je tiens à exprimer, en premier lieu, mes remerciements aux membres du jury qui ont pris le temps d'évaluer mon travail de thèse.

Merci à Monsieur Didier Pont pour l'ensemble des remarques pertinentes qui ont jalonné mes trois années de thèse et pour sa participation au jury de thèse en tant que rapporteur. Merci à Monsieur Richard Beamish d'avoir accepté d'être rapporteur d'un manuscrit rédigé en français et de s'être déplacé depuis le Canada pour assister à la soutenance.

Merci à Monsieur Pierre Chardy pour les enseignements qu'il m'a dispensés au cours de ma formation universitaire et pour avoir présidé le jury de ma thèse.

Merci également à Monsieur Jean-Luc Baglinière et Monsieur Philippe Crouzet pour leur examen approfondi de mon manuscrit et pour leur participation active au bon déroulement de ma thèse.

Je tiens à remercier Éric Rochard pour avoir dirigé, avec finesse et intelligence, mes travaux de recherche. Merci pour la confiance et la sympathie qu'il m'a témoignées pendant ces trois années de coopération.

Mes remerciements vont à Paul Gonthier pour m'avoir accueillie au sein de son unité de recherche, dans laquelle les conditions matérielles et technologiques facilitent grandement l'aboutissement des travaux de recherche.

Merci à l'ensemble de l'unité « Écosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins - ECOSEMA » et plus particulièrement à Laurent Beaulaton, Françoise Daverat et Patrick Lambert. Les conseils qui m'ont été prodigués dès mon arrivée au Cemagref ont permis à la thèse de prendre une orientation favorable.

Merci au personnel du centre de documentation pour son aide inestimable dans la recherche bibliographique.

Sur un plan plus personnel, je tiens aussi à remercier les amis de toujours et ceux que j'ai eu la chance de rencontrer au Cemagref. Merci pour les bons moments partagés au travail et à l'extérieur et pour leur soutien sans faille dans les moments délicats. Un grand merci en particulier à Hélène, Stéphanie, Bénédicte, Maud, Delphine, Aurélie et Magali.

Enfin, mes remerciements, les plus sincères et les plus chaleureux, vont à ma famille, petite mais qui a toujours su se montrer à la hauteur.

Table des matières

1	Introduction	11
1.1	Les changements globaux	13
1.1.1	Définition	13
1.1.2	Les changements globaux au cours du XX ^{ème} siècle - IPCC (2007a).....	13
1.1.3	Les impacts déjà observables des changements globaux	15
1.1.3.1	Changements phénologiques.....	15
1.1.3.2	Changements de distribution.....	16
1.1.3.3	Changements de communauté.....	17
1.1.3.4	Une question qui se pose pour les populations humaines	19
1.2	La macroécologie	21
1.2.1	Définition	21
1.2.2	Les théories, concepts et raisonnements écologiques	22
1.2.2.1	Concept de niche écologique.....	22
1.2.2.1.1	Quatre concepts de la niche.....	22
1.2.2.1.2	Les niches d'Hutchinson	23
1.2.2.2	Théorie des filtres environnementaux	23
1.2.2.3	Théorie de la dispersion/théorie neutraliste	27
1.3	La modélisation géographique prédictive - un outil privilégié	29
1.3.1	Le choix d'une approche : empirique <i>versus</i> mécanistique	29
1.3.2	Le choix d'une hypothèse : équilibre <i>versus</i> non-équilibre	31
1.3.3	Le choix d'un niveau d'étude : espèces <i>versus</i> assemblages	32
1.3.4	Le choix d'un objectif : explicatif <i>versus</i> prédictif	33
1.4	Les poissons migrateurs amphihalins.....	34
1.4.1	Définition - une vie entre deux eaux	35
1.4.2	Une géographie complexe.....	37
1.4.2.1	Variations au sein d'une espèce	37
1.4.2.2	Variations entre les espèces.....	39
1.4.2.3	Patrons biogéographiques	41
1.4.3	Importance écologique et économique.....	43
1.4.3.1	Des espèces clés des écosystèmes.....	43
1.4.3.2	Une place économique prépondérante	44
1.4.3.2.1	Les relevés historiques	44
1.4.3.2.2	Victimes de leur succès	44
1.4.4	Les premières traces de l'action du changement climatique.....	45
1.5	Les objectifs et la structuration du manuscrit.....	47
2	La méthodologie : limites et points forts	53
2.1	L'établissement des jeux de données	54
2.1.1	La base de données EuroDiad 2.0	54
2.1.1.1	Notice	54
2.1.1.2	La zone d'étude et l'échelle spatiale	54
2.1.1.3	Les données « historiques » : présence-absence ou présence-only	56
2.1.2	Les variables explicatives.....	57
2.1.2.1	Classification.....	57
2.1.2.2	Les facteurs testés et les autres.....	58
2.1.2.2.1	Dispersion, migration, colonisation	59

2.1.2.2.2	Les interactions biotiques.....	60
2.1.2.2.3	La composante historique - biogéographique	60
2.2	La construction des modèles	63
2.2.1	Le choix des modèles : les régressions.....	63
2.2.2	La mécanique de construction.....	65
2.2.2.1	La calibration.....	65
2.2.2.2	L'évaluation	67
2.2.2.3	Les mesures d'association.....	69
2.3	L'application des modèles.....	72
2.3.1	Des écarts marqués entre les techniques	72
2.3.2	Des écarts marqués entre les scénarios d'évolution	74
2.3.2.1	Les différentes familles de scénario	74
2.3.2.2	Les changements climatiques projetés	75
3	Facteurs environnementaux structurant la distribution 1900	81
3.1	Paléogéographie, paléoclimat et longitude.....	83
3.1.1	Le schéma général.....	83
3.1.2	Les événements majeurs.....	84
3.1.2.1	La crise de salinité messinienne	85
3.1.2.2	La dernière glaciation : le Würm (115 000 - 10 000 ans BP)	87
3.2	L'article central	88
3.2.1	Le résumé en français.....	88
3.2.2	Le manuscrit sous sa forme publiée	90
4	Impact du changement climatique sur la distribution 1900.....	105
4.1	La question des classes d'abondance	106
4.2	L'article centré sur les données de présence-absence	108
4.2.1	Le résumé français	108
4.2.2	L'article au format imposé par l' <i>American Fisheries Society</i>	109
4.2.3	Des projections multiscénario	131
4.3	L'article centré sur les données d'abondance	132
4.3.1	Le résumé en français.....	132
4.3.2	Le choix du package Design	133
4.3.3	L'article au format de la revue	134
5	Distribution 2000 et influence des pressions anthropiques régionales	159
5.1	Des espèces sous pression	160
5.1.1	Les barrages et la base Eldred 2.08	160
5.1.2	Les pêcheries	161
5.1.3	La pollution	163
5.2	L'article central	165
5.2.1	Le résumé en français.....	165
5.2.2	L'article au format de la revue	167
6	Importance d'une approche intégrant la dynamique des populations.....	193
6.1	Une étape dans le cheminement	194
6.1.1	Le schéma général.....	194
6.1.2	EuroTrait 1.0	195
6.1.3	Les lois écologiques sous-jacentes	195

6.2	L'article central	197
6.2.1	Le résumé en français.....	197
6.2.2	L'article au format de la revue	198
6.3	Extension à d'autres espèces de poissons migrateurs amphihalins.....	207
6.3.1	Des gradients latitudinaux négatifs : quatre espèces sous influence.....	207
6.3.2	Des gradients latitudinaux positifs : une majorité d'espèces	209
7	Discussion générale - Conclusions - Perspectives	211
7.1	Synthèse des résultats.....	213
7.1.1	Des espèces dans la tourmente climatique	213
7.1.2	Des espèces et des hommes.....	215
7.2	Des modèles aux outils de gestion	215
7.2.1	Les modèles de distribution : habitats ou espèces ?.....	217
7.2.2	Les projections : un scénario ou des scénarios ?.....	218
7.3	Les perspectives	220
7.3.1	Migration et distributions transcontinentales	220
7.3.2	Vers des variables plus proximales	221
7.3.3	De la latitude à la température.....	223
8	Bibliographie.....	225

Table des illustrations

Figures & Tableaux

- Figure 1 :** Températures observées moyennes, annuelles et globales (cercles noirs). L'ordonnée de gauche montre les anomalies par rapport à la moyenne 1961 - 1990 et l'ordonnée de droite représente la température actuelle estimée (°C). Les tendances linéaires allant avec les 25 dernières années (jaune), les 50 (orange), les 100 (violet) et les 150 (rouge) sont représentées, et correspondent à 1981 - 2005, 1956 - 2005, 1906 - 2005 et 1856 - 2005, respectivement. À noter que pour les périodes récentes, la pente est plus forte, indiquant une accélération du réchauffement. La courbe bleue est une représentation lissée des variations décennales. Pour donner une idée de la significativité des fluctuations, les gammes d'erreur décennales de 5% à 95% (gris clair) autour de cette ligne sont données (par conséquent, des valeurs annuelles peuvent dépasser ces limites). 12
- Figure 2 :** Tendance des précipitations annuelles terrestres entre 1901 et 2005 (% par siècle), en utilisant la base de données GHCN sur les précipitations du NCDC..... 14
- Figure 3 :** Nombre d'études détaillant les impacts du changement climatique sur des espèces sauvages ou sur des systèmes..... 14
- Figure 4 :** Distribution géographique des tendances linéaires d'élévation moyenne du niveau de la mer (mm/année), entre 1993 et 2003, basée sur des données satellitaires d'altimétrie (TOPEX/POSEIDON). 20
- Figure 5 :** Relations entre la niche écologique et la distribution. 24
- Figure 6 :** La forme générale des règles d'assemblage. 26
- Figure 7 :** Modèle des filtres environnementaux..... 26
- Figure 8 :** Représentation schématique de modèles empiriques qui prédisent la route géographique suivie lors d'invasions biologiques. 30
- Figure 9 :** Les grandes lignes des stratégies d'histoire de vie pour des poissons potamotoques et thalassotoques..... 36
- Figure 10 :** Le nombre d'espèces potamotoques et thalassotoques trouvé pour chaque intervalle de 5° de latitude. Les deux hémisphères sont séparés..... 40
- Figure 11 :** Le nombre d'espèces potamotoques (■), thalassotoques (■) et total (—▲—) trouvé pour chaque intervalle de 5° de latitude (± écart-type) sur la zone d'étude de ce travail couvrant l'Europe, l'Afrique du Nord et le Moyen-Orient. 40
- Figure 12 :** Schéma conceptuel représentant l'articulation des différentes parties de la thèse entre elles (à droite de la figure), le long d'un axe temporel (1900 - 2100) et dans un contexte environnemental précis (à gauche de la figure). 51
- Figure 13 :** Trois stratégies de calibration - validation des modèles statiques de distribution : (A) première approche par resubstitution ; (B) deuxième approche par découpage des données ; (C) troisième approche avec un jeu de validation indépendant. 66
- Figure 14 :** Deux exemples de courbe ROC et des valeurs AUC correspondantes..... 70

Figure 15 : Moyenne calculée à partir de plusieurs modèles du réchauffement de surface annuel (changement de température de l'air en surface, °C) pour le scénario B1 (haut), A1B (milieu) et A2 (bas), à deux périodes, 2011 - 2030 (gauche) et 2080 - 2099 (droite).....	78
Figure 16 : Moyenne des précipitations calculée à partir de plusieurs modèles pour l'hiver boréal (décembre à février; gauche) et pour l'été boréal (juin à août; droite). Les changements sont donnés pour le scénario d'émission A1B, pour la période 2090 - 2099 relativement à 1980 - 1999.....	78
Figure 17 : L'Europe au Pliocène.....	86
Figure 18 : Extension des glaciers durant le Pléistocène.	86
Figure 19 : Interface du logiciel TETYN permettant de définir les différentes modalités de l'extraction.	130
Figure 20 : Cartes de distribution des habitats potentiels pour le saumon atlantique, en 2100, dans le contexte du changement climatique.....	130
Figure 21 : Carte des grands barrages (▲) en Italie obtenue à partir d'une extraction de la base Eldred 2.08 au format DBF et d'une importation dans ArcView 9.2. (ESRI, 2004)....	162
Figure 22 : Schéma d'un bassin versant (■) avec plusieurs grands barrages (— ; bi) positionnés le long du réseau hydrographique (—) présentant des lacs et des réservoirs (■).....	162
Figure 23 : Carte des températures de l'eau de surface montrant un upwelling automnal, entre le 26/09/2005 et le 04/10/2005, le long des côtes du Portugal et de l'Espagne.....	208
Figure 24 : Schéma synthétique des résultats concernant la composante climatique du changement global.....	212
Figure 25 : Schéma synthétique des résultats concernant la composante anthropique régionale du changement global.....	216
Tableau 1 : Comparaison des quatre principaux concepts de niches écologiques.....	24
Tableau 2 : Relation positive entre la latitude et âge/taille à la maturité parmi les poissons migrateurs amphihalins.	38
Tableau 3 : Les techniques statistiques employées pour les trois différents types de variable réponse. Elles sont illustrées par des exemples issus de la littérature.....	62
Tableau 4 : Direction qualitative des différentes variables forçantes déterminant les différentes familles de scénario d'émission de gaz à effet de serre.	76
Tableau 5 : Réchauffement moyen de surface projeté pour la fin du XXI ^{ème} siècle. Pour exprimer les changements par rapport à la période 1850 - 1899, il faut ajouter +0,5 °C aux valeurs du tableau.....	76

Chapitre I

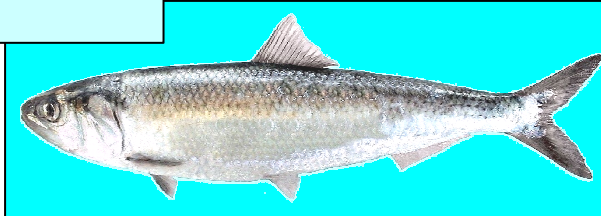
Introduction



Alosa tanaica

Les aloses de la mer Noire

(Photos Vasile Otel)



Alosa immaculata

L'aloise de l'Afrique du Nord

(Photo Mahmoud Bacha)



Alosa algeriensis

Les aloses de l'Atlantique Nord

(Photos Laurent Beaulaton et collection Cemagref)



Alosa fallax



Alosa alosa

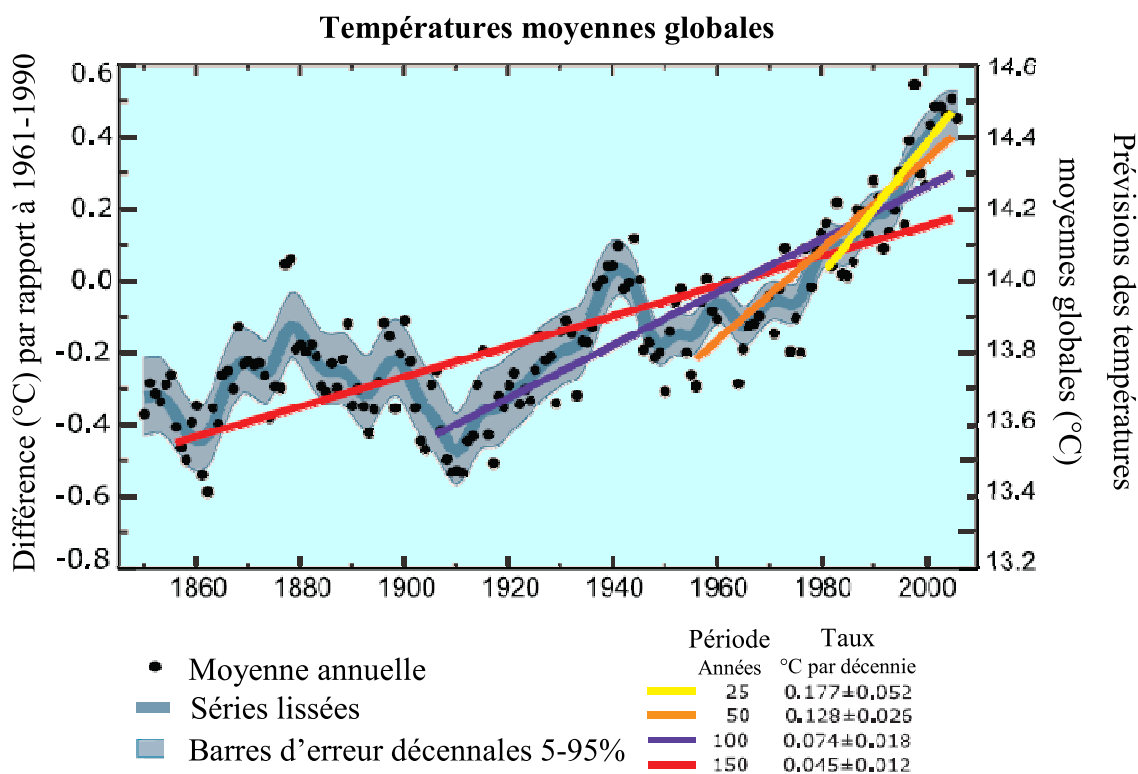


Figure 1 : Températures observées moyennes, annuelles et globales (cercles noirs). L'ordonnée de gauche montre les anomalies par rapport à la moyenne 1961 - 1990 et l'ordonnée de droite représente la température actuelle estimée (°C). Les tendances linéaires allant avec les 25 dernières années (jaune), les 50 (orange), les 100 (violet) et les 150 (rouge) sont représentées, et correspondent à 1981 - 2005, 1956 - 2005, 1906 - 2005 et 1856 - 2005, respectivement. À noter que pour les périodes récentes, la pente est plus forte, indiquant une accélération du réchauffement. La courbe bleue est une représentation lissée des variations décennales. Pour donner une idée de la significativité des fluctuations, les gammes d'erreur décennales de 5% à 95% (gris clair) autour de cette ligne sont données (par conséquent, des valeurs annuelles peuvent dépasser ces limites). Des résultats de modèles climatiques suggèrent qu'il y a eu peu de changements avant 1915, et qu'après une fraction substantielle du changement climatique, du début du XX^{ème} siècle, a été causée par des phénomènes naturels comme les modifications des radiations solaires, le volcanisme et la variabilité naturelle. De 1940 à 1970, l'industrialisation croissante à la suite de la Seconde Guerre Mondiale a augmenté la pollution dans l'hémisphère Nord, contribuant au réchauffement. Les augmentations de CO₂ et d'autres gaz à effet de serre dominant le réchauffement observé après 1975. Adaptée de IPCC (2007b).

1.1 Les changements globaux

1.1.1 Définition

Il s'agit de l'ensemble des changements naturels ou anthropiques de la Terre, tant dans sa structure physique que biologique, et qui, agrégés, sont significatifs à l'échelle globale. Schématiquement, il est possible de discerner d'un côté les changements climatiques et de l'autre les changements non climatiques.

Ces dernières années, l'attention de la presse écrite, des médias ainsi que de la littérature scientifique, a été portée particulièrement sur les problèmes relatifs au climat. Selon l'IPCC* (2007a), le changement climatique réfère à un changement dans l'état du climat qui peut être identifié par des modifications dans les moyennes et/ou dans la variabilité de ses propriétés, et qui persiste sur une période longue, typiquement des décennies ou plus. Ce terme réfère à tout changement du climat dans le temps, dû à la variabilité naturelle ou résultant des activités humaines. Les changements non climatiques sont, quant à eux, rattachés notamment aux modifications dans l'utilisation des sols, à la qualité des eaux, à la fragmentation des systèmes naturels ou encore à la surexploitation des ressources.

Le changement climatique actuel est souvent considéré comme une source supplémentaire de stress pour les espèces déjà menacées par des changements environnementaux locaux ou globaux, pouvant ainsi augmenter le risque d'extinction. L'homme, par conséquent, est souvent décrit comme l'agent principal de la « 6^{ème} crise d'extinction massive ou crise biologique » qui aurait débuté il y a 50 000 ans BP[†] et se serait intensifiée sur les derniers 500 ans (Brook *et al.*, 2008).

1.1.2 Les changements globaux au cours du XX^{ème} siècle - IPCC (2007a)

À l'échelle globale, 11 des 20 dernières années (1995 - 2006) sont parmi les 12 années les plus chaudes dans les relevés instrumentaux (thermomètres) de la température de l'air. L'élévation de la température de l'air sur les 100 dernières années est de 0,74 °C (0,56 °C à 0,92 °C). Ce phénomène observable sur l'ensemble du globe est plus prononcé pour les continents que pour les océans et est plus important aux hautes latitudes de l'hémisphère Nord. En effet, les températures moyennes en Arctique ont augmenté d'une valeur deux fois supérieure à celle enregistrée à l'échelle globale sur les 100 dernières années (Figure 1).

Pour les précipitations, des tendances entre 1900 et 2005 ont aussi été observées dans

* Groupement d'Experts Intergouvernementaux sur l'Évolution du Climat - Intergovernmental Panel on Climate Change.

† † Before Present - Il s'agit d'une échelle de temps utilisée en archéologie, en géologie et dans d'autres disciplines pour positionner des événements dans le passé, le 1^{er} janvier 1950 étant l'origine.

Tendance dans les précipitations annuelles, 1901-2005

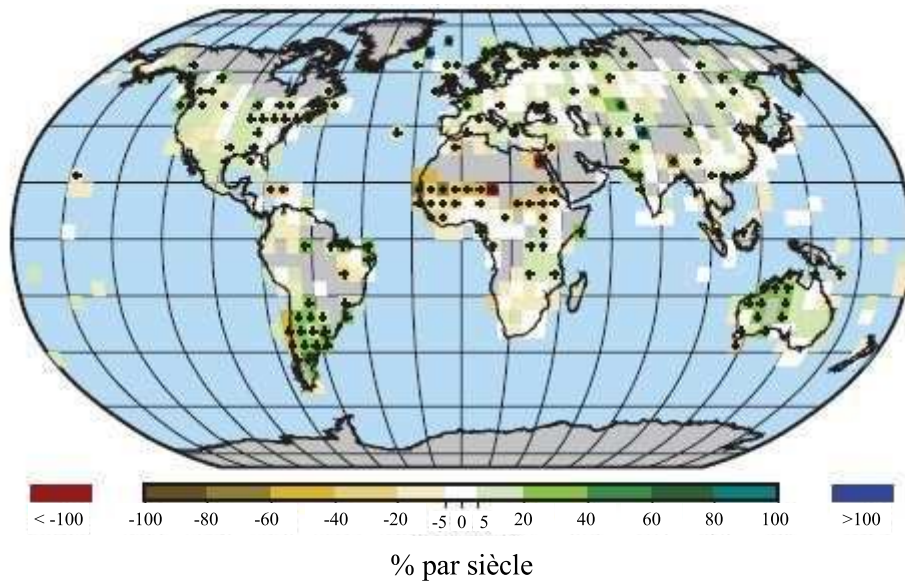


Figure 2 : Tendence des précipitations annuelles terrestres entre 1901 et 2005 (% par siècle), en utilisant la base de données GHCN[‡] sur les précipitations du NCDC[§]. Le pourcentage est basé sur les moyennes pour la période 1961 - 1990. Les aires en gris n'ont pas assez de données pour produire des tendances fiables. Le nombre minimal d'années pour calculer une tendance est 66. Une valeur annuelle est complétée pour une année donnée si les valeurs d'anomalies pour les 12 mois sont présentes. Les tendances significatives au seuil de 5% sont indiquées par des croix noires. Adaptée de IPCC (2007b).

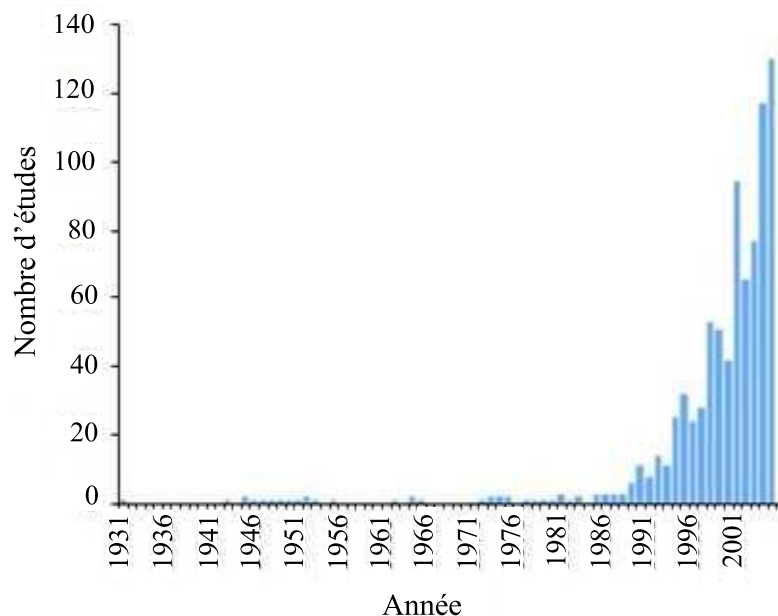


Figure 3 : Nombre d'études détaillant les impacts du changement climatique sur des espèces sauvages ou sur des systèmes. Ce graphique est basé sur 854 articles entre 1899 (pas représenté) et 2003. Il est issu des travaux de Camille Parmesan (Parmesan & Yohe, 2003; Parmesan, 2006) (http://cns.utexas.edu/communications/2006/11/global_species.asp).

[‡] Réseau global de climatologie historique - Global Historical Climatology Network.

[§] Centre national de données climatiques - National Climatic Data Center.

beaucoup de régions du globe. Sur cette période, elles ont augmenté significativement sur les côtes est de l'Amérique du Nord et de l'Amérique du Sud, en Europe du Nord et dans le nord et le centre de l'Asie. En revanche, les précipitations ont diminué au Sahel, en Méditerranée, dans le sud de l'Afrique et dans certaines parties du sud de l'Asie (Figure 2).

1.1.3 Les impacts déjà observables des changements globaux

Trois grands types d'effet sont les plus fréquemment étudiés chez les espèces animales et végétales, sur la base de chroniques d'observations à long terme et de rééchantillonnages de sites étudiés 30 à 100 ans plus tôt : effets sur la phénologie, la distribution et sur les communautés, avec des exemples se multipliant dans la littérature (Hughes, 2000; McCarty, 2001; Walther *et al.*, 2002; Parmesan & Yohe, 2003) (Figure 3). Si les études sur les distributions se concentrent plus sur les animaux que sur les plantes, l'inverse est vrai pour les études phénologiques (Parmesan, 2006). Pour plus de clarté, dans cette partie, je ne présenterai que des exemples concernant les changements climatiques récents, sans remonter jusqu'à des cas d'étude pouvant dater du petit âge glaciaire (1550 à 1860) ou de la dernière glaciation (maximum glaciaire vers 24 000 à 18 000 ans BP).

1.1.3.1 Changements phénologiques

La phénologie est définie comme le calendrier des activités saisonnières des animaux et des plantes. Les variations dans la phénologie des espèces peuvent être mises en évidence en utilisant des bases de données phénologiques couvrant plusieurs décennies voire siècles (Harrington *et al.*, 1999) ou expérimentalement en milieu naturel ou en laboratoire, avec des exemples complexes notamment chez les plantes (Dunne *et al.*, 2003). Des études variées réalisées sur des ligneux, des plantes herbacées, des oiseaux, des insectes, des amphibiens ou encore des poissons ont montré que les changements apparus dans les phénologies vont, pour la grande majorité, dans le sens attendu dans ce contexte de changement climatique (Parmesan & Yohe, 2003). Ces changements sont particulièrement marqués au printemps et sont caractérisés par un « avancement » dans le temps des activités printanières, *e.g.* la reproduction ou le premier chant des oiseaux, l'arrivée des oiseaux migrateurs, l'apparition des papillons, le chorus et le frai chez les amphibiens et l'éclosion de plantes, et ce depuis les années 60. Ils sont à mettre en relation majoritairement avec les températures des mois précédents. Dans un lac au nord-ouest des États-Unis, le bloom phytoplanctonique a avancé de 19 jours entre 1962 et 2002, alors que le pic de zooplancton était plus changeant, avec certaines espèces précoces et d'autres stables (Winder & Schindler, 2004). Les papillons

montrent en général une forte corrélation entre leur date de première apparition et les températures printanières. De ce fait, il n'est pas surprenant que leur première apparition ait avancé pour 26 espèces sur 35, en Grande-Bretagne, sur les deux dernières décennies (Roy & Sparks, 2000). Certains éléments indiquent aussi un démarrage tardif d'événements phénologiques automnaux, *e.g.* la coloration des feuilles ou encore les migrations automnales chez les oiseaux, mais ce glissement est moins prononcé et montre un patron plus hétérogène (Walther *et al.*, 2002).

1.1.3.2 *Changements de distribution*

L'aire de distribution d'une espèce regroupe les zones et les gammes de conditions environnementales dans lesquelles se trouvent toutes les populations d'une espèce. Elle est caractérisée par sa taille et sa configuration. Dans le contexte global de réchauffement climatique, les enveloppes climatiques sont déplacées vers les pôles ou vers des altitudes plus élevées. À la condition que la disponibilité en ressources et que les capacités de dispersion permettent ces déplacements, les espèces devraient suivre les changements du climat et de la même façon, ajuster leur distribution vers le nord ou plus en altitude (Walther *et al.*, 2002). Au cours du XX^{ème} siècle, ces glissements de distribution ont déjà eu lieu pour une large gamme de groupes taxonomiques, *e.g.* oiseaux, mammifères, papillons, et de localisations géographiques. Cependant, l'ampleur des déplacements varie beaucoup entre les espèces et au sein des espèces et de même, les limites nord et sud des espèces ne sont pas également sensibles au changement climatique. Les études englobant la totalité de l'aire de distribution d'une espèce, ou du moins les limites nord et sud, sont peu nombreuses et sont ciblées principalement sur les amphibiens, les mammifères et les papillons. Le manque d'études à large échelle vient sûrement de la difficulté à regrouper des données sur l'ensemble de la distribution d'une espèce, en particulier pour les espèces couvrant plusieurs continents. Les aires d'étude sont souvent déterminées par une limite politique comme un état, une province ou un pays. Par exemple, une étude a été menée en Grande-Bretagne et a comparé les aires de reproduction d'oiseaux de 1968 - 1972 à celles de 1988 - 1991. Sur les 59 espèces présentes dans le sud de la Grande-Bretagne, la limite nord de leurs aires de répartition a glissé, en moyenne, de 19 km vers le nord (incluant les espèces ne présentant aucun changement ou une contraction vers le sud). Les oiseaux confinés au nord (42 espèces) ont montré peu de changements dans leur limite sud de répartition (Thomas & Lennon, 1999). Les changements de distribution peuvent aussi concerner des espèces véhiculant des maladies pour l'homme ou pour des espèces animales ou végétales. En une seule année (1991), *Perkinsus marinus*, un

agent pathogène pour les mollusques bivalves, a étendu son aire de distribution vers le nord, de plus de 500 km sur la côte atlantique des États-Unis, de la Baie de Chesapeake à l'État du Maine. L'explication la plus simple est que le pathogène a été introduit de manière répétitive, par divers moyens et sur de nombreuses années, dans plusieurs localisations au nord-est où il a persisté à un niveau indétectable. Puis, il a été stimulé par l'élévation importante des températures hivernales et a proliféré. (Ford, 1996).

Cependant, le paysage moderne dominé par l'agriculture, les routes et le développement urbain offre une flexibilité restreinte aux écosystèmes pour s'ajuster à des changements écologiques rapides. Du fait de la perte et de la fragmentation importantes des habitats, beaucoup des sites qui pourraient devenir climatiquement favorables dans le contexte du réchauffement futur sont disjoints de la distribution actuelle et se situent au-delà des capacités de dispersion des espèces sur le court terme. Par conséquent, les espèces avec une faible adaptabilité et/ou de faibles capacités de dispersion vont être tenaillées entre, d'un côté, des changements de distribution forcés par le climat et de l'autre, une faible probabilité de trouver des habitats à coloniser, entraînant en fin de compte l'augmentation des taux d'extinction. Ceci est particulièrement évident pour les espèces polaires qui sont déjà acculées contre une limite géographique.

Dans ce travail...

L'impact des changements globaux sur les poissons migrateurs amphihalins a été abordé selon une approche basée sur les distributions. En effet, il s'agit du type de données le plus largement répandu pour les migrateurs amphihalins, ce qui autorise ainsi de travailler simultanément sur toutes les espèces européennes de ce groupe. De plus, ce choix d'orientation permet aussi de couvrir une large échelle spatiale et temporelle, qui comme cela a été souligné par de nombreux auteurs, est la seule manière d'intégrer la complexité du changement global. Cette approche pourrait être qualifiée de macroécologique (Cf. 1.2. « La macroécologie »).

1.1.3.3 Changements de communauté

Les assemblages d'espèces dans les communautés écologiques reflètent les interactions entre les organismes mais aussi les interactions des organismes avec leur environnement abiotique. Comme les espèces montrent des réponses individuelles à la température, à la concentration en CO₂ et à d'autres variables environnementales, le changement climatique

devrait perturber les associations temporelles et spatiales entre des espèces appartenant à un même niveau trophique ou interagissant à des niveaux trophiques adjacents. Ceci pourrait conduire à un découplage trophique (*mismatch*, en anglais) au sein de la chaîne alimentaire et donc, à des pertes de biodiversité. En effet, si deux espèces interagissant ou entrant en compétition montrent des réponses divergentes au changement climatique, l'issue de leur interaction pourrait être altérée. Cela a déjà été indiqué par des données à long terme sur des organismes terrestres et aquatiques avec la perte de coordination entre les cycles de vie de prédateurs et de proies, d'insectes herbivores et de plantes-hôtes, de parasites avec des insectes-hôtes ou encore d'insectes pollinisateurs et de plantes en floraison (Harrington *et al.*, 1999). Sur les deux dernières décennies, la phénologie de reproduction de la telline de la Baltique *Macoma balthica* a avancé de 1 jour par an dans la mer des Wadden. Cependant, il n'y a pas eu de décalage dans le bloom phytoplanctonique, conduisant à une discordance entre le développement du mollusque bivalve et de sa ressource trophique (Philippart *et al.*, 2003; Visser & Both, 2005). Ceci renvoie au concept fondamental en écologie aquatique selon lequel la fitness d'un prédateur, *i.e.* avantage évolutif, dépend de son synchronisme spatial et temporel avec la production de sa proie (Cushing, 1974). Dans une étude expérimentale, des gradients artificiels de température ont été utilisés pour examiner l'effet du changement climatique sur la compétition (interaction horizontale) entre trois espèces de drosophiles. L'abondance relative des espèces différait entre les différents traitements de température mais aussi en fonction de la présence d'un prédateur (interaction verticale) (Davis *et al.*, 1998). De ce fait, certains des exemples de changement de distribution ou de phénologie mentionnés ci-dessus impliquent des changements en cascade au niveau de la communauté. Plus drastiquement, l'extinction d'une espèce peut aussi conduire à des chaînes d'extinction (Brook *et al.*, 2008).

De plus, les changements de distribution sont souvent asymétriques : les colonisations par les espèces provenant des basses altitudes ou des faibles latitudes se déroulent plus rapidement que les déplacements des espèces résidentes se retirant en altitude ou vers les pôles. Le résultat serait, dans un premier temps, un élargissement des aires de distribution, une augmentation de la richesse spécifique de la communauté ainsi qu'une modification de sa composition et de son fonctionnement, du fait de la variabilité avec laquelle les espèces se repositionnent (Pounds *et al.*, 1999; Sagarin *et al.*, 1999). Cependant, la complexité des interactions écologiques rend délicate l'extrapolation d'études réalisées à l'échelle de la population à des niveaux d'intégration supérieurs comme la communauté et l'écosystème (Walther *et al.*, 2002).

À ce jour, la faiblesse évidente est le nombre limité, pour ne pas dire rare, d'études examinant les changements évolutifs (Gienapp *et al.*, 2008), qui sont particulièrement probables pour les espèces avec un temps de génération court et à croissance de population rapide (Rodriguez-Trelles & Rodriguez, 1998). En effet, très peu d'études ont été menées pour déterminer, par exemple, les sources d'un changement phénologique, *i.e.* à savoir s'il était le produit de la plasticité phénotypique ou d'une microévolution (génétique). Cependant, la quantité de variations génétiques entre populations et l'héritabilité des réponses face à une pression sélective d'ordre climatique varieront fortement et auront des énormes implications dans les taux de changements évolutifs et à terme sur les taux d'extinctions locales (Hairston, 1996; McCarty, 2001). Dans cette étude, le postulat que les populations ne s'adapteront pas génétiquement au changement climatique a été retenu sur la base de la vitesse du changement, du temps de génération relativement long des poissons migrateurs amphihalins et de leurs fortes capacités à se déplacer.

1.1.3.4 Une question qui se pose pour les populations humaines

Bien que la question se pose différemment pour les populations humaines, il est cependant nécessaire de noter que le changement climatique induit et induira aussi des repositionnements de populations humaines à l'échelle globale (Cournil, 2006). D'ores et déjà, l'impact du changement climatique est principalement visible au travers de problèmes liés à l'élévation du niveau de la mer, qui s'est accélérée ces dernières années pour atteindre 3,1 (2,4 à 3,8) mm par an, entre 1993 et 2003, avec de fortes variabilités spatiales (IPCC, 2007a). Il faut prendre en compte, dans le même temps, les problèmes de désertification, notamment l'avancée du désert de Gobi en Chine, de canicules ou encore d'inondations particulièrement au Bangladesh. Les populations touchées ou « réfugiés climatiques » ont été définies dans le programme environnemental des Nations-Unies comme : « *des individus qui sont forcés de quitter leur lieu de vie temporairement ou de façon définitive à cause d'une rupture environnementale (d'origine naturelle ou humaine) qui a mis en péril leur existence ou sérieusement affecté leurs conditions de vie* ». La rupture environnementale réfère à « *des changements physiques, chimiques et/ou biologiques dans l'écosystème qui le rend temporairement ou en permanence inapte pour une habitation humaine* » (El-Hinnawi, 1985). Les premières populations exposées sont notamment des populations vivant dans l'archipel du Tuvalu dans le Pacifique Sud, des populations installées le long du littoral Ivoirien ou encore des populations vivant en Alaska (Figure 4).

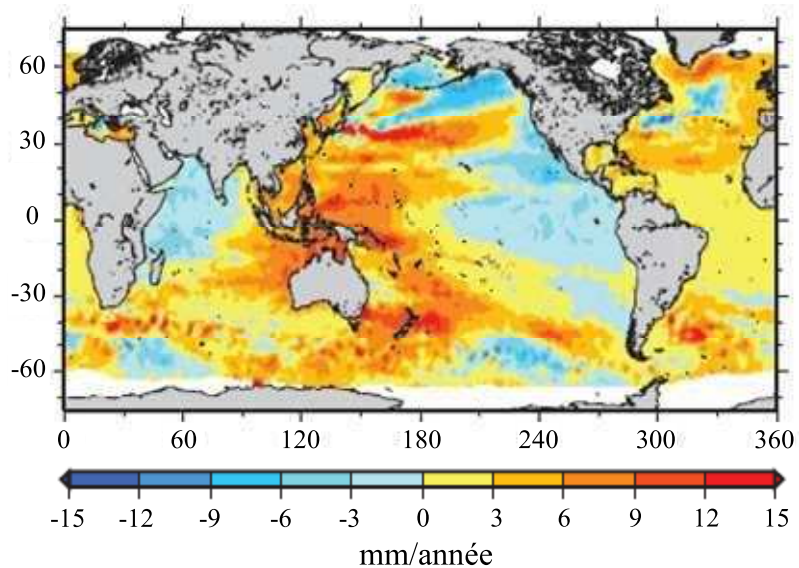


Figure 4 : Distribution géographique des tendances linaires d'élévation moyenne du niveau de la mer (mm/année), entre 1993 et 2003, basée sur des données satellitaires d'altimétrie (TOPEX/POSEIDON). Adaptée de IPCC (2007b).

Comme cela peut être vu dans les exemples décrits précédemment, l'évaluation des impacts du changement climatique actuel sur le biotope et la biocénose a nécessité l'augmentation de l'échelle spatiale et/ou temporelle des études écologiques. Elles couvrent alors des aires de distribution d'espèce, des pays voire des continents et se basent sur des séries temporelles dont la durée dépasse le plus souvent la trentaine d'années. De ce fait, des disciplines comme la macroécologie ont vu leur essor ces dernières décennies (Blackburn & Gaston, 1998; Gaston & Blackburn, 1999).

1.2 La macroécologie

1.2.1 Définition

Dans l'ouvrage de référence sur la macroécologie (Brown, 1995), l'auteur décrit le contexte dans lequel a émergé cette dernière. L'avancée dans des disciplines « traditionnelles » comme l'écologie, la biogéographie, la paléontologie, et la phylogénie était telle que la poursuite de la recherche nécessitait une approche à la frontière ou couplant plusieurs domaines. L'auteur définit alors la macroécologie comme « *un programme de recherche pluridisciplinaire dans lequel il s'agit d'évaluer les relations entre, d'un côté, les dynamiques et les interactions des populations qui ont été typiquement étudiées à de petites échelles par les écologistes et de l'autre, les processus de spéciation, extinction, et expansion des aires de distribution qui ont été investigués à plus larges échelles par les biogéographes, les paléontologistes, et les macroévolutionnistes* ». La macroécologie est majoritairement qualifiée d'approche, de méthode, de moyen, de manière d'étudier, de programme de recherche avec des caractéristiques distinctives plus que de nouveau champ des sciences ou de discipline à part entière. Pourtant, la caractérisation de la macroécologie par rapport aux sciences a été la source de débats, notamment dans la revue *Nature*, en 2002, en ce qui concerne la biogéographie (Blackburn & Gaston, 2002; Marquet, 2002).

L'essence de la macroécologie est d'identifier des patrons généraux et de comprendre les mécanismes sous-jacents, en se focalisant sur la distribution statistique de variables au travers des échelles spatiales et temporelles et parmi un nombre important de particules écologiques équivalentes (mais non identiques). Ces particules peuvent être des individus dans une population locale ou des espèces, des échantillons répliqués d'habitat, ou des espèces dans des communautés locales ou de plus larges biomes. Ces particules peuvent apparaître comme une collection hasardeuse à une échelle, mais leurs interactions et leurs propriétés statistiques (moyenne, variance, fréquence de distribution) restituent des patrons qui deviennent

émergents à large échelle spatiale ou temporelle. Il s'agit donc d'une approche statistique et comparative qui peut être potentiellement puissante pour comprendre l'abondance et la distribution des espèces. La macroécologie a d'ailleurs permis de nombreuses et importantes découvertes aussi bien en écologie qu'en biogéographie (Lomolino *et al.*, 2006). En effet, l'aréographie est le nom donné à la partie de la biogéographie centrée sur les aires géographiques des espèces et sur les propriétés de ces distributions comme leurs limites, leurs tailles, leurs formes, les superpositions possibles avec celles d'autres organismes, et les relations de tous ces éléments avec l'abondance des espèces (Kent, 2005). L'approche macroécologique a été particulièrement appliquée dans cette sous-discipline.

La macroécologie est illustrée par Brown (1995) comme suit : « *plutôt que d'essayer d'utiliser des microscopes toujours plus puissants pour étudier finement des phénomènes écologiques, la macroécologie essaye de développer de puissants macroscopes qui révéleront des processus et des patrons émergents* ». Il s'agit donc d'une approche que l'on peut qualifier de « top-down » et qui s'oppose à la vision « bottom-up » classiquement appliquée en écologie et selon laquelle la synthèse de résultats issus d'études menées localement est suffisante pour expliquer des patrons à large échelle (Gaston, 2000).

Le but de la macroécologie a été défini d'une manière plus directe et concrète par Brown & Maurer (1989) comme l'étude et la compréhension, à large échelle spatiale et temporelle, de la répartition de la nourriture et de l'espace entre les espèces. Selon ces auteurs, il s'agit de traiter les questions posées par les écologistes à l'échelle temporelle et spatiale normalement étudiées par les biogéographes et les macroévolutionnistes. Dans cette définition, les auteurs caractérisent la large échelle spatiale, qui correspond aux niveaux national, régional, continental et global et la longue échelle temporelle, qui va de la décennie au millénaire.

1.2.2 Les théories, concepts et raisonnements écologiques

1.2.2.1 Concept de niche écologique

1.2.2.1.1 Quatre concepts de la niche

Le concept a été introduit indépendamment, au début du XX^{ème} siècle, par deux chercheurs. Grinnell (1917) a décrit la niche en insistant sur la multitude de besoins environnementaux des espèces et en ignorant l'impact potentiel de la compétition exercée par d'autres organismes. Dans son livre, Elton (1927) a lui décrit la niche d'une manière sensiblement différente en mettant l'accent sur les effets qu'une espèce donnée a sur son environnement, sur son rôle écologique, notamment trophique, au sein des communautés. En effet, l'espèce consomme de la ressource et sert, elle-même, de ressource pour les niveaux trophiques

supérieurs. En 1957, Evelyn Hutchinson, dans ses fameuses « concluding remarks » faisant suite à un colloque sur les populations animales (Hutchinson, 1957), a donné une nouvelle formalisation au concept de niche qui est par la suite devenu central dans beaucoup de raisonnements et théories écologiques. Ce concept est plus amplement détaillé dans le paragraphe suivant. Enfin, MacArthur & Levins (1967) ont introduit un concept s'attachant à l'exploitation de la ressource. Il est défini pour une population particulière et donne l'utilisation fractionnelle des ressources le long d'une ou plusieurs dimensions appelées axes de la niche. Il s'agit simplement d'un histogramme des fréquences d'utilisation de la ressource pour une population donnée. Schoener (1989) propose un tableau comparatif (Tableau 1) de ces quatre principaux concepts.

1.2.2.1.2 Les niches d'Hutchinson

Hutchinson définit la niche fondamentale d'un organisme comme un hyper-volume à n -dimensions, pour lequel chaque point correspond à un état de l'environnement qui permettrait à l'espèce d'exister indéfiniment. La plus simple interprétation de cette définition est la suivante : une espèce existera partout où les conditions sont favorables et inversement n'existera jamais où les conditions sont défavorables. Ceci implique que, sous conditions normales de reproduction et de dispersion, l'espèce devrait occuper une région géographique conforme avec la distribution de sa niche (Figure 5A). Cependant, Hutchinson introduit rapidement la notion de niche réalisée. En réalité, l'espèce n'occupera que les portions de sa niche fondamentale dans lesquelles elle est compétitivement dominante par rapport à une autre espèce. La niche réalisée d'Hutchinson est donc plus petite que la niche fondamentale (Figure 5B). Cependant, des travaux plus récents, sur la dynamique des métapopulations entre zones sources et zones puits, montrent qu'une niche réalisée peut être plus étendue que la niche fondamentale (Pulliam, 1988, 2000). En effet, par définition, les puits n'ont pas les conditions nécessaires et suffisantes pour qu'une espèce accomplisse son histoire de vie. Cependant, un grand nombre d'individus peut se maintenir dans les puits par une immigration constante et importante à partir des zones sources (Figure 5C). Enfin, certains organismes sont limités dans leurs capacités de dispersion, signifiant qu'ils ne peuvent pas atteindre, donc ne sont pas présents, dans des habitats favorables (Figure 5D) (Pulliam, 2000).

1.2.2.2 Théorie des filtres environnementaux

Dans une étude sur la faune aviaire insulaire, les règles d'assemblage (*assembly rules*, en anglais) ont été définies explicitement pour la première fois. Il s'agit de restrictions

Tableau 1 : Comparaison des quatre principaux concepts de niches écologiques. Adapté de Schoener (1989).

	Grinnell	Elton	Hutchinson	Utilisation
Basé sur le « cadre » ou « l'occupant »	Cadre	Cadre	Occupant	Occupant
Étendue de l'échelle spatiale	Microhabitat	Microhabitat	Micro- et macrohabitat	Micro- et macrohabitat
Ressources alimentaires/Prédation	Les deux	Les deux	Principalement ressources alimentaires	Principalement ressources alimentaires
Groupe taxonomique	Une espèce	Parfois plus d'une espèce	Une espèce	Une espèce
Survie ou occurrence			Survie	Occurrence

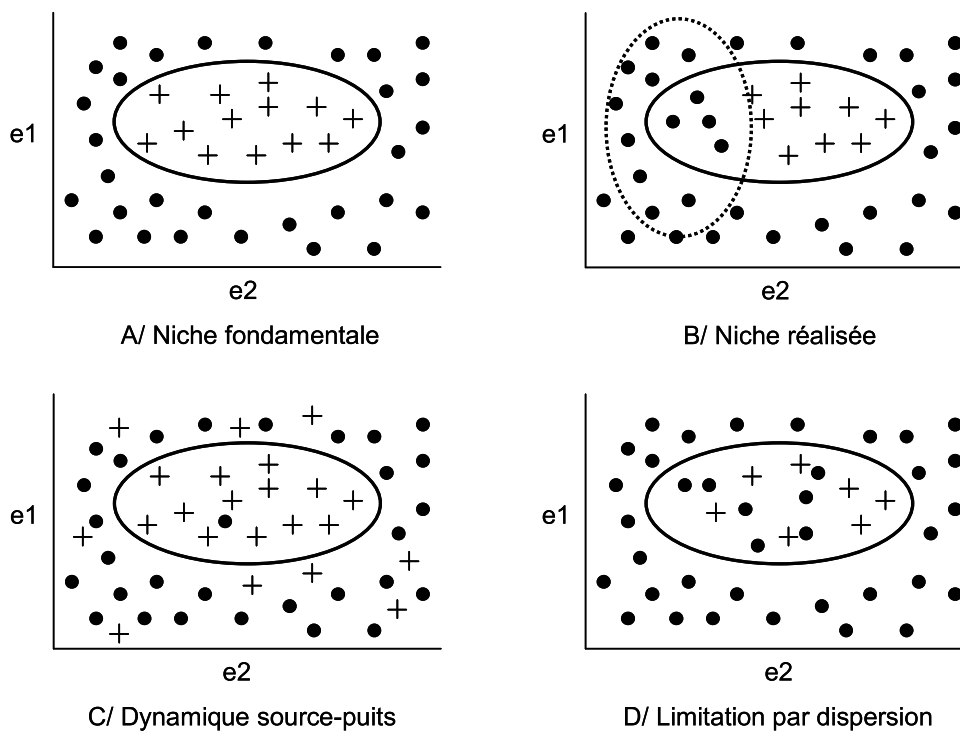


Figure 5 : Relations entre la niche écologique et la distribution. Dans chaque diagramme, l'ellipse en trait plein montre la niche fondamentale ou la combinaison de facteurs environnementaux (e1 et e2) pour laquelle l'espèce a un taux de croissance supérieur ou égal à 1. Les croix indiquent la présence de l'espèce dans un habitat caractérisé par des valeurs particulières de e1 et e2 et les ronds, de la même façon, indiquent l'absence de l'espèce dans un habitat. A/ une espèce est présente partout où les conditions sont favorables et nulle part ailleurs ; B/ une espèce est absente dans les portions de sa niche fondamentale occupées par un compétiteur dominant ; C/ une espèce est présente dans un puits où le taux de croissance est inférieur à 1; D/ une espèce est absente d'habitats favorables à cause de phénomènes d'extinction locale, d'un faible pouvoir de dispersion et du temps nécessaire à leur colonisation. Adaptée de Pulliam (2000).

généralisées sur la présence ou l'abondance d'espèces qui sont basées sur la présence ou l'abondance d'une ou plusieurs autres espèces ou types d'espèces (pas seulement sur la réponse individuelle des espèces à leur environnement) (Diamond, 1975). Keddy (1992) a redéfini les règles d'assemblage à un sens plus large, comme des filtres de toutes sortes imposés sur un pool régional d'espèces. Selon Keddy (1992), la meilleure façon de visualiser les règles d'assemblage est par un processus de délétion dans lequel l'environnement global agit comme un filtre supprimant les espèces qui n'ont pas les traits nécessaires leur permettant de persister dans une gamme particulière de conditions. À l'échelle de la communauté, les règles d'assemblage peuvent être considérées comme un analogue de la sélection naturelle. Dans cette dernière, les habitats servent de filtres aux génotypes, *i.e.* le génotype le moins approprié est éliminé, et le meilleur survit pour se reproduire. Pour les règles d'assemblage, les filtres opèrent sur les traits et éliminent les jeux de traits qui ne conviennent pas à cet environnement. Les espèces qui composeront la communauté seront celles qui auront « survécu » aux filtres (Figure 6). Ces règles d'assemblage ont été principalement démontrées au sein des communautés végétales naturelles comme des marais salants et plus anthropisées comme des pelouses (Wilson & Whittaker, 1995). Sur des plantes en Argentine, Diaz *et al.* (1998) ont démontré un « effet filtre » fort des conditions climatiques sur les fonctions clés des plantes, avec les traits végétatifs plus souvent filtrés que les traits de régénération. Aux États-Unis, Poff & Allan (1995) ont souligné que l'organisation fonctionnelle des communautés de poissons était reliée à la variabilité hydrologique des cours d'eau.

Dans les applications les plus simples, seulement un filtre doit être appliqué pour assembler une communauté. Cependant, dans la majorité des cas, des séries séquentielles de règles de délétion peuvent être nécessaires. Par exemple, à l'échelle d'un cours d'eau, la diversité locale de poissons, d'invertébrés ou d'algues dépend de plusieurs paramètres : du pool total d'espèces présentes dans le bassin versant, de la hiérarchie des différents filtres environnementaux (il s'agit de conditions environnementales à action spécifique telles que le climat, le type de cours d'eau, le degré de connectivité *etc.*) ainsi que des propriétés permettant aux différentes espèces de « passer » ces filtres (*i.e.* de résister à ces conditions données ; il peut s'agir de la mobilité, du mode d'alimentation ou du cycle évolutif *etc.*) (Tockner, 2006) (Figure 7). Le climat, la perturbation et les interactions biotiques sont des exemples souvent cités de filtres qui tendent à agir à des échelles spatiales décroissantes (Box, 1981). Seulement les traits qui sont viables sous les conditions climatiques prédominantes, puis dans le régime de perturbation principal, pourront être éliminés (ou non) par les interactions avec d'autres organismes.

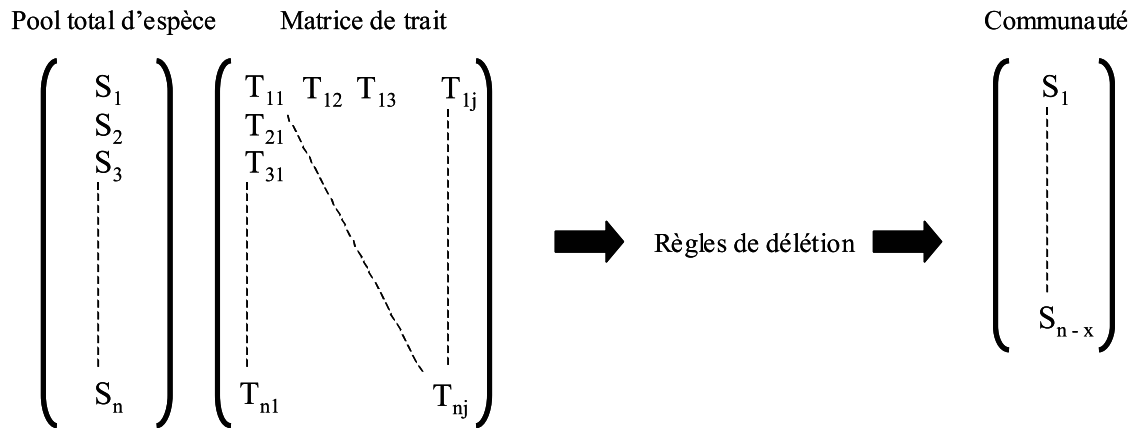


Figure 6 : La forme générale des règles d'assemblage. Deux bases de données sont nécessaires. Le pool d'espèce total, et une série de traits pour chaque espèce. Les règles de délétion déterminent quels traits et par conséquent, quels sous-échantillons d'espèces forment la communauté. Adaptée de Keddy (1992).

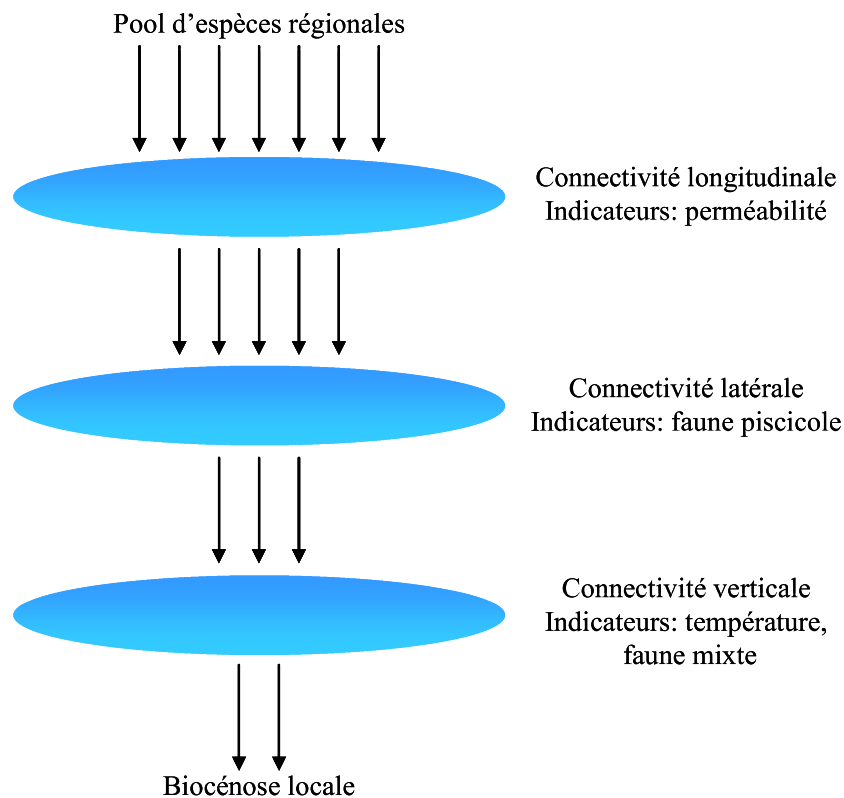


Figure 7 : Modèle des filtres environnementaux. Trois types de filtres : la connectivité longitudinale, latérale et verticale. Les indicateurs sont des variables potentielles permettant d'évaluer ces différents filtres. Adaptée de Tockner (2006).

1.2.2.3 Théorie de la dispersion/théorie neutraliste

La théorie neutraliste de la biodiversité suggère que seuls les processus historiques (fluctuations démographiques et limitations de la dispersion) expliquent les patrons de diversité, négligeant ainsi les possibles différences de niche entre espèces et donc les processus déterministes d'exclusion compétitive. Le terme « neutraliste » est défini dans cette théorie à l'échelle de l'individu et non pas de l'espèce et signifie que la théorie traite les organismes dans la communauté comme essentiellement identiques dans leur probabilité *per capita* de se reproduire, de mourir, de migrer et d'évoluer (Hubbell, 1979, 2001). Plus généralement, la caractéristique majeure d'une théorie neutraliste en écologie n'est pas la simplicité des lois régissant les interactions écologiques, mais plutôt que ces lois affectent tous les organismes de la même manière. De ce point de vue, on peut considérer que la théorie originelle de la biogéographie insulaire de MacArthur (MacArthur & Wilson, 1963; MacArthur & Levins, 1967) est neutre car toutes les espèces sont égales dans leur probabilité d'immigrer sur une île et de s'éteindre une fois là-bas. En effet, selon MacArthur, le taux d'immigration spécifique ne dépend pas des caractéristiques intrinsèques des « propagules » émises par chaque espèce mais de la taille de l'île, de la distance à la zone source, de la nature de la zone source ainsi que du nombre d'espèce déjà en place sur l'île.

Il est possible de formaliser la problématique avec un exemple précis : est-ce que différentes espèces d'arbre sont présentes sur un terrain parce qu'elles sont les plus adaptées à ce microhabitat (assemblages basés sur les niches) ou parce que ce sont leurs graines qui sont arrivées là (assemblages basés sur la dispersion) ? L'assemblage basé sur les niches soutient que les communautés écologiques sont des assemblages avec un nombre statique et restreint d'espèces, qui coexistent à l'équilibre sous condition d'un partage strict d'une ressource limitée. L'assemblage basé sur la dispersion déclare que les communautés écologiques sont ouvertes, continuellement changeantes et correspondent à des assemblages d'espèces pas à l'équilibre gouvernés par des phénomènes de spéciation et de dispersion aléatoires, de dérive écologique et d'extinction locale stochastique. Par exemple, selon Hubbell (1979), dans la forêt sèche tropicale, les patrons d'abondance relative des espèces seraient expliqués par un modèle stochastique simple, basé sur des phénomènes aléatoires d'immigration et d'extinction mis en place lors de perturbations périodiques de la communauté. Cependant, les communautés écologiques actuelles sont intuitivement et indubitablement gouvernées par les lois s'appliquant à ces deux types d'assemblages mais la question subsidiaire est de connaître leur importance relative (Leigh, 2007).

Selon Hubbell (2001), c'est la théorie neutraliste de la biodiversité, par opposition au concept de niche, qui a permis de travailler en écologie à de plus larges échelles spatiales et temporelles, en utilisant des cadres biogéographiques et paléontologiques de référence et des approches moins expérimentales et plus analytiques.

En macroécologie, les hypothèses peuvent être testées de plusieurs manières (Blackburn, 2004) :

- Par des « expériences naturelles » : suite à des changements dans les écosystèmes liés à des phénomènes naturels comme les tremblements de terre, les éruptions volcaniques ou encore les sécheresses, les inondations et les feux.
- Par des « expériences dans la nature » : avec des changements intentionnels ou accidentels liés aux activités humaines comme les introductions d'espèces, les modifications de la composition atmosphérique, le réchauffement climatique qui peuvent induire des changements sur le long terme dans les écosystèmes et les assemblages d'espèce (Cf. 1.1.3 « Les impacts déjà observables des changements globaux »).
- Par des « expériences en microcosmes » : ne s'appliquent que pour des organismes de petite taille tels que les protistes pour lesquels le dispositif expérimental représente une large échelle spatiale et temporelle.
- Par des « données issues de l'observation » : la macroécologie a été bâtie sous la forme d'études descriptives documentant l'existence de patrons particuliers dans la structure des assemblages à l'échelle géographique. Malheureusement, ce type d'approche seul n'a pas permis généralement de conclure entre les hypothèses à l'origine de ces patrons.

Dans ce travail...

La problématique a été abordée selon la dernière approche avec des « données issues de l'observation ». La principale limitation concernant ce type de données est leurs sources variées (synthèses d'articles publiés, atlas biologiques, bases de données, littérature grise, recherches Internet, collections de muséum, communications personnelles *etc.*). Cela signifie qu'elles sont issues de jeux d'observations « disparates », dans le sens où les observations ont été faites de façon non coordonnée et planifiée, par différents observateurs, sur différents sites, et à différentes dates. Cependant, une fois cette limitation clairement énoncée, l'utilisation complémentaire de modèles mathématiques permettra de comprendre les données et de générer des prédictions.

1.3 La modélisation géographique prédictive - un outil privilégié

Comme cela a été vu précédemment dans la partie 1.2.2 « Les théories, concepts et raisonnements écologiques », l'analyse des relations espèce - environnement a toujours été un point central en écologie. La quantification de ces relations représente le cœur de la modélisation géographique prédictive qui est devenue un outil privilégié pour évaluer, dans le temps et dans l'espace, l'impact de l'utilisation de l'environnement par l'homme (Araujo *et al.*, 2005b) ainsi que celui d'autres changements environnementaux notamment d'ordre climatique sur la distribution des organismes (Thuiller, 2003).

1.3.1 Le choix d'une approche : empirique *versus* mécanistique

L'approche la plus fréquemment utilisée pour modéliser la distribution des espèces est corrélative. Il s'agit de partir de la distribution observée d'un organisme puis d'associer statistiquement la présence, la présence-absence ou l'abondance de l'organisme avec des données spatialisées de l'habitat comme le type de sol, le climat ou encore la topographie. Les sorties des modèles correspondent à des probabilités de présence ou à un indice d'adéquation de l'habitat (Kearney, 2006). Peterson (2003) propose une représentation schématique de la construction et de l'application de ces modèles et montre en quoi cela nécessite des allers-retours entre espace géographique et espace écologique (Figure 8). Les données étant majoritairement issues de campagnes de terrain et empiriques, les modèles prédisent donc directement la niche réalisée des organismes (Malanson *et al.*, 1992; Guisan & Zimmermann, 2000). Afin d'éviter toute confusion dans le reste du manuscrit, ces modèles seront appelés des modèles « empiriques ».

La deuxième approche pour modéliser la distribution d'un organisme est de déterminer les liens mécanistiques existant entre l'environnement de l'organisme et sa fitness. Par opposition à l'approche corrélative, l'organisme est au centre de la démarche et non plus sa distribution. Les sorties des modèles correspondent à des composantes de la fitness comme la survie, le potentiel de croissance ou le potentiel de reproduction (Kearney, 2006). Ces modèles sont appelés mécanistiques, physiologiques ou encore causals car ils basent leurs prédictions sur de vraies relations « cause à effet » qui sont fonctionnelles biologiquement. Ils paramétrisent la niche fondamentale, puis implémentent des lois rendant compte de la compétition pour aboutir finalement à la prédiction de la niche réalisée (Prentice *et al.*, 1992; Guisan & Zimmermann, 2000). Ils sont théoriquement plus robustes que les modèles empiriques mais nécessitent beaucoup plus de connaissances écologiques et de données et sont difficiles à

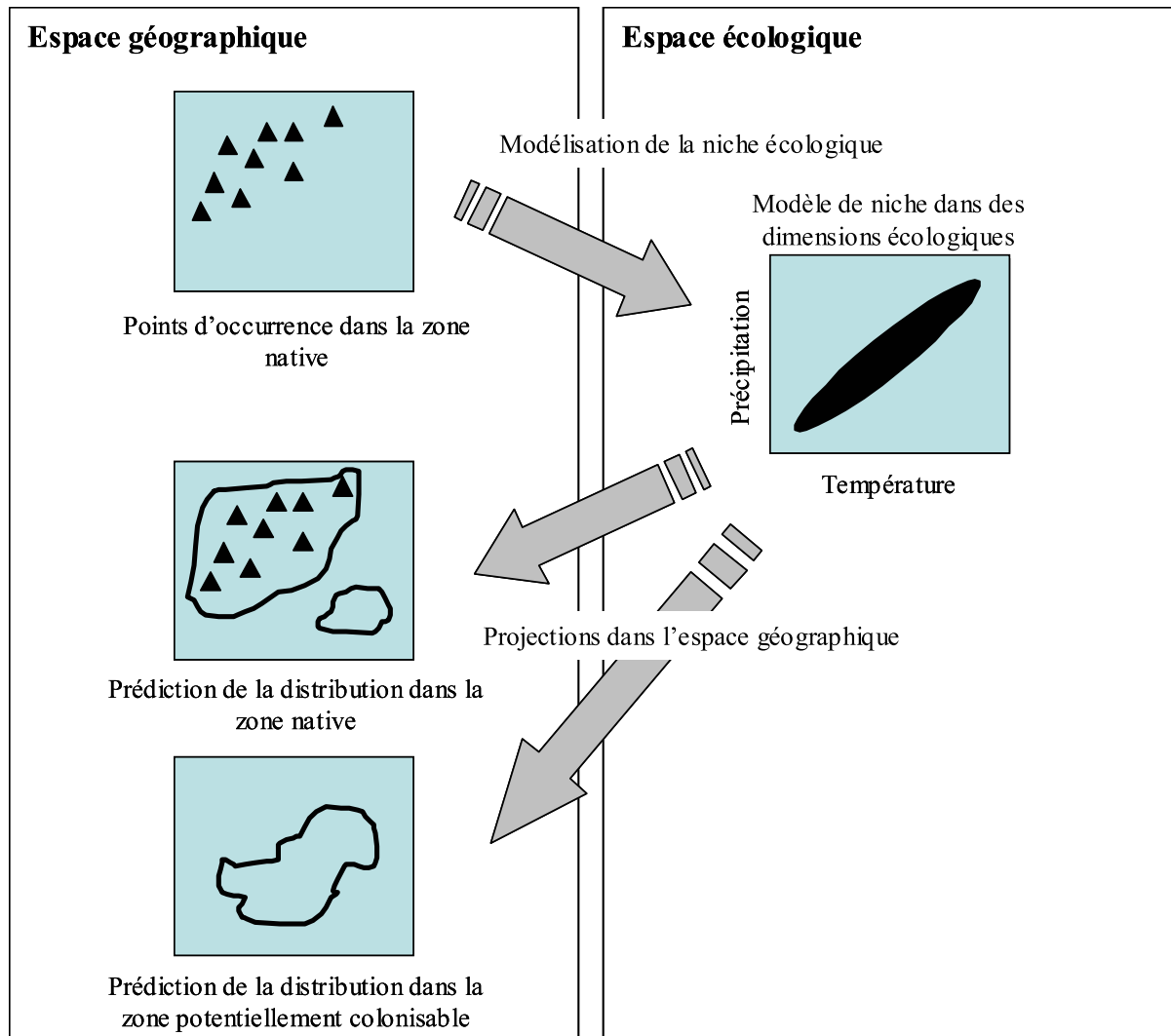


Figure 8 : Représentation schématique de modèles empiriques qui prédisent la route géographique suivie lors d'invasions biologiques. La figure montre le processus en trois étapes : (1) caractériser la distribution d'une espèce dans l'espace géographique, (2) modéliser la niche écologique dans l'espace écologique, et (3) la projection de retour dans l'espace géographique pour prédire les distributions dans la zone géographique native et dans la zone géographique potentiellement colonisable. Adaptée de Peterson (2003).

valider. Cependant, la force de ce type de modèle est qu'ils permettent aux scientifiques de reconnaître des possibilités qui n'auraient pas été facilement déduites à partir d'approches moins intégratives et empiriques. Afin d'éviter toute confusion dans le reste du manuscrit, ces modèles seront appelés des modèles « mécanistiques ».

Des auteurs insistent sur la nécessité de construire, pour une même espèce, des modèles de distribution empiriques et mécanistiques et de les comparer afin d'en tirer les conclusions les plus fiables à destination des acteurs de l'environnement (Morin *et al.*, 2008).

1.3.2 Le choix d'une hypothèse : équilibre *versus* non-équilibre

Un des postulats importants des modèles de distribution, présenté par Guisan & Zimmermann (2000), est qu'ils assument automatiquement que les espèces sont à l'équilibre ou au moins au quasi-équilibre avec leur environnement, *i.e.* quand les changements sont relativement lents par rapport à la durée de vie de l'organisme concerné. Les modèles statiques de distribution sont conceptuellement incapables de gérer des situations de non-équilibre. En effet, ils ne font pas la différence entre la réponse transitoire et la réponse à l'équilibre des espèces, face à un environnement changeant stochastiquement et dynamiquement. Par conséquent, considérer un état à l'équilibre est une hypothèse nécessaire dans le but de modéliser des distributions à large échelle. Cette limitation est moins restrictive pour les espèces, ou les communautés, qui sont relativement persistantes ou qui réagissent lentement à la variabilité des conditions environnementales. Cependant, les situations avec de fortes perturbations, des influences humaines, des dynamiques de succession sont celles qui vont être modélisées avec le plus de difficultés. Il est néanmoins possible d'inclure avec succès ces facteurs comme paramètres prédictifs dans les modèles statiques. Klar *et al.* (2008) ont identifié l'utilisation des sols et notamment la présence de villages, de maisons isolées et de routes comme les facteurs avec le meilleur pouvoir prédictif pour modéliser la distribution du lynx commun *Felis sylvestris* en Europe Centrale. Eikaas *et al.* (2005) ont montré l'importance de variables décrivant l'utilisation des sols, particulièrement de zones de pâturage à proximité des cours d'eau, pour deux espèces de poissons potamotiques en Nouvelle-Zélande. L'alternative aux modèles statiques, qui englobent tous les modèles empiriques (*Cf.* deux exemples ci-dessus) et quelques modèles mécanistiques, notamment le modèle global des biomes de Prentice *et al.* (1992), sont les modèles de simulation dynamique (Lambert & Rochard, 2007). Cependant, ces derniers nécessitent une grande quantité d'informations sur les espèces. Par exemple, dans la référence ci-dessus sur l'anguille européenne *Anguilla anguilla* (modèle dynamique GlobAng), des données sur l'âge, le

recrutement, la différenciation sexuelle, la détermination du sexe, l'argenture, le mouvement, la mortalité naturelle ainsi que des données sur la typologie du bassin versant et sur sa capacité d'accueil doivent être collectées. De ce fait, ils n'ont été développés que pour des espèces et des habitats largement étudiés, comme le doré jaune *Sander vitreum* dans le lac Érié (Canada) (Jones *et al.*, 2006). De plus, peu de modèles dynamiques incluant explicitement une dimension spatiale et permettant ainsi une simulation à large échelle ont été construits, *e.g.* un modèle sur la migration du capelan *Mallotus villosus* en mer de Barents (Fiksen *et al.*, 1995); un modèle de succession végétale dans le nord du Wisconsin (USA) en relation avec des feux de forêt (He & Mladenoff, 1999); récemment, un modèle de distribution d'essences forestières sur l'ensemble de l'Amérique du Nord permettant de prédire les aires de répartition sous différents scénarios de changement climatique (Morin *et al.*, 2008). De plus, il a été montré que des modèles statiques fonctionnaient aussi bien pour prédire des patrons régionaux dans la composition de forêts que des modèles dynamiques incluant des paramètres physiologiques et décrivant l'histoire de vie (Bolliger *et al.*, 2000).

1.3.3 Le choix d'un niveau d'étude : espèces *versus* assemblages

Un autre point majeur de discussion est de savoir si un modèle doit être « Gleasonien » ou « Clementsien », *i.e.* simulant respectivement une espèce individuellement (modèle d'espèce) ou sous la forme d'assemblages (modèle de communauté). Dans le modèle global des biomes de Prentice *et al.* (1992), les biomes ne doivent pas être pris tels quels. Ils émergent de l'interaction des plantes les constituant, donc l'approche est « Gleasonienne ». Un argument en faveur de la modélisation individuelle des espèces sont les nombreuses preuves paléontologiques qui existent, principalement pour les plantes sous la forme de pollens. Ces preuves indiquent que les assemblages de plantes n'ont jamais été stables, principalement à cause de variations du climat passé, avec des exemples sur les derniers 48 000 ans dans les forêts des Andes (Bush *et al.*, 2004) et 18 000 ans pour les populations de chêne en Europe (Taberlet & Cheddadi, 2002). En effet, ces enregistrements récents à l'échelle géologique, datant du Quaternaire (-2,4 Ma - Actuel), démontrent explicitement que les plantes, *e.g.* gymnospermes et angiospermes, de même que les animaux, *e.g.* insectes, amphibiens et mammifères, réagissent aux changements du climat comme des taxons individuels et qu'ils ont expérimenté d'énormes modifications dans leur aire de distribution dans des directions différentes, avec des taux variés et de façon diachronique (Graham *et al.*, 1996; Taberlet *et al.*, 1998). Par conséquent, les assemblages modernes d'espèces n'ont pas une histoire très longue, moins de quelques milliers d'années, et ne devraient probablement pas évoluer

comme une seule entité sous des conditions climatiques changeantes. Donc, modéliser les espèces individuellement semble être ce qu'il y a de plus réaliste et pertinent (Buisson *et al.*, 2008). Cependant, quand on projette des distributions potentielles futures en utilisant des modèles statiques de distribution et des scénarios de changements environnementaux comme ceux existant pour le climat, les mêmes limitations s'appliquent aux modèles d'espèce ou de communauté. Les deux approches sont basées sur l'hypothèse d'un équilibre évoquée précédemment et sont toutes deux limitées dans leur capacité à modéliser les caractéristiques individuelles des espèces concernant la dispersion, la migration, la plasticité ou encore l'adaptation (Thuiller *et al.*, 2008).

Dans ce travail...

Pour évaluer l'impact des changements globaux sur les poissons migrateurs amphihalins, le type de modèles employé a été sélectionné en fonction de la disponibilité des données et de la volonté de travailler à large échelle et sur la totalité de ce groupe en Europe, soit 28 espèces. Donc, des modèles statiques (*vs.* dynamique), empiriques (*vs.* mécanistiques) ont été choisis car ils sont un bon compromis entre la précision des prédictions et la quantité de connaissances écologiques et de données nécessaire pour l'atteindre. L'approche centrée sur les espèces (*vs.* assemblages) a été retenue car la réponse des espèces à la perturbation est individuelle rendant les assemblages instables. Dans les modèles de distribution à large échelle, la plupart des espèces en particulier les plus mobiles sont très probablement proches de l'équilibre avec les conditions environnementales, du fait de la dynamique des populations et des mécanismes de sélection des habitats (Brotons *et al.*, 2004). L'ensemble des aspects purement méthodologiques, comme le choix du modèle statistique entre les différentes méthodes existantes et les limitations par rapport à chacune des étapes de la construction et de l'utilisation des modèles, est abordé dans la partie 2.2.1 « Le choix des modèles : les régressions ».

1.3.4 Le choix d'un objectif : explicatif *versus* prédictif

En général, les modèles explicatifs cherchent à fournir des éléments nouveaux sur les processus produisant des patrons écologiques, à détecter la relation fondamentale entre une espèce et son environnement, à tester des théories écologiques (Austin *et al.*, 1990; Leathwick, 1998). Cet objectif est *a priori* sous-tendu par une connaissance approfondie du domaine concerné. Les relations sont souvent déterminées à partir de modèles statistiques qui

assurent de la force de la relation statistique entre une réponse, *e.g.* la présence-absence d'une espèce de plante, et la ou les variables explicatives, *e.g.* précipitations, type de sol, radiations solaires. Au contraire, les modèles prédictifs cherchent typiquement à fournir à l'utilisateur une relation statistique entre la réponse et les variables explicatives pour prédire, par exemple, la probabilité d'occurrence d'une espèce ou pour projeter le nombre d'organismes à un nouveau site (Peterson, 2003), à une nouvelle résolution** ou à une nouvelle période (Bakkenes *et al.*, 2002). Ces modèles utilisent généralement des techniques pour réduire le nombre de variables pendant la phase d'analyse et ont pour but de prédire les éléments d'intérêt avec un nombre limité de facteurs. Il s'agit de rechercher le MAM ou le Modèle Adéquat Minimal, notion de plus en plus répandue en écologie. Le principe de parcimonie, selon lequel l'explication la plus simple est la meilleure, est inhérent dans ce type de modélisation. Cependant, la prédiction peut être obtenue sans que l'équation de régression n'ait aucune base écologique mais le résultat sera probablement peu robuste. Plus les connaissances écologiques, *i.e.* hypothèses et théories écologiques, seront incorporées, plus la prédiction sera robuste et plus l'équation aura de pouvoir explicatif (Austin, 2002). On cherchera donc un compromis entre modélisation explicative et modélisation prédictive pour que les prédictions ne dépendent pas uniquement de propriétés mathématiques. En premier lieu, un des impératifs sera alors de justifier écologiquement du choix des variables explicatives.

Comme cela a été dit précédemment, la modélisation est l'outil actuellement plébiscité pour répondre aux questions de l'impact du changement global sur la biodiversité. En effet, la construction de modèles prédictifs de distribution est encouragée par le « *Millennium Ecosystem Assessment* » car cela permettrait d'atténuer les effets potentiellement préjudiciables du changement climatique sur la biodiversité et d'alerter les parties concernées (MEA, 2005). Cependant, en quoi le groupe des poissons migrateurs amphihalins nécessite une attention particulière sur cette problématique ?

1.4 Les poissons migrateurs amphihalins

Afin de rendre compte des 28 espèces étudiées dans ce manuscrit, des photos^{††} de chacune d'entre elles, prises lors de campagnes d'échantillonnage ou correspondant à des spécimens de muséum, ont été ajoutées sur les pages marquant le passage à un nouveau chapitre.

** La résolution est la taille de l'unité d'échantillonnage sur laquelle les données sont récoltées.

†† L'insertion de chacune des photos de ce manuscrit a fait l'objet d'un accord avec la personne ayant réalisé la photo, avec l'engagement de citer explicitement la source.

1.4.1 Définition - une vie entre deux eaux

Dans certaines familles de poissons, les mouvements/déplacements sont explicitement ordonnés au regard du timing et de la direction. Ils impliquent la grande majorité des populations, et sont généralement obligatoires. Les parties de la population qui ne réalisent pas ces mouvements peuvent être vues comme « déviantes ». Les habitats de reproduction diffèrent normalement des nourriceries, des habitats de croissance et de maturation, et la reproduction doit avoir lieu dans un habitat qui n'est pas occupé ou qui est seulement occupé pendant une petite partie du cycle de vie. Les espèces rentrant dans cette définition sont des espèces véritablement migratrices et si leurs migrations impliquent des mouvements entre eaux douces et eaux salées, elles sont alors considérées comme migratrices amphihalines (*diadromous*, en anglais) selon la définition de Myers (1949b). Myers a joué un grand rôle dans le développement et l'uniformisation de l'utilisation de termes relatifs aux poissons migrateurs amphihalins dans l'halieutique, en premier lieu, puis plus largement en biologie. Sa première définition du terme « migrateurs amphihalins » était « des poissons véritablement migrateurs qui migrent entre la mer et les eaux douces ». Par la suite, McDowall (1988) a approfondi le terme « migrateur amphihalin » qui, selon lui, réfère à plus de 250 espèces qui ont une migration entre les eaux douces et les eaux salées qui est, au moins, réalisée à des moments précis, dans des directions prédictibles, à des moments particuliers du cycle de vie, qui est caractéristique des espèces, qui implique la majorité des membres d'une population et qui est, généralement, essentielle à la réalisation du cycle de vie/reproduction. Ces éléments les différencient nettement des espèces euryhalines qui peuvent se déplacer « sans contrainte » entre différentes salinités. Parmi les poissons migrateurs amphihalins, on distingue deux stratégies d'histoire de vie pour lesquelles croissance et reproduction n'ont pas lieu dans le même biome (Figure 9) :

Potamotoque (*anadromous*, en anglais) : ce dit d'un poisson migrateur amphihalin qui passe la majorité de sa vie en mer et qui migre en eau douce pour se reproduire. Pour la plupart des espèces potamotoques, la majorité du cycle de vie se déroule en mer et le point-clé est la migration active de retour vers les eaux douces pour se reproduire, réalisée par des adultes en pleine maturité, matures ou mûrs. La migration réciproque des eaux douces vers la mer implique des larves nouvellement écloses jusqu'à des juvéniles d'un an ou plus.

Thalassotoque (*catadromous*, en anglais) : ce dit d'un poisson migrateur amphihalin qui passe la majorité de son cycle de vie en eau douce et qui migre vers la mer pour se reproduire. Pour la plupart des espèces thalassotoques, la majorité du cycle de vie est passé en eau douce et le point-clé est la migration active de retour vers la mer d'adultes à pleine maturité, matures ou

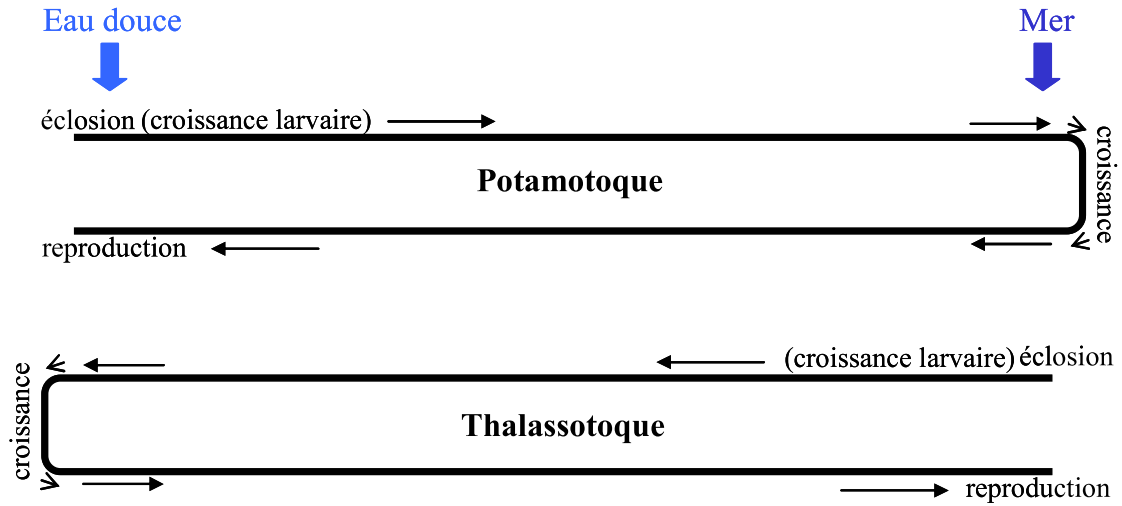


Figure 9 : Les grandes lignes des stratégies d’histoire de vie pour des poissons potamotocues et thalassotocues. Adaptée de Gross (1987) et de McDowall (1988).

mûrs. La migration réciproque de la mer vers les eaux douces est normalement réalisée par des juvéniles bien développés, de plusieurs semaines, mois ou plus. La capacité des migrateurs amphihalins de passer entre des milieux de salinité différente est périodique et éphémère, et est reliée à des changements physiologiques et hormonaux connectés aux migrations.

Un phénomène important associé mais non essentiel à la notion de migration amphihaline est la philopatrie (Homing, *en anglais*). Il a été défini premièrement par Gerking (1959) comme « *le retour à un endroit occupé auparavant plutôt que d'aller à d'autres endroits tout aussi probables* » puis plus précisément par Cury (1994) comme une stratégie de reproduction commune à des adultes d'animaux terrestres ou aquatiques qui consiste à retourner sur le site de naissance pour se reproduire. L'auteur illustre ce concept sous la forme d'une question-réponse : « que faire pour assurer la survie de l'espèce quand le futur n'est pas connu ? » - « faire de même que précédemment ». Une des premières études expérimentales sur la question est celle de Hollis (1948). La philopatrie a particulièrement été étudiée chez les salmonidés, notamment le saumon atlantique *Salmo salar*, la truite de mer *Salmo trutta* et l'omble arctique *Salvelinus alpinus* (Klemetsen *et al.*, 2003). Le phénomène antagoniste appelé errance (*straying, en anglais*) concerne généralement peu d'individus au sein des populations mais est pourtant essentiel d'un point de vue évolutif. En effet, sur le long terme, une philopatrie absolue conduirait très probablement à l'extinction de la population particulièrement dans le contexte actuel de milieux continentaux fortement anthropisés et donc perturbés. L'errance permet ainsi d'explorer et de fixer de nouvelles solutions environnementales qui pourraient par la suite devenir acceptables pour l'espèce.

1.4.2 Une géographie complexe

1.4.2.1 Variations au sein d'une espèce

Certaines espèces de poissons migrateurs amphihalins présentent une occurrence facultative du caractère migrateur. Elles sont migratrices seulement sur certaines portions de leur aire de distribution, ou les formes migratrices et non migratrices (résidentes) peuvent être largement sympatriques, ou avoir des distributions qui se chevauchent. Pour les espèces potamotoques, il semble y avoir un plus grand nombre de populations migratrices vers le nord. Par exemple, l'omble arctique tend à être plutôt restreint aux eaux douces dans le sud de son aire de distribution. Sur la côte ouest de l'Atlantique, les populations sont migratrices autour du cercle arctique au Canada, puis elles deviennent entièrement résidentes en Nouvelle-Angleterre et sur la rive nord du Saint-Laurent (Vladykov, 1963). Sur la côte est de

Tableau 2 : Relation positive entre la latitude et âge/taille à la maturité parmi les poissons migrateurs amphihalins. « Trait » est le trait d'histoire de vie pour lequel une tendance latitudinale a été déterminée (taille, âge ou les deux). « Zone » est le(s) pays sur le(s)quel(s) la tendance latitudinale a été recherchée. La latitude est exprimée en degrés décimaux et décrit la limite nord et sud du gradient latitudinal. « Référence » correspond à la source bibliographique. La liste est non exhaustive.

Espèce	Trait	Zone	Latitude	Référence
<i>Anguilla anguilla</i>	Les deux	Tunisie - Norvège ^{††}	37,00 - 70,00	Vøllestad, 1992
<i>Anguilla rostrata</i>	Les deux	USA, Canada	32,78 - 47,53	Helfman <i>et al.</i> , 1987; Oliveira, 1999
<i>Acipenser brevirostrum</i>	Âge	USA, Canada	31,32 - 45,25	Dadswell <i>et al.</i> , 1984
<i>Acipenser oxyrinchus</i>	Âge	USA, Canada	32,03 - 49,60	Smith & Clugston, 1997
<i>Alosa aestivalis</i>	Taille	USA, Canada	36,07 - 42,12	Fay <i>et al.</i> , 1983; Loesch, 1987
<i>Alosa fallax</i>	Âge	Maroc - Grande-Bretagne ^{§§}	34,35 - 51,85	Menesson-Boisneau <i>et al.</i> , 2000
<i>Alosa pseudoharengus</i>	Les deux	USA, Canada	35,50 - 46,45	Fay <i>et al.</i> , 1983; Loesch, 1987
<i>Alosa sapidissima</i>	Taille	USA, Canada	30,40 - 47,13	Leggett & Carscadden, 1978
<i>Coregonus artedii</i>	Âge	Canada	51,66 - 58,43	Morin <i>et al.</i> , 1982
<i>Coregonus autumnalis</i>	Âge	Canada	42,33 - 61,66	Morin <i>et al.</i> , 1982
<i>Salmo gairdneri</i>	Taille	USA, Canada	37,10 - 49,25	Withler, 1966
<i>Salmo salar</i>	Âge	Islande	63,66 - 66,38	Scarnecchia, 1983
<i>Salmo trutta</i>	Âge	Norvège	58,05 - 70,22	L'Abée-Lund <i>et al.</i> , 1989
			54,25 - 70,22	Jonsson & L'Abée-Lund, 1993
<i>Salvelinus alpinus</i>	Taille	Canada	65,33 - 79,62	Johnson, 1980
			55,00 - 82,00	Malmquist, 2004
<i>Salvelinus malma</i>	Taille	Japon, Russie, USA (Alaska)	42,30 - 67,30	Maekawa & Nakano, 2002
			36,00 - 64,68	Salo, 1991; Willson, 1997
<i>Oncorhynchus keta</i>	Âge	Japon, Russie	45,28 - 64,45	Salo, 1991; Willson, 1997
			38,05 - 68,33	Sandercok, 1991; Willson, 1997
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	Âge	USA, Canada	38,05 - 68,33	Sandercok, 1991; Willson, 1997
<i>Oncorhynchus masou</i>	Taille	Japon	36,75 - 49,26	Tamate & Maekawa, 2006

^{††} Tunisie, Espagne, Albanie, Italie, Danemark, Allemagne, Pologne, Irlande, Grande-Bretagne, Suède, Finlande, Norvège.
^{§§} Maroc, Espagne, Portugal, France, Allemagne, Lituanie, Grande-Bretagne.

l'Atlantique, il y a une perte du caractère migrateur dans les populations du sud de la Scandinavie ainsi qu'une disparition en dessous de 65 °N le long de la côte norvégienne (Nordeng, 1961; Klemetsen *et al.*, 2003). Pour les espèces thalassotoques, ce phénomène commence à être démontré notamment chez l'anguille japonaise *Anguilla japonica* avec des individus résidents en mer et en estuaires (Tsukamoto *et al.*, 1998; Tsukamoto & Arai, 2001). Ces résultats suggèrent que cette espèce a une stratégie de migration flexible, avec un haut degré de plasticité comportementale et une capacité à utiliser la gamme entière de salinité durant sa phase juvénile.

La stratégie d'histoire de vie d'une espèce peut aussi varier géographiquement d'une autre manière. En effet, les traits d'histoire de vie des espèces varient notamment avec la latitude (Mayr, 1956). Un travail réalisé dans le cadre de cette thèse montre d'ailleurs un gradient latitudinal positif de l'âge et/ou la taille à la maturité sexuelle pour 18 espèces de poissons migrateurs amphihalins (Tableau 2). Ces questions seront abordées plus précisément dans le chapitre VI « Importance d'une approche intégrant la dynamique des populations ».

1.4.2.2 Variations entre les espèces

Dans l'hémisphère Nord, les espèces potamotoques sont particulièrement dominantes dans les zones subpolaires et tempérées froides, puis déclinent dans les zones tempérées chaudes. Le nombre continue de décroître dans les tropiques et dans les zones tempérées chaudes de l'hémisphère Sud. Enfin, elles sont rarement présentes dans les zones tempérées froides de l'hémisphère Sud. Par comparaison, les espèces thalassotoques sont rencontrées rarement dans les régions tempérées froides de l'hémisphère Nord (majoritairement des anguillidés et des mugilidés). Leur nombre augmente dans les zones tempérées chaudes, les tropiques avec un pic dans les régions subtropicales/tempérées chaudes de l'hémisphère Sud, et enfin déclinent rapidement dans les régions tempérées froides du sud où elles deviennent rares (anguillidés et galaxidés) (McDowall, 1988) (Figure 10). Dans ce travail de thèse, sur la zone d'étude, couvrant une partie de l'hémisphère Nord, *i.e.* Europe, Afrique du Nord et Moyen-Orient, ces deux mêmes patrons sont amorcés mais les tendances sont moins nettes en particulier pour les thalassotoques qui n'ont que trois représentants dans cette partie du globe, *i.e.* l'anguille européenne, le mulot porc *Liza ramada* et le flet *Platichthys flesus* (Figure 11).

Ce patron géographique global a été principalement expliqué par des différences dans la productivité primaire respective des milieux marins et fluviaux. En effet, les habitats marins sont plus productifs aux hautes latitudes et de moins en moins vers les tropiques. Inversement,

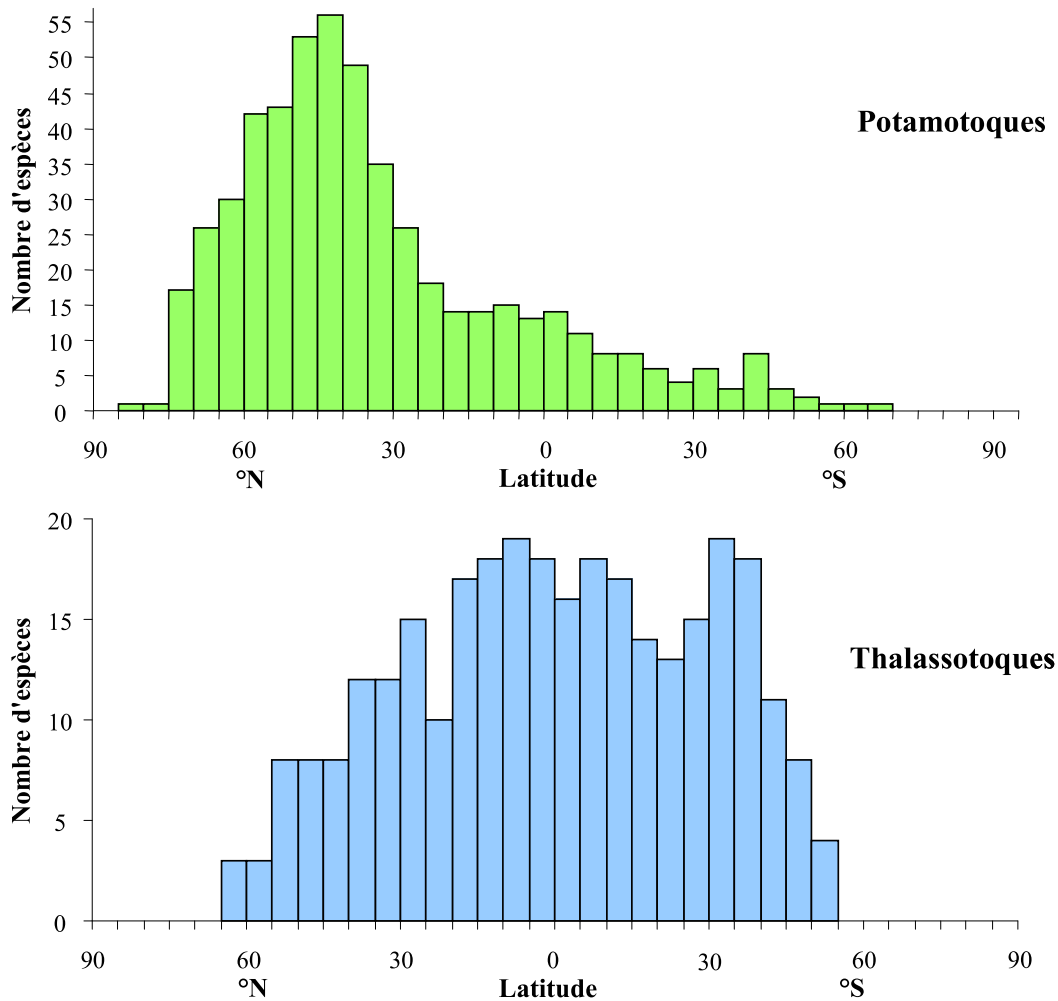


Figure 10 : Le nombre d'espèces potamotoques et thalassotoques trouvé pour chaque intervalle de 5° de latitude. Les deux hémisphères sont séparés. Adaptée de McDowall (1988).

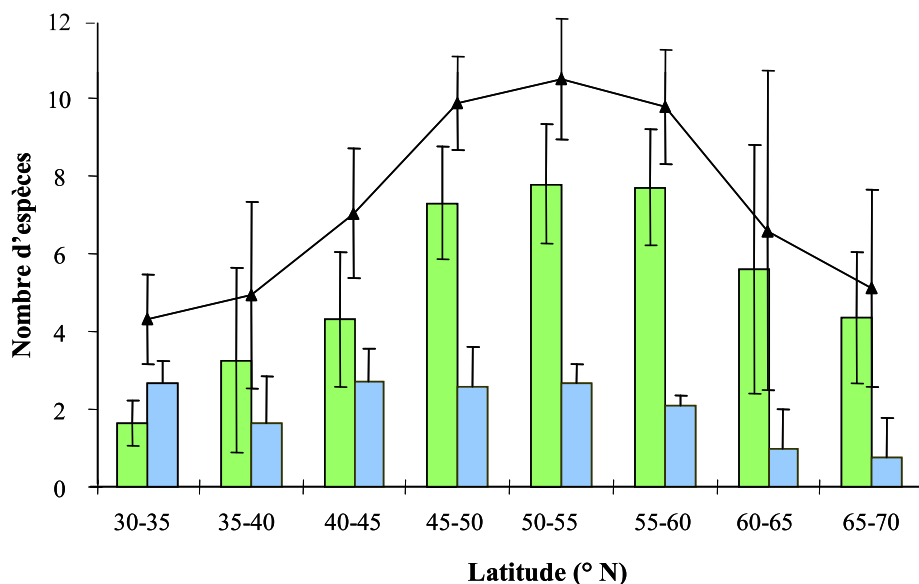


Figure 11 : Le nombre d'espèces potamotoques (■), thalassotoques (■) et total (—▲—) trouvé pour chaque intervalle de 5° de latitude (± écart-type) sur la zone d'étude de ce travail couvrant l'Europe, l'Afrique du Nord et le Moyen-Orient.

les habitats d'eau douce ont une meilleure productivité primaire vers les tropiques et moins vers les pôles. Cette hypothèse, basée sur la disponibilité en nourriture, est en adéquation avec la stratégie d'histoire de vie choisie par les poissons migrateurs amphihalins : ils sont potamotoques aux hautes latitudes passant la majorité de leur vie se nourrissant en mer, et sont thalassotoques aux basses latitudes, vivant et se nourrissant dans les eaux douces (Gross *et al.*, 1988). Depuis, McDowall (2008) est revenu sur cette hypothèse et a cherché d'autres facteurs explicatifs en particulier pour expliquer la forte concentration d'espèces potamotoques aux latitudes nord : (1) le caractère migrateur aurait permis aux espèces potamotoques de gagner facilement les habitats septentrionaux nouvellement disponibles après la dernière glaciation Pléistocène ; (2) les préférences thermiques des espèces potamotoques qui sont principalement des espèces d'eau froide ; (3) l'inhospitalité des masses d'eau continentales septentrionales pousserait les espèces à gagner la mer pour échapper aux conditions hivernales extrêmement rudes en rivières et au manque d'espace. En effet, plus on va vers le nord, plus le ratio continent/océan diminue. Ceci contraindrait les espèces potamotoques à passer une partie de leur cycle de vie en mer ; (4) la présence de compétiteurs, qui influence l'abondance de la nourriture et la présence de prédateurs et de maladie, qui affecte la survie pourraient aussi jouer sur la sélection d'une stratégie d'histoire de vie par rapport à l'autre.

1.4.2.3 *Patrons biogéographiques*

Les poissons migrateurs amphihalins ont certainement joué un rôle important dans le développement des patrons biogéographiques des poissons d'eau douce. En effet, les caractères biologiques d'un organisme qui gouvernent ses moyens de dispersion sont particulièrement importants dans les discussions concernant la zoogéographie. L'une de ces importantes caractéristiques est probablement la capacité à migrer (McDowall, 2002). Selon l'auteur, il n'y a que les poissons migrateurs amphihalins qui aient des distributions larges chevauchant des intervalles océaniques. Il fournit d'ailleurs des exemples complets concernant la faune piscicole australe. Pour la faune boréale, si on se réfère au genre *Coregonus*, les espèces migratrices tendent à être identiques des deux côtés du Pacifique Nord, mais les espèces strictement d'eau douce sont représentées par des espèces distinctes dans les deux régions (McDowall, 1988). De la même manière, le saumon atlantique est très largement présent sur les terres bordant l'Atlantique Nord à l'est et à l'ouest (Klemetsen *et al.*, 2003). D'autres espèces de migrateurs amphihalins, *e.g.* la lamproie marine *Petromyzon marinus* et l'omble arctique, ont aussi cette répartition étendue sur deux continents (Hardisty,

1986; Dempson & Porter, 1993). Le caractère migrant de ces espèces a dû faciliter une dispersion importante, ainsi qu'un échange continu de gènes, entre des populations séparées géographiquement (McDowall, 2003). Pour illustrer ce concept, l'auteur décrit l'exemple de la faune piscicole d'eau douce de l'archipel des îles Hawaï. Cette faune est constituée de cinq espèces amphihalines, endémiques aux îles Hawaï et qui sont communes à toutes les îles de l'archipel. Dans ce cas, le caractère migrateur a permis, dans un premier temps, l'arrivée de la vie sur ces îles où une faune piscicole spécifique s'est développée du fait de l'isolement extrême. En effet, plus de 5000 km les séparent du continent nord-américain. Dans un deuxième temps, la dispersion entre les îles a limité la divergence génétique au sein de l'archipel et les phénomènes de spéciation locale. Cependant, ces patrons de distribution peuvent être aussi reliés à une histoire plus complexe faisant intervenir des événements hydrologiques, géomorphologiques, volcaniques et tectoniques (McDowall, 1996). Par exemple, en Nouvelle-Zélande, dans les zones où les rivières ont été entièrement recouvertes par des cendres, suite à une éruption volcanique de grande ampleur il y a 1800 ans, la faune piscicole ayant recolonisé les rivières consiste essentiellement en des espèces amphihalines qui ont été capables de recoloniser les habitats continentaux grâce au pool d'individus existant en mer et à leur capacité de dispersion. Cependant, certaines rivières très affectées dans les têtes de bassins présentent des tributaires plus distants qui ont échappé à la déposition de cendres. Ils ont servi de refuge pour des espèces non migratrices qui ont pu, par la suite, recoloniser l'amont du bassin redevenu habitable avec le temps. Dans ces rivières, la faune piscicole est donc un mélange entre faune migratrice et non migratrice. Là encore, la dispersion est un des facteurs-clés expliquant les distributions.

Cependant, ces constatations posent la question de l'origine des poissons migrateurs amphihalins. Loin d'être résolue, certains éléments tendent à être reconnus : une origine marine des espèces thalassotoques et une origine continentale des espèces potamotoques. Le groupe le plus étudié sur ce point est celui des salmonidés. Plusieurs hypothèses ont été émises et diffèrent principalement quant à la date d'apparition. Le caractère migrateur, majoritairement potamotoque chez les salmonidés, aurait pu être acquis suite à la dernière glaciation avec une désalinisation des océans liée à la fonte des glaces ou encore pendant la glaciation avec des rivières particulièrement froides et inhospitalières ayant poussé les espèces vers le milieu marin plus productif. La deuxième série d'hypothèses qui a été émise prône une origine bien avant le Pliocène, à l'époque d'un ancêtre commun vivant sur la Pangée. Malheureusement, les éléments de réponse restent peu nombreux et ne concernent seulement qu'un petit échantillon d'espèces (McDowall, 1997).

La place de la migration pour expliquer les patrons de distribution actuels est une des raisons principales ayant motivé le choix des poissons migrateurs amphihalins comme modèle d'étude dans ce travail de thèse. En effet, des groupes aussi mobiles convergeront plus vraisemblablement vers les distributions projetées dans le cadre du changement climatique que des groupes sessiles.

1.4.3 Importance écologique et économique

1.4.3.1 Des espèces clés des écosystèmes

Une espèce clé est définie comme un espèce qui a un effet disproportionné sur son écosystème relativement à son abondance (Paine, 1995). Bien que les espèces diadromes ne soient pas toutes et toujours des espèces clés des écosystèmes, de nombreux exemples illustrent la place majeure des poissons migrateurs amphihalins dans leurs écosystèmes en tant que vecteurs de nutriments, proies ou prédateurs. Par exemple, dans le Pacifique Nord-Est, cinq espèces de saumons *Oncorhynchus* spp. jouent le rôle de trait d'union entre le milieu marin et les rivières. Ces espèces sont potamotoques, ont un très fort homing et sont semelpares. Plus de 95% de leur masse corporelle est accumulée en milieu marin. Ce matériel est ensuite transporté (migration) puis déposé (mort après reproduction) dans les rivières, fournissant ainsi une grande quantité de nutriments aux écosystèmes d'eau douce. Ces nutriments sont aussi redistribués aux écosystèmes environnant comme la ripisylve, par l'action de prédateurs notamment les ours et les oiseaux (Naiman *et al.*, 2002). Willson & Halupka (1995) ne dénombrent pas moins de 43 espèces de mammifères, d'oiseaux et de poissons se nourrissant sur les œufs, les juvéniles et les saumons adultes (vivants ou sous la forme de carcasses) en Alaska. De la Baie de Chesapeake (USA) au Nouveau-Brunswick (Canada), le gaspareau *Alosa pseudoharengus* et l'aloise d'été *Alosa aestivalis*, deux espèces potamotoques, sont les proies majeures voire exclusives du bar rayé *Morone saxatilis*, du tassergal *Pomatomus saltatrix*, du phoque commun *Phoca vitulina* et de plusieurs espèces d'oiseaux marins et sont consommées durant leur migration de montaison. Les pourcentages dans les bols alimentaires varient de 33 à 80% soulignant le rôle clé de ces espèces dans le réseau trophique côtier (Fay *et al.*, 1983). L'omble arctique a un rôle central dans les écosystèmes lacustres du Nunavut (extrême Nord canadien). Il joue, au stade juvénile, le rôle de prédateur en se nourrissant d'invertébrés et celui de proie, notamment pour la truite du Canada ou truite grise *Salvelinus namaycush*. De plus, ces écosystèmes nordiques renferment une faible diversité spécifique rendant l'omble arctique d'autant plus nécessaire qu'il est

irremplaçable. De ce fait, les réseaux trophiques entre des lacs abritant ou non des populations migratrices diffèrent de façon marquée dans leur structure (Swanson, 2007).

1.4.3.2 Une place économique prépondérante

1.4.3.2.1 Les relevés historiques

Aussi loin que remontent les relevés historiques, *e.g.* certains pouvant dater de plus de 7000 ans, il est évident que ces espèces ont été exploitées par l'homme. Le fait que les poissons migrateurs amphihalins apparaissent en grand nombre et concentrés dans le temps et l'espace les a rendus particulièrement accessibles. Les lamproies étaient considérées comme un mets savoureux en Europe au Moyen-Âge. Manifestement, il y avait une pêcherie de lamproies dans les îles britanniques des siècles auparavant, de même des éléments attestent de l'exploitation des lamproies en Scandinavie dès le XV^{ème} siècle (Sjöberg, 1980; Tuunainen *et al.*, 1980). L'omble arctique a eu, pendant des siècles, une grande importance en tant que moyen de subsistance pour les populations polaires et subpolaires et une certaine importance économique relative à sa pêche. Ils étaient utilisés, au moins depuis le XII^{ème} siècle, en Angleterre et dans d'autres parties de l'Europe (Scott & Crossman, 1973). Toutes les familles, *i.e.* petromyzontidés, acipenséridés, anguillidés, salmonidés, osmériidés, clupéidés ou encore mugilidés, ont fait et/ou font l'objet de pêches qui ont varié en intensité relativement à l'évolution spatiale et temporelle des stocks, des techniques employées et des goûts des « consommateurs » (McDowall, 1988).

1.4.3.2.2 Victimes de leur succès

Le dernier siècle, en particulier la seconde moitié, a vu le déclin des populations de poissons migrateurs amphihalins à l'échelle globale. Un des exemples les plus emblématiques et les mieux documentés est celui de l'anguille européenne. L'anguille est sujette à l'exploitation humaine à partir du moment où les larves leptocéphales se métamorphosent en civelles qui entament alors leur migration dans les eaux douces. Ce stade est fortement récolté, de même que le stade « anguille jaune » vivant et se nourrissant en eau douce et le stade « anguille argentée » dévalant les cours d'eau pour rejoindre les zones de reproduction suspectées être en mer des Sargasses (Dekker, 2003b). L'anguille a une croissance lente et une durée de vie longue ; par conséquent, cela rend la gestion de sa pêcherie particulièrement difficile, avec de longues périodes de déclin lorsque les taux d'exploitation ont été trop élevés. Cependant, depuis les années 80, le mot « déclin » n'est plus adapté pour qualifier la tendance observée dans les statistiques de pêche. Le terme « effondrement » (*collapse*, en anglais) est

plus volontiers employé, avec une diminution de plus de 90% du recrutement des civelles qui a été enregistrée de façon homogène sur le continent européen et qui a été précédée 20 ans plus tôt par une chute du stock continental (Moriarty, 1986, 1990; Dekker, 2000). Cependant, bien que la surexploitation soit l'une des causes avancées pour expliquer ce bouleversement, d'autres hypothèses, concernant les changements des conditions climatiques océaniques, la diminution de l'accessibilité aux habitats d'eau douce (action des barrages, des écluses *etc.*), l'augmentation de la pollution ou l'introduction d'un parasite *Anguillicola crassus*, ont aussi été énoncées (Dekker, 2003a; Pierron *et al.*, 2008b). Comme pour les autres espèces de migrateur, la tendance actuelle est à mettre en relation avec l'action cumulée de ces différentes menaces dont l'importance relative varie en fonction des espèces. Un autre exemple illustrant bien le déclin des migrateurs amphihalins, de même que la multitude de causes à l'origine de ce déclin, est celui de l'esturgeon européen *Acipenser sturio*. Les esturgeons sont exploités à l'âge adulte pour leur chair qui peut être consommée ou dont on peut extraire des éléments dérivés comme de l'huile ou plus communément pour leurs produits reproducteurs (œufs - caviar). L'esturgeon européen était le plus communément répandu en Europe, sa distribution s'étendait de la mer Noire à la mer Baltique, en passant par la mer Méditerranée et la façade atlantique (Holcik *et al.*, 1989). Actuellement, il n'est plus répertorié, qu'en petit nombre, dans le système fluvio-estuarien Gironde-Garonne-Dordogne (Lepage & Rochard, 1995). Les causes de cette diminution sont principalement la surexploitation et des effets environnementaux, spécialement la construction de barrages qui empêche la migration de montaison vers les habitats de reproduction (Williot *et al.*, 2002).

À l'heure actuelle, ces espèces indispensables, au cycle de vie complexe, semblent donc fortement impactées par les pressions anthropiques régionales comme la pêche, la fragmentation de leur environnement et la pollution. Mais peut-on déjà noter, spécifiquement chez ce groupe d'espèces, les impacts du changement climatique évoqués précédemment : changements de phénologie, de distribution et de composition et/ou de structure des communautés ?

1.4.4 Les premières traces de l'action du changement climatique

Chez les poissons migrateurs amphihalins, les premiers éléments tangibles de l'action du climat sur ces espèces concernent principalement des modifications de distribution qui ne font pas encore l'objet d'un référencement systématique.

L'éperlan *Osmerus eperlanus* est souvent considéré comme une espèce d'eau froide, dont les mouvements saisonniers et la répartition dans la colonne d'eau dépendent de la température (Nellbring, 1989). Cette espèce avait, il y a encore quelques années, la Gironde pour limite méridionale de distribution. Cependant, une étude de Pronier & Rochard (1998) a démontré qu'une élévation de 2 °C de la température de l'estuaire pourrait être la cause du déclin de la population d'éperlan dans la Gironde. De récents prélèvements datant de 2004 (Pasquaud, 2006) ont montré que l'espèce restait absente de la Gironde, ce qui implique que la Loire, 3° plus au nord, soit la limite sud actuelle de l'espèce. Le long de la façade atlantique, depuis le début de la décennie 90, le flet a diminué drastiquement à sa limite sud de répartition, *i.e.* dans le Tage au Portugal, et ceci a été relié à l'élévation des températures de cet estuaire, dans le contexte du changement climatique (Cabral *et al.*, 2007). De la même manière, plus au nord, l'abondance du flet a diminué sur la Gironde ces 25 dernières années, entre 1979 et 2005, avec un réchauffement des eaux de l'estuaire (Delpech, 2007). Parallèlement, dans le canal de Bristol (estuaire du Severn - mer Celtique), le flet fait partie des 10 espèces dont l'abondance, fortement corrélée à la température, a augmenté entre 1981 et 2002 (Genner *et al.*, 2004). Cette espèce a aussi fortement progressé dans l'Elbe en Allemagne, entre 1981 - 1986 et 1989 - 1995 (Thiel & Potter, 2001; Thiel *et al.*, 2003). Le mulot porc est une espèce d'eau chaude pouvant vivre dans la mer Méditerranée et le long des côtes africaines (De Silva, 1980; McDowall, 1988). Sa limite nord de distribution est habituellement au sud des îles Britanniques. Cependant, ces dernières années, il y a eu une multiplication des enregistrements de cette espèce à des latitudes plus nordiques : en Écosse, au Danemark, dans le sud de la Suède et dans les eaux estoniennes du Golfe de Riga (premier enregistrement en 2008). La population fonctionnelle d'alose feinte *Alosa fallax* de la rivière Neman en Lituanie correspond à la limite nord de l'espèce (Aprahamian *et al.*, 2003). Or, dès la première phase de réchauffement du XX^{ème} siècle (entre 1910 et 1945), de nombreux individus ont commencé à être observés dans le Golfe de Finlande, le Golfe de Riga et la rivière Narva en Estonie qui pourrait être considérée comme la nouvelle limite nord de l'espèce (Mikelsaar, 1984). Un autre exemple, qui ne correspond pas strictement à un changement de distribution, montre cependant combien la distribution de cette espèce est sensible au climat. En effet, l'alose feinte réapparaît progressivement dans l'extrême sud de la Baltique, depuis environ les années 90, en parallèle avec l'élévation de la température de la zone (Thiel *et al.*, 2008).

Quelques études ont aussi montré des changements dans la phénologie de migration, particulièrement chez les salmonidés pour lesquels de longues séries de données existent. Par

exemple, sur 23 ans, les dates de premières captures et de captures médianes du saumon atlantique sur la rivière Connecticut, limite sud de répartition aux USA, ont avancé de 0,5 jour par an (Juanes *et al.*, 2004). Ces changements dans le calendrier de migration ne sont uniques mais sont observables, entre 40 et 50 °N, sur plusieurs rivières le long de la côte atlantique nord-américaine.

Donc, ces espèces indispensables, au cycle de vie complexe qui semblent déjà fortement impactées par les pressions anthropiques régionales montrent aussi les premières conséquences du réchauffement climatique qui s'est opéré au cours du XX^{ème} siècle. Partant de ce constat, et avec comme trame de fond de cette étude le changement global et les poissons migrateurs amphihalins, quels sont précisément les objectifs qui ont été identifiés et de quelles manières ont-ils été traités ?

1.5 Les objectifs et la structuration du manuscrit

L'objectif premier de cette thèse est d'évaluer, comprendre et prédire les impacts de changements globaux sur la distribution des poissons migrateurs amphihalins à l'échelle continentale. Afin de répondre à cette problématique, la thèse est articulée autour de quatre points principaux, présentés sous la forme d'un schéma conceptuel (Figure 12) et traités individuellement dans le manuscrit sous la forme de chapitre. Les cinq articles publiés ou en cours de publication constituent le corps du manuscrit. Les deux premières parties sont centrées sur la composante climatique du changement global :

✓ Dans la première partie (bloc noir dans la Figure 12 et chapitre III « Facteurs environnementaux structurant la distribution 1900 » dans le manuscrit), il s'agit de modéliser la distribution des poissons migrateurs amphihalins vers 1900, *i.e.* avant la première phase de réchauffement climatique du XX^{ème} siècle et avant l'accroissement des pressions anthropiques régionales, en particulier la construction des grands barrages qui a débuté dans les années 50 en Europe. Il faut, cependant, garder en mémoire que la révolution industrielle a débuté avant 1900, *i.e.* vers 1830-1850 en Europe. Les modèles sont établis avec des données de présence-absence et des variables décrivant physiquement et climatiquement les bassins versants et apportant des éléments sur l'histoire biogéographique des espèces migratrices. Un point important est que ces modèles de distribution d'espèce, *i.e.* les modèles empiriques, sont basés sur des distributions observées et donc, sur la niche réalisée des espèces. Ainsi, des facteurs tels que la dispersion, la compétition et la dynamique entre populations d'une même espèce, sont déjà inclus implicitement dans les modèles. Cette étude présente de façon

détaillée les différentes étapes de l'établissement des modèles ainsi que des exemples précis et à différentes échelles de l'utilité de ces derniers dans les programmes de restauration et/ou les plans de conservation.

✓ La deuxième partie (bloc gris dans la Figure 12 et chapitre IV « Impact du changement climatique sur la distribution 1900 » dans le manuscrit) est complémentaire de la première. Elle traite spécifiquement de l'application des modèles 1900 dans un contexte de changement climatique. En entrant les conditions climatiques de la période choisie dans les modèles 1900, il est possible d'obtenir des cartes de distribution des habitats favorables, pour chacune des espèces, à la fin du XXI^{ème} siècle. En fonction du scénario climatique choisi, cela équivaut à des élévations de température entre 1,1 et 6,4 °C. Cette partie permet de dresser le bilan, pour chaque espèce, des gains et des pertes mais aussi de mesurer la sensibilité du groupe entier au changement climatique. Deux articles composent cette partie : le premier utilise des distributions décrites en termes de présence-absence et le second des distributions détaillées en niveaux d'abondance.

✓ La troisième partie s'intéresse à la composante anthropique régionale du changement global (bloc mauve dans la Figure 12 et chapitre V « Distribution 2000 et influence des pressions anthropiques régionales » dans le manuscrit). Dans le contexte de l'intensification des pressions anthropiques régionales au cours du XX^{ème} siècle, l'intérêt principal est ici d'évaluer et de comprendre l'impact de ces dernières sur la distribution 2000 des poissons migrateurs amphihalins. Il s'agit de construire des modèles de distribution en utilisant les conditions climatiques de la période, l'ensemble des variables testées précédemment et en ajoutant à ce pool des variables qui reflètent l'anthropisation des bassins versants et qui sont disponibles à l'échelle continentale. Ces dernières concernent les grands barrages^{***} et la densité des populations humaines. Ces facteurs n'ont fait l'objet que d'études locales de leurs impacts sur les écosystèmes continentaux, principalement à cause de la pauvreté des bases de données adéquates digitalisées. Dans cette partie, les distributions sont décrites le plus finement possible en utilisant les niveaux d'abondance. Les projections temporelles ne sont pas envisageables car les variables anthropiques retenues n'ont pas encore de scénario d'évolution probable à la manière de ceux existant pour la température et les précipitations.

^{***} Définis par le Commission Internationale des Grands Barrages (CIGB) - International Commission of Large Dams (ICOLD) comme des ouvrages de plus de 15 m ou entre 5 et 15 m mais avec un réservoir de plus de 3 millions de m³.

✓ La quatrième partie (moins approfondie) traite d'une voie possible pour inclure de la dynamique des populations dans les modèles prédictifs de distribution d'espèce (bloc bleu dans la Figure 12 et chapitre VI « Importance d'une approche intégrant la dynamique des populations » dans le manuscrit). Comme cela a été vu dans l'introduction, les modèles empiriques n'intègrent pas les liens mécanistiques existant entre les variables descriptives utilisées dans les modèles et les organismes modélisés car cela nécessite une quantité importante de connaissances écologiques et de données. Une étude réalisée pour quatre espèces de poissons migrateurs amphihalins, le long de la façade atlantique, sur la variabilité de leurs traits d'histoire de vie majeurs en fonction de la latitude constitue les bases d'une approche généralisable à terme à l'ensemble du groupe. En effet, la première étape est de savoir s'il existe ou non une tendance des traits d'histoire de vie avec la latitude, qui est fortement corrélée à la température dans la zone d'étude, et si les valeurs de ces traits d'histoire de vie au sein des populations sont susceptibles de varier avec le changement climatique. La deuxième étape qui comme l'indique la Figure 12 n'a pas pu être réalisée au cours de cette thèse consiste à remplacer la latitude par la série de température expérimentée par la population à chaque site.

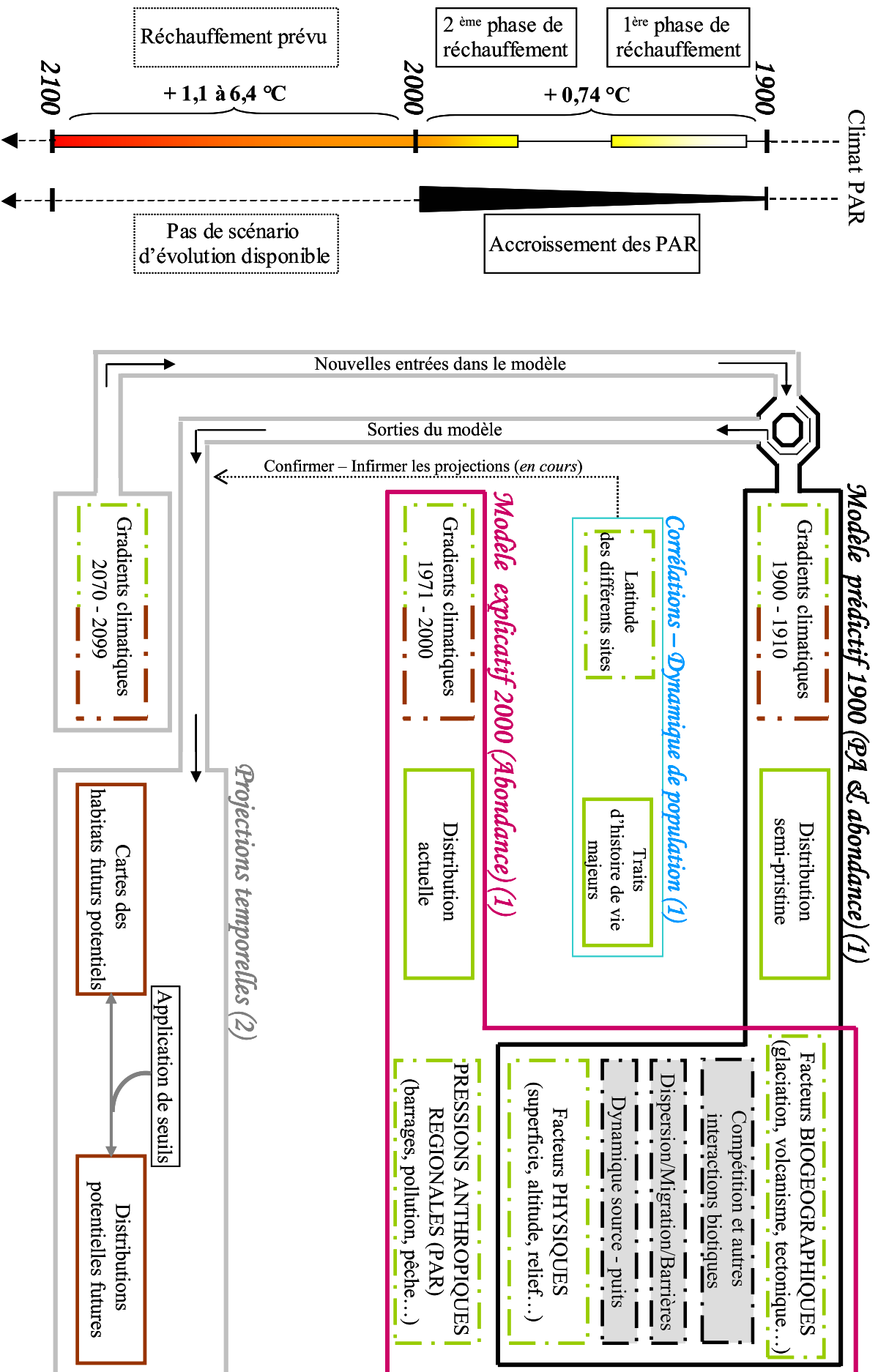


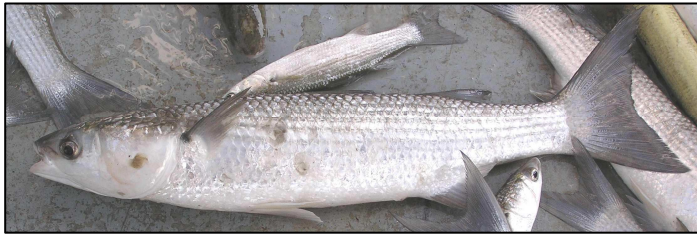
Figure 12 : Schéma conceptuel représentant l'articulation des différentes parties de la thèse entre elles (à droite de la figure), le long d'un axe temporel (1900 - 2100) et dans un contexte environnemental précis (à gauche de la figure). En — · — · , les variables explicatives utilisées dans les modèles ; en — · — · , celles issues de l'observation ; en — · — · , celles issues de l'observation et extrapolées à l'aide de la modélisation ; en — · — · , celles qui sont implicites ; en — , les variables réponses modélisées ; en — , les variables réponses projetées (voir ci-contre). Les nombres entre parenthèses indiquent la répartition des articles entre les parties. PA signifie présence-absence.

Chapitre II

La méthodologie : limites et points forts

Les poissons thalassotoques

Anguilla anguilla
- Photo Hélène Imbert



Liza ramada - Photo Mario Lepage



Platichthys flesus - Photo Olivier Croze

Comme cela apparaît dans le schéma conceptuel de la thèse (Figure 12), une même méthodologie a été globalement adoptée pour les différentes parties de ce travail. Elle est constituée de trois phases successives : la constitution et la structuration des jeux de données (variables réponses et variables potentiellement explicatives), le choix et la construction des modèles, et l'utilisation des modèles de manière explicative ou prédictive. Le but de ce chapitre est de faire ressortir, pour chaque étape, les différentes options proposées par ces méthodes statistiques et de mettre en évidence les limites et les points forts des choix réalisés spécifiquement au cours de ce travail. La partie concernant les traits d'histoire de vie et la latitude sera peu détaillée dans ce chapitre. En effet, elle est moins approfondie que les trois autres parties de cette étude, elle utilise des outils qui lui sont spécifiques, notamment la base EuroTrait 1.0 et elle constitue plus une perspective de ce travail qu'un axe central. Cette partie sera détaillée dans le chapitre VI « *Importance d'une approche intégrant la dynamique des populations* ».

2.1 L'établissement des jeux de données

2.1.1 La base de données EuroDiad 2.0

2.1.1.1 Notice

EuroDiad 2.0 est la base de données faisant suite à EuroDiad 1.0 utilisée par Béguyer *et al.* (2007) et mise à disposition sur le site du réseau Diadfish^{†††} (<http://www.diadfish.org/>). Elle regroupe des données de distribution de 28 espèces de poissons migrateurs amphihalins, *i.e.* présence-absence et abondance (quatre classes), sur 196 bassins versants répartis en Europe, en Afrique du Nord et au Moyen-Orient, à deux périodes définies, au début du XX^{ème} siècle (autour de 1900) et au début du XXI^{ème} siècle (autour de 2000). À chaque donnée saisie correspond une source et généralement un commentaire permettant de retrouver l'information si nécessaire. La base a été finalisée par validation auprès d'experts sur les faunes piscicoles, notamment de Grèce, d'Italie, de Tunisie, d'Irlande, d'Écosse, d'Angleterre, de Finlande et des Pays-Bas. Elle est organisée et a été exploitée à l'aide du logiciel Access (® Microsoft) et sera mise à disposition sur le site du réseau Diadfish à la fin de cette thèse.

2.1.1.2 La zone d'étude et l'échelle spatiale

Comme souligné précédemment, peu d'études mesurent l'impact du changement global sur l'ensemble de l'aire de distribution d'une espèce (Parmesan, 2006). En faisant cela, la niche climatique des espèces peut être sous-estimée entraînant un biais probable dans les prédictions

^{†††} Réseau créé en 2001 rassemblant des instituts de recherche européens spécialisés sur les poissons migrateurs amphihalins.

des modèles de distribution. Afin d'étudier la distribution des poissons migrateurs amphihalins, une entité géographique a été retenue, l'Europe, qui est délimitée à l'ouest par la façade atlantique et au nord par l'Arctique. À l'est, la séparation avec l'Asie est marquée par les montagnes de l'Oural ainsi que par la mer Caspienne. Au sud, elle est séparée de l'Afrique par le détroit de Gibraltar et la mer Méditerranée. Sur ce « continent », 28 espèces de poissons migrateurs amphihalins sont fréquemment rencontrées. Bien que celles-ci présentent le cœur de leur répartition en Europe, il a fallu ajouter l'Islande et le Groenland, ainsi que des pays d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient pour couvrir la totalité de leurs aires de distribution.

Ensuite, est venue la question du niveau de précision avec lequel collecter les informations concernant la distribution de ces espèces : à l'échelle du site, de la rivière, du bassin versant, de la région *etc.* Les éléments, énoncés plus tôt dans le manuscrit, sur l'importance économique et écologique de ces espèces de même que leur taille et leur mode de vie non cryptiques autorisent un niveau d'étude relativement précis. Cependant, la volonté de travailler à différentes périodes et sur 28 espèces pour lesquelles les niveaux de connaissance varient fortement empêchent d'affiner la collecte des données jusqu'à la rivière ou au site. Ainsi, le bassin versant est apparu comme une échelle spatiale permettant une collecte homogène des informations sur l'ensemble de la zone d'étude. De plus, le bassin versant est une échelle fonctionnelle pour les migrateurs qui peuvent y trouver l'ensemble de leurs habitats continentaux vitaux, ce qui n'est pas le cas à l'échelle du site ou même de la rivière. Enfin, le nombre de bassins versants à retenir dans ce travail et comment les sélectionner sont les dernières questions ayant posé problème sur la définition de la couverture géographique. La procédure appliquée fait intervenir des listes de l'AEE/EEA^{†††} regroupant tous les grands bassins versants ($\geq 50\ 000\ \text{km}^2$) et les bassins versants de taille moyenne ($\geq 10\ 000\ \text{km}^2$ et $< 50\ 000\ \text{km}^2$), leur prise en compte étant finalement imposée par la géomorphologie même de l'Europe. Les petits bassins versants ($< 10\ 000\ \text{km}^2$) ont été sélectionnés en fonction des informations disponibles sur ces bassins souvent moins étudiés. Cela aboutit à une couverture géographique relativement homogène sur l'Europe, avec néanmoins une sous-représentation de cette dernière catégorie dans l'échantillonnage. La sélection pourrait être encore améliorée dans le futur en insistant sur les extrêmes nord et sud pour lesquels les populations sont le plus à risque face au changement climatique et éventuellement les milieux insulaires tels que la Sardaigne, la Corse ou Chypre dont pourraient émerger des patrons de distribution supplémentaires. Actuellement, à l'échelle nationale ou internationale, de nombreuses bases

^{†††} Agence Européenne de l'Environnement - European Environment Agency - <http://www.eea.europa.eu/>.

de données sur la distribution des espèces sont en train d'être digitalisées et rendues publiques, notamment dans le système Gbif^{§§§} qui ne contient pour le moment que quelques occurrences d'espèces migratrices amphihalines (Hortal *et al.*, 2008).

2.1.1.3 Les données « historiques » : présence-absence ou présence-only

La diversité des sources de données sur la distribution des espèces est un biais possible qui est inhérent à toutes les études macroécologiques, quelle que soit la période investiguée (Cf. 1.2. « La macroécologie »). Cependant, l'utilisation de données « historiques » dans cette présente étude (autour de 1900) soulève, premièrement, la question de la nécessité de retourner aux articles originaux et deuxièmement, celle de la certitude des absences dans ces derniers (Hirzel *et al.*, 2002). Pour le premier point soulevé, la majorité des 400 références utilisées dans cette étude a été publiée entre 1970 et 2008 et correspond à des synthèses régionales comparatives sur les faunes piscicoles migratrices, entre le début et la fin du XX^{ème} siècle, *e.g.* dans la péninsule Ibérique (Almaça & Elvira, 2000), aux Pays-Bas (de Groot, 2002), en Angleterre (Aprahamian & Aprahamian, 1990) ou en Irlande (Kelly & King, 2001), à des synthèses spécifiques à certaines espèces, *e.g.* sur la grande alose *Alosa alosa* et l'alose feinte (Aprahamian *et al.*, 2003), et à des articles qui ne sont pas dédiés spécifiquement à l'étude des distributions mais qui pourtant renferment des informations pertinentes (Wheeler, 1992). Ces auteurs, généralement considérés comme des experts nationaux sur ces questions, se réfèrent aux articles publiés au début du siècle pour argumenter les gains ou les pertes, articles le plus souvent écrits dans la langue du pays concerné. Donc, l'utilisation de synthèses, littérature plus récente et donc plus facilement accessible, est un compromis entre le niveau de certitude sur les faits historiques et le temps imparti pour compléter une base de données avec plus de 5500 enregistrements pour la période 1900 et autant pour la période 2000. De plus, comme cela vient d'être précisé dans la description d'EuroDiad 2.0, il a été fait appel à des experts nationaux pour finaliser cette dernière. Pour le second point soulevé, la présence d'une espèce peut être confirmée de façon non ambiguë sur le terrain, alors qu'il est plus difficile de certifier de son absence. En effet, une espèce peut être classée comme absente à un site car (Lütolf *et al.*, 2006) : (1) l'espèce peut ne pas être détectée même si elle est présente. Par exemple, 34 visites successives ont été nécessaires pour être sûr à 95% que le serpent nommé la coronelle lisse *Coronella austriaca* était absent à un site donné (Kery, 2000) ; (2) l'espèce peut être temporairement absente du site (par exemple, à cause d'un cycle

^{§§§} Système mondial d'information pour la biodiversité - Global Biodiversity Information Facility (<http://www.gbif.org/>).

bisannuel ou d'un événement d'extinction) ; (3) pour des raisons variées, comme des capacités de dispersion limitées ou une abondance faible, une espèce peut ne pas être présente dans un habitat qui lui est pourtant favorable ; (4) l'habitat est véritablement non favorable pour l'espèce (vraies absences). Récemment, quelques techniques de modélisation qui incorporent uniquement des données de présence ont été développées et étudiées. Elles recherchent une enveloppe environnementale (ou bioclimatique) caractéristique des points où l'espèce est présente pour faire des extrapolations au reste de la zone d'étude, *e.g.* un système d'analyse bioclimatique et de prédiction (BIOCLIM ; Busby (1991)) et les facteurs d'analyse des niches écologiques (ENFA ; Hirzel *et al.* (2002))****. Parallèlement, d'autres techniques ont généré, par des procédures plus ou moins sophistiquées, des jeux de pseudo-absences (Zaniewski *et al.*, 2002). Cependant, plusieurs caractéristiques des poissons migrateurs amphihalins tempèrent les incertitudes évoquées sur les absences. De part leur cycle de vie, les poissons migrateurs amphihalins se regroupent en grand nombre, pouvant dépasser parfois la centaine de milliers d'individus, dans une fenêtre temporelle et spatiale restreinte. De plus, en milieu continental, leur mode de vie n'est pas cryptique et les individus adultes dépassent, chez la majorité des espèces, la dizaine de centimètres et parfois atteignent plusieurs mètres, comme pour le béluga *Huso huso* qui est le plus grand représentant de ce groupe. L'importance économique et écologique de ces espèces évoquée précédemment rend compte de l'attention portée depuis plusieurs siècles par les populations humaines à ce groupe. Néanmoins, les restrictions soulignées par les différents auteurs, quant à l'utilisation des absences dans les modèles de distribution (Brotons *et al.*, 2004; Tsoar *et al.*, 2007), sont un élément supplémentaire ayant motivé le choix du bassin versant comme unité géographique dans ce travail. En effet, en se plaçant à cette échelle plutôt qu'à celles plus fines du site ou du tronçon de rivière, l'erreur sur les absences tend à être minimisée. Il subsiste, cependant, un risque de faux-négatifs plus prononcé dans les petits bassins versants souvent peu étudiés que dans les grands.

2.1.2 Les variables explicatives

2.1.2.1 Classification

Il existe trois grands types de variable (Austin, 2002) : les variables de ressource concernent les éléments et l'énergie consommés par les plantes ou les animaux (nutriments, eau, lumière pour les plantes et nourriture, eau pour les animaux) ; les variables directes sont

**** Tsoar *et al.* (2007) ont réalisé une étude comparant les performances des méthodes les plus communément utilisées pour modéliser des distributions à partir de données de présence uniquement.

les paramètres environnementaux qui ont une importance physiologique, mais qui ne sont pas consommés (température, pH) ; les variables indirectes sont les variables distales qui n'ont pas d'effet physiologique direct sur la performance d'une espèce (pente, altitude, position topographique, géologie). « Distal » réfère ici à la position de la variable sur la chaîne de processus qui la relie à son impact sur l'organisme végétal ou animal. Elles sont plus facilement mesurées sur le terrain, donc disponibles à large échelle spatiale et temporelle et sont souvent utilisées du fait de leur bonne corrélation avec les patrons observés chez les espèces. Généralement, les variables indirectes correspondent, d'une manière simple, à une combinaison de différentes variables directes et de ressource. Cependant, la combinaison représentée peut varier dans l'espace rendant les modèles basés sur des variables indirectes valables sur une aire géographique limitée. D'un autre côté, les modèles basés sur des variables seulement directes sont robustes et largement extrapolables mais ils sont peu pratiques et consomment beaucoup de temps et de moyens pour être mis en œuvre.

Dans ce travail mené à l'échelle continentale, la sélection des variables testées est un compromis entre la signification écologique des variables et leur accessibilité à large échelle spatiale et temporelle (Austin, 2007). Cela revient globalement à rechercher pour une variable directe, peu ou pas accessible à l'échelle du continent européen, l'approximation la plus fiable à tester dans les modèles. De ce fait, la température de l'air a été utilisée à la place de la température de l'eau, les précipitations à la place des débits ou encore la densité de populations humaines à la place d'indicateurs de pollution métallique et/ou organique des masses d'eau. Dans la suite du manuscrit, ces variables sont qualifiées par le terme de « proxy » plus souvent utilisé en informatique pour désigner un serveur ayant une position intermédiaire entre un serveur distant et un ordinateur-client dans un réseau local et elles varient en précision et en clarté par rapport aux signaux qu'elles représentent. Cependant, les courbes de réponse obtenues dans les différents articles sont facilement interprétables sur la base de l'écologie de l'espèce et attestent ainsi de la pertinence des proxies sélectionnés.

2.1.2.2 Les facteurs testés et les autres

Dans les différents articles qui structurent ce manuscrit, les variables environnementales et anthropiques retenues ont été décrites plusieurs fois, en insistant systématiquement sur leur signification écologique, les sources et les mesures employées. Par exemple, les grands barrages sont une des pressions anthropiques régionales retenues dans la modélisation de la distribution actuelle des poissons migrateurs amphihalins. Ils marquent la perte d'accessibilité à des habitats vitaux et engendrent des modifications drastiques de l'hydraulique des cours

d'eau. Les données proviennent de la base Eldred 2.08^{††††} de l'AEE/EEA et une des trois mesures employées est la distance à la mer du premier grand barrage sur le cours d'eau principal d'un bassin versant. Le but de cette sous-partie est d'insister sur les facteurs importants qui ne font pas encore l'objet d'une inclusion systématique dans les modèles (Guisan & Zimmermann, 2000; Pearson *et al.*, 2006) et sur la manière avec laquelle ils ont été traités dans cette étude.

2.1.2.2.1 Dispersion, migration, colonisation

L'inclusion, sous une forme ou une autre, de la dispersion et de la migration dans les modèles prédictifs est particulièrement importante pour les projections concernant le repositionnement des espèces dans le contexte du changement climatique (Thuiller *et al.*, 2008). Actuellement, deux grandes hypothèses ne nécessitant aucune implémentation au sein des modèles sont utilisées : une migration nulle, *i.e.* les espèces ne seront pas capables de gagner les nouveaux territoires devenus potentiellement favorables dans le contexte du changement climatique, ou au contraire la migration est totale et sans limite, *i.e.* les espèces coloniseront l'ensemble des habitats devenus potentiellement favorables dans le contexte du changement climatique. Dans le cadre de cette présente étude, la deuxième hypothèse est celle qui a été retenue car elle est la plus en accord avec les capacités hautement migratoires des poissons migrateurs amphihalins.

Cependant, l'inclusion de ces termes, en particulier dans les modèles empiriques sur les végétaux, tend à se complexifier avec une vision intermédiaire entre ces deux extrêmes (Midgley *et al.*, 2006). Dans cet article récent sur des plantes endémiques de l'Afrique du Sud, en fonction du mode de dispersion, *i.e.* par les insectes ou par le vent, une distance maximale qui peut être parcourue par les graines dans un intervalle de temps donné est fixée et est appliquée aux projections climatiques du modèle. Les éléments pour fixer ces valeurs sont issus d'études sur la recolonisation des régions nordiques par la faune et la flore, à la fin de la dernière glaciation, il y a 16 000 ans (Cain *et al.*, 1998; Pearson, 2006). Dans des modèles mécanistiques sur 16 essences forestières nord-américaines, les taux de migration fixés à partir d'études paléocologiques varient entre 1 et 10 km par an (Morin *et al.*, 2008). Mais d'autres raffinements restent encore à incorporer, notamment la « favorabilité » des routes migratoires en fonction de l'utilisation des sols par l'homme. À l'autre extrémité de la distribution, le phénomène important est la persistance des populations dans des habitats devenant progressivement défavorables, avec des « banques » de graines dans le sol pour les

^{††††} Base européenne sur les lacs, les barrages et les réservoirs - European Lakes, Dams and Reservoirs Database

plantes, des microzones refuges, la plasticité phénotypique et les microévolutions (génétiques). Tout ceci pourra influencer sur les taux d'extinction locale mais les données actuelles restent encore trop peu nombreuses pour les croiser avec les modèles de distribution.

2.1.2.2.2 Les interactions biotiques

L'effet des interactions sociales sur les courbes de réponse fondamentales n'est pas une idée nouvelle (Austin *et al.*, 1990). Selon Guisan & Zimmermann (2000), les boucles de Levins (1974) qui permettent d'intégrer simultanément l'effet de l'environnement et des espèces sympatriques sur le comportement dynamique d'une espèce est une des voies possibles pour intégrer les interactions biotiques dans les modèles. Dans le cas spécifique des modèles statiques de distribution, les auteurs décrivent un système complexe de régressions simultanées (SRS) appliqué uniquement en économétrie. Plus simplement, l'addition d'une variable explicative supplémentaire représentant, par exemple, la présence-absence d'un compétiteur connu a été testée et peut significativement augmenter le pouvoir prédictif des modèles (Guisan & Thuiller, 2005), *e.g.* entre quatre espèces de hêtre et les essences avoisinantes en Nouvelle-Zélande (Leathwick & Austin, 2001) ou entre deux espèces de rongeurs en Amérique du Sud (Anderson *et al.*, 2002). De meilleurs modèles de distribution ont pu être obtenus par l'ajout d'une variable représentant une interaction sociale positive peu étudiée, la facilitation. C'est le cas de quatre espèces de chouette en Finlande qui profitent, lors de leur nidification, des cavités créées dans les arbres par les martins-pêcheurs (Heikkinen *et al.*, 2007b). Cependant, le sens écologique derrière cette variable reste souvent flou. En effet, l'inclusion d'autres espèces comme facteurs explicatifs peut simplement fournir des informations sur des conditions physiques qui n'étaient pas encore décrites par les autres variables incluses dans les modèles. L'intégration de ce type de variable devrait être soutenue par des expériences de cohabitation en laboratoire ou par des observations directement dans le milieu naturel. Pour les poissons migrateurs amphihalins, les connaissances écologiques sur les interactions de ces espèces, entre elles et avec des poissons d'eau douce, sont peu développées. Cependant, quelques cas d'exclusion compétitive entre des espèces de salmonidés ont été reportés en Nouvelle-Zélande, par McDowall (1990) et par Scott & Irvine (2000). De ce fait, dans ce travail, compte tenu du faible niveau de connaissance sur la question, les espèces ont été traitées individuellement et sans prendre en compte les interactions avec d'autres espèces.

2.1.2.2.3 La composante historique - biogéographique

Dans leur synthèse sur les modèles de distribution, Guisan & Zimmermann (2000)

identifient les facteurs historiques, au sens des biogéographes (histoire des lieux) et des phylogéographes^{****} (histoire des lignées), comme ayant une forte influence sur la distribution actuelle des espèces. En effet, une espèce peut être absente d'un site hautement favorable à cause d'événements géologiques ou climatiques passés comme les glaciations ou à cause de barrières physiques comme une chaîne de montagne. Brown & Maurer (1989), dans une des premières synthèses sur la macroécologie, insistent sur le fait que la distribution des espèces est influencée par les conditions écologiques, qui limitent les populations locales d'organismes et par la géographie et la géologie des continents, qui reflètent l'historique des événements tectoniques et du climat sur la terre. Par conséquent, le fait de ne pas inclure de facteurs historiques peut constituer une limitation sévère pour les modèles statiques de distribution (Reyjol *et al.*, in press). Pour ce qui est de l'histoire des lignées, la liste des espèces étudiées dans cette étude a été déterminée selon deux ouvrages du même auteur (Kottelat, 1997; Kottelat & Freyhof, 2007). Kottelat a consolidé sa classification des poissons européens d'eau douce de 1997 dans une synthèse publiée récemment, en incluant les dernières avancées dans les domaines de la phylogénétique et de la biologie moléculaire. Par exemple, au sein du genre *Alosa*, ceci lui a permis de séparer l'alose feinte *Alosa fallax* d'une espèce très proche localisée en Afrique du Nord, l'alose algérienne *Alosa algeriensis*. Pour ce qui est de l'histoire des lieux, les premières études évaluant, statistiquement et à l'échelle continentale, l'impact de l'histoire biogéographique sur la distribution des poissons d'eau douce sont celles d'Oberdorff *et al.* (1997, 1999). Ils ont testé, au travers de régressions linaires simples, deux variables remontant jusqu'à la dernière glaciation (maximum glaciaire : 24 000 - 18 000 ans BP) : le niveau de recouvrement du bassin versant par la glace et la distance du bassin versant à la zone refuge la plus proche. En effet, lors de la dernière glaciation, la calotte polaire descendait jusqu'à Londres et la majorité des espèces d'eau douce trouvait alors refuge dans le bassin du Danube (Keith, 1998). Dans cette présente étude, la longitude a été choisie comme proxy de cette histoire biogéographique en Europe. L'explication détaillée de ce choix ne trouve pas sa place dans ce chapitre méthodologique mais est présentée dans le chapitre III « Facteurs environnementaux structurant la distribution 1900 ». De plus, comme seule l'histoire biogéographique a été prise en compte explicitement dans les modèles, les variables classiquement appelées « historiques » seront qualifiées de « biogéographiques » pour bien les différencier des éléments relatifs au début du XX^{ème} siècle.

^{****} La phylogéographie est l'étude des impacts des événements historiques sur la composition génétique et la structure des populations modernes.

Tableau 3 : Les techniques statistiques employées pour les trois différents types de variable réponse. Elles sont illustrées par des exemples issus de la littérature.

Dans la thèse	Type de variable réponse	Distribution	Variable réponse	Approche statistique	Technique de modélisation	Articles de référence
Partie 4	Quantitative	Normale	Âge/taille à la maturité sexuelle	Régressions multiples	Régression simple	Chambers, 1992 ; Jonsson & L'Abée-Lund, 1993
Parties 2 et 3	Semi-quantitative	Ordinale	Échelle d'abondance à quatre niveaux		PO modèles ^{§§§§}	Guisan <i>et al.</i> , 1998 ; Guisan & Harrell, 2000
Parties 1 et 2	Qualitative	Binomiale	Présence-absence		GAMs ^{*****}	Hastie & Tibshirani, 1990 ; Guisan <i>et al.</i> , 2002

^{§§§§} Modèles à rapports de chance proportionnels - Proportional Odds Models.

^{*****} Modèles additifs généralisés - Generalized Additive Models.

2.2 La construction des modèles

2.2.1 Le choix des modèles : les régressions

Selon Guisan & Zimmermann (2000), la première étape consiste à choisir (1) le bon algorithme pour prédire un type particulier de variable réponse et pour estimer les coefficients du modèle et (2) une approche statistique optimale au regard du contexte dans lequel est réalisée la modélisation. Les auteurs décrivent les six grands types d'approche statistique en modélisation et proposent un tableau résumant les conditions optimales d'application. De ce fait, dans ce manuscrit, je ne détaillerai pas de nouveau les différentes approches mais renverrai à cet article pour plus de précision.

Dans ce présent travail, le type de variable réponse modélisée varie de quantitatif à qualitatif, en passant par semi-quantitatif. Dans tous les cas, des régressions simples ou multiples ont pu être appliquées avec des techniques différentes de modélisation (Tableau 3). La régression relie une variable réponse à une (régression simple) ou plusieurs (régression multiple) variables environnementales explicatives. De plus, la régression linéaire utilise la technique des moindres carrés (*least square*, en anglais) pour estimer les paramètres du modèle. Elle s'applique théoriquement lorsque la variable réponse quantitative suit une loi normale et que la variance ne change pas en fonction de la moyenne (homoscédasticité *versus* hétéroscédasticité) (Chambers, 1992). Pour évaluer la relation entre des traits d'histoire de vie (variable réponse quantitative) et la latitude (variable explicative), ces deux hypothèses ont été vérifiées au préalable et dans ce cas, la régression linéaire simple s'appliquait (Tableau 3).

Les GLMs^{††††} correspondent à une famille plus flexible de modèle de régression qui est basée sur la technique du maximum de vraisemblance (*maximum likelihood*, en anglais) pour estimer les paramètres du modèle. La technique des moindres carrés est un cas particulier de cette dernière. Les GLMs autorisent une plus large gamme de distribution pour la variable réponse et une variance non constante (McCullagh & Nelder, 1989). Dans les GLMs, la combinaison de variables explicatives est rattachée à la moyenne de la variable réponse par une fonction lien. Cette fonction lien permet, premièrement, d'assurer la linéarité dans le modèle et deuxièmement, de maintenir les prédictions dans une gamme de valeurs cohérente avec la variable réponse. Pour des présences (1) - absences (0), les prédictions qui correspondent à des probabilités seront comprises entre ces deux extrêmes. De ce fait, les GLMs peuvent supporter des distributions normale, poisson, binomiale ou gamma avec les fonctions liens respectives identité, logarithmique, logit ou inverse. Si les relations entre

^{††††} Modèles linéaires généralisés - Generalized Linear Models.

variable réponse et variables explicatives sont suspectées de ne pas être linéaires, il est possible d'inclure ces dernières sous la forme de polynômes d'ordre deux pour obtenir des courbes de réponse unimodales symétriques ou d'ordres supérieurs pour obtenir des courbes de réponse avec plusieurs modes ou unimodales dissymétriques (*skewed*, en anglais) (Austin *et al.*, 1990). En effet, selon cet auteur, les réponses sont rarement linéaires et trois grands types de complexification peuvent apparaître : des courbes de réponse dissymétriques, avec des plateaux ou des aplatissements ou entrant en interaction avec d'autres variables. Un GLM avec une distribution binomiale (deux classes) et une fonction lien logit correspond à un modèle de régression logistique qui est au cœur des modèles plus complexes de régression ordinaire (plus de deux classes) (Guisan & Harrell, 2000). On dit d'une variable qu'elle est ordinaire lorsqu'elle présente plusieurs niveaux ordonnés. C'est le cas pour la variable abondance utilisée dans cette étude qui est découpée en quatre niveaux, *i.e.* absente, rare, moyenne et abondante. Dans ce groupe des modèles de régression ordinaire, le PO modèle est le plus employé. L'idée de base derrière ces modèles est de réexprimer les classes sous la forme de plusieurs régressions binaires en utilisant les probabilités cumulées (Tableau 3). Des techniques alternatives de régression qui sont jugées plus empiriques peuvent, dans certains cas, donner des résultats plus satisfaisants. Cela inclut les GAMs qui sont une extension semi-paramétrique des GLMs, dans le sens où il faut encore définir la distribution de la variable réponse. Cette technique applique des fonctions de lissage (*smoothers*, en anglais) indépendamment sur chaque variable explicative et calcule de façon additive l'élément réponse (Hastie & Tibshirani, 1990). La force des GAMs est leur capacité à pouvoir gérer des relations fortement non linéaires et non monotones, entre la réponse et le jeu de variables explicatives. À l'inverse des GLMs, dans lesquels des relations paramétriques sont assumées dès le départ, les GAMs sont « dirigés » par les données qui déterminent les relations. Dans cette présente étude, les modèles de distribution des poissons migrateurs amphihalins utilisant les données de présence-absence sont les premiers à avoir été construits relativement à l'ordre des parties dans la thèse mais aussi par rapport à l'ensemble de la littérature scientifique (Tableau 3). De ce fait, il était pertinent de choisir les GAMs pour débiter car ils imposent peu de postulats de départ sur les relations entre les variables. De plus, des études comparatives⁺⁺⁺⁺ entre les différentes approches statistiques montrent que les GAMs sont une technique robuste et flexible, avec une performance de modélisation souvent supérieure à

⁺⁺⁺⁺ Une étude comparative, en particulier, s'intéresse à 16 techniques de modélisation dont les nouvelles techniques susceptibles de remplacer, dans un futur proche, les méthodes standards actuelles en écologie, *e.g.* les GLMs ou les GAMs (Elith *et al.*, 2006).

celle de beaucoup d'autres méthodes disponibles (Heikkinen *et al.*, 2007a). De plus, la capacité de discrimination des GAMs ne semble pas être affectée par des changements d'échelle : ils présentent des résultats constants entre les échelles locale, régionale et continentale (Thuiller *et al.*, 2003). Ces auteurs décrivent, d'ailleurs, les GAMs et les GLMs comme les méthodes les plus robustes et les plus précises pour interpoler à large échelle des distributions actuelles. Les techniques de régression supposent que les événements modélisés soient indépendants. Ceci n'est généralement pas le cas dans les données biologiques qui sont le plus souvent corrélées spatialement (Dormann *et al.*, 2007). Dans cette présente étude, la prise en compte de l'autocorrélation spatiale est explicitée dans chacun des articles structurant ce manuscrit.

2.2.2 La mécanique de construction

2.2.2.1 La calibration

La calibration correspond à l'estimation et l'ajustement des paramètres et constantes du modèle pour améliorer la concordance entre les sorties du modèle et la base de données utilisée (Rykiel, 1996). Pour améliorer la précision et le pouvoir prédictif d'un modèle, il faut réduire le nombre de variables explicatives à un nombre raisonnable. Harrell *et al.* (1996) suggèrent que pas plus de $m/10$ variables ne devraient être incluses dans le modèle final. Dans le cas d'une variable réponse binaire, m correspond au nombre total d'observations ou au nombre d'observations dans la classe la moins représentée. Dans ce présent travail, le nombre maximal est fixé à trois variables par modèle, à sélectionner parmi un pool de neuf à 12 variables candidates. Le plus grand nombre de facteurs testés simultanément est comptabilisé dans la partie 3 sur la distribution actuelle des poissons migrateurs amphihalins. Pour chacune des neuf ou 12 variables, il y a la possibilité de choisir entre sa composante linéaire ou un polynôme d'ordre deux pour les modèles de régression ordinale ou entre sa composante linéaire et sa version lissée avec un degré de liberté fixé à deux pour les GAMs. La sélection peut se faire de quatre manières différentes : arbitrairement, automatiquement avec notamment les procédures pas à pas (*stepwise*, en anglais), en suivant des principes physiologiques ou en appliquant les techniques de stabilisation (*shrinkage*, en anglais) particulièrement lorsque la base de données est petite par rapport au nombre de variables testées. Il s'agit d'appliquer un facteur à chacun des coefficients du modèle, identique pour tous ou choisi individuellement en fonction de la variance (Harrell *et al.*, 1998; Steyerberg *et al.*, 2001). Dans ce travail, une méthode de sélection automatisée légèrement différente de la procédure pas à pas standard a été appliquée. Premièrement, toutes les combinaisons

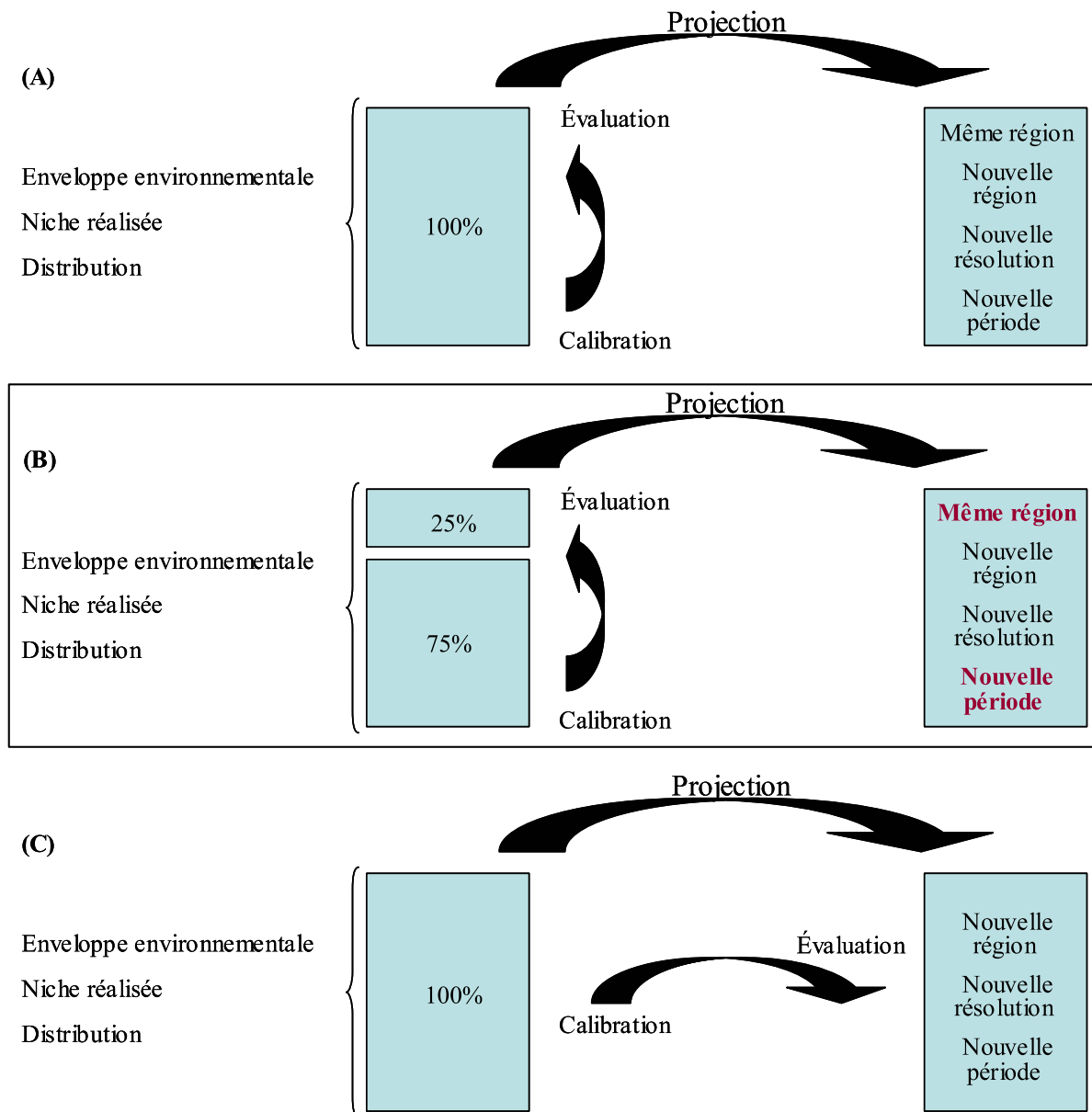


Figure 13 : Trois stratégies de calibration - validation des modèles statiques de distribution : (A) première approche par resubstitution ; (B) deuxième approche par découpage des données ; (C) troisième approche avec un jeu de validation indépendant. Dans l'encadré, la technique appliquée dans cette présente étude et en rouge les conditions dans lesquelles les modèles ont été utilisés (Cf. 2.3 « L'application des modèles »). Adaptée de Araujo et al. (2005a).

de une, deux ou trois variables et sans interaction ont été testées, à l'exception de celles contenant plusieurs expressions (annuelle, hivernale ou estivale) d'une même variable climatique (température et précipitations). Deuxièmement, pour la modélisation des présences-absences utilisant les GAMs, les modèles sont classés en fonction de leur AIC^{§§§§§}, *i.e.* un critère basé sur la vraisemblance qui prend en compte le nombre de paramètres estimés dans le modèle^{*****} (Akaike, 1981), avec une différence minimale de deux unités entre le meilleur modèle et le suivant. Pour la modélisation des abondances utilisant les modèles de régression ordinale, les modèles sont classés en fonction de la réduction de la déviance, *i.e.* une mesure de la déviance expliquée par le modèle final par rapport à la déviance du modèle nul qui n'inclut que l'ordonnée à l'origine (*intercept*, en anglais) (Kent, 1983). Le terme « déviance » est utilisé préférentiellement à celui de variance pour les techniques de modélisation basées sur le maximum de vraisemblance. La significativité de chacune des variables incluses dans les modèles est vérifiée avec le test requis, *i.e.* test du χ^2 , au seuil 0,1.

2.2.2.2 L'évaluation

L'évaluation correspond ici à la validation opérationnelle définie par Rykiel (1996) comme un protocole de test servant à démontrer que les sorties d'un modèle répondent bien aux critères de performance imposés par l'usage de ce modèle. Deux approches principales existent pour évaluer le pouvoir prédictif d'un modèle (Guisan & Zimmermann, 2000). La première est d'utiliser un seul jeu de données pour calibrer (entraîner) et évaluer (tester) le modèle (Figure 13 A). L'évaluation se fait alors par validation croisée (*cross validation*, en anglais) : l'échantillon est divisé en k parties de taille égale, souvent une dizaine, le modèle est ensuite entraîné k fois, à chaque fois en enlevant une des parties du jeu d'entraînement et en l'utilisant comme jeu test. Lorsque l'on enlève à tour de rôle chacune des observations du jeu d'entraînement pour la prédire, il s'agit d'un cas particulier de la validation croisée appelé le « leave-one-out » ou « jack-knife » (Manel *et al.*, 1999). La validation croisée est adaptée particulièrement pour les petits échantillons. Elle a été appliquée dans l'étude préliminaire de Béguer *et al.* (2007) sur la distribution des poissons migrateurs amphihalins en Europe de l'Ouest. L'évaluation peut se faire aussi par la technique du « bootstrap » basée sur le rééchantillonnage. Plutôt que d'analyser de façon répétitive des parties de données, ce sont des sous-échantillons des données qui seront étudiés. Chaque sous-échantillon correspond à

§§§§§ Critère d'information d'Akaike - Akaike Information Criterion.

***** Les modèles avec un nombre élevé de paramètres sont pénalisés plus fortement que ceux avec un nombre plus restreint de paramètres.

un tirage, au hasard et avec remplacement, dans le jeu de données original. Généralement, entre 50 et 2000 tirages consécutifs sont réalisés (Guisan & Harrell, 2000). Cependant, le « bootstrap » permet, plus particulièrement, de corriger le biais dans l'estimation des paramètres lié au fait qu'un modèle mathématique optimisé sur un petit jeu de données peut donner lieu à des résultats de validation trop optimistes. Quand la différence entre les valeurs originales des paramètres et leurs valeurs corrigées du biais est trop grande, alors l'adéquation du modèle doit être remise en question (Harrell *et al.*, 1998). Dans les trois cas détaillés ci-dessus, le modèle n'est donc pas évalué en dehors de sa gamme de crédibilité et d'applicabilité, *i.e.* la crédibilité d'un modèle correspond à un niveau subjectif de confiance et l'applicabilité à la définition du domaine sur lequel un modèle validé peut être convenablement utilisé (Rykiel, 1996). La seconde approche consiste à utiliser deux jeux de données « indépendants », l'un pour calibrer le modèle et l'autre pour l'évaluer (Figure 13 B). Le plus souvent, les deux jeux proviennent d'un même jeu de données original qui a été coupé en deux. La répartition des données entre les deux groupes se fait au hasard et est, généralement, de 75% pour le jeu d'entraînement et de 25% pour le jeu test. Cependant, même si les jeux de données sont qualifiés d'indépendants, ils sont nécessairement corrélés spatialement car issus de l'échantillonnage d'une même région. De même, s'il s'agit d'une série temporelle de données coupée en deux, si l'intervalle de temps séparant les deux groupes est restreint, *e.g.* quelques années, il y aura une corrélation temporelle des phénomènes biologiques et environnementaux et donc entre les données (Araujo *et al.*, 2005a). La troisième approche d'évaluation possible est peu employée du fait de la rareté des données. Elle utilise pour valider un modèle des informations issues de régions différentes, à des résolutions différentes, des observations de terrain réalisées dans des régions dans lesquelles l'espèce est prédite présente mais qui n'avaient pas été auparavant investiguées ou encore des enregistrements éloignés dans le temps, avec parfois des enregistrements fossiles datant du Pléistocène (Figure 13 C) (Peterson, 2003; Martinez-Meyer *et al.*, 2004). Le dernier cas soulève la question de la conservation des caractéristiques de la niche sur de longues périodes de temps. Martinez-Meyer *et al.* (2004) indiquent que, sur les derniers 18 000 ans, la majorité des espèces de mammifères testées dans leur étude n'a pas enregistré de changements dans les descripteurs de leur niche écologique. De plus, les auteurs proposent une liste de références bibliographiques allant dans ce sens. Cette troisième approche est moins optimiste que les deux premières quant à la précision des différentes techniques de modélisation mais comme souligné par Araujo *et al.* (2005a), sa mise en œuvre de façon généralisée est quasiment impossible. Dans ce présent travail, la deuxième approche avec des

jeux de données que l'on pourrait requalifier de pseudo-indépendants a été employée. Le jeu de données contenant initialement 196 observations a été coupé de la même manière pour chaque espèce, *i.e.* au hasard et en respectant les proportions 3/4 (147 observations) *versus* 1/4 (46 observations).

2.2.2.3 Les mesures d'association

Des mesures d'association entre les valeurs ajustées et les valeurs observées pendant la phase de calibration et entre les valeurs prédites et les valeurs observées pendant la phase d'évaluation peuvent être utilisées (Fielding & Bell, 1997; Guisan & Harrell, 2000). Cependant, si les sorties des modèles statistiques sont des probabilités, elles doivent être ramenées à l'échelle des observations réelles, *e.g.* dans le cas de modèle binomiaux, des présences-absences (Guisan *et al.*, 1999) ou dans le cas des modèles de régression ordinale, une échelle de niveaux ordonnés (Guisan & Harrell, 2000), et ce par une transformation. Ceci peut être fait en tronquant la probabilité à un seuil donné. Plutôt que d'appliquer un seuil arbitraire, généralement fixé à 0,5, cette étape peut être améliorée : (1) en ajustant un seuil optimal qui produit la meilleure adéquation entre valeurs ajustées et valeurs observées pendant la calibration (Guisan *et al.*, 1998; Guisan *et al.*, 1999) ; ou (2) en appliquant une mesure indépendante du seuil comme la courbe ROC^{†††††} (Manel *et al.*, 2001; Thuiller *et al.*, 2003). Il s'agit d'une méthode graphique représentant la relation entre la sensibilité et (1 – la spécificité) (voir définitions ci-dessous) le long d'une gamme de seuils compris entre 0 et 1. Le seuil retenu, durant la calibration, par simple lecture de la courbe correspond à la valeur qui maximise la sensibilité pour une faible valeur de (1 – la spécificité) (Figure 14). Dans les deux cas, ce seuil est ensuite appliqué aux valeurs prédites pendant la phase d'évaluation. La comparaison finale est le plus clairement visualisable dans un tableau de contingence de 2 x 2, dans le cas où des données de type présence-absence sont modélisées. Ce tableau est appelé la matrice de confusion avec $n \times n$ dimensions, dans le cas où la variable réponse modélisée est nominale (catégories non ordonnées) ou ordinale (catégories ordonnées) (Agresti, 1990). Le choix d'une mesure appropriée d'association est dépendant du type de variable modélisée (quantitative, qualitative (binaire, nominale) ou semi-quantitative (ordinale)) et aussi des objectifs de l'étude (Fielding & Bell, 1997). Pour des données qualitatives, on se place ici dans le cas de données binaires de type présence-absence, de nombreuses mesures d'association ont été proposées, certaines se lisant directement dans le tableau de contingence. On peut distinguer la sensibilité (proportion des vraies présences bien prédites - vrais positifs)

††††† Receiver Operating Characteristic.

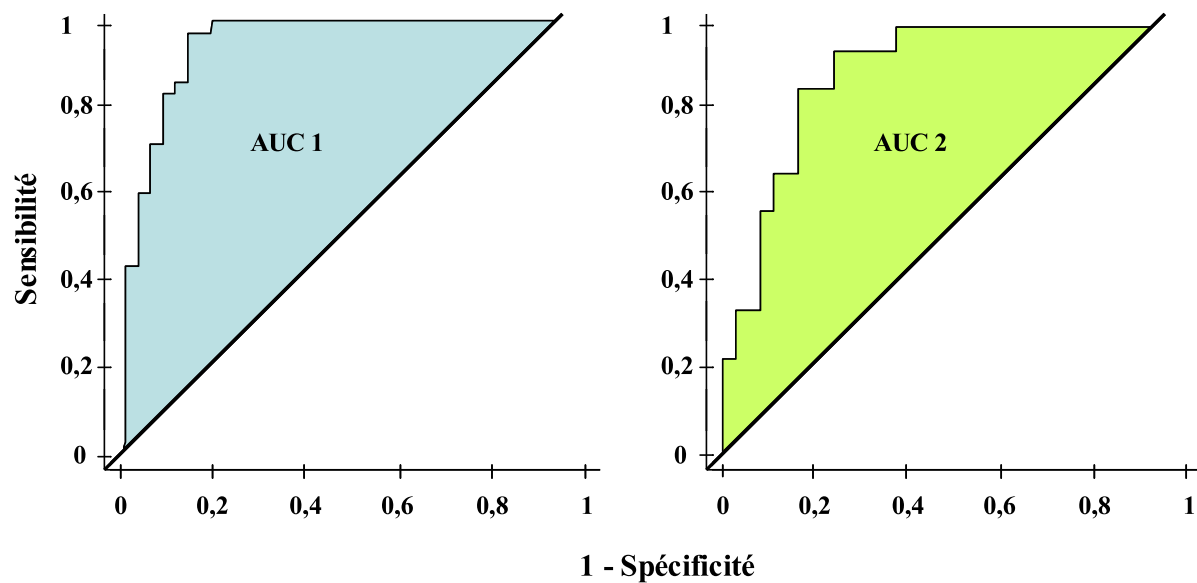


Figure 14 : Deux exemples de courbe ROC et des valeurs AUC correspondantes. L'AUC1 est supérieur à l'AUC2, donc le modèle 1 a une capacité à discriminer une espèce comme présente ou absente meilleure que celle du modèle 2. Adaptée de Manel (2001).

de la spécificité (proportion des vraies absences bien prédites - vrais négatifs), le pourcentage d'omission (faux négatifs) et le pourcentage de commission (faux positifs) (voir Manel (1999) pour un tableau complet résumant les différentes mesures et les formules associées). Le fait de ne pas correctement prédire une présence observée (faux négatifs) est souvent plus coûteux que l'inverse (faux positifs), particulièrement dans l'application des modèles à des cas concrets comme la délimitation d'une zone de réserve. En effet, dans le cas de faux négatifs, des sites dans lesquels l'espèce ciblée est présente ne sont pas sélectionnés dans la réserve. L'indice de Kappa est une autre mesure plus complexe, applicable à une variable dichotomique et découlant du tableau de contingence (Cohen, 1960). Il s'agit d'une mesure de la proportion de présences et d'absences correctement classées après avoir soustrait l'effet de la chance seule. Cet indice varie entre -1 et +1, avec +1 indiquant une concordance parfaite entre prédictions et observations et une valeur de 0 ou moins indiquant une concordance pas meilleure qu'une classification aléatoire (voir Landis *et al.* (1977) pour une échelle de classification). À partir de la courbe ROC, il est possible de mesurer l'aire entre la courbe obtenue avec un modèle et la ligne à 45° passant par l'origine. Cette ligne représente le cas où toutes les prédictions d'un modèle sont le fruit du hasard. Cette valeur prend le nom de AUC^{*****} et mesure la capacité d'un modèle à correctement classer (ou discriminer) une espèce comme présente ou absente (voir Swets (1988) pour une échelle de classification) (Figure 14). Pour les données semi-quantitatives, dans un premier temps, l'observation de la matrice de confusion permet, de la même manière que précédemment, de se renseigner sur les faiblesses et les points forts du modèle. Dans un deuxième temps, l'application de mesures d'association spécifiques aux variables ordinales apporte un complément d'information (Agresti, 1990; Gonzales & Nelson, 1996). Les mesures les plus souvent calculées à partir de la matrice de confusion sont le γ , (Goodman & Kruskal, 1979) et le d_{xy} de Somers (Somers, 1962). Ils sont basés sur la différence entre des paires d'observations concordantes et des paires non concordantes. Une association parfaite entre variables ajustées/observées ou variables prédites/observées prend la valeur de +1 et aucune correspondance celle de 0. Un coefficient de détermination généralisé, le R^2 de Nagelkerke, est aussi fréquemment calculé (Nagelkerke, 1991). Les valeurs prises par ces « indicateurs de qualité » peuvent dépendre de l'écologie des espèces et de certains traits biologiques plus particulièrement (McPherson & Jetz, 2007). Tous les indices décrits dans ce paragraphe ont été testés et utilisés dans les différentes parties de ce travail.

***** Aire sous la courbe - Area Under the Curve.

2.3 L'application des modèles

Ces dernières années, les modèles de distribution d'espèces sont devenus des outils de plus en plus importants pour répondre à de nombreuses questions en écologie, en biogéographie, en évolution et plus récemment, en biologie de la conservation et dans la recherche sur le changement climatique. Guisan & Thuiller (2005) résument ceci dans le titre de leur article « Les modèles de distribution d'espèces : offrir plus que de simples modèles d'habitats ». Ils dressent une liste non exhaustive des grandes problématiques dans lesquelles les modèles de distribution ont été utilisés : quantifier la niche environnementale des espèces, tester des hypothèses biogéographiques, écologiques et dans le domaine de l'évolution, évaluer l'invasion et la prolifération des espèces, évaluer l'impact du changement climatique, des changements d'utilisation des sols, et d'autres changements environnementaux sur la distribution des espèces, mettre en évidence des sites non surveillés et qui pourtant présentent un fort potentiel d'occurrence d'espèces rares, supporter des plans de gestion pour le rétablissement des espèces et pour cartographier des zones favorables pour la réintroduction d'espèces, supporter des plans de conservation et la sélection de réserve, modéliser les assemblages d'espèce (biodiversité, composition) à partir de prédictions centrées sur ces dernières, construire des zones bio- ou éco-géographiques. La réponse à la plupart de ces questions passe par l'analyse des courbes de réponse et par la projection des modèles dans le temps et/ou dans l'espace.

2.3.1 Des écarts marqués entre les techniques

Comme cela a été vu précédemment, différentes techniques de modélisation sont utilisées couramment et séparément pour relier la distribution observée d'une espèce à un pool de variables environnementales disponibles et pour projeter les distributions dans le temps et/ou dans l'espace. Elles sont décrites de façon détaillée dans l'article de synthèse de Guisan & Zimmermann (2000). Il s'agit notamment des GLMs qui sont les plus communs, des GAMs qui sont appliqués de plus en plus fréquemment, des ANNs^{§§§§§§} (Colasanti, 1991; Lek & Guégan, 1999) ou encore des CART^{*****} (Breiman *et al.*, 1984). Des modélisateurs ont observé que différentes techniques de modélisation pouvaient, pour une même espèce, donner des résultats différents et que différentes méthodes tendaient à varier entre des espèces (Thuiller *et al.*, 2003). Des études comparatives peuvent guider les utilisateurs dans les choix

^{§§§§§§} Réseaux artificiels de neurones - Artificial Neural Networks.

^{*****} Analyses d'arbres de classification et de régression - Classification and Regression Tree analysis.

méthodologiques (Manel *et al.*, 1999; Thuiller *et al.*, 2003). Cependant, dans le cadre d'une problématique spécifique, il reste toujours délicat de sélectionner une technique de modélisation pour prédire la distribution d'une espèce. Ces techniques diffèrent notamment sur les hypothèses retenues lorsque les variables environnementales sont extrapolées au-delà de la gamme de valeurs qui a été utilisée pour construire les modèles. Ceci peut être le cas lors de projections spatiales ou temporelles (Pearson *et al.*, 2006). De ce fait, des applications de modélisation ou packages permettent de tester plus d'une technique de modélisation et d'utiliser la plus pertinente pour chaque espèce plutôt que la plus pertinente sur l'ensemble des espèces. En particulier, l'application BIOMOD⁺⁺⁺⁺⁺ a été utilisée sur différents taxons, *e.g.* des espèces d'arbres, des plantes herbacées ou encore des mammifères, et permet de réaliser des projections dans le futur avec de multiples combinaisons de scénario - technique de modélisation - type de coupure (seuil) - niveau de dispersion (Thuiller, 2003). La combinaison retenue sera celle qui résume le mieux les variations de distribution partagées entre les projections réalisées avec des combinaisons différentes (Araujo *et al.*, 2005c). Ce n'est pas forcément la combinaison donnant la projection dans le futur la plus précise qui sera retenue mais plutôt celle qui sera la plus conservatrice et consensuelle (Thuiller, 2004). Cette approche permet donc d'évaluer et de prendre en compte l'incertitude qui s'accumule au fur et à mesure des choix réalisés : sur la technique de modélisation à employer, sur le scénario de changement climatique le plus probable ou sur la manière de transformer une probabilité en une variable binaire de type présence-absence. Ceci est particulièrement important lorsqu'un indicateur de biodiversité comme la richesse spécifique est calculé à partir de modèles construits individuellement pour chaque espèce. D'autres applications ou packages permettent d'automatiser et de standardiser la procédure pour produire des modèles de distribution, de manière plus reproductible et moins subjective, en confrontant pour cela plusieurs techniques de modélisation, *e.g.* GRASP⁺⁺⁺⁺⁺ avec les GLMs et les GAMs (Lehmann *et al.*, 2002) et GARP^{§§§§§§} avec les algorithmes génétiques, les enveloppes climatiques, les GLMs et les ANNs (Stockwell & Peters, 1999). Comparativement à BIOMOD, ces deux dernières applications servent particulièrement à la prédiction spatiale. En effet, GRASP est définie, par ses constructeurs, comme une interface et une collection de fonctions (sous Splus) créées pour faciliter les analyses de régressions modernes et l'utilisation de ces régressions dans la production de prédictions spatiales.

+++++ Modélisation de la biodiversité - Biodiversity MODelling.

+++++ Analyse de régression généralisée et prédiction spatiale - Generalized Regression Analysis and Spatial Prediction.

§§§§§§ Algorithme génétique pour prédire un ensemble de règles - Genetic Algorithm for Rule-set Prediction.

Ces applications ont été développées afin d'améliorer la qualité des projections spatiales et temporelles, en prenant explicitement en compte les incertitudes inhérentes au processus de modélisation. Or, dans ce travail, l'accent a été mis autant sur l'interprétation et la signification écologiques des modèles que sur les projections temporelles et leurs incertitudes. De ce fait, une seule approche, couplant un bon pouvoir explicatif et prédictif, a été préférentiellement employée dans les différentes parties de cette étude (Cf. 2.2.1 « Le choix des modèles : les régressions »).

2.3.2 Des écarts marqués entre les scénarios d'évolution

Le terme « scénario » fréquemment utilisé dans ce manuscrit exige une définition précise. Des scénarios sont des séries de vision alternative du futur, qui sont possibles, plausibles, constitutionnellement cohérentes mais pas forcément probables (von Storch, 2007). Il ne s'agit pas de projections mais de « story-boards ». Dans ce cas précis, sont pris en compte les scénarios d'émission de gaz à effet de serre et d'aérosols de l'IPCC. Ils sont couramment précédés du terme « SRES » car ils ont été décrits, pour la première fois, dans le rapport spécial sur les scénarios d'émission - Special Report on Emission Scenarios (SRES) (IPCC, 2000). Cependant, les experts de l'IPCC n'ont exprimé aucun jugement explicite sur ces scénarios quant à leur vraisemblance et s'il était souhaitable ou pas de les voir appliqués.

2.3.2.1 Les différentes familles de scénario

Les scénarios d'émission de l'IPCC sont groupés en quatre familles (A1, A2, B1 et B2) qui explorent des voies alternatives du développement mondial. Ils couvrent une large gamme de variables forçantes démographiques, économiques, technologiques, et ils évaluent les émissions de gaz à effet de serre correspondantes. Ces scénarios n'incluent pas de politique d'adaptation et d'atténuation face au changement climatique autre que celles fixées à l'heure actuelle. Ces scénarios sont largement utilisés dans les évaluations du changement climatique futur et leurs hypothèses, en termes de changements socio-économiques, démographiques et technologiques, servent de variables d'entrée dans de nombreuses évaluations sur la vulnérabilité des systèmes et sur l'impact du changement climatique.

La famille A1 assume un monde avec une croissance économique rapide, une population mondiale qui atteint son niveau maximal au milieu du XXI^{ème} siècle et une introduction rapide de technologies nouvelles et efficaces. La famille est divisée en trois groupes qui décrivent des directions alternatives dans le changement technologique : consommation majoritaire d'énergies fossiles (A1FI), utilisation de ressources énergétiques non fossiles (A1T) et

équilibre entre les différentes sources (A1B). La famille B1 décrit un monde convergent, avec la même population globale que A1, mais avec des changements rapides dans la structure de l'économie qui se dirige vers une économie d'information et de services. La famille B2 correspond à un monde avec une population et une croissance économique intermédiaires, développant des solutions locales à des problèmes de viabilité économique, sociale et environnementale. Enfin, la famille A2 décrit un monde hétérogène avec une croissance continue de la population sur le XXI^{ème} siècle, un développement économique et des changements technologiques lents. Les grandes familles de scénario peuvent être placées le long de deux axes. Les familles A1 et A2 sont plus tournées vers l'économie que B1 et B2 qui sont plus axées sur l'environnement, alors que A1 et B1 représentent une évolution globalisée comparées à A2 et B2 pour lesquelles l'évolution est plus régionalisée (Tableau 4). Aucun niveau de vraisemblance n'a été associé à ces scénarios. Il y a de fortes chances, compte-tenu des politiques actuelles d'atténuation et d'adaptation au changement climatique et des pratiques liées au développement durable, que l'émission de gaz à effet de serre continue à augmenter dans les prochaines décennies. Les scénarios d'émission projettent une augmentation des émissions de gaz à effet de serre entre 9,7 et 36,7 Gt (giga tonnes) de CO₂ (équivalents) par an, entre 2000 et 2030 (IPCC, 2007a).

2.3.2.2 Les changements climatiques projetés

Pendant le XXI^{ème} siècle, l'émission de gaz à effet de serre à un niveau supérieur ou égal à celui de 2000 devrait causer un réchauffement supplémentaire et induire de nombreux changements dans le système climatique global qui seront très probablement plus forts que ceux observés pendant le XX^{ème} siècle (Cf. 1.1.2 « Les changements globaux au cours du XX^{ème} siècle »). Pour les deux prochaines décennies, 2000 - 2020, un réchauffement de + 0,2 °C par décennie est projeté pour la gamme de scénarios d'émission évoquée ci-dessus. Même si les concentrations en gaz à effet de serre et en aérosols sont maintenues constantes aux niveaux de 2000, un réchauffement de 0,1 °C par décennie est attendu. Ensuite, les projections d'augmentation de température dépendent des scénarios spécifiques d'émission. Pour la période 2090 - 2099, en fonction du scénario d'émission, les meilleures estimations des élévations de température, par rapport à la période de référence 1980 – 1999, varient du simple au double. D'après le Tableau 5, B1 est le scénario le plus optimiste et A1FI le scénario le plus pessimiste. La limite minimale projetée est +1,1 °C et la limite maximale est six fois supérieure et atteint +6,4 °C.

Tableau 4 : Direction qualitative des différentes variables forçantes déterminant les différentes familles de scénario d'émission de gaz à effet de serre. Adapté de IPCC (2007a).



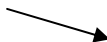
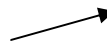

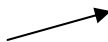


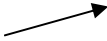








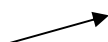

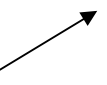

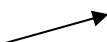

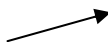

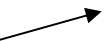
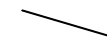
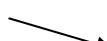
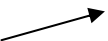
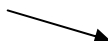
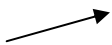
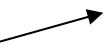
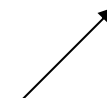
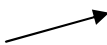
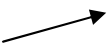
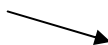
Scénario	Population	Économie	Environnement	Équité	Technologie	Globalisation
A1FI						
A1B						
A1T						
B1						
A2						
B2						

Tableau 5 : Réchauffement moyen de surface projeté pour la fin du XXI^{ème} siècle. Pour exprimer les changements par rapport à la période 1850 - 1899, il faut ajouter +0,5 °C aux valeurs du tableau. Adapté de IPCC (2007a).

	Changement de température (°C pour 2090 - 2099 par rapport à 1980 - 1999)	
	Meilleure estimation	Gamme la plus probable
Concentrations constantes par rapport à celles de 2000	0,6	0,3 - 0,9
B1	1,8	1,1 - 2,9
A1T	2,4	1,4 - 3,8
B2	2,4	1,4 - 3,8
A1B	2,8	1,7 - 4,4
A2	3,4	2,0 - 5,4
A1FI	4,0	2,4 - 6,4

Cependant, le réchauffement projeté pour le XXI^{ème} siècle montre des patrons à l'échelle géographique dont la localisation ne dépend pas des scénarios mais dont l'intensité évolue en fonction des scénarios d'émission (Figure 15). Ces patrons seraient identiques à ceux observés lors des dernières décennies. Le réchauffement devrait être supérieur sur les continents et particulièrement marqué sur les terres aux hautes latitudes nord. Au contraire, le réchauffement serait moins fort pour les masses d'eau proches de l'Antarctique et de la partie septentrionale de l'Atlantique Nord. Des augmentations de précipitations sont très probables aux hautes latitudes alors que des diminutions sont attendues dans les régions terrestres subtropicales, jusqu'à environ -20% pour le scénario A1B en 2100 (Figure 16). Là encore, les tendances projetées sont en continuité avec celles déjà observées. La qualité des projections concernant les précipitations s'améliore à chaque rapport d'évaluation de l'IPCC.

Donc, à large échelle, la répartition spatiale des changements de température et de précipitations ne varie pas ou peu en fonction des scénarios d'émission. C'est l'intensité des modifications qui évolue d'un scénario à un autre (Tableau 5). Ainsi, utiliser les quatre familles de scénario, pour modéliser la distribution potentielle future d'une espèce, revient globalement à appliquer une contrainte climatique croissante dont les modalités spatiales sont fixes. Cela se traduit dans les distributions potentielles futures par des tendances similaires, *e.g.* contraction ou extension des aires de distribution, mais avec un décalage des limites, *e.g.* nord ou sud, de plus en plus marqué. Ceci a été validé sur deux espèces de poissons migrateurs amphihalins, *i.e.* le saumon atlantique et le mulot porc, ayant des réponses opposées au changement climatique (*Cf.* chapitre IV « Impact du changement climatique sur la distribution 1900 »).

Cependant, dans le cadre de cette thèse, un seul scénario a été préférentiellement appliqué pour projeter la distribution de l'ensemble des espèces. Le scénario A2 a pour thèmes centraux l'autosuffisance et la préservation des identités locales. Il décrit un monde très hétérogène dans lequel les considérations environnementales sont relativement faibles. Les patrons de fertilité entre les régions convergent très lentement, ce qui amène à une population augmentant continuellement et atteignant 15 milliards d'individus en 2100. Le développement économique est orienté régionalement, la croissance économique par habitant et le changement économique sont plus fragmentés et plus lents que pour d'autres scénarios. Il s'agit d'un scénario « intermédiaire » entre les deux extrêmes, *i.e.* A1 et B1, qui a été particulièrement utilisé par les groupes de modélisateurs ayant participé au quatrième rapport d'évaluation de l'IPCC et plus généralement, ces dernières années, dans la littérature scientifique (von Storch, 2007). De plus, selon Pascale Delécluse de Météo France

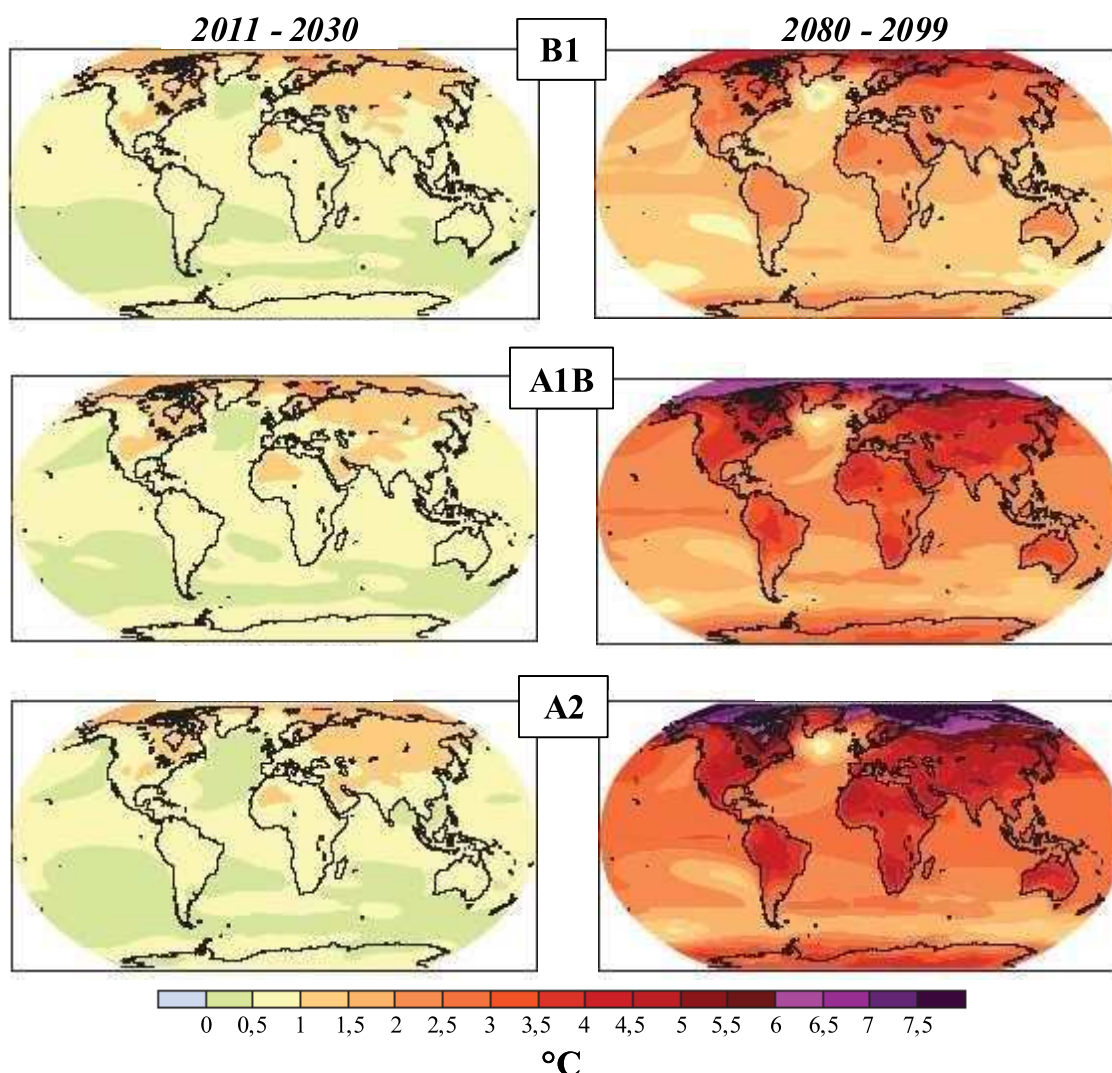


Figure 15 : Moyenne calculée à partir de plusieurs modèles du réchauffement de surface annuel (changement de température de l'air en surface, °C) pour le scénario B1 (haut), A1B (milieu) et A2 (bas), à deux périodes, 2011 - 2030 (gauche) et 2080 - 2099 (droite). Les anomalies sont relatives à la moyenne calculée sur la période de référence 1980 - 1999. Adaptée de IPCC (2007a).

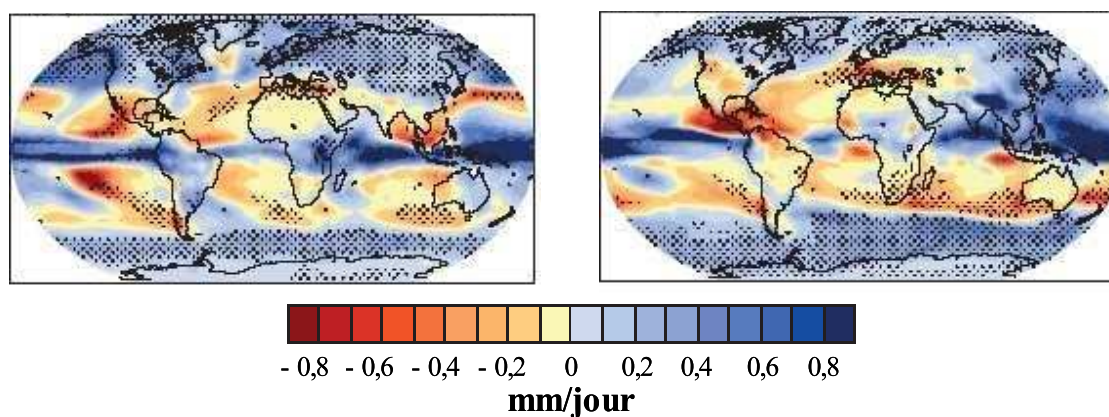


Figure 16 : Moyenne des précipitations calculée à partir de plusieurs modèles pour l'hiver boréal (décembre à février; gauche) et pour l'été boréal (juin à août; droite). Les changements sont donnés pour le scénario d'émission A1B, pour la période 2090 - 2099 relativement à 1980 - 1999. Adaptée de IPCC (2007a).

(*com. pers.*), les concentrations en gaz à effet de serre enregistrées entre 2000 et 2007 seraient dans la gamme de celles projetées par les scénarios les plus pessimistes et particulièrement proches du A2. Le choix d'un scénario et l'incertitude en résultant doivent être replacés dans un contexte plus large. En effet, dans le processus pour convertir des activités socio-économiques en descripteurs du climat, toutes les étapes sont des sources d'incertitudes et d'erreurs : la connaissance des activités socio-économiques qui produisent les gaz à effet de serre, le modèle biochimique transformant les émissions en concentrations et enfin, les modèles climatiques globaux reliant ces concentrations à des variables décrivant les évolutions du climat.

Chapitre III

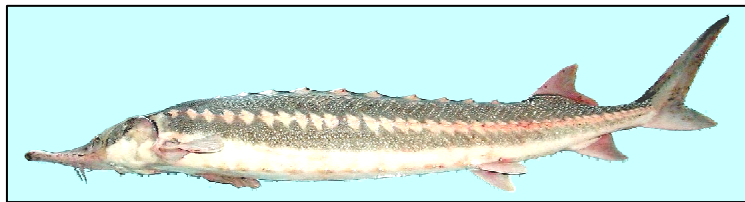
Facteurs environnementaux structurant la distribution 1900

Acipenser gueldenstaedtii



**Les esturgeons
de la mer Noire
et de la mer Caspienne**
(Photo Vasile Otel)

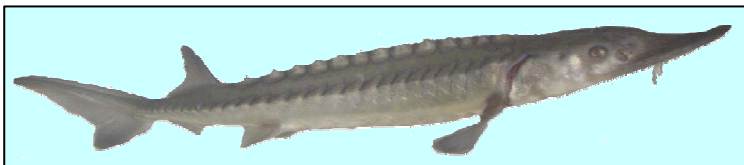
Acipenser stellatus



Huso huso



Acipenser sturio



**L'esturgeon européen - une
espèce en voie d'extinction**
(Photo Marie-Laure Acolas)

**L'esturgeon endémique à la
mer Adriatique**

*(Photo extraite de
Grimaldi & Manzoni (1990))*

Acipenser naccarii



Comme cela a été vu dans le chapitre précédent (Cf. 2.1.2 « Les variables explicatives »), la sélection de variables environnementales écologiquement pertinentes est une étape importante dans la construction des modèles de distribution. Par conséquent, ce chapitre se propose, dans un premier temps, de discuter de manière plus approfondie que dans les articles le sens écologique de certaines variables explicatives, en particulier la longitude à l'embouchure. Puis, au travers d'un premier article, l'importance relative des différents types de variables utilisés pour modéliser la distribution 1900, *i.e.* biogéographique, climatique et physique, sera détaillée et discutée.

Ce chapitre, sur la base du même article, amorce la thématique de l'impact du changement climatique sur les distributions, thème qui sera plus largement parcouru dans le chapitre suivant. Plus que le détail des modifications de distribution, *i.e.* leur direction, leur amplitude et leur localisation, c'est l'importance de leur prise en compte dans les plans de conservation et les programmes de restauration sur laquelle est mis l'accent. En effet, ces derniers passent notamment par le soutien direct aux populations, avec par exemple l'alevinage, *e.g.* Programme Life Alose sur l'écosystème rhénan (Jatteau & Rouault, 2004)^{*****}, mais aussi par la réhabilitation de l'environnement, *e.g.* schéma de réhabilitation du saumon atlantique dans la Tamise (EA, 2004). Cette dernière étape est souvent basée sur l'approche « des conditions de référence ». Un écosystème exposé à un stress potentiel, *i.e.* des pressions anthropiques régionales, est comparé à un système de référence non exposé à ce stress, *i.e.* ce même écosystème dans le passé ou un écosystème moderne relativement préservé (Pont *et al.*, 2006), le but étant de retourner vers ces conditions de référence^{††††††††}. Cependant, le changement climatique futur pourrait altérer ces écosystèmes de référence, comme les SAC^{††††††††}, qui en termes climatiques pourraient ne plus être aussi favorables au maintien d'une espèce. Ceci aurait pour conséquences de minimiser les retombées d'actions de conservation et de restauration menées actuellement. Parallèlement à cela, les listes rouges des espèces n'intègrent pas pour le moment la menace climatique. Donc, elles ignorent vraisemblablement des espèces potentiellement menacées par le changement climatique (Zimmer, 2007) et qui pourraient, en conséquence, faire l'objet d'une conservation « préventive ».

***** Une des questions soulevées par ce programme concerne l'utilité de l'accompagnement par l'homme d'une recolonisation d'un bassin versant qui s'effectue naturellement depuis déjà quelques années.

†††††††† Dans le cas de la directive cadre 2000/60/CEE sur l'eau, les acteurs cherchent à revenir au « bon état écologique » des masses d'eau, d'ici à 2015, dans un contexte global changeant.

†††††††† Zones spéciales de conservation - Special Areas of Conservation définies dans le cadre de la directive 92/43/CEE Habitat - Faune - Flore.

3.1 Paléogéographie, paléoclimat et longitude

Pour comprendre la répartition actuelle de l'ichtyofaune européenne, il est nécessaire de tenir compte de l'histoire de la mise en place des réseaux hydrographiques (aspects tectoniques et climatiques) et des capacités de colonisation des espèces (Keith, 1998).

3.1.1 Le schéma général

Les poissons d'eau douce vrais sont composés de familles strictement inféodées aux eaux douces car hautement intolérantes à l'eau salée (poissons primaires) et de familles confinées aux eaux douces mais relativement tolérantes à l'eau salée, du moins pour de courtes périodes (poissons secondaires) (Myers, 1949a). Ces dernières sont donc capables de franchir de courtes barrières océanes pour rejoindre un autre bassin. Leur répartition actuelle est le résultat de plusieurs facteurs incluant l'écologie des espèces, la paléoécologie et la paléogéographie de la région (Banarescu, 1990, 1992). Ces espèces ont des capacités de dispersion limitées. Par conséquent, la colonisation de nouveaux bassins hydrographiques n'a lieu généralement que lors de contacts interbassins. Ces contacts résultent pour l'essentiel de deux phénomènes issus de mouvements tectoniques qui ont modifié le relief (orogénèse des montagnes) et des variations eustatiques du niveau marin. Il s'agit, d'une part, des captures de cours d'eau, qui ont lieu en général dans les parties apicales des bassins hydrographiques et qui sont définies en hydrologie comme le changement de cours d'une rivière détournée de son tracé primitif généralement par une autre rivière plus active et d'autre part, des confluences entre réseaux fluviaux voisins qui concernent les parties basses des fleuves. En effet, pendant les périodes glaciaires, les cours d'eau creusent des gorges profondes sur le plateau continental, aujourd'hui devenues canyons sous-marins, et se connectent. Les exemples les plus connus sous nos latitudes sont le canyon situé au large de Valence, creusé par le Rhône il y a des millions d'années, et celui au large des côtes égyptiennes dont le plateau continental a été érodé par le Nil. De part la succession des espèces piscicoles de l'amont vers l'aval, ces deux types de contact interbassin vont favoriser la dissémination de taxons différents : espèces de secteurs « amont » pour les captures et espèces des secteurs « aval » lors de régressions marines (Banarescu, 1990, 1992). Un troisième type de contact interbassin peut aussi être évoqué, il concerne les fleuves de grandes plaines. En raison de la pente faible de leur lit, les moindres mouvements tectoniques de faible ampleur peuvent induire d'importants changements de direction du cours et donc entraîner la dispersion de faunes complètes. La principale source de dispersion pour les espèces primaires adaptées au froid fut probablement

la capture de rivière, tandis que les espèces lacustres et d'eau plus chaude se sont disséminées à la suite de confluences sur les plateaux continentaux émergés (Bianco, 1995). Des exemples « récents » de capture sont connus entre les versants ouest et est des Alpes. Ils auraient permis des échanges de gènes continus entre des populations isolées géographiquement d'une espèce adaptée aux eaux froides, que l'on retrouve dans les têtes de cours d'eau, le chabot *Cottus Gobio* (Slechtova *et al.*, 2004). Pendant les périodes glaciaires durant lesquelles les têtes de bassins étaient inhospitalières, les populations d'affluents voisins se seraient rencontrées dans les basses altitudes, conduisant à un mélange génétique au sein du bassin versant. Quand le climat s'est réchauffé, les chabots auraient migré vers leurs habitats favorables situés plus en amont, où la fonte des glaciers aurait accru les débits et l'érosion. L'accentuation de ces deux phénomènes aurait augmenté les probabilités de capture de rivière et permis aux chabots de réaliser des échanges interbassins.

Les espèces fréquentant les eaux douces mais capables de supporter l'eau salée, *i.e.* espèces migratrices amphihalines, en raison de leur aptitude à utiliser le milieu marin, échappent partiellement aux limites géographiques imposées par les bassins. Elles ont l'opportunité de coloniser relativement rapidement des bassins hydrographiques nouvellement accessibles en utilisant le compartiment marin (Keith, 1998). En effet, la truite de mer introduite dans trois rivières de la péninsule de Courbet dans les îles Kerguelen a colonisé l'ensemble du réseau hydrographique en seulement 40 ans (Launey *et al.*, 2007). Les espèces migratrices amphihalines présentent donc des distributions souvent plus larges que celles des poissons d'eau douce et qui sont définies selon l'occurrence des habitats favorables. Cependant, la dispersion par le biais des contacts interbassins, évoquée plus haut, pourrait concerner les populations résidentes d'espèces migratrices amphihalines. D'une part, cinq des 28 espèces examinées dans cette étude présentent au sein de leur aire de distribution des populations dans lesquelles l'ensemble des individus ou une fraction du moins sont résidents et d'autre part, une partie non négligeable du cycle de vie de toutes ces espèces est inféodée aux eaux douces.

3.1.2 Les événements majeurs

Deux événements en particulier ont profondément affecté les phénomènes d'extinction, de dispersion et de spéciation depuis la fin du Miocène et ont donc marqué les patrons de richesse spécifique et d'endémisme de la faune piscicole européenne d'eau douce : la crise de salinité messinienne de la mer Méditerranée (5,9 - 5,3 Ma BP) et la dernière glaciation dont le maximum glaciaire est compris entre 24 000 et 18 000 ans BP (Reyjol *et al.*, 2007). Il s'agit

ici de démontrer la pertinence du choix de la longitude comme proxy de ces deux événements biogéographiques majeurs.

3.1.2.1 La crise de salinité messinienne

Il y a 14 à 15 Ma BP, des événements tectoniques en relation avec la confrontation des plaques eurasienne et africaine ont conduit à la fermeture de la communication à l'est de la Méditerranée ou Téthys avec l'océan Indien. La communication à l'ouest avec l'océan Atlantique ne subsistait que sous la forme de deux détroits. Vers 7 à 8 Ma BP, la surrection de la chaîne montagneuse des Carpates a abouti à la séparation complète de la Téthys d'avec son bras septentrional, la Paratéthys. Cette mer intérieure s'étendait de la vallée du Rhône, le long du Danube, de la mer Noire, de la mer d'Aral et de la mer Caspienne, isolant ainsi toute la péninsule balkanique, l'Anatolie et le Caucase de la masse du continent eurasien. Suite à cet événement, la Paratéthys ne pouvait plus recevoir d'eau marine de la Téthys et la Téthys ne pouvait quant à elle plus recevoir d'apports d'eau douce des grandes rivières eurasiennes se jetant dans la Paratéthys. À la fin du Miocène (5,5 Ma BP), l'ouverture à l'ouest de la Téthys permettant des échanges avec les masses océaniques s'est fermée à son tour. Par conséquent, cette mer isolée, située dans une zone climatique aride, au déficit hydrique fort (climat proche de l'actuel avec de faibles précipitations) a vu son niveau fortement s'abaisser, parfois de plus de 2000 mètres, ce qui a conduit à l'assèchement des bassins les plus profonds (Hsü *et al.*, 1973; Hsü *et al.*, 1977). Hsü (1972) suggère que la Paratéthys a presque entièrement disparu elle aussi au cours de cet événement évaporitique majeur. L'étendue de la Paratéthys a lentement diminué, sa salinité a régressé, la mer devenant saumâtre/mésohaline, puis oligohaline. Au Pliocène, seules des étendues d'eau prisonnières subsistaient à l'intérieur des terres, vestiges des grands bassins de la Paratéthys : le lac Balaton en Hongrie (bassin pannonique), les mers Noire et d'Azov (bassin pontique), les mers Caspienne et d'Aral (bassin aralo-caspien) (Figure 17). La régression maximale se situe à la fin du Pliocène et au début du Quaternaire, sauf pour la mer Noire avec l'ouverture du Bosphore et des Dardanelles au Quaternaire récent. Dans ces masses d'eau piégées à l'est de l'Europe, les faunes évoluèrent pendant plusieurs centaines de milliers d'années en vase clos, avec des phénomènes de spéciation locale et le développement d'espèces endémiques, notamment parmi les migrants, *i.e.* chez les acipenséridés (quatre espèces) et les clupéidés (trois espèces) (Reyjol *et al.*, 2007). En effet, les auteurs ont noté un niveau d'endémisme particulièrement élevé dans les régions biogéographiques ponto-caspienne et périméditerranéenne par rapport à l'Europe centrale, de l'Est et du Nord.

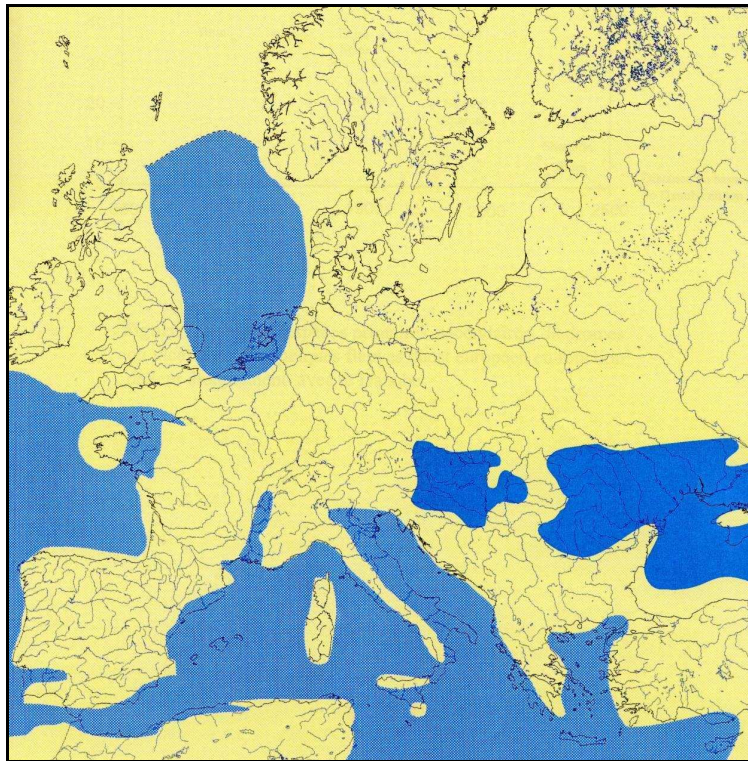


Figure 17 : L'Europe au Pliocène. ■ Domaine marin ouvert ; ■ Paratéthys ; ■ Domaine continental. Adaptée de Keith (1998).

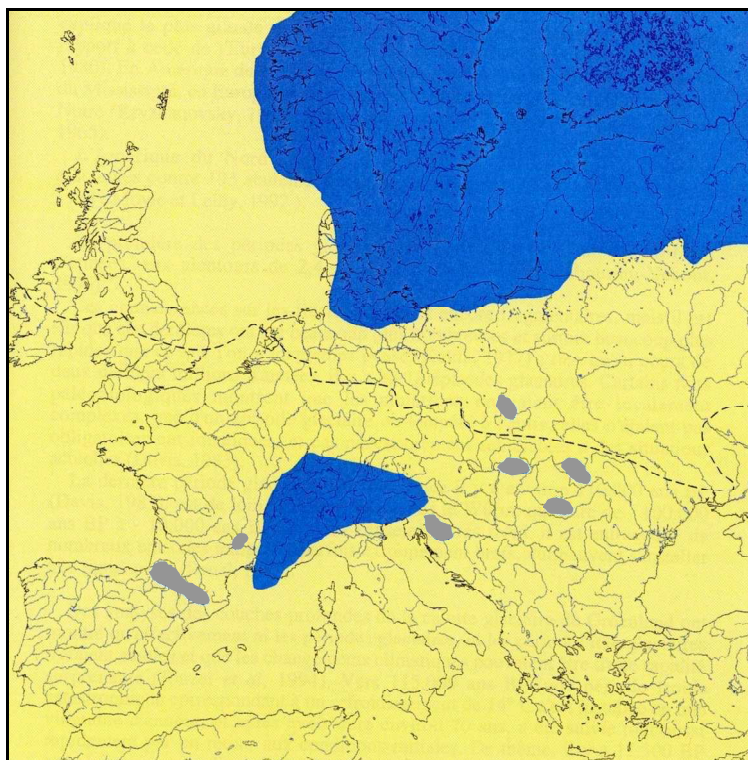


Figure 18 : Extension des glaciers durant le Pléistocène. ■ Inlandsis au Würm (glacier continental très étendu ; limite sud en pointillés) ; ■ Glaciers montagnards. Adaptée de Keith (1998).

3.1.2.2 La dernière glaciation : le Würm (115 000 - 10 000 ans BP)

Au Quaternaire, le climat est caractérisé par une succession rapide de refroidissements (périodes glaciaires ~ 100 000 ans) et de réchauffements (périodes interglaciaires ~ 10 à 12 000 ans). Plus de 20 cycles ont eu lieu durant le Pléistocène. En Europe, durant le dernier maximum glaciaire (24 000 - 18 000 ans BP), le continent était coupé en deux. La partie septentrionale était recouverte par une couverture de glace descendant jusque dans le sud de l'Angleterre et plus au sud par du permafrost, *i.e.* un sous-sol gelé en permanence, dont des traces existent en Aquitaine. La partie méridionale particulièrement les zones entourant la Méditerranée était épargnée (Figure 18 ; voir Hewitt (2000) pour une carte mondiale). Des calottes glaciaires apparurent aussi sur les plus hautes chaînes de montagne du continent, *i.e.* les Pyrénées, les Alpes, au Caucase et dans les Balkans. La vie aquatique disparut complètement sous la calotte glaciaire et s'appauvrit considérablement dans les zones voisines, par élimination principalement des espèces thermophiles qui connurent un climat péri-arctique trop rude et instable (Keith, 1998). La majorité des poissons d'eau douce vrais n'a pas été capable de se repositionner selon un axe nord-sud dans le laps de temps imparti et par conséquent, s'est éteinte. Les espèces survivant à cet événement glaciaire sont celles qui avaient des populations présentes dans les zones refuges méridionales avant les glaciations (Banarescu, 1990, 1992). À l'inverse, du fait de leurs fortes capacités migratoires, il est fort probable que les poissons migrateurs amphihalins aient eu l'opportunité de se repositionner dans le sens du changement climatique et de gagner des zones refuges au sud (McDowall, 2008). Les preuves biogéographiques, en parallèle avec des études phylogéographiques récentes, indiquent que ces régions glacées ont été recolonisées principalement à partir de la région ponto-caspienne et particulièrement à partir des sections moyenne et basse du Danube. En effet, le bassin du Danube est relativement à l'écart des grands bouleversements géologiques et climatiques, il a une position "centrale" par rapport aux autres grands systèmes fluviaux, et son linéaire important est favorable au maintien d'une ichtyofaune riche. Ces caractéristiques ont permis la survie de nombreux taxons puis la recolonisation, de façon homogène, de la Baltique et de l'Europe de l'Ouest lors d'épisodes favorables, en particulier lors des interglaciaires et des postglaciaires. En effet, à ces périodes, la plupart des rivières sibériennes et d'Europe centrale étaient connectées du fait de la fonte de l'énorme calotte glaciaire et des glaciers alpins, et de la formation de lacs offrant de nombreuses opportunités de dispersion depuis le refuge danubien (Bernatchez & Wilson, 1998; Reyjol *et al.*, 2007). De ce fait, les faunes piscicoles des Pays-Bas, du nord de l'Allemagne, de la Pologne, des Pays Baltes et du nord de la Suède apparaissent relativement similaires (Pont *et al.*, 2006).

Par ailleurs, pour les poissons migrateurs amphihalins, les péninsules ibérique et italienne ne sont pas aussi isolées que pour les poissons d'eau douce vrais pour lesquels les Pyrénées et les Alpes jouent, dans la majorité des cas, un rôle de barrières biogéographiques fortes (Griffiths, 2006). Ainsi, lors de la dernière glaciation, trois zones refuges potentielles, agencées d'est en ouest, ont pu jouer un rôle dans la survie des espèces migratrices et dans la recolonisation des territoires glacés perdus au nord. Trois modes de recolonisation majeurs de l'Europe du Nord à partir de refuges méridionaux ont été décrits grâce aux analyses ADN et font intervenir un, deux ou trois refuges. Ils portent le nom des espèces sur lesquelles les études menant à leur découverte ont été réalisées. Il s'agit respectivement du « criquet » (*grasshopper*, en anglais), « ours » (*bear*, en anglais) et « hérisson » (*hedgehog*, en anglais) (Hewitt, 2000). Le mode général qui semble s'être appliqué pour les poissons migrateurs amphihalins s'apparente à celui suivi par le « hérisson », avec cependant une histoire propre à chaque espèce (Taberlet *et al.*, 1998).

3.2 L'article central

Cet article s'intitule « Les plans de conservation des poissons migrateurs amphihalins doivent considérer la question du réchauffement global : une approche utilisant les modèles biogéographiques ». Il a été écrit en collaboration avec trois coauteurs affiliés au Cemagref^{§§§§§§§§} et a été publié en avril 2008 dans la revue *Biological Conservation*. Cette revue internationale et interdisciplinaire prend en compte les dimensions biologiques, sociologiques et économiques de la conservation et de la gestion des ressources naturelles et propose des applications pratiques dans ces domaines. Les mots clés utilisés pour décrire ce travail sont : modèle prédictif, modèle de distribution d'espèce, modèles additifs généralisés, espèces menacées, poissons migrateurs amphihalins et plan de conservation.

3.2.1 Le résumé en français

La majorité des espèces de poissons migrateurs amphihalins est menacée et listée dans la directive européenne « Habitats - Faune - Flore », la convention de Berne et la liste rouge de l'UICN^{*****}. Les plans de conservation actuels n'abordent pas la question du réchauffement global et s'en tiennent à la distribution 1900 comme unique référence, sans tenir compte des possibles repositionnements de ces espèces, dans le contexte du changement

§§§§§§§ Centre d'Étude du Machinisme Agricole et du Génie Rural des Eaux et Forêts - Institut de recherche pour l'ingénierie de l'agriculture et de l'environnement.

***** Union Internationale pour la Conservation de la Nature - International Union for the Conservation of Nature (IUCN).

climatique. Cependant, pour d'autres taxons, des modèles prédictifs ont été utilisés avec succès pour relier les besoins en matière de conservation aux impacts du changement climatique. Nous avons étudié la distribution des espèces de poissons migrateurs amphihalins les plus fréquemment rencontrées en Europe, en Afrique du Nord et au Moyen-Orient et ce au début du XX^{ème} siècle. Pour chaque espèce, nous avons relié la distribution observée à un jeu de variables environnementales décrivant le climat prévalant dans le bassin versant, fournissant une description physique du bassin versant et reflétant des événements qualifiés d'historiques et connus pour avoir affecté la distribution des poissons d'eau douce. Pour les 28 espèces répertoriées, nous avons pu construire 21 modèles apparaissant aussi robustes en calibration qu'en validation. La longitude à l'embouchure, un facteur que nous avons interprété comme étant relié à l'histoire biogéographique des espèces, a été sélectionné dans tous les modèles. La température a été incluse, quant à elle, dans 15 modèles et occupe dans six d'entre eux la place de facteur le plus explicatif. Ces modèles nous ont permis de séparer les rôles de l'écologie et de la biogéographie dans les patrons observés à l'échelle de la distribution d'une espèce. Les événements historiques comme les glaciations contraignent la distribution continentale de tous les poissons migrateurs amphihalins, avec pour six d'entre eux, une distribution aussi fortement dépendante de la température. Sur la base de ces résultats, nous considérons que ces modèles peuvent être utilisés pour projeter une distribution potentielle dans le contexte du changement climatique et dans ce but, nous fournissons deux exemples pertinents (*i.e.* pour *Alosa alosa* et *Petromyzon marinus*). Les modèles prédictifs pourraient donc être utiles comme outils préliminaires à la préparation de plans de conservation à long terme, que ce soit à l'échelle européenne, nationale ou bien régionale.

À noter...

Des modèles de bonne qualité ont pu être construits pour la majorité des poissons migrateurs amphihalins étudiés, ce qui apporte la confirmation que les variables choisies pour être testées dans ce travail ont été sélectionnées de façon pertinente. De plus, chacun des modèles retient une ou plusieurs variables climatiques autorisant ainsi, de la même manière que pour la grande alose et la lamproie marine, la projection des distributions dans le contexte du changement climatique, question développée dans le chapitre suivant.

3.2.2 Le manuscrit sous sa forme publiée

BIOLOGICAL CONSERVATION 141 (2008) 1105–1118



available at www.sciencedirect.com



journal homepage: www.elsevier.com/locate/biocon



Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: An approach using biogeographical models

Géraldine Lassalle*, Mélanie Béguer, Laurent Beaulaton¹, Eric Rochard

Cemagref, Estuarine Ecosystems and Diadromous Fish Research Unit, 50 Avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 27 July 2007

Received in revised form

23 January 2008

Accepted 7 February 2008

Available online 20 March 2008

Keywords:

Predictive modelling

Species distribution model

GAMs

Threatened species

Diadromous fish

Conservation plan

ABSTRACT

Most of the European diadromous fish species are endangered and listed in the habitats fauna and flora directive, the Bern convention and the IUCN Red List. Current conservation plans do not address global warming issues and consider the 1900 distribution range as the reference without taking into account the potential re-distribution of these species under global warming. However, for other taxa, predictive models have been used successfully to relate conservation assessment with the impact of global warming. We investigated the distribution of the various diadromous species regularly encountered in Europe, North Africa and the Middle East at the beginning of the 20th century. For each species, we related the observed distribution to a set of environmental variables describing the prevailing climate in the basins, the physical nature of the basins and reflecting historical events known to have affected freshwater fish distribution. We successfully built twenty-one accurate species-specific models out of twenty-eight during both the calibration and the validation phases. Longitude, a factor we interpret as related to biogeographical history, was selected in all models and temperature was included in fifteen models, in six it was the most explanatory variable. These models allowed us to separate the roles of ecology and history in explaining distribution patterns at species level. Historical events such as glaciations constrained the continental distribution of all diadromous species and six of these were also highly temperature-dependent. Based on these results, we claim that these models can be used to predict the potential distribution under changing climatic conditions and provide two relevant examples (i.e. for *Alosa alosa* and *Petromyzon marinus*). Predictive models could be useful as a preliminary tool to prepare long-term conservation plans on European, national and regional scales.

© 2008 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Diadromous fish are defined by McDowall (1988) as fish which migrate between sea and fresh waters to achieve their life cycle. Some spend most of their life at sea and migrate to fresh water to reproduce (anadromous species) while some spend

most of their life in fresh waters and migrate to sea in order to reproduce (catadromous species). Diadromous fish are important ecologically, they constitute an original component of biodiversity and in a few cases are recognized as keystone species of ecosystems (Naiman et al., 2002). Their commercial and recreational fisheries have been of economic and social

* Corresponding author. Tel.: +33 5 57 89 09 98; fax: +33 5 57 89 08 01.

E-mail addresses: geraldine.lassalle@cemagref.fr (G. Lassalle), melanie.beguer@cemagref.fr (M. Béguer), laurent.beaulaton@cemagref.fr (L. Beaulaton), eric.rochard@cemagref.fr (E. Rochard).

¹ Present address: National Office of Water and Aquatic Environments, Scientific and Technical Management, Immeuble Le Périceentre, 16 Avenue Louison Bobet, 94132 Fontenay-sous-Bois Cedex, France.

0006-3207/\$ - see front matter © 2008 Elsevier Ltd. All rights reserved.

doi:10.1016/j.biocon.2008.02.010

importance for centuries (e.g. recreational fishery under the ice of the Atlantic tomcod (*Microgadus tomcod*) in Quebec (Fortin et al., 1990); commercial fishery of the European eel (*Anguilla anguilla*) (Marta et al., 2001; Dekker, 2003)). Diadromous species have been strongly linked with the history of their basins and constitute an important environmental heritage (Hoffmann, 1996; Marinval, 2004).

Diadromous fish have been affected adversely by human activities principally because they migrate up and downstream, often covering very long distances (>150 km), they can be adversely affected by anything that interrupts access to and from their various habitats (McDowall, 1988; Elliott and Hemingway, 2002). The causes of the decline in abundance of these species are varied and probably cumulative although quantitative evidence has been rarely demonstrated (Rochard et al., 1990). Dams in the main stem (Gowans et al., 1999; Larinier, 2001), deterioration in essential habitats (LePage et al., 2000) and water quality (Maes et al., 2007) as well as unsustainable fisheries (Masters et al., 2006) have been widely cited as to the reasons why some of these species are now classified as rare or endangered.

International, national or regional concerns have been expressed regarding the conservation status of the twenty-eight diadromous species regularly encountered in Europe, North Africa and the Middle East (Appendix A). Twenty of them are listed under the international union for the conservation of nature (IUCN) World Red Data Book (IUCN, 2006) and the most threatened are protected by European and national laws.

As a consequence management plans have been produced with the aim of restoring the species by reducing harmful impacts, by intervention through stocking or by the reintroduction of an extinct species (Lyle and Maitland, 1997; Prignon et al., 1999; Kirschbaum and Gessner, 2000). Action plans aim to reverse any downward trend for the remaining population but also to restore the species to their historical range (i.e. 1900). As far as we are aware large scale global issues have not been addressed by the management plans, however in the context of global warming (IPCC, 2007), basins that were suitable at the start of the 20th century could in the future become unsuitable as the result of climate changes (Bakkenes et al., 2002; Hilbert et al., 2004).

In an attempt to include the issue of global warming in the conservation or restoration plans for diadromous fish, we proposed to build accurate predictive distribution models including climatic variables for each of the twenty-eight diadromous species frequently encountered in Europe, North Africa and the Middle East. First, recent studies on biogeographical patterns of freshwater fish (Eikaas et al., 2006; Griffiths, 2006; Reyjol et al., 2007) were used to provide information on the various ecological factors that account for their distribution (e.g. surface of the drainage area and latitude). Our aim was to further develop the preliminary work of Béguet et al. (2007) who produced descriptive models for ten European diadromous fish in the western part of their distribution range. To produce accurate predictive models for twenty-eight species, we used a long-term climatic data set covering all of the 20th century to relate the observed 1900 distribution to climatic variables over the same period. We included North Africa, the Middle East, Greenland and Iceland in order to fully cover the distribution ranges. This en-

abled us to take into account the full range of environmental variables to determine realistic response curves to environmental gradients. We investigated presence-absence data on 196 river basins which enabled us to validate the model using an independent dataset. Using our biogeographical models, the impact of climate change on the distribution of two diadromous species, i.e. *Alosa alosa* and *Petromyzon marinus*, was determined. These results were discussed in the light of current conservation or restoration plans.

2. Materials and methods

2.1. Study area

To fully cover the distribution of European diadromous fish, 196 basins were selected across Europe, North Africa and the Middle East according as described by Béguet et al. (2007) (Fig. 1), from Greenland in the west (Kapisillit river: 51.76°W) to Iran in the east (Gorgan Rud river: 54.04°E). Greenland and Iceland were added to cover the Arctic part of the *Salmo salar*, *Salvelinus alpinus* and *Salmo trutta* distributions, no other diadromous species have been reported from these regions. In North Africa all major basins (seven basins) were selected as the river network is not dense and widely-distributed, especially in the desert area in Libya.

2.2. Presence-absence database

All the diadromous fish species regularly encountered in the study area were considered, the twenty-five anadromous species and three catadromous species (Table 1). This list was based on the heuristic checklist of the freshwater fish of Europe (Kottelat, 1997; Kottelat and Freyhof, 2007). The Nordic coregonids were pooled under the genus *Coregonus* sp. because of uncertainty with their taxonomical status. All the species selected (Table 1) demonstrated diadromous tactics. For several diadromous species, migratory and resident (non-migratory) populations often coexist (Klemetsen et al., 2003) and both forms were taken into account in the analysis.

A database of presence or absence of these species in the selected basins (EuroDiad 2.0; www.diadfish.org) at the beginning of the 20th century was produced from a literature review and from unpublished data provided by scientists from the Diadfish network (see Acknowledgements). Presence in a basin ranged from a few occasional vagrants to a self-sustaining spawning population with high population size. Brotons et al. (2004) demonstrated that models based on presence-absence information are more relevant than presence-only modelling methods to map current species distributions under different conditions.

However, accurate data on whether a species is absent are difficult to obtain, especially for mobile and inconspicuous species. Nevertheless, diadromous fish in the area covered by this study are generally not small in size and all of them can be caught by fishermen, therefore the existence of cryptic populations is unlikely. However, in some cases, authors neglected to report on the presence or absence of rare species or species whose distribution is limited to the lower reaches

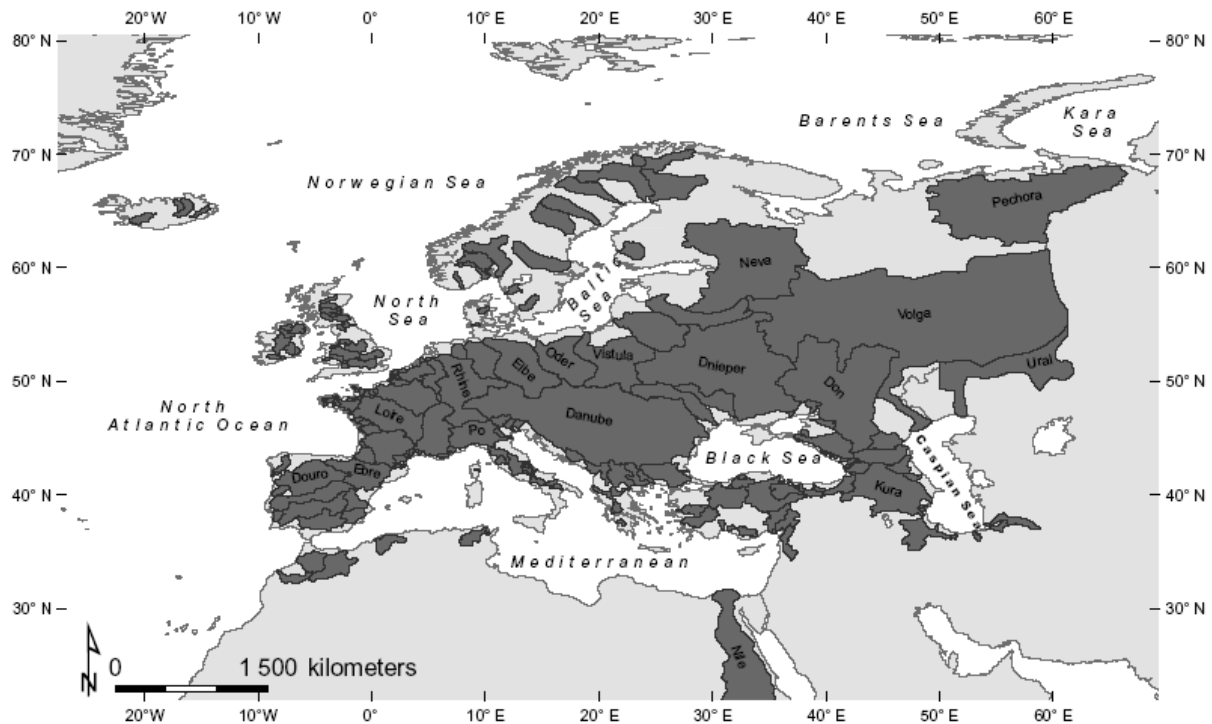


Fig. 1 – The study area covering the whole of Europe, North Africa and the Middle East. The 196 selected basins were spread from Morocco to Scandinavia and from Iceland to Iran. Only the largest basins' names are mentioned. The Kapisillit in Greenland and the Nile in Egypt were truncated to give better visualisation.

of basins. Thus, in those cases where data sources of the same quality provided contradictory evidence, data indicating presence were used.

2.3. Environmental variables

As recommended by Austin (2007), five variables (temperature, precipitation, longitude, basin surface area, source elevation) were selected on the basis of availability and that the variables (or acting as surrogates for more proximal variables) correlate with the species' distribution (Table 2).

We selected one factor which presumably reflects post-glacial adjustment (longitude at the mouth) and two indirect variables providing a physical description of the basins; the area of the drainage basin and the elevation at the source, respectively.

Longitude at the mouth (Long) can be related to river's biogeographical history, which is reasonably well known for freshwater animals (Banarescu, 1992). Between 115,000 and 10,000 years BP, the northern European fauna was eliminated by successive glaciations. The biogeographical evidence indicates that these glaciated areas were recolonized mainly from the Ponto-Caspian region and particularly from the middle and lower sections of the Danube basin.

Surface area has been demonstrated to have an influence on the distribution of freshwater fish (Oberdorff et al., 1997; Griffiths, 2006; Reyjol et al., 2007) in accordance with the species-area relationship first described by MacArthur (1984). The species-area theory implies that species richness increases as

a power function of surface area. Indeed, Reyjol et al. (2007) found an increasing trend in species richness with surface of the hydrological network for the five biogeographical regions identified in their study. Moreover, Griffiths (2006) determined a high positive correlation between "land mass" and species richness. Thus, surface of the drainage area (Surf) was included in the set of explanatory variables.

Source elevation (Elv) can only correlate with an organisms distribution through its correlation with variables such as temperature or rainfall (Austin, 2007). Indeed, combined with precipitation, it represents the hydraulic potential of the river (Pont et al., 2005). This has consequences for the characteristics of the habitats (water velocity, depth, substrate coarseness) and thus ultimately the species' swimming ability.

Two direct factors describe the climate of the basins: air temperature at the mouth and precipitation across the whole basin (Austin, 2007). Air temperature is a good proxy for water temperature. Indeed, a linear relationship exists between air temperature above 0 °C and water temperature (Erickson and Stefan, 2000). Precipitation indicates the amount of water received in a basin. Discharge data are difficult to obtain for many of the river basins and present models for converting precipitation into discharge have been finalized only for the largest basins in the world (Ducharne et al., 2003).

We compiled climatic data from the CRU TS 2.1 database (Mitchell and Jones, 2005) which comprises 1200 monthly grids of observed climate for the period 1901–2002, covering the global land surface at 0.5 degree resolution. Temperature and precipitation data used in our models were averaged between

Table 1 – Diadromous fish regularly encountered in Europe, North Africa and the Middle East

	Latin name	Common name	Type	N	European range
1	<i>Caspiomyzon wagneri</i>	Caspian lamprey	A	10	AZE, IRN, KAZ, RUS
2	<i>Lampetra fluviatilis</i>	River lamprey	A	89	ALB, DEU, DNK, FIN, FRA, GBR, IRL, ITA, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, PRT, RUS, SWE
3	<i>Petromyzon marinus</i>	Marine lamprey	A	107	ALB, DEU, DNK, ESP, FRA, GBR, HRV, IRL, ITA, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, PRT, RUS, SWE
4	<i>Anguilla anguilla</i>	European eel	C	175	ALB, BEL, BUL, DEU, DNK, DZA, ESP, EGY, FIN, FRA, GBR, GEO, GRC, HRV, IRL, ISL, ITA, LVA, LTU, MAR, NLD, NOR, POL, PRT, ROM, RUS, SWE, TUN, TUR, UKR
5	<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	Russian sturgeon	A	24	AZE, GEO, IRN, KAZ, ROM, RUS, TUR, UKR
6	<i>Acipenser naocarii</i>	Adriatic sturgeon	A	8	ABL, HRV, ITA
7	<i>Acipenser stellatus</i>	Stellate sturgeon	A	30	AZE, ALB, GEO, GRC, IRN, KAZ, ROM, RUS, TUR, UKR
8	<i>Acipenser sturio</i>	European sturgeon	A	72	ALB, DEU, DNK, ESP, FRA, GBR, GEO, GRC, HRV, IRL, ITA, LVA, LTU, NLD, POL, PRT, ROM, RUS, SWE, TUR
9	<i>Huso huso</i>	Beluga	A	26	AZE, GEO, IRN, ITA, KAZ, ROM, RUS, TUR, UKR
10	<i>Alosa algeriensis</i>		A	3	DZA, TUN
11	<i>Alosa alosa</i>	Allis shad	A	63	DEU, ESP, FRA, GBR, IRL, LVA, LTU, MAR, NLD, NOR, POR, SWE
12	<i>Alosa caspia</i>	Caspian shad	A	4	IRN, KAZ, RUS
13	<i>Alosa fallax</i>	Twaite shad	A	104	ALB, DEU, DNK, ESP, EGY, FRA, GBR, GRE, HRV, IRL, ITA, LVA, LTU, MAR, NLD, NOR, POL, PRT, SWE, TUR
14	<i>Alosa immaculata</i>	Black Sea shad	A	14	BUL, GEO, ROM, RUS, TUR, UKR
15	<i>Alosa kessleri</i>	Black spined herring	A	2	KAZ, RUS
16	<i>Alosa tanaica</i>		A	14	BUL, GEO, ROM, RUS, TUR, UKR
17	<i>Alosa volgensis</i>	Volga herring	A	2	KAZ, RUS
18	<i>Vimba vimba</i>	Vimba	A	43	AZE, BUL, DEU, FIN, IRN, LVA, LTU, NLD, POL, ROM, RUS, SWE, TUR, UKR
19	<i>Osmerus eperlanus</i>	Smelt	A	45	DEU, DNK, FIN, FRA, GBR, IRL, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, RUS, SWE
20	<i>Coregonus oxyrinchus</i>	Houting	A	3	NLD
21	<i>Coregonus sp.</i>		A	25	DEU, DNK, FIN, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, RUS, SWE
22	<i>Salmo caspius</i>	Caspian trout	A	13	AZE, IRN, KAZ, RUS
23	<i>Salmo labrax</i>	Black Sea salmon	A	17	GEO, ROM, RUS, TUR, UKR
24	<i>Salmo salar</i>	Atlantic salmon	A	96	BEL, DEU, DNK, ESP, FIN, FRA, GBR, ISL, IRL, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, PRT, RUS, SWE
25	<i>Salmo trutta</i>	Brown trout	A	137	AZE, BEL, BUL, DEU, DNK, ESP, FIN, FRA, GBR, GRC, HRV, ISL, IRN, IRL, ITA, KAZ, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, PRT, ROM, RUS, SWE, TUR, UKR
26	<i>Salvelinus alpinus</i>	Arctic char	A	30	FIN, GBR, ISL, IRL, NOR, RUS, SWE
27	<i>Liza ramada</i>	Thin-lipped mullet	C	127	ALB, BUL, DEU, DZA, EGY, ESP, FIN, FRA, GBR, GEO, GRC, HRV, IRL, ITA, MAR, NLD, PRT, ROM, RUS, TUN, TUR, UKR
28	<i>Platichthys flesus</i>	European flounder	C	138	ALB, DEU, DNK, ESP, FIN, FRA, GBR, GEO, GRC, HRV, IRL, ITA, LVA, LTU, MAR, NLD, NOR, POL, PRT, ROM, RUS, SWE, TUR, UKR

Numbers correspond to a species code used in Fig. 2.

Type corresponds to the migratory behaviour of the fish, i.e. C for catadromous and A for anadromous (McDowall 1988). N is the number of basins among the 196 studied where the species was present in 1900. European range corresponds to the list of the countries where the species occurred in our studied area in 1900. To facilitate the visual understanding of the distribution, only the name of the country at the outlet was mentioned. We used the ISO country code 3136 A3. ALB, Albania; DZA, Algeria; AZE, Azerbaijan; BEL, Belgium; BGR, Bulgaria; HRV, Croatia; DNK, Denmark; GBR, United Kingdom; EGY, Egypt; FRA, France; FIN, Finland; DEU, Germany; GEO, Georgia; GRC, Greece; ISL, Iceland; IRN, Iran; IRL, Ireland; ITA, Italy; KAZ, Kazakhstan; LVA, Latvia; LTU, Lithuania; MAR, Morocco; NLD, Netherlands; NOR, Norway; POL, Poland; PRT, Portugal; ROM, Romania; RUS, Russia; ESP, Spain; SWE, Sweden; TUN, Tunisia; TUR, Turkey; UKR, Ukraine.

1901 and 1910 to smooth inter-annual variability. Precipitation across the whole basin corresponded to the average for all the grids contained in the basin. This calculation was performed with ArcGIS 9.0 (ESRI, 2004).

The annual air temperature and precipitation (TempAnn or PrecAnn), the mean over the three summer months (June, July and August TempSum or PrecSum) and the mean over the three winter months (December, January and February TempWin or PrecWin) were used.

3. Statistical analysis for distribution predictive models

3.1. Model building

First, we applied Spearman rank correlation analysis to the environmental parameters in order to ensure independence of the predictor variables and to avoid multicollinearity. In the case of Spearman rho ≤ -0.7 or ≥ 0.7 , all but one corre-

Table 2 – Environmental predictors used to analyse diadromous fish distribution

Variables	Mean ± standard deviation	Range	Source
Historical variable			
Long – longitude at the mouth (° decimals)	14.08 ± 19.28	–51.8 to 54.0	http://earth.google.fr/
Physical variables			
Surf – surface drainage area (km ²)	57,600 ± 26,900	52 to 3,350,000	http://www.rivernet.org/ http://en.wikipedia.org/wiki/Dill (1993)
Elv – elevation at the source (m)	1181 ± 1045	3 to 4014	http://en.wikipedia.org/wiki/CRU TS 2.1 (Mitchell and Jones, 2005)
Climatic variables			
TempAnn – annual air temperature (°C)	11 ± 4.6	–4.8 to 20.2	
TempSum – summer air temperature (°C)	18.9 ± 4.9	6.2 to 30.1	
TempWin – winter air temperature (°C)	3.5 ± 5.3	–18 to 14	
PrecAnn – annual precipitation (mm/month)	63.3 ± 22.8	8.2 to 156.1	
PrecSum – summer precipitation (mm/month)	55.9 ± 28.3	0 to 172.1	
PrecWin – winter precipitation (mm/month)	65.9 ± 27.8	19.2 to 148.4	

lated variables were excluded from the multivariate calculation (Fielding and Haworth, 1995).

We used generalized additive models (GAMs) (Hastie and Tibshirani, 1990) to relate the presence–absence of a species to environmental variables (Guisan and Zimmermann, 2000). Heikkinen et al. (2007) have shown that GAMs and multiple adaptive regression splines provide the best stability and performance. GAMs estimate response curves with a non-parametric smoothing function instead of parametric terms. We used the R software (R foundation core team, 2005), the GAM package (Hastie, 2005) and some custom functions to implement the GAMs. We examined all possible combinations of the five variables and selected the best models, those with the smallest Akaike Information Criterion (AIC; Burnham and Anderson (2002)). For single species (presence–absence data), we applied a binomial error distribution via a logistic link function. A cubic smoothing spline method was chosen to smooth the studied variables, using two degrees of freedom to avoid overfitting. To obtain the relative importance of the predictors (their rank) in our models, we assessed the residual deviance change after excluding each variable in turn from the final model.

3.2. Model evaluation

For each species, the original dataset was randomly split into a model training set used during the calibration phase (3/4 of the basins) and a model testing set used during the validation phase (1/4 of the basins). The final species presence–absence models were validated by fitting them to the model testing set.

We assessed the discrimination ability of the predictive models with five different measures during both the calibration and validation phases: (i) the percentage of sites where the model correctly predicted the presence–absence of each species (% well classified); (ii) the percentage of sites where the presence of a species was correctly predicted, this was defined as model sensibility; (iii) the percentage of sites where the absence of a species was correctly predicted, this was defined as model specificity; (iv) the kappa coefficient, which measures the correct classification rate (proportion of species correctly classified as either present or absent) after the prob-

ability of chance agreement has been removed (Cohen, 1960). Kappa values offer a meaningful numerical variable for comparison between models (Manel et al., 2001). Landis et al. (1977) proposed a scale to describe the degree of concordance: 0.81–1.00: almost perfect, 0.61–0.80: substantial, 0.41–0.60: moderate, 0.21–0.40: fair, <0.20: fail. Lastly we used the percentage of variance explained (ExpVar) by our final models (Virkkala et al., 2005):

$$\text{ExpVar} = \frac{\text{Null model deviance} - \text{final model residual deviance}}{\text{Null model deviance}} \times 100,$$

to compare their performance; the null model only contains the intercept term.

To evaluate the level of spatial autocorrelation in the residuals of the final models, we calculated Moran's *I* coefficient for four inter-sample lag distances, each of 1200 km. Correlograms plot the Moran's *I* coefficient against distances between localities. The Moran's *I* usually varies between –1.0 (regular distribution) and +1.0 (aggregated distribution). Values of *I* are approximately equal to zero when their arrangement is random (Diniz-Filho et al., 2003; Kühn, 2007). Overall significance of the correlogram was tested by checking whether at least one of the derived Moran's *I* coefficients was significant at the Bonferroni corrected probability level, $p = 0.0025$ (0.01/4). The statistical significance was assessed with 9999 Monte Carlo permutation tests conducted for each distance class separately.

3.3. Model projections under climate change scenario

To examine the effect of climate change on the distribution of species in the future, we used the TYN SC 2.03 dataset (Mitchell et al., 2004) which consists of monthly grids of modeled climate, for the period 2001–2100, and covers the global land surface at 0.5 degree resolution. The control scenario represents the evolution of surface climate over the 21st century under the assumption that the mean climate remains fixed at 1961–1990 levels. The twenty climate change scenarios are made up of all permutations of five global climatic models (GCMs) with four SRES emission scenarios (A1F1, A2, B2, B1) (Special Report on Emission Scenarios; IPCC (2000)).

Potential future distributions were projected by changing the climate as predicted by HadCM3 GCM under one of the most pessimistic SRES scenarios (A2). Temperature and precipitation were averaged over thirty years from 2070 to 2099 to smooth inter-annual variability. The pessimistic A2 storyline and scenario family describe a very heterogeneous world. The underlying theme is self-reliance and preservation of local identities. Fertility patterns across regions converge very slowly, which results in a continuously increasing population. Economic development is primarily regionally oriented and per capita economic growth and technological change more fragmented and slower than in other storylines (IPCC, 2000). The climate model used resulted in a rise in annual temperature of between 1 °C and 7 °C over the study area and a reduction in annual precipitation of up to 1% and 47% for basins in the southern part of the study area. In contrast for northern basins there was a corresponding increase in annual precipitation.

To transform probability values for each model into presence-absence, we used the threshold (T) maximizing kappa statistics (Fielding and Bell, 1997).

4. Results

4.1. Model building

Twenty-two species-specific models out of twenty-eight were successfully built. No models could be established for five of the species, i.e. *Alosa algeriensis*, *Alosa caspia*, *Alosa kessleri*, *Alosa volgensis* and *Coregonus oxyrinchus*, because their 1900 distribution range was too narrow (only two to four basins

in the study contained these species). Moreover, the model for *Alosa immaculata* was omitted from Tables 3 and 4 because of poor results during the validation phase (kappa values <0.20).

The Moran's correlograms for the residuals from the final models were not significant for eight species. For fourteen species, the Moran's correlograms were significant ($p < 0.0025$), due to the statistically significant positive/negative autocorrelation of residuals associated mainly with the first two classes. However, Moran's *I* coefficient remained low, mainly between -0.15 and 0.15 (Table 4).

According to the kappa evaluation metric, fourteen models were classified as almost perfect, seven as substantial and one as moderate. The other four evaluation metrics confirmed the accuracy of our models. Indeed, all the models could explain more than 25% of the variance and more than half had ExpVar values greater than 70%. The three evaluation metrics derived from the confusion matrix revealed that models could correctly predict both presences (i.e. sensibility) and absences (i.e. specificity), 93% and 92%, respectively on average (Table 4).

All the species-specific models selected at least two explanatory variables, except for *A. anguilla*. Moreover, this model did not include climatic variables (temperature or precipitation). All predictor variables used for the models were highly significant ($p < 0.001$) (Table 3).

Longitude was the environmental factor retained in most of the species-specific models. All species were influenced by this parameter. Furthermore, it was often the most explanatory among those selected (Rank 1 for 15 models) (Table 3). Response curves for this variable varied according to the

Table 3 – Summaries of explanatory variables selected for presence-absence models (see Table 2 for description and abbreviation of the variables)

Species	Long	TempAnn TempSum TempWin	Surf	PrecAnn PrecSum PrecWin	Elv
<i>C. wagneri</i>	1			2(s)	
<i>L. fluviatilis</i>	1(s)	2(s)			3
<i>P. marinus</i>	1(s)	3(s)		2(s)	
<i>A. anguilla</i>	1(s)				
<i>A. gueldenstaedtii</i>	1(s)	3(s)	2		
<i>A. naccarii</i>	1(s)			2(s)	
<i>A. stellatus</i>	1	3(s)	2		
<i>A. sturio</i>	2(s)		1(s)	3	
<i>H. huso</i>	1		2(s)	3	
<i>A. alosa</i>	1(s)	2(s)	3(s)		
<i>A. fallax</i>	1(s)	3(s)	2(s)		
<i>A. tanaica</i>	1(s)	3(s)	2(s)		
<i>V. vimba</i>	1(s)	3(s)	2(s)		
<i>O. eperlanus</i>	3(s)	1(s)	2(s)		
<i>Coregonus sp.</i>	2(s)	1(s)	3(s)		
<i>S. caspius</i>	1(s)			2(s)	
<i>S. labrax</i>	1(s)		2(s)	3(s)	
<i>S. salar</i>	2(s)	1	3(s)		
<i>S. trutta</i>	1(s)	2(s)	3		
<i>S. alpinus</i>	2	1(s)			
<i>L. ramada</i>	2(s)	1(s)			
<i>P. flesus</i>	2(s)	1(s)		3(s)	

For each variable, numbers indicate relative contribution (Rank) to the model. (s) represents smooth term of GAMs. The list is ordered according to Kottelat (1997) and Kottelat and Freyhof (2007).

Table 4 – Summary of the final GAMs models selected to explain the distribution of the diadromous fish (see Section 2 “Model evaluation”)

Species	Calibration					Validation			
	ExpVar (%)	Kappa index	% Well classified	Specificity	Sensibility	Kappa index	% Well classified	Specificity	Sensibility
<i>C. wagneri</i> *	85	0.92	99	99	100	0.54	94	98	50
<i>L. fluviatilis</i> *	66	0.82	91	87	96	0.60	80	81	78
<i>P. marinus</i> *	75	0.94	97	94	100	0.87	94	100	90
<i>A. anguilla</i>	80	0.92	99	87	100	0.73	94	83	95
<i>A. gueldenstaedtii</i>	82	0.94	98	100	90	0.40	90	93	50
<i>A. naccarii</i> *	76	0.83	99	99	83	1	100	100	100
<i>A. stellatus</i> *	65	0.77	94	97	79	0.64	94	100	50
<i>A. sturio</i> *	25	0.50	76	80	70	0.47	77	90	53
<i>H. huso</i> *	78	0.90	97	97	96	0.55	94	97	67
<i>A. alosa</i> *	51	0.71	87	86	89	0.64	84	87	77
<i>A. fallax</i> *	37	0.62	81	62	99	0.50	75	72	78
<i>A. tanaica</i> *	64	0.65	97	95	100	0.40	90	98	33
<i>V. vimba</i> *	65	0.80	93	95	85	0.51	87	100	40
<i>O. eperlanus</i>	77	0.88	95	95	97	0.63	86	93	67
<i>Coregonus</i> sp.	96	1	100	100	100	0.73	96	98	75
<i>S. caspius</i>	99	1	100	100	100	0.73	96	96	100
<i>S. labrax</i>	71	0.86	97	98	87	0.66	98	98	100
<i>S. salar</i>	88	0.94	97	97	97	0.92	96	91	100
<i>S. trutta</i>	43	0.68	85	93	82	0.48	79	67	83
<i>S. alpinus</i>	91	0.97	99	99	100	0.79	94	93	100
<i>L. ramada</i> *	49	0.77	90	87	91	0.61	83	92	79
<i>P. flesus</i> *	66	0.85	95	82	99	0.63	86	67	93

Calibration: training set (147 basins) considered to develop the model; Validation: testing set (49 basins) considered to validate the model. *Represents species without significant Moran's I correlogram or species with only one significant class with Moran's I coefficient between -0.1 and 0.1 . Kappa values were calculated using thresholds that yielded maximum values for each of the models based on the model calibration data. The list is ordered according to Kottelat (1997) and Kottelat and Freyhof (2007).

species but could be placed into three groups. Ponto-Caspian fauna presence is related positively (*C. wagneri* (1), *Acipenser gueldenstaedtii* (5), *Acipenser stellatus* (7), *Huso huso* (9), *Alosa tanaica* (16), *Salmo caspius* (22) and *Salmo labrax* (23)) to longitude, while the presence of *A. alosa* (11), *Alosa fallax* (13), *S. salar* (24) and *S. alpinus* (26) declined with this variable. The other species, such as *A. naccarii* (6) and all the catadromous species (4, 27, 28), had their optimum presence in the longitude mid-range ($0-20^\circ$) (Fig. 2a).

Temperature was selected in fifteen models which made it possible to distinguish between warmer and cold-water species. Response curves in Fig. 2b could not be grouped according to their shape because the x-axis scale differed between seasons. *Liza ramada* (27) presented an increasing response curve for this variable as did *A. fallax* (13). The presence of Nordic coregonids (21) (*Coregonus* sp.), *S. salar* (24), *S. trutta* (25) and *S. alpinus* (26) decreased with increasing temperature. For the other species, unimodal curves indicated an optimum temperature within the range covered, the value of this optimum varied according to the species. Annual temperature was selected in preference to winter or summer temperature.

Drainage surface area was retained in thirteen models. The presence of *A. gueldenstaedtii* (5), *A. stellatus* (7), *H. huso* (9), *A. tanaica* (16), *V. vimba* (18), *S. labrax* (23) and *S. trutta* (25) all increased with this variable, however for six other species, including *A. alosa* (11) and *A. fallax* (13), there was an optimum around 200,000 km² above which their presence decreased (Fig. 2c).

Precipitation was included in eight models. Annual precipitation was retained in each species-specific model except that of *A. sturio* (8) which included summer precipitation as the explanatory variable (Fig. 2d). For *A. naccarii* (6), *A. sturio* (8) and *H. huso* (9), presence was favoured by precipitation. However, for *C. wagneri* (1), *P. marinus* (3), *S. caspius* (22), *S. labrax* (23) and *Platichthys flesus* (28), unimodal curves indicated the existence of an optimum between 45 and 90 mm/month.

Source elevation was a factor retained in one model with a decreasing trend from sea level to 4014 m for *Lampetra fluviatilis* (2) (Fig. 2e).

4.2. Model evaluation

Applying each model to the remaining data set yielded good results. The models were robust as their predictions significantly exceed any prediction by chance, when transferred to the remaining data. Indeed, according to the kappa scale, three models were classified as almost perfect, ten as substantial, seven as moderate and only two as fair. On average, 75% of the presence and 91% of the absence of a species were correctly classified (Table 4).

4.3. Model projections under climate change scenario

No projection was performed in basins where the model failed to predict the 1900 distribution. Based on the pessimistic A2 emission scenario and computed with the HadCM3

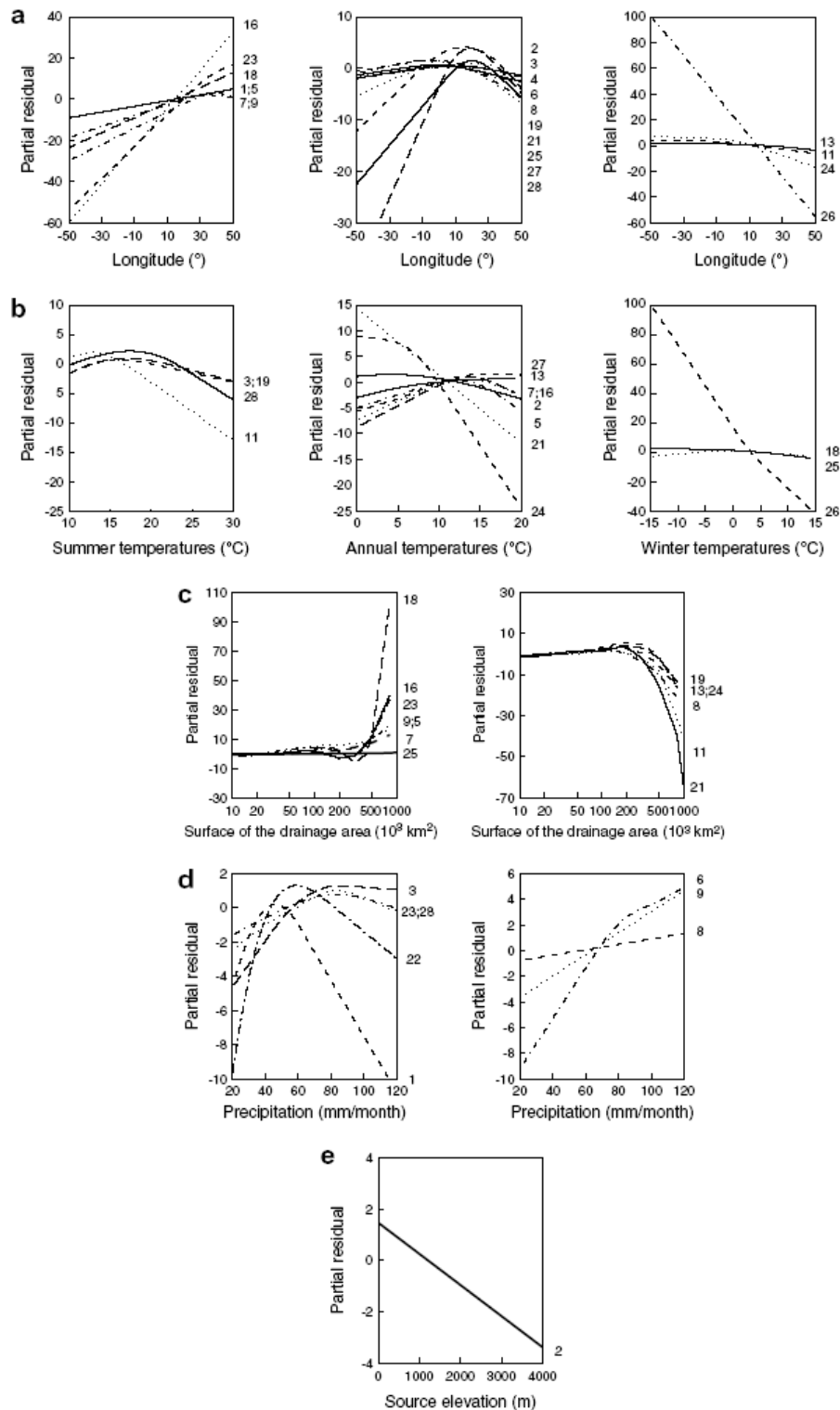


Fig. 2 – Response curve of (a) longitude at the basin mouth, (b) annual, winter or summer temperature, (c) surface of the drainage area (x-axis logarithmic scale), (d) annual, winter or summer precipitation and (e) basin source elevation in the GAM model for diadromous fish species presence–absence. For each predictor, the relationship between predictor *k* and the (partial) residuals computed by removing the effect of all other *j* predictors were plotted. Numbers correspond to the species (see Table 1).

GCM, the models for *A. alosa* projected that by 2100 there would be a decrease in suitable conditions in Morocco, Portugal (except for the Tagus basin) and Spain but a potential northward expansion into Scotland and Iceland (Fig. 3a). In

the same climatic context, projections for *P. marinus* highlighted a decrease in the presence of this lamprey in the basins bordering the east coast of the Adriatic Sea, in most of the Italian basins and in the Iberian Peninsula. However, con-

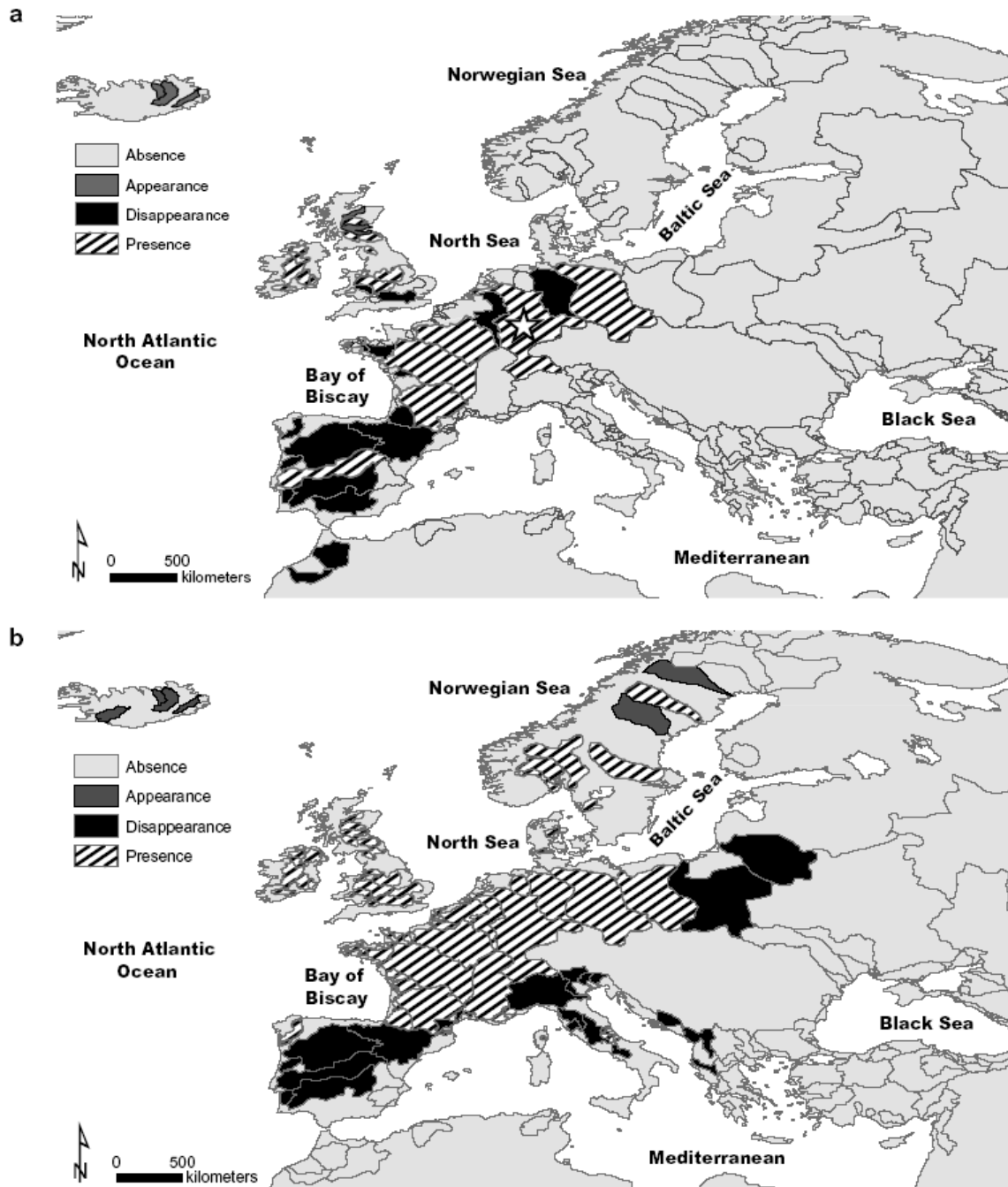


Fig. 3 – Potential distribution range of two diadromous fish species under projected climate conditions at the end of the 21st century. (a) *Alosa alosa* and (b) *Petromyzon marinus*. The projections were computed using our biogeographical models, the pessimistic A2 emission scenario and HadCM3 GCM. The Rhine basin is shown with a white star on the *A. alosa* distribution map.

ditions remained suitable in the northern part of its present distribution area and the Icelandic basins became favorable to this species (Fig. 3b).

5. Discussion

5.1. Explanatory and predictive power of the distribution models

We succeeded in establishing predictive models for 21 of the 28 species. The models included one or two climatic variables (except for *A. anguilla*), and for six models temperature was ranked as the most explanatory variable (Table 3; Fig. 2b). Moreover, all the explanatory variables used in our study are available at an European scale. However, no models could be established for five of the diadromous species, i.e. *A. algeriensis*, *A. caspia*, *A. kessleri*, *A. volgensis* and *C. oxyrinchus*, as their distribution was too narrow. To produce accurate predictive models for these species, we would first have to improve our database in these specific regions and then, as suggested by McPherson et al. (2004), verify that both training and testing data sets covered the species' entire geographical range and that the presence-absence ratio reflected natural prevalence.

Furthermore, the distribution models highlighted the importance of biogeographical history to explain diadromous fish distribution. A previous study on the distribution of freshwater fish concluded that diadromous species showed no geographical variation in species richness whereas potamodromous and resident species were affected by glaciation and by mountain and marine barriers (Griffiths, 2006). However, in our study, the selection of longitude in all the species-specific models and for fifteen species it was the most explanatory variable indicates that diadromous species distribution was constrained at the continental level (Table 3, Fig. 2a). This could be further investigated as in the studies of Oberdorff et al. (1997, 1999) where longitude could be replaced by a more proximal measure, but one which is less available, such as the distance of the river from the larger refuge area or the drainage basin covered by ice sheet during the last glacial maximum.

Four species from the osmerid, salmonid and coregonid families selected temperature as the main explanatory variable with a clear inverse trend (Table 3; Fig. 2b). This result is linked to the discussion point brought up by Griffiths (2006) namely, whether salmonid and coregonid are more important in northern Europe because they were better at getting there from the Ponto-Caspian refuge area or because they are cold-water specialists. According to our primary results, salmonid and coregonid colonized northern latitudes as the result of their cold-water tolerance and their breeding cycle rather than their migratory capability (Klemetsen et al., 2003). However, as suggested by Guisan and Thuiller (2005), species distribution models could be improved by the inclusion of relevant ecological parameters such as migration processes in order to provide more realistic projections of future species distribution. To evaluate if diadromous species are able to migrate quickly enough to track changes in environmental conditions, the distance between spawning and grow-

ing habitats could be included as an indicator of the species' migratory capabilities.

5.2. Implications for conservation and management

Several diadromous fish species are clearly in great difficulty (Appendix A), such as *A. sturio*, *A. alosa*, *A. fallax* (Baglinière et al., 2003) and *C. oxyrinchus*. Most of the others have serious problems even in the more restricted parts of their distribution area (Prignon et al., 1999). Several remedial actions were suggested by the international council for the exploration of the sea (ICES) diadromous fish committee (DFC) (ICES, 2005). However, no measure has been recommended to assess the potential movement of species as a result of global warming, especially those designated as requiring a conservation plan.

The use of predictive models could provide insights into improving conservation plans at European, national and regional levels (Guisan and Thuiller, 2005) especially in relation to climate change and conservation assessment. On the European scale, there is only one action plan for the conservation and restoration of the European sturgeon (Council of Europe, 2007). Nevertheless, multinational conservation programmes have been created, for example by those countries bordering the Rhine (Netherlands, Luxembourg, Germany, France, Switzerland and Austria) for the restoration of *S. salar* (Schulter-Wulwer-Leidig, 2004) and more recently for the reintroduction of *A. alosa* into the Rhine system which in the case is at the northern limit of its distribution area. Indeed, 150 years ago, *A. alosa* was the second most important commercial fish species in the Rhine, spawning in the lower and middle stretches of the river and in its main tributaries (de Groot, 2002). The *A. alosa* restoration project benefits from European funding (2006 LIFE-Nature project) and the plan is to stock the Rhine with 5 million shad larvae (Jatteau and Rouault, 2004). In such a programme a species-specific model could be useful to assess the potential suitability of the Rhine river under different global warming scenarios and prepare long-term restoration and management plans. Under one of the most pessimistic emission scenarios (A2) and using HadCM3 GCM, the 2070–2099 annual temperature in the Rhine basin is projected to be 3 °C warmer than the 1900–1910 level. In this warmer environment, the Rhine basin remained suitable for *A. alosa* populations (Fig. 3a). It is suggested that a list of future suitable basins in Europe should be drawn up in the context of global warming to identify those basins where the temperature regime for *A. alosa* would become unsuitable as well as those where the conditions turn out to be suitable for successful reproduction. Based on the same distribution map, we identified for 2100 a loss of twenty-one suitable basins among which two, i.e. the Meuse and the Weser catchments, surround the Rhine basin (Fig. 3a).

In Portugal, *P. marinus* is a species with a high economic value, supporting commercial fisheries in most of the major river systems. However, because of the intense fisheries and the reduction in suitable essential habitats (Assis, 1990), *P. marinus* is already considered as "vulnerable" in the Portuguese Red Data Book of endangered species (Cabral et al., 2006). Currently, no national conservation plan exists, however, Almeida and Quintella (2002) and Andrade et al. (2007) have proposed conservation measures divided into those that concern habitat rehabilitation and those that promote the

sustainable management of commercial exploitation. Portugal is at the southern limit for *P. marinus*. Our predictive model for this species included both temperature and precipitation as explanatory variables (Table 3) and using the A2 emission scenario and HadCM3 GCM, the change in climate by the end of the 21st century is projected to severely negatively affect the distribution of this species in the Iberian Peninsula (Fig. 3b). The species could disappear from the largest basins in the south of Portugal, remaining present in the Minho basin. In the light of these preliminary results, we therefore recommend that future conservation plans should include projections of distribution under global warming to give priority to restoring future suitable basins in Portugal. However, to provide a more accurate assessment of the impact of climate change on Portuguese sea lamprey, a range of scenarios must be assessed (Thuiller, 2004; Thuiller et al., 2006) and a more complete 1900 distribution map including small Portuguese basins should be developed.

At a local level, the scientific programme “Seine-Aval” (Seine estuary) was initiated to facilitate our understanding of the Seine estuary ecosystem (France) and to provide scientific support for conservation decisions. One of the most important items was a better understanding of the *Osmerus eperlanus* life-history in order to achieve the effective restoration of this species (Gouneau et al., 2005). However, smelt have already disappeared from the southern limit of their distribution area in the Gironde estuary with only two individuals captured in 2004 (Pasquaud, 2006). The increase in temperature recorded over the last thirty years in the south-west of France was considered to be the main factor responsible (Pronier and Rochard, 1998). This recent northward movement of this species’ range is consistent with climate warming and highlights the importance of assessing the future suitability of the Seine basin before planning local restoration actions.

Our study provides distribution models for twenty-one diadromous fish species which are useful for exploring the potential consequences of climate change and their implications for current conservation plans. As demonstrated, future management action should be preceded by an assessment of the suitability of the conservation unit (basins, area, country)

under global warming. In the context of recovery plans our models can be considered as a decision support tool. We recommend an assessment based on the most optimistic and the most pessimistic SRES emission scenarios (special report on emission scenarios; IPCC (2000)) at three often used temporal scales in projection studies: 2020, 2050 and 2100 (Bakkenes et al., 2002; Pyke et al., 2005; Ellis et al., 2007).

Acknowledgments

We would like to thank colleagues in the Diadfish network who checked the EuroDiad 2.0 database: Miran Arahamian from the Environment Agency, United Kingdom, Pier Giorgio Bianco from The University of Napoli, Biology Department, Italy, Panos Stavros Economidis from the Aristotle University, Zoology Department, Greece, Kraiem Mejdeddine from the National Institute of Marine Sciences and Technologies, Tunisia, Ion Navodaru from the Danube Delta National Institute for Research and Development, Romania, Panu Orell from the Finnish Game and Fisheries Research Institute, Finland. Sincere thanks are due to Miran Arahamian for English corrections and to two anonymous referees for their constructive suggestions.

This study was carried out with financial support from the Adour-Garonne Water Agency, “Seine aval” programme and the French Ministry of Ecology and Sustainable Development “Programme GICC: Gestion et Impact du Changement Climatique/Management and Impact of Global Warming” and the National Office of Water and the Aquatic Environments (ONEMA).

Appendix A

Conservation status of diadromous fish species based on Habitats Fauna and Flora European directive, CITES, Bern Convention and IUCN. Details on the criteria used in classifying the status of diadromous fish species are presented in the second table. The list is ordered according Kottelat (1997) and Kottelat and Freyhof (2007).

Latin species names	Habitat directive	CITES	Bern Convention	IUCN
<i>Caspiomyzon wagneri</i>				
<i>Lampetra fluviatilis</i>	Appendix II ^{***} , V		Appendix III	LR/nt
<i>Petromyzon marinus</i>	Appendix II ^{***}		Appendix III	LR/lc
<i>Anguilla anguilla</i>		Appendix II		
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>		Appendix II		EN A2d
<i>Acipenser naccarii</i>	Appendix II, IV, V	Appendix II	Appendix II	VU A1ac
<i>Acipenser stellatus</i>		Appendix II	Appendix III	EN A2d
<i>Acipenser sturio</i>	Appendix II, IV, V	Appendix I	Appendix II	CR A2d
<i>Huso huso</i>		Appendix II	Appendix III [†]	EN A2d
<i>Alosa algeriensis</i>				DD
<i>Alosa alosa</i>	Appendix II, V		Appendix III	DD
<i>Alosa caspia</i>				
<i>Alosa fallax</i>	Appendix II, V		Appendix III	DD
<i>Alosa immaculata</i>			Appendix III	DD
<i>Alosa kessleri</i>				DD
<i>Alosa tanaica</i>				
<i>Alosa volgensis</i>				DD
<i>Vimba vimba</i>				LR/lc

(continued on next page)

Appendix A – continued

Latin species names	Habitat directive	CITES	Bern Convention	IUCN
<i>Osmerus eperlanus</i>				DD
<i>Coregonus oxyrinchus</i>	Appendix II, IV		Appendix III	DD
<i>Coregonus</i> sp.	Appendix V		Appendix III	DD
<i>Salmo caspius</i>				
<i>Salmo labrax</i>				
<i>Salmo salar</i>	Appendix II*, V**		Appendix III**	LR/lc
<i>Salmo trutta</i>				LR/lc
<i>Salvelinus alpinus</i>				LR/lc
<i>Liza ramada</i>				
<i>Platichthys flesus</i>				

* Appendix II in Mediterranean.
 ** Freshwater only.
 *** Except Swedish and Finnish populations.
 **** Except Finnish populations.

Authority/system	Criteria selection	Basic description
Habitats flora and fauna directive	Appendix II	Animal and plant species whose conservation requires designation of an SAC (Special Area of Conservation)
Council directive 92/43/EEC	Appendix IV Appendix V	Animal and plant species in need of strict protection Animal and plant species subject to management measures
CITES	Appendix I	Threatened with extinction-trade only in exceptional
The convention on international trade in endangered species of wild flora and fauna	Appendix II	Not necessarily threatened but future survival may be compromised
	Appendix III	Protected in at least one country requiring assistance with controlling trade
Bern convention	Appendix II	Strictly protected fauna species
Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats	Appendix III	Protected fauna species
IUCN	EX	Extinct
The world conservation union	EW	Extinct in the wild
	CR	Critically endangered
	EN	Endangered
	VU	Vulnerable
	LR	Low risk (lc: least concern; nt: near threatened)
	DD	Data deficient
	NE	Not evaluated

REFERENCES

Almeida, P.R., Quintella, B.R., 2002. Larval habitat of the sea lamprey (*Petromyzon marinus* L.), in the river Mondego (Portugal). In: Collares-Pereira, M.J., Coelho, M.M., Cowx, I.G. (Eds.), *Freshwater fish conservation: options for the future*. Blackwell Science, Oxford, UK, pp. 121–130.

Andrade, N.O., Quintella, B.R., Ferreira, J., Pinela, S., Povoas, I., Almeida, P.R., 2007. Sea lamprey (*Petromyzon marinus* L.) spawning migration in the Vouga river basin (Portugal): poaching impact, preferential resting sites and spawning grounds. *Hydrobiologia* 582, 121–132.

Assis, C.A., 1990. Threats to the survival of anadromous fishes in the River Tagus, Portugal. *J. Fish Biol.* 37, 225–226.

Austin, M., 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecol. Modell.* 200, 1–19.

Baglinière, J.L., Sabatié, M.R., Rochard, E., Alexandrino, P.J., Arahamian, M.W., 2003. The Allis shad (*Alosa alosa* Linneus, 1758): biology, ecology, range and status of populations. In: Limburg, K.E., Waldman, J.R. (Eds.), *Biodiversity, status, and conservation of the World's shads*. American Fisheries Society, Baltimore, USA, pp. 85–102.

Bakkenes, M., Alkemade, J.R.M., Ihle, F., Leemans, R., Latour, J.B., 2002. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biol.* 8, 390–407.

Banarescu, P., 1992. *Zoogeography of fresh waters: Distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia*, AULA-Verlag, Wiesbaden, Germany.

Béguier, M., Beaulaton, L., Rochard, E., 2007. Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe: large scale explanatory factors. *Ecol. Freshwater Fish* 16, 221–237.

Brotons, L., Thuiller, W., Araujo, M.B., Hirzel, A.H., 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography* 27, 437–448.

Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, second ed. Springer-Verlag, New York, USA.

- Cabral, M.J., Almeida, J., Almeida, P.R., Dellinger, T., Oliveira, M.E., Palmeirim, J.M., Queiroz, A.I., Rogado, L., Santos-Reis, M. (Eds.), 2006. Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal, second ed. Instituto da Conservação de Natureza/Assisio and Alvim, Lisboa, Portugal.
- Cohen, J., 1960. A coefficient of agreement for nominal scales. *Edu. Psychol. Measure.* 20, 27–46.
- Council of Europe, 2007. Draft action plan for the conservation and restoration of the European sturgeon (*Acipenser sturio*), p. 34.
- de Groot, S.J., 2002. A review of the past and present status of anadromous fish species in the Netherlands: is restocking the Rhine feasible? *Hydrobiologia* 478, 205–218.
- Dekker, W., 2003. On the distribution of the European eel (*Anguilla anguilla*) and its fisheries. *Can. J. Fisheries Aquatic Sci.* 60, 787–799.
- Dill, W.A., 1993. Inland fisheries of Europe. EIFAC Technical Paper no. 52, FAO, Rome, Italy, p. 281.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Hawkins, B., 2003. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecol. Biogeogr.* 12, 53–64.
- Ducharme, A., Golaz, C., Leblois, E., Laval, K., Polcher, J., Ledoux, E., de Marsily, G., 2003. Development of a high resolution runoff routing model, calibration and application to assess runoff from the LMD GCM. *J. Hydrol.* 280, 207–228.
- Eikaas, H.S., McIntosh, A.R., Kliskey, A.D., 2006. Analysis of patterns in diadromous fish distribution using GIS. *Trans. GIS* 10, 469–483.
- Elliott, J.M., Hemingway, K. (Eds.), 2002. *Fishes in Estuaries*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Ellis, C.J., Coppins, B.J., Dawson, T.P., 2007. Predicted response of the lichen epiphyte *Lecanora populicola* to climate change scenarios in a clean-air region of Northern Britain. *Biol. Conserv.* 135, 396–404.
- Environmental system research institute, 2004. ArcGIS Version 9.0. ESRI, Redlands, CA, USA.
- Erickson, T.R., Stefan, H.G., 2000. Linear air/water temperature correlations for streams during open water periods. *J. Hydrol. Eng.* 5, 317–321.
- Fielding, A.H., Bell, J.F., 1997. A review of methods for the assessment of predictor error in conservation presence/absence models. *Environ. Conserv.* 24, 38–49.
- Fielding, A.H., Haworth, P.F., 1995. Testing the generality of bird-habitat models. *Conserv. Biol.* 9, 1466–1481.
- Fortin, R., Léveillé, M., Laramée, P., Mailhot, Y., 1990. Reproduction and year-class strength of the Atlantic tomcod (*Microgadus tomcod*) in the Sainte-Anne River, at La Perade, Quebec. *Can. J. Zool.* 68, 1350–1359.
- Gouneau, N., Duhamel, S., Lefrançois, T., Mayot, S., 2005. L'éperlan d'Europe (*Osmerus eperlanus* L.) dans l'estuaire de la Seine: cycle biologique et éléments de dynamique de la population depuis 2000. Programme Seine-Aval, Thème IV: ressource halieutique, Rouen, France, p. 53.
- Gowans, A.R.D., Armstrong, J.D., Priede, I.G., 1999. Movements of adult Atlantic salmon in relation to a hydroelectric dam and fish ladder. *J. Fish Biol.* 54, 713–726.
- Griffiths, D., 2006. Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *J. Animal Ecol.* 75, 734–751.
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* 8, 993–1009.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Modell.* 135, 147–186.
- Hastie, T.J., 2005. *Gam: Generalized Additive Models*. R package version 0.94.
- Hastie, T.J., Tibshirani, R.J., 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Kuussaari, M., Toivonen, T., 2007. Modelling the spatial distribution of a threatened butterfly: Impacts of scale and statistical technique. *Landscape Urban Plann.* 79, 347–357.
- Hilbert, D.W., Bradford, M., Parker, T., Westcott, D.A., 2004. Golden bowerbird (*Prionodura newtonia*) habitat in past, present and future climates: predicted extinction of a vertebrate in tropical highlands due to global warming. *Biol. Conserv.* 116, 367–377.
- Hoffmann, R.C., 1996. Economic development and aquatic ecosystems in medieval Europe. *Am. Hist. Rev.* 101, 631–669.
- ICES, 2005. Report of the study group on the status of diadromous fish species (SGSDFS). No. ICES CM 2005/I:02, p. 56.
- IPCC, 2000. *Emissions Scenarios*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- IPCC, 2007. *Climate Change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, USA.
- IUCN, 2006. 2006 IUCN Red List of Threatened Species. Accessed 3.7.2007 <www.iucnredlist.org>.
- Jatteau, P., Rouault, T., 2004. Guideline for shad program in North Rhine Westfalia: controlled reproduction, eggs and larvae productions of allis shad *Alosa alosa*. Etude Cemagref n 94, Cemagref, Bordeaux, France, p. 33.
- Kirschbaum, F., Gessner, J., 2000. Re-establishment programme for *Acipenser sturio* L., 1758: The German approach. *Boletín Instituto Espanol de Oceanografía* 16, 149–156.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F., Mortensen, E., 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecol. Freshwater Fish* 12, 1–59.
- Kottelat, M., 1997. European freshwater fishes: An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia, Bratislava* 52, 1–271.
- Kottelat, M., Freyhof, J., 2007. *Handbook of European Freshwater Fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Kühn, I., 2007. Incorporating spatial autocorrelation may invert observed patterns. *Divers. Distrib.* 13, 66–69.
- Landis, J.R., Koch, G.G., Lawton, J., 1977. The measurements of observer agreement for categorical data. *Biometrics* 33, 159–174.
- Larinier, M., 2001. Environmental issues, dams and fish migration. In: Marmulla, G. (Ed.), *Dams, fish and fisheries: Opportunities, challenges and conflict resolution*. FAO, Rome, Italy, pp. 45–90.
- Lepage, M., Rochard, E., Castelnaud, G., 2000. Atlantic sturgeon *Acipenser sturio* L., 1758 restoration and gravel extraction in the Gironde estuary. *Boletín Instituto Espanol de Oceanografía* 16, 175–179.
- Lyle, A.A., Maitland, P.S., 1997. The spawning migration and conservation of smelt *Osmerus eperlanus* in the River Cree, southwest Scotland. *Biol. Conserv.* 80, 303–311.
- MacArthur, R.H., 1984. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Maes, J., Stevens, M., Breine, J., 2007. Modelling the migration opportunities of diadromous fish species along a gradient of dissolved oxygen concentration in a European tidal watershed. *Estuarine Coastal Shelf Sci.* 75, 151–162.
- Manel, S., Williams, H.C., Ormerod, S.J., 2001. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *J. Appl. Ecol.* 38, 921–931.

- Marinval, M.C., 2004. Les poissons migrateurs du bassin versant de la Loire (France): bilan préliminaire de leur histoire commune avec les sociétés humaines, de la fin de la dernière glaciation à nos jours. In: Bodson, L. (Ed.), La migration des animaux: connaissances zoologiques et exploitations anthropologiques selon les espèces, les lieux et les époques. Université de Liège, Liège, Belgium, pp. 61–94.
- Marta, P., Bochechas, J., Collares-Pereira, M.J., 2001. Importance of recreational fisheries in the Guadiana River Basin in Portugal. *Fisheries Manage. Ecol.* 8, 345–354.
- Masters, J.E.G., Jang, M.H., Ha, K., Bird, P.D., Frear, P.A., Lucas, M.C., 2006. The commercial exploitation of a protected anadromous species, the river lamprey (*Lampetra fluviatilis* (L.)), in the tidal River Ouse, north-east England. *Aqua. Conserv.-Mar. Freshwater Ecosyst.* 16, 77–92.
- McDowall, R.M., 1988. Diadromy in Fishes – Migrations between Freshwater and Marine Environments. Croom Helm, London, UK.
- McPherson, J.M., Jetz, W., Rogers, D.J., 2004. The effects of species' range sizes on the accuracy of distribution models: ecological phenomenon or statistical artefact? *J. Appl. Ecol.* 41, 811–823.
- Mitchell, T.D., Carter, T.R., Jones, P.D., Hulme, M., New, M.G., 2004. A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901–2000) and 16 scenarios (2001–2100). Tyndall Centre, Norwich, UK, p. 30.
- Mitchell, T.D., Jones, P.D., 2005. An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. *Int. J. Climatol.* 25, 693–712.
- Naiman, R.J., Bilby, R.E., Schindler, D.E., Helfield, J.M., 2002. Pacific salmon, nutrients, and the dynamics of freshwater and riparian ecosystems. *Ecosystems* 5, 399–417.
- Oberdorff, T., Huguény, B., Guégan, J.F., 1997. Is there an influence of historical events on contemporary fish species richness in rivers? Comparisons between Western Europe and North America. *J. Biogeogr.* 24, 461–467.
- Oberdorff, T., Lek, S., Guégan, J.F., 1999. Patterns of endemism in riverine fish of the northern hemisphere. *Ecol. Lett.* 2, 75–81.
- Pasquaud, S., 2006. Les relations trophiques: éléments de structuration des peuplements ichthyologiques en milieu estuarien – Application à l'estuaire de la Gironde. PhD Thesis, Université de Bordeaux 1, Bordeaux, France.
- Pont, D., Huguény, B., Oberdorff, T., 2005. Modelling habitat requirement of European fishes: do species have similar responses to local and regional environmental constraints? *Can. J. Fisheries Aqua. Sci.* 62, 163–173.
- Prignon, C., Micha, J.C., Rimbaud, G., Philippart, J.C., 1999. Rehabilitation efforts for Atlantic salmon in the Meuse basin area: synthesis 1983–1998. *Hydrobiologia* 410, 69–77.
- Pronier, O., Rochard, E., 1998. Working of a smelt (*Osmerus eperlanus*, *Osmeriformes Osmeridae*) population located at the south limit of the species distribution area, influence of the temperature. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 479–497.
- Pyke, C.R., Andelman, S.J., Midgley, G., 2005. Identifying priority areas for bioclimatic representation under climate change: a case study for *Proteaceae* in the Cape Floristic Region, South Africa. *Biol. Conserv.* 125, 1–9.
- R foundation core team, 2005. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reyjol, Y., Huguény, B., Pont, D., Bianco, P.G., Beier, U., Ciola, N., Casals, F., Cowx, I., Economou, A., Ferreira, T., Haidvogel, G., Noble, R., Sostoa, A., Vigneron, T., Virbickas, T., 2007. Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish. *Global Ecol. Biogeogr.* 16, 65–75.
- Rochard, E., Castelnaud, G., Lepage, M., 1990. Sturgeon (Pisces: Acipenseridae); threats and prospects. *J. Fish Biol.* 37, 123–132.
- Schulter-Wulwer-Leidig, A. (Ed.), 2004. Rhine salmon 2020. International commission for the protection of the Rhine (ICPR), Koblenz, Germany.
- Thuiller, W., 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biol.* 10, 2020–2027.
- Thuiller, W., Broennimann, O., Hughes, G., Alkemada, J.R.M., Midgley, G.F., Corsi, F., 2006. Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biol.* 12, 424–440.
- Virkkala, R., Luoto, M., Heikkinen, K., Leikola, N., 2005. Distribution patterns of boreal marshland birds: modelling the relationships to land cover and climate. *J. Biogeogr.* 32, 1957–1970.

Chapitre IV

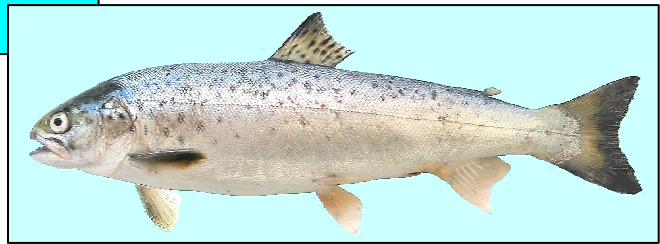
Impact du changement climatique sur la distribution 1900

Salmo caspius - Photo Brian Coad



**Les salmonidés
de la mer Noire
et de la mer Caspienne**

Salmo labrax - Photo Vasile Otel



Salmo salar - Photo Didier Taillefer



**Les salmonidés
de l'Atlantique Nord**

Salvelinus alpinus - Photo Mark Gautreau



Salmo trutta - Richard Lord

Comme cela a pu être vu dans le chapitre précédent, au travers des exemples de la grande alose et de la lamproie marine (Cf. 3.2 « L'article central »), le changement climatique est susceptible de provoquer des modifications de distribution drastiques chez les poissons migrateurs amphihalins. Par conséquent, ce chapitre se propose d'étendre l'exercice réalisé pour les deux espèces ci-dessus à l'ensemble des 28 espèces identifiées comme migratrices amphihalines européennes. Une approche multispécifique permet de tirer des conclusions plus larges que celles générées par une approche monospécifique. Dans cette partie, à partir de bilans établis pour chaque espèce, il s'agit de déterminer des patrons de réponse du groupe des migrateurs amphihalins au changement climatique. Afin de répondre au mieux à cet objectif, deux groupes de projection ont été réalisés sur la base de distributions 1900 détaillées selon des niveaux de classification différents : (1) en utilisant des présences-absences uniquement ; (2) en utilisant quatre classes d'abondance, *i.e.* absente, rare, commune et abondante. Chaque groupe fait l'objet d'un article publié ou en cours de publication. De plus, des résultats complémentaires non publiés ont été ajoutés à ce chapitre. Ils illustrent l'approche multiscénario débutée dans les derniers mois de la thèse.

4.1 La question des classes d'abondance

L'ensemble des questions méthodologiques sur cette approche par projection a été discuté dans le chapitre II « La méthodologie : limites et points forts », à l'exception de celles concernant le point plus spécifique des classes d'abondance. En effet, durant le processus de révision de ce premier article utilisant les classes d'abondance pour construire les modèles, il nous a été demandé des définitions synthétiques des différents niveaux de la variable réponse. Au-delà de la réponse intégrée dans l'article, cela nous a semblé nécessiter un approfondissement dans le manuscrit de thèse. Premièrement, pour ce qui est des absences, leur détermination, chez ces espèces spécifiquement et à cette échelle spatiale, est peu problématique (voir argumentaire dans la partie 2.1.1.3 « Les données « historiques » : présence-absence ou présence-only »). La rareté a fait l'objet de nombreux écrits (Rabinowitz, 1981) et notamment d'un numéro spécial de la revue *Journal of Fish Biology* suite à un colloque sur « les espèces rares de poissons et leur conservation » (Gaston & Lawton, 1990; Le Cren, 1990; Swaby & Potts, 1990). Selon Rabinowitz (1981), une espèce peut être qualifiée de rare sur la base de plusieurs critères conjuguant différents niveaux d'intégration et un emboîtement d'échelles : l'étendue de l'aire géographique, le degré de spécificité entre l'espèce et l'habitat environnant, la taille des populations locales et la dominance de l'espèce

par rapport aux autres espèces de la communauté. L'auteur en a déduit sept formes différentes de rareté. Swaby & Potts (1990) ont affiné ces critères en prenant en compte le niveau de conservation UICN et en englobant les espèces dispersées sur une plus large aire géographique mais avec un maillage très large. Dans le cadre de ce travail, l'idée n'est pas de déterminer si une espèce est globalement rare ou non mais de voir si chaque population renfermée par un bassin versant entre ou non dans cette catégorie. De ce fait, seuls les critères populationnels énoncés plus haut ont été retenus, *i.e.* la taille de la population et la dominance au sein d'un regroupement d'espèces. De plus, les poissons migrateurs amphihalins colonisent les habitats continentaux dans un but bien précis, *i.e.* les espèces potamotoques viennent s'y reproduire et les espèces thalassotoques s'y nourrir (McDowall, 1988). De ce fait, la présence de populations que l'on pourrait qualifier de « fonctionnelles » devient un critère pertinent permettant une séparation entre le niveau rare d'un côté et les niveaux supérieurs de l'autre. Enfin, les fréquences d'occurrence, le nombre de fois où l'espèce est rencontrée sur le nombre de prélèvements réalisés, sont souvent retenues pour distinguer, dans des échantillonnages, les espèces rares des espèces occasionnelles, communes ou permanentes (Mourant, 2000; Girardin *et al.*, 2006). L'ensemble de ces critères a été renseigné par la recherche bibliographique, en utilisant tous les éléments permettant de compléter ces champs, *i.e.* tableaux, figures et éléments du texte des articles. En définitive, ceci a abouti à des définitions plus complexes que celles proposées dans l'article :

- Absente : l'espèce n'a jamais été enregistrée dans le bassin versant ;
- Rare : l'espèce n'existe pas sous la forme d'une population fonctionnelle et ne présente seulement que des migrants occasionnels (larves, juvéniles, adultes) dans le bassin versant ;
- Commune : l'espèce apparaît sous la forme de populations fonctionnelles avec une fréquence régulière. Les populations locales sont de taille petite à modérée et principalement non dominantes.
- Abondante : l'espèce apparaît sous la forme de populations fonctionnelles de manière systématique dans les relevés. Les populations locales sont de grande taille et dominantes dans certains endroits.

En conclusion, comme cela a été souligné à plusieurs reprises dans le manuscrit et les articles, ce travail s'appuie sur une validation par des experts régionaux de la faune piscicole. Sur la base des définitions qui leur avaient été fournies, ils ont aimablement vérifié le classement dans les différentes catégories.

4.2 L'article centré sur les données de présence-absence

Cet article s'intitule « Apprendre du passé pour prédire le futur : réponses des poissons migrateurs amphihalins européens au changement climatique ». Il a été écrit en collaboration avec trois coauteurs affiliés au Cemagref et a été accepté pour publication, en novembre 2007, dans les actes du colloque international « *Challenges for diadromous fishes in a dynamic global environment* », Halifax, Nouvelle-Écosse, Canada, 18 - 21 juin 2007. Il fait suite à un premier rassemblement ayant eu lieu à Boston en 1986 et montre, 20 ans plus tard, les avancés de la recherche dans ce domaine spécifique. Il souligne notamment une évolution dans les interrogations et les préoccupations entourant ces espèces.

4.2.1 Le résumé français

Le changement climatique peut potentiellement avoir des effets significatifs sur la distribution des espèces. Les distributions 1900 ainsi que les distributions potentielles futures des poissons migrateurs amphihalins d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient ont été explorées en utilisant des modèles additifs généralisés (GAMs) et des variables caractérisant l'habitat de 196 bassins versants. Des modèles prédictifs robustes ont été construits pour 20 espèces de poissons migrateurs amphihalins sur les 28 identifiées dans la zone d'étude et ce en utilisant la longitude, la température annuelle, la superficie du bassin versant, les précipitations annuelles et l'altitude à la source comme variables explicatives. L'examen des relations entre chaque variable et les présences-absences des espèces a révélé que les GAMs étaient généralement interprétables et vraisemblables. Sur la base d'une élévation des températures annuelles dans les modèles climatiques globaux, s'échelonnant entre 1 et 7 °C pour 2100, les espèces ont été classées selon celles perdant des bassins favorables, celles gagnant des bassins favorables et celles montrant peu ou pas de changement. Il a été trouvé que les enveloppes climatiques pour les poissons migrateurs amphihalins devraient, en général, se repositionner vers le nord-est pour 2100, et ces changements de distribution sont comparables à ceux évalués dans d'autres études. Le futur incertain de certaines espèces a été souligné et par conséquent, il a été conclu que les politiques de conservation et que les plans de gestion devraient être révisés à la lumière du changement climatique.

À noter...

Ces modèles révèlent la sensibilité du groupe des poissons migrateurs amphihalins au changement climatique et soulignent la nécessité de prédire l'impact du changement climatique sur des distributions plus détaillées.

4.2.2 L'article au format imposé par l'*American Fisheries Society*

Learning from the Past to Predict the Future: Responses of European Diadromous Fish to Climate Change

GÉRALDINE LASSALLE, MÉLANIE BÉGUER, LAURENT BEAULATON
and ÉRIC ROCHARD

*Cemagref: Estuarine ecosystems and diadromous fish research unit. 50 av. de Verdun
F 33612 CESTAS Cedex France*

Abstract. Climate change can potentially have a significant effect on species distributions. The 1900 distribution and potential future distribution of diadromous fish in Europe, North Africa and the Middle East were explored using generalized additive models (GAMs) and selected habitat characteristics of 196 river drainages. Robust predictive presence-absence models were built for twenty of the twenty-eight diadromous species in the study area using longitude, annual temperature, drainage surface area, annual precipitation and source elevation as explanatory variables. Inspection of the relationship between each variable and species presence-absence revealed that the GAMs were generally interpretable and plausible. Given the predicted rise in annual temperature in climate models ranging between 1 and 7°C by 2100, the fish species were classified according to those losing suitable basins, those gaining suitable basins and those showing little or no change. It was found that the climate envelopes for diadromous species would, in general, be shifted further north-eastwards by 2100, and these shifting ranges were comparable with those assessed in other studies. The uncertain future of some species was highlighted and it was concluded that conservation policy and management plans will need to be revised in the face of climate change.

The last decade was the warmest of the last millennium, and temperatures will probably continue to rise in the future (IPCC 2007). The different scenarios outlined by the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) project an increase in global mean surface air temperature relative to 1980-1999 of 1.1-6.4°C by 2100. Many studies covering a wide range of ecosystems have already attempted to understand and estimate the ecological consequences of climate change in various organisms. These studies have typically highlighted a change in distribution and community structure (Thomas and Lennon 1999; Walther et al. 2002; MacKenzie et al. 2007).

Anadromous and catadromous fish rely on freshwater, estuarine, and marine ecosystems to complete their life cycles (McDowall 2008; Quinn et al. 2008). This unique life history characteristic has enabled them to adjust their distribution to cope with environmental changes and could allow them to do the same in a dynamic changing

environment. Moreover, diadromous species are economically important in many parts of the world. The native range of the European eel, *Anguilla anguilla*, covers all of Europe and North Africa and this species is exploited in all the countries in this area (Dekker 2003). Allis shad, *Alosa alosa*, are harvested by commercial fisheries throughout their range, extending historically from Morocco to Norway, in estuaries, the middle sections of rivers, or in their resident form in lakes (Baglinière et al. 2003). Lampreys have long been considered a gastronomic delicacy in Europe, encouraging the development of commercial fisheries for these species (Kelly and King 2001). The river lamprey, *Lampetra fluviatilis*, is an important source of income for many fishermen in Sweden and Finland (Sjöberg 1980; Tuunainen et al. 1980) and the marine lamprey, *Petromyzon marinus*, is also a commercially important species in Spain and Portugal (Almeida et al. 2002).

Static modeling techniques can be used to assess the impact of global change on biodiversity distribution by predicting current species distributions and applying statistical models from current distribution to project future distributions under global change scenarios (i.e. Bakkenes et al. (2002) for plants, Hilbert et al. (2004) for birds, Chu et al. (2005) for fish and Thuiller et al. (2006) for mammals). The model relates the current observed species distribution to a set of available environmental variables. Several modeling methods are available such as generalized linear models (GLMs), generalized additive models (GAMs), classification tree analysis (CTA), artificial neural network (ANN) or multiple adaptive regression splines (MARS). Some authors have compared the performance of these techniques in predicting species distribution (Olden and Jackson 2002; Thuiller 2003; Leathwick et al. 2006; Heikkinen et al. 2007). In most cases GAMs provided a good stability and performance because of their flexible non-parametric or semi-parametric framework to model the relationship between a response and one or more predictor variables (Hastie and Tibshirani 1990) and were easily interpretable.

The objectives of the work reported here were to develop a model that would relate the 1900 diadromous fish distribution to major climatic and physical factors using GAMs and then to project the distribution at the end of the 21st century under climate change. Our work focused on suitable climatic conditions, without taking into account regional anthropic pressures such as the erection of dams in main stems (Gowans et al. 1999; Larinier 2001; Hill 2008), the deterioration in water quality in industrialized areas (Breine et al. 2007; Maes et al. 2007; Woodland et al. 2008) or unsustainable fisheries (Masters et al. 2006). We chose to consider the distribution of diadromous fish species at the beginning of the 20th century before the main biodiversity erosion. The first warming period occurred worldwide between 1910 and 1945, with a temperature increase of 0.15°C per decade (IPCC 2007). Moreover, in Europe, the large dams policy (above 15

m) was started in the 1950s (GIGB/ICOLD 2003). Nevertheless, Hoffman (1996, 2005) demonstrated that during the Middle Ages increasing human populations and demand had already produced great change in many European fisheries and altered the freshwater biodiversity.

Methods

Study area

We selected 196 river basins in Europe, North Africa and the Middle East in a two-steps process: i) we selected all the large rivers in the area according to the list of “major European river catchments” (31 basins exceeding 50,000 km² and draining two thirds of the continent) provided by the European Environment Agency (www.eea.europa.eu); ii) we selected medium-sized rivers, avoiding any obvious geographical bias (Figure 1). Basins ranged from Greenland in the west (Kapisillit River: 51.76°W) to Iran in the east (Gorgan Rud River: 54.04°E). Basins from Morocco, Algeria, Tunisia and Egypt as well as Greenland and Iceland were added to our study to fully cover the distribution area of the diadromous species considered in this work. No other diadromous species were encountered in these regions. In North Africa, the river network is very scattered, especially in the desert country, Libya. We selected all the major basins (seven in all) in this region.

Species data

All over Europe, a pool of twenty-eight diadromous fish species was regularly encountered in the basins (Table 1), i.e. twenty-five anadromous species and three catadromous species. This list was based on the heuristic checklist of the freshwater fish of Europe (Kottelat 1997; Kottelat and Freyhof 2007) and the list of diadromous fish species established by McDowall (1988). Because of taxonomical uncertainties, all Baltic *Coregonus* species were pooled under the appellation *Coregonus* spp.. All the selected species demonstrated physiological and ecological capabilities to express diadromous tactics (McDowall 1988). In

some cases these tactics are not currently expressed, but they have played a role to enable these species to achieve their present distribution and could also play a role in the future.

A presence-absence database for these species at the beginning of the 20th century in the selected basins (EuroDiad 2.0 database) was produced from a literature review and was checked by national experts from the Diadfish network (www.diadfish.org). Béguer et al. (2007) used the first version of EuroDiad centered on western Europe and provided the related reference list in their paper. This list constitutes a major overview of the literature types that we used in our study. Brotons et al. (2004) demonstrated that models based on presence-absence information were more relevant than presence-only modeling methods for mapping current species distributions under different conditions.

Explanatory variables

Five types of variables (temperature, precipitation, longitude, basin surface area, source elevation) were selected according to the amount of data available on a large scale and in accordance with theories regarding species response to environmental gradients and resources (Austin 2007). The description of the model variables and the references for where these data were located were provided in Table 2. Because of the amount of data, only the major references were cited. If data originated from web sites, we searched for confirmation in peer review articles.

We selected three variables providing a physical description of the basins. Longitude at the mouth (Long) can be related to biogeographical history with two major events that profoundly affected fish extinction, dispersal and speciation after the end of the Miocene: the Messinian salinity crisis (5 Ma) of the Mediterranean and the last glacial maximum (18,000 years ago) (Keith 1998; Reyjol et al. 2007). To test longitude as a predictor variable in our models, coordinates of the western basins were converted to negative values.

According to the species-area theory (MacArthur 1984; Angermeier and Schlosser 1989), the surface area of the drainage basin (Surf) should influence the number of species present in a basin. Increasing the sample area includes additional habitat types with groups of different species.

The source elevation of a basin (Elv) is an element of topography informing about the altitude range encountered in a basin (Leopold et al. 1995). Combined with precipitation, it represents the hydraulic potential of the river. This has consequences for habitat characteristics and how demanding are the swimming skills required.

We selected two factors to define the climate experienced in the basins: air temperature at the mouth and precipitation across the whole basin. Air temperature in a certain range is a good proxy for water temperature. A linear relationship was found to exist between air temperature above 0°C and corresponding water temperature (Preud'homme and Stefan 1993; Pilgrim et al. 1998; Erickson and Stefan 2000). However, at low air temperature, stream temperatures often reach 0°C as an asymptote and at high air temperature, strong evaporative cooling causes a flatter stream temperature/air temperature relationship (Mohseni and Stefan 1999). Precipitation informs about the amount of water a basin receives (Leopold et al. 1995). Discharge data are difficult to obtain on so large a scale and models enabling precipitation to be converted into discharge are finalized at the local scale only and cannot currently be applied to regions.

We compiled historic data from the CRU TS 2.1 (Mitchell and Jones 2005) database which comprises 1,200 monthly grids of observed climate, for the period 1901-2002, covering the global land surface at 0.5 degree resolution. Temperature and precipitation data used in our models were averaged over ten years between 1901-1910 to smooth inter-annual variability. As stated in the introduction, this decade was before the first warming period registered during the 20th century (IPCC 2007). Climate data were not

available on a European scale before 1900. Precipitation across the whole basin corresponded to the average for all the grids contained in the basin. This calculation was performed with ArcGIS 9.0 and the “Zonal Statistics” tool (ESRI 2004).

Annual air temperature/precipitation at the river mouth and across the whole basin respectively (TempAnn/PrecAnn), the mean over the three summer months (June, July and August – TempSum/PrecSum) and the mean over the three winter months (December, January and February – TempWin/PrecWin) were tested separately.

Distribution models of diadromous fish

Model building

From among the various methods for predicting and explaining the presence-absence of species in relation to environmental variables (Guisan and Zimmermann 2000), we used generalized additive models (GAMs) (Hastie and Tibshirani 1990) which are semi-parametric extensions of generalized linear models (GLMs). GAMs are more flexible: they permit both linear and complex additive response shapes, as well as combinations of the two within the same model (Wood and Augustin 2002).

In order to evaluate the quality of predictions, for each species, we divided the original database into two subsets: calibration and validation. The first, a random sample from 75% of the total database, was used to calibrate (train) the models, whereas the second, constituted with the remaining data (25%), was used to evaluate (test) model predictions.

We used R software (R foundation core team 2005), the gam package (Hastie 2005) and some custom functions to implement the GAMs.

For each species, we examined all possible combinations of the five environmental variables without posing and testing only plausible approaches, and selected the best models using the Akaike Information Criterion (AIC; Burnham and Anderson 2002). Interactions between variables were

not relevant and were therefore not included in the analysis. To circumvent predictor collinearity, we added the three temperature / precipitation expressions (annual, summer and winter) to the model separately.

We applied a binomial distribution of error via a logistic link function. A cubic smoothing spline method was chosen to smooth the studied variables, using a maximum of two degrees of freedom to avoid overfitting.

To obtain the relative importance of the predictors (their rank) in our models we assessed the residual deviance change after excluding each variable in turn from the final model (Virkkala et al. 2005).

Model evaluation

To assess the overall classification success of the model, we first derived a confusion matrix to tabulate the observed and predicted presence-absence patterns to provide a summary of the number of correct and incorrect classifications from the model (Fielding and Bell 1997). Using this matrix, five prediction success metrics were produced: (i) the percentage of sites where the model correctly predicted the presence-absence of each species was assessed (% well classified); (ii) the percentage of sites where presences were correctly predicted was defined as model sensibility; (iii) the percentage of sites where absences were correctly predicted was defined as model specificity; (iv) the kappa coefficient measures the correct classification rate (proportion of correctly classified presences and absences) after the probability of chance agreement has been removed (Cohen 1960). Landis et al. (1977) proposed a scale to describe degree of concordance: 0.81-1.00: almost perfect, 0.61-0.80: substantial, 0.41-0.60: moderate, 0.21-0.40: fair, <0.20: fail; (v) AUC relates true positive proportion (sensibility) and false positive proportion (1-specificity) over a wide and continuous range of threshold levels, which make it a threshold-independent measure (Fielding and Bell 1997). The AUC ranges from 0.5 for models with no discrimination ability to 1 for models with perfect discrimination. An

appropriate guide for classifying the accuracy of AUC is Swets (1988): 0.90-1.00: excellent, 0.80-0.90: good, 0.70-0.80: fair, 0.60-0.70: poor, 0.50-0.60: fail.

Lastly, we used the percentage of deviance explained (DevExp) by our final models (Virkkala et al. 2005):

$$\text{DevExp} = \frac{\text{Null model deviance} - \text{final model residual deviance}}{\text{Null model deviance}} \times 100$$

as the sixth evaluation method.

Model predictions under climate change scenario

To examine future species distributions, we used the TYN SC 2.03 dataset (Mitchell et al. 2004) which comprises monthly grids of modeled climate for the period 2001-2100, and covers the global land surface at 0.5 degree resolution. The control scenario represented the evolution of surface climate over the 21st century under the assumption that the mean climate remained fixed at 1961-1990 levels. The twenty climate change scenarios were made up of all permutations of five global climate models (GCMs) with four SRES (Special Report on Emission Scenarios; IPCC 2000) emissions scenarios (A1FI, A2, B2, B1).

Potential future distributions were projected by changing climate as predicted by the HadCM3 GCM under one of the most pessimistic and frequently used SRES scenarios (A2). Temperatures and precipitations were averaged over thirty years from 2070 to 2099 to smooth inter-annual variability. The climate model resulted in a rise in annual temperature in our study area of between 1°C and 7°C and a reduction in annual precipitation for the southern basins in particular of up to 1% and 47%. Annual precipitation, on the contrary, increased in the same range for the northern basins of our set.

To transform probability values for each model into presence-absence, we used the threshold (T) maximizing kappa statistics (Fielding and Bell 1997).

Results

Successful model building and evaluation

For twenty species, we built robust predictive models including climatic variables and allowing predictions into the future. During calibration, all the models presented high AUC values (0.86 - 1), indicating their good accuracy. In the same way, kappa values (0.62 - 1) indicated substantial to almost perfect model discrimination ability. On average, final models explained 72% of deviance (Table 3).

The validation of single species models received high AUC values (0.70 - 1). The AUC values did not differ greatly between the calibration and the evaluation data set in the different species. However, kappa values were always weaker during the validation phase. Predictive models were almost perfect for three species (*Petromyzon marinus*, *Acipenser naccarii* and *Salmo salar*), substantial for eight species, moderate for seven species and fair for two species (Table 3). All the selected variables were highly significant ($P < 0.001$). Longitude was included in all the GAMs models built for the twenty species. However, other variables also emerged as important predictors of species distribution. Temperature was retained in fifteen models and was in fact the most explanatory variable for six species (rank 1). Surface drainage area was selected in twelve models mainly in rank 2 (eight species); precipitation was included in seven models, and source elevation in one model. Relationships between species presence-absence and each predictor variable varied from simple increasing or decreasing trends to more complex unimodal trends. Unimodal characterizes a symmetrical or non-symmetrical distribution that has only one mode (Table 4).

Successful model predictions under climate change scenario

Predictions for the twenty modeled species revealed responses that were species-dependent. Nevertheless, these species could be placed into three categories: those gaining suitable basins with an expansion of the 1900 presence area of between 10% to 30%, those losing suitable basins with a contraction of

between 16% and 92%, and those showing little or no change (Figure 2).

The expected trend of northward expansion was apparent for *Alosa fallax* and *Liza ramada*, with no decreasing trend in the southern part of their distribution area and a gain of suitable basins in the southern Baltic as well as in Ireland, Scotland and Iceland (Figure 3a).

Caspiomyzon wagneri distribution decreased, with the disappearance of this lamprey in the southern Caspian Sea (in Iran and Turkmenistan). Changes in the distribution of *Acipenser gueldenstaedtii* and *Acipenser stellatus* tended to show the eradication of these species from small basins in the Black Sea and Caspian Sea. Potential suitable basins for Acipenseridae were recorded in Scandinavia, such as the Neva River near the Gulf of Finland, or the Vistula River in Poland. However, these basins were a long way from the present distribution of these sturgeons. *Coregonus* spp. remained in the extreme northern part of its distribution area (Gulf of Bothnia and northern Norway). Future potential distribution for *Vimba vimba* indicated a regression in small basins of the Black Sea and Caspian Sea and a northward movement in the Baltic. *Salvelinus alpinus* remained present only in the four basins studied in Iceland and in the Altä River in northern Norway (Figure 3b). In the same way, the *Osmerus eperlanus* model tended towards a high rate of disappearance of this species across its entire distribution area with a potential new refuge in Iceland. Model for *Alosa alosa* indicated a major decrease in suitable conditions in Morocco, Portugal and Spain but a northward expansion into Scotland and Iceland. For the *Lampetra fluviatilis* distribution area, a decrease mainly in southern France around the Bay of Biscay was predicted. Next, the model projected a stable presence area, particularly in the British Isles. Model predictions for *Salmo salar* highlighted a disappearance from the Iberian Peninsula, the basins around the Bay of Biscay and the small basins bordering the English Channel. In the same way, future predictions for *Petromyzon marinus*

highlighted a decrease in presence of this lamprey in Italian basins and in the Iberian Peninsula (Figure 3c). For *Salmo trutta*, the resident populations were predicted to disappear for the most part in all the countries bordering the Mediterranean up to the Charente River. The *Platichthys flesus* model tended towards a disappearance of this species in all the countries bordering the Black Sea and the Mediterranean (Figure 3d).

Acipenser naccarii, *Alosa tanaica*, *Salmo labrax*, *Salmo caspius* and *Huso huso* remained stable without clear expansion or contraction of their distribution area under global change.

Species failing during the modeling process

Firstly, no models were established for *Alosa algeriensis*, *Alosa caspia*, *Alosa kessleri*, *Alosa volgensis* and *Coregonus oxyrinchus* because of their too narrow distribution range (presence in only two to four basins over the 196 investigated). The *Alosa immaculata* model was not mentioned because of poor results during the validation phase. The kappa value inferior to 0.20 indicated that the model failed especially in the prediction of presences.

Secondly, the model for *Acipenser sturio* was not sufficiently relevant to perform an accurate prediction, with only 25% of deviance explained by this model and the weakest kappa and AUC values during the calibration phase (Table 3). Finally, climatic variables were not significant in the *Anguilla anguilla* model, thus prediction under climate change scenario could not be performed (Table 4).

Discussion

The model approaches and the use of GAMs

Presence-absence models performed well for twenty species out of twenty-eight. The level of discrimination in these models was good to excellent (AUC values 0.86 - 1) during the calibration phase. The high calibration kappa values confirmed the good discrimination ability of the models. Furthermore, predictions made for the independent validation data set successfully

predicted occurrence for these species. Both validation AUC values and validation kappa values ranged from fair to excellent. Our overall conclusion is that GAMs were successful in describing and predicting the occurrence of most species.

No models could be established for *Alosa algeriensis*, *Alosa caspia*, *Alosa kessleri*, *Alosa volgensis* and *Coregonus oxyrinchus* because of the rarity of these species in the study area. Indeed, in our database EuroDiad 2.0, *Alosa algeriensis* is only recorded in North Africa, *Alosa caspia* is endemic to the southern Caspian Sea, *Alosa kessleri* and *Alosa volgensis* spawn in the Caspian Sea, mainly in two northern rivers and *Coregonus oxyrinchus* is recorded in a few basins in Germany and the Netherlands. To establish accurate models for these species, we would have to enlarge and detail our database in these specific regions.

The *Alosa immaculata* model failed during the validation phase with a null kappa value. Source elevation was retained as a predictor with a bimodal response curve (low and high optima) indicating a variable that was too distal with no direct physiological effect. A more ecologically relevant variable related to source elevation has to be found to build a distribution model for *Alosa immaculata*. The *Anguilla anguilla* model included only longitude as an explanatory variable, mainly because the species was recorded “present” in most of the basins. In further study, an abundance index should be used.

Environmental variables and their relevance in the modeling process

The individual response functions for the continuous variables presented in Table 4 are u-shaped (bimodal) as well as bell-shaped (unimodal) and truncated versions of these functions. These results are in agreement with Austin's (2007) conclusions. Inspection of the relationship between each variable and species presence-absence revealed that the GAMs were generally interpretable and plausible.

Longitude was retained in each model mainly in first rank. The eight species

endemic to the Caspian Sea had a positive correlation between their probability of presence and longitude. This is in accordance with the biogeographical history and particularly with the formation of the present Ponto-Caspian region 5 Ma ago. It is now widely accepted that during the Messinian (7.1-5.3 Ma; Berggren et al. 1995), the Mediterranean (Tethys) was at least partially dried up (Hsü et al., 1973, 1977). Hsü (1972) has suggested that Paratethys, a northern arm of the Mediterranean extending from the Rhone basin to the Caucasus, dried up too. This phenomenon resulted during the Pliocene (5.3-1.8 Ma; Berggren et al. 1995) in the formation of the Black Sea and Azov Sea, the Balaton lake in Hungary, the Caspian and the Aral Seas and the development of a highly endemic fauna in this area. However, under the climate change scenario used in our study, Baltic basins were predicted to become suitable for Beluga, Russian and Stellate sturgeons. These basins, which are in the same range of longitude as the Ponto-Caspian region, are not connected to this region. This result underlined the necessity to find a more relevant proxy for endemism and biogeographical history (Oberdorff et al. 1997, 1999).

Temperature was used in fifteen models. For the species described as coldwater species in the literature, *Salmo salar*, *Salmo trutta*, *Salvelinus alpinus* (Klemetsen et al. 2003) and *Coregonus* spp. (Svärdson 1970), models were mainly established using the winter temperature as an explanatory variable with a decreasing trend for this variable. Two species retained the annual temperature with an increasing trend. Indeed, for *Alosa fallax*, temperature appears to play an important role in the onset of spawning, with a range of 18°C to 22°C (Aprahamian et al. 2003). *Liza ramada* is recorded in all the temperate and tropical seas entering lagoons and estuaries and rivers between temperatures of 8-24°C (Keith and Allardi 2001). Temperature appeared to have an influence for nine other species with bell-shaped response curves. Both annual and summer temperatures were retained equally in these models. Optimal temperatures registered for each species were

in accordance with ecological observations (*Lampetra fluviatilis* and *Petromyzon marinus* (Maitland 1980); *Acipenser gueldenstaedtii* and *Acipenser stellatus* (Holcik 1989); *Alosa alosa* and *Alosa tanaica* (Hoestlandt 1991); *Vimba vimba* (Zaynchkauskas 1970); *Osmerus eperlanus* (Nellbring 1989); *Platichthys flesus* (Fonds et al. 1992)).

Surface of the drainage basin appeared to have an influence on continental diadromous fish distribution. This variable was selected with an increasing trend in twelve models out of twenty. This could be related to the species-area theory and more precisely to environmental heterogeneity. Increasing the sample area includes additional available habitat types (Williams 1964). Nevertheless, probability of presence decreased for five species for very large basins over 200,000 km². There may be a trade-off between habitat availability and stream hydraulicity. Moreover, species presenting this decrease were among the smallest ones, such as *Alosa alosa*, *Alosa fallax*, *Osmerus eperlanus* and *Coregonus* spp.. For example, *Alosa alosa* cannot swim upstream if the speed of the current exceeds 2 m/s and they cannot jump (Cassou-Leins 1981). The spawning sites of *Alosa fallax* are homogeneous, sandy and muddy, indicating a low stream velocity (Hoestlandt 1991).

Precipitation was included in seven models out of twenty and annual precipitation was the only selected expression. This variable is easily available on a large temporal and spatial scale and acts as surrogate for a more proximal variable such as depth or a linked factor like current speed or associated granulometry. Indeed, the two species which presented an increasing trend with this variable are sensitive to stream depth during spawning periods. During both the seaward and the spawning migration, the beluga normally travels in the deepest parts of the riverbed (Holcik 1989; Vecsei et al. 2002). In rivers, *Acipenser naccarii* seeks out deep pools with high flow rates (Bronzi et al. 2005).

Elevation acted only for *Lampetra fluviatilis* which exhibited a decreasing trend with this variable. Ammocoetes live in rivers where they burrow in the silt bottom both in the main channel or along the bank. Moreover the spawning habitat of this lamprey is often situated between 0.2 to 1.5 m in depth with low speed current (1 and 2 m/s) (Hardisty 1986). These elements of their ecology suggest a preference for rivers with a low hydraulic potential.

Limitations of the approach

Accurate absence data in particular are often difficult to obtain (Hirzel et al. 2002). A species may be undetected even though it was present, especially for inconspicuous species. Nevertheless, most diadromous fish species are not very small in size and all of them can be caught by fishermen; therefore the existence of cryptic populations is very unlikely. A mobile species could be absent from the site only temporarily. However, for each basin in our dataset, we collected several references to its fish fauna from different dates. In some cases, authors neglect rare species or species whose distribution is limited to the lower reaches of basins. Thus, in the case of contradictions between data sources of the same quality, data indicating presence were favored in our study. Further difficulties might arise when working with “historical” data. As “historical” records mostly originate from opportunistic sampling, they show sampling biases, e.g. certain localities have been investigated more frequently than others or no information is available on the exact locality of the survey (Lütolf et al. 2006). Thus, we chose to investigate species presence-absence on a large scale (basin scale) to reduce the sources of error in our data. To go further in the predictions of diadromous fish distributions, an abundance index should be used to split the presences into several classes such as rare, moderate or abundant levels. In this way, a population predicted to be still present but in strong decline could be detected, which was not possible with presence-absence data.

It is important to remember that the protocol developed in our study corresponds to projections of a “pristine” situation in a changing global environment focusing on the climatic suitability of the habitat. However, the potential success of these species depends on other crucial factors such as the distance to cover and their dispersion tactics (Solomon and Shugart 1993; Bakkenes et al. 2002). Further studies on variations in life history traits along a latitudinal gradient could address the issue more precisely and could provide information on the possibility of the predicted distribution being filled by the species. Furthermore, this study does not include any estimates of the regional anthropic pressures that are placed on aquatic ecosystems such as the erection of dams in main stems (Gowans et al. 1999; Larinier 2001; Hill 2008), the deterioration in water quality in industrialized areas (Breine et al. 2007; Maes et al. 2007; Woodland et al. 2008) or unsustainable fisheries (Masters et al. 2006). However, there are two main limitations to the inclusion of these variables into the modeling process: first, finding relevant proxies and then, developing evolution scenarios for these variables in the future.

There are at least three sources of uncertainty inherent in the modeling process presented in this paper and other published studies (Thuiller 2003): uncertainty based on climate change scenarios, uncertainty based on the modeling techniques and uncertainty based on the selection of the threshold to transform probability values into presence-absence form. We tried to minimize the two sources of error that we could control. First, the modeling technique used in this work (GAMs) allowed us to fit realistic descriptions of relationships between species and environmental predictors with complex and non-linear response curves (Hastie and Tibshirani 1990; Austin 2007). Moreover, rather than simply following the conventional decision threshold of 0.5 (Oberdorff et al. 2001), we examined thresholds with 0.01 accuracy for each of our models and selected the probability level that gave the highest Cohen’s kappa values (Fielding and Bell

1997). To improve our predictions on 2100 diadromous fish distributions, it would be necessary to test all the SRES scenarios from the most optimistic to the most pessimistic.

Implications for management

Our results showed that basins that were suitable in 1900 could become unsuitable under climate change. There are species for which the existence of suitable space is predicted to be sufficiently reduced to cause serious concern and thus further support their conservation. This category would include Nordic species such as *Salvelinus alpinus* and *Osmerus eperlanus* which are currently classified LR (low risk) and DD (data deficient) respectively in the International Union for the Conservation of Nature (IUCN) World Red Data Book (IUCN 2006). These Nordic species are at the border with the Arctic region and thus do not have new territories to colonize if they were to face global warming (Figure 3b). More generally, twenty European diadromous fish species are listed under the 2006 IUCN red list and the most threatened are also protected by European and national laws. Consequently, restoration and management plans have been set up to reduce harmful impacts on species, to sustain populations by stocking or to reintroduce an extinct species into a basin (Lyle and Maitland 1997; Prignon et al. 1999; Kirschbaum and Gessner 2000). Action plans aim to reverse the trend for the remaining populations but also to restore the species to their historical range (i.e. 1900). Therefore, in the light of the distribution changes predicted by our models, we argue that global warming issues should be included in diadromous fish conservation or restoration plans (Rochard et al. 2008).

In conclusion, predictive models were established for almost all diadromous fish species recorded in Europe, North Africa and the Middle East. In accordance with ecological theories, five variables related to physical habitat and climate were retained as explanatory variables in GAMs. Predictions at the end of this century under the global warming assumption revealed a shift in distribution for many diadromous species.

The modeled species could be placed mainly into three categories: those losing suitable basins, those gaining suitable basins and those showing little or no change. This first assessment of future diadromous fish distributions provides useful guidelines for their conservation and management.

Acknowledgements

We would like to thank colleagues in the Diadfish network who checked the EuroDiad 2.0 database: Miran Aprahamian from the Environment Agency, United Kingdom, Pier Giorgio Bianco from The University of Napoli, Biology Department, Italy, Panos Stavros Economidis from the Aristotle University, Zoology Department, Greece, Mejdeddine Kraïem from the National Institute of Marine Sciences and Technologies, Tunisia, Ion Navodaru from the Danube Delta National Institute for Research and Development, Romania, Panu Orell from the Finnish Game and Fisheries Research Institute, Finland.

This study was carried out with financial support from the Adour-Garonne Water Agency, "Programme Seine-Aval", the French Ministry of Ecology and Sustainable Development "Programme GICC, Gestion et Impact du Changement Climatique" and the National Office of Water and the Aquatic Environments (ONEMA).

References

Almeida, P. R., B. R. Quintella, N. M. Dias, and N. Andrade. 2002. The anadromous sea lamprey in Portugal: biology and conservation perspectives. Pages 49-58 in M. Moser, J. Bayer, and D. MacKinlay, editors. International Congress on the Biology of Fish - The Biology of Lampreys - Vancouver - Canada. Physiology Section, American Fisheries Society, Vancouver.

Angermeier, P., and I. J. Schlosser. 1989. Species-area relationships for stream fishes. *Ecology* 70:1450-1462.

Aprahamian, M. W., C. D. Aprahamian, J. L. Baglinière, R. Sabatié, and P. Alexandrino. 2003. *Alosa alosa* and *Alosa fallax* spp. Literature Review and

Bibliography. Environment Agency, Warrington.

Austin, M. 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200:1-19.

Baglinière, J. L., M. R. Sabatié, E. Rochard, P. J. Alexandrino, and M. W. Aprahamian. 2003. The Allis shad (*Alosa alosa* Linneus, 1758): biology, ecology, range and status of populations. Pages 85-102 in K. E. Limburg, and J. R. Waldman, editors. Biodiversity, status, and conservation of the World's shads. American Fisheries Society, Baltimore.

Bakkenes, M., J. R. M. Alkemade, F. Ihle, R. Leemans, and J. B. Latour. 2002. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology* 8(4):390-407.

Béguer, M., L. Beaulaton, and E. Rochard. 2007. Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe: large scale explanatory factors. *Ecology of Freshwater Fish* 16:221-237.

Berggren, W. A., D. V. Kent, C. C. Swisher, and M. P. Aubry. 1995. A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy. Pages 129-212 in W. A. Berggren, D. V. Kent, M. P. Aubry, and J. Hardenbol, editors. Geochronology, Time Scales and Global Stratigraphic Correlation, volume 54. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special publication (Society for Sedimentary Geology).

Breine, J. J., J. Maes, P. Quataert, E. Van der Bergh, I. Simoens, G. Van Thuyne, and C. Belpaire. 2007. A fish-based assessment tool for the ecological quality of the brackish Schelde estuary in Flanders (Belgium). *Hydrobiologia* 575:141-159.

Bronzi, P., P. Vecsei, and G. Arlati. 2005. Threatened fishes of the world: *Acipenser naccarii* Bonaparte, 1836 (Acipenseridae). *Environmental Biology of Fishes* 72(1):66.

Brottons, L., W. Thuiller, M. B. Araujo, and A. H. Hirzel. 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for

- predicting bird habitat suitability. *Ecography* 27:437-448.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edition. Springer Verlag, New-York.
- Cassou-Leins, F. 1981. Recherches sur la biologie et l'halieutique des migrateurs de la Garonne et principalement de l'alose: *Alosa alosa* L. Doctoral dissertation. Institut National Polytechnique de Toulouse, Toulouse.
- Chu, C., N. E. Mandrak, and C. K. Minns. 2005. Potential impacts of climate change on the distributions of several common and rare freshwater fishes in Canada. *Diversity and Distributions* 11(4):299-310.
- Cohen, J. 1960. A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement* 20:27-46.
- Dekker, W. 2003. On the distribution of the European eel (*Anguilla anguilla*) and its fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60:787-799.
- Dill, W. A. 1993. Inland fisheries of Europe. FAO, 52, Rome.
- Environmental system research institute. 2004. ArcGIS Version 9.0. ESRI, Redlands, CA, USA.
- Erickson, T. R., and H. G. Stefan. 2000. Linear air/water temperature correlations for streams during open water periods. *Journal of Hydrologic Engineering* 5(3):317-321.
- Fielding, A. H., and J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of predictor error in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24:38-49.
- Fonds, M., R. Cronie, A. D. Vethaak, and P. van der Puyl. 1992. Metabolism, food consumption and growth of plaice (*Pleuronectes platessa*) and flounder (*Platichthys flesus*) in relation to fish size and temperature. *Netherlands Journal of Sea Research* 29:127-143.
- GIGB/ICOLD. 2003. World register of dams. Registre mondial des barrages, D.8.3 100 EEA11784, Paris.
- Gowans, A. R. D., J. D. Armstrong, and I. G. Priede. 1999. Movements of adult Atlantic salmon in relation to a hydroelectric dam and fish ladder. *Journal of Fish Biology* 54(4):713-726.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135(2-3):147-186.
- Hardisty, M. W. 1986. *Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758). Pages 249-278 in J. Holcik, editor. *Petromyzontiformes, The Freshwater Fishes of Europe*, volume 1/I. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Hastie, T. J. 2005. gam: Generalized Additive Models. R package version 0.94.
- Hastie, T. J., and R. J. Tibshirani. 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman & Hall.
- Heikkinen, R. K., M. Luoto, M. Kuussaari, and T. Toivonen. 2007. Modelling the spatial distribution of a threatened butterfly: Impacts of scale and statistical technique. *Landscape and Urban Planning* 79(3-4):347-357.
- Hilbert, D. W., M. Bradford, T. Parker, and D. A. Westcott. 2004. Golden bowerbird (*Prionodura newtonia*) habitat in past, present and future climates: predicted extinction of a vertebrate in tropical highlands due to global warming. *Biological Conservation* 116(3):367-377.
- Hill, A. K. 2008. The Santee cooperative accord: restoring diadromous fish through prioritization of sub-basins. *American Fisheries Society Symposium*.
- Hirzel, A. H., J. Hausser, D. Chessel, and N. Perrin. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83(7):2027-2036.
- Hoestlandt, H., editor. 1991. Clupeidae - Anguillidae, *The Freshwater Fishes of Europe*, volume 2. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Hoffmann, R. C. 1996. Economic development and aquatic ecosystems in medieval Europe. *American Historical Review* 101:631-669.

- Hoffmann, R. C. 2005. A brief history of aquatic resource use in medieval Europe. *Helgoland Marine Research* 59(1):22-30.
- Holcik, J., editor. 1989. General introduction to fishes acipenseriformes, *The Freshwater Fishes of Europe*, volume 1/II. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Hsü, K. 1972. When the Mediterranean dried up. *Scientific American* 227:26-36.
- Hsü, K., L. Montadert, D. Bernouilli, M. B. Cita, A. Erickson, R. E. K. Garrison, R.B., F. Melieres, and R. C. Müller. 1977. History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature* 267:399-403.
- Hsü, K. J., W. B. F. Ryan, and M. B. Cita. 1973. Late Miocene desiccation of the Mediterranean Sea. *Nature* 242:240-244.
- IPCC. 2000. Emissions scenarios, Special Reports of the IPCC. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- IPCC. 2007. *Climate Change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- IUCN. 2006. 2006 IUCN Red List of Threatened Species.
- Keith, P. 1998. Evolution des peuplements ichtyologiques de France et stratégies de conservation. Doctoral dissertation. Université de Rennes I, Rennes.
- Keith, P., and J. Allardi. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France, Patrimoines Naturels, volume 47. SPN / IEGB / MNHN, Paris.
- Kelly, F. L., and J. J. King. 2001. A review of the ecology and distribution of three Lamprey species, *Lampetra fluviatilis* (L.), *Lampetra planeri* (Bloch) and *Petromyzon marinus* (L.): a context for conservation and biodiversity considerations in Ireland. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 101B(3):165-185.
- Kirschbaum, F., and J. Gessner. 2000. Re-establishment programme for *Acipenser sturio* L., 1758: The German approach. *Boletín Instituto Español de Oceanografía* 16(1-4):149-156.
- Klemetsen, A., P. A. Amundsen, J. B. Dempson, B. Jonsson, N. Jonsson, M. F. O'Connell, and E. Mortensen. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* 12:1-59.
- Kottelat, M. 1997. European freshwater fishes: An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia, Bratislava* 52(Supplement 5):1-271.
- Kottelat, M., and J. Freyhof. 2007. *Handbook of European Freshwater Fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Landis, J. R., G. G. Koch, and J. Lawton. 1977. The measurements of observer agreement for categorical data. *Biometrics* 33:159-174.
- Larinier, M. 2001. Environmental issues, dams and fish migration. Pages 45-90 in G. Marmulla, editor. *Dams, fish and fisheries: Opportunities, challenges and conflict resolution*, FAO Fisheries Technical Paper, volume 419. FAO, Rome.
- Leathwick, J. R., J. Elith, and T. Hastie. 2006. Comparative performance of generalized additive models and multivariate adaptive regression splines for statistical modelling of species distribution. *Ecological Modelling* 199:188-196.
- Leopold, L. B., M. G. Wolman, and J. P. Miller. 1995. *Fluvial processes in geomorphology*. Courier Dover Publications, New-York.
- Lütolf, M., F. Kienast, and A. Guisan. 2006. The ghost of past species occurrence: improving species distribution models for presence-only data. *Journal of Applied Ecology* 43:802-815.
- Lyle, A. A., and P. S. Maitland. 1997. The spawning migration and conservation of smelt *Osmerus eperlanus* in the River Cree,

- southwest Scotland. *Biological Conservation* 80(3):303-311.
- MacArthur, R. H. 1984. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MacKenzie, B. R., H. Gislason, C. Möllmann, and F. W. Köster. 2007. Impact of 21st century climate change on the Baltic Sea fish community and fisheries. *Global Change Biology* 13:1348-1367.
- Maes, J., M. Stevens, and J. Breine. 2007. Modelling the migration opportunities of diadromous fish species along a gradient of dissolved oxygen concentration in a European tidal watershed. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75:151-162.
- Maitland, P. S. 1980. Review of the ecology of lampreys in northern Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37:1944-1952.
- Masters, J. E. G., M. H. Jang, K. Ha, P. D. Bird, P. A. Frear, and M. C. Lucas. 2006. The commercial exploitation of a protected anadromous species, the river lamprey (*Lampetra fluviatilis* (L.)), in the tidal River Ouse, north-east England. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16(1):77-92.
- McDowall, R. M. 1988. *Diadromy in fishes - Migrations between freshwater and marine environments*. Croom Helm, London.
- McDowall, R. M. 2008. Making the best of two worlds: diadromy in the ecology and evolution of aquatic organisms. *American Fisheries Society Symposium*.
- Mitchell, T. D., T. R. Carter, P. D. Jones, M. Hulme, and M. G. New. 2004. A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901-2000) and 16 scenarios (2001-2100) Tyndall Centre, Norwich, UK.
- Mitchell, T. D., and P. D. Jones. 2005. An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. *International Journal of Climatology* 25(6):693-712.
- Mohseni, O., and H. G. Stefan. 1999. Stream temperature/ air temperature relationship: a physical interpretation. *Journal of Hydrology* 218(3-4):128-141.
- Nellbring, S. 1989. The ecology of smelts (Genus *Osmerus*): a literature review. *Nordic Journal of Freshwater Research* 65:116-145.
- Oberdorff, T., B. Hugueny, and J. F. Guégan. 1997. Is there an influence of historical events on contemporary fish species richness in rivers? Comparisons between Western Europe and North America. *Journal of Biogeography* 24(4):461-467.
- Oberdorff, T., S. Lek, and J. F. Guégan. 1999. Patterns of endemism in riverine fish of the northern hemisphere. *Ecology Letters* 2(2):75-81.
- Oberdorff, T., D. Pont, B. Hugueny, and J. Porcher. 2001. A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers: a framework for environmental assessment *Freshwater Biology* 46:399-415.
- Olden, J. D., and D. A. Jackson. 2002. A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions. *Freshwater Biology* 47:1976-1995.
- Pilgrim, J. M., X. Fang, and H. G. Stefan. 1998. Stream temperature correlations with air temperatures in Minnesota: implications for climate warming. *Journal of the American Water Resources Association* 34(5):1109-1121.
- Preud'homme, E. B., and H. G. Stefan. 1993. Stream temperature estimate from air temperature. *Water Resource Bulletin* 29(1):27-45.
- Prignon, C., J. C. Micha, G. Rimbaud, and J. C. Philippart. 1999. Rehabilitation efforts for Atlantic salmon in the Meuse basin area: Synthesis 1983-1998. *Hydrobiologia* 410:69-77.
- Quinn, T. P., K. Doctor, N. Kendall, and H. B. Rich. 2008. *Diadromy and the life history of sockeye salmon: nature, nurture, and the hand of man*. American Fisheries Society Symposium.
- R foundation core team. 2005. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Reyjol, Y., B. Hugueny, D. Pont, P. G. Bianco, U. Beier, N. Ciola, F. Casals, I. Cowx, A. Economou, T. Ferreira, G. Haidvogel, R. Noble, A. Sostoa, T. Vigneron, and T. Virbickas. 2007. Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography* 16:65-75.
- Rochard, E., P. Pellegrini, J. Marchal, M. Béguer, D. Ombredane, G. Lassalle, and E. Menvielle. 2008. Diadromous diversity recovery and wish of inhabitants: Lesson from an eco-anthropological approach (The Seine basin, France). *American Fisheries Society Symposium*.
- Sjöberg, K. 1980. Ecology of the European River Lamprey (*Lampetra fluviatilis*) in Northern Sweden. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37:1974-1980.
- Solomon, A. M., and H. H. Shugart, editors. 1993. *Vegetation dynamics and Global Change*. Chapman and Hall, London.
- Svärdson, G. 1970. Significance of introgression in coregonid evolution. Pages 33-59 in C. C. Lindsey, and C. S. Woods, editors. *Biology of coregonid fishes*. University of Manitoba Press, Winnipeg.
- Swets, K. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* 240:1285-1293.
- The Times Atlas of the World - Comprehensive Edition. 1975, 5 edition. Times Books & John Bartholomew and Son, London.
- Thomas, C. D., and J. J. Lennon. 1999. Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399(6733):213.
- Thuiller, W. 2003. BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology* 9:1353-1362.
- Thuiller, W., O. Broennimann, G. Hughes, J. R. M. Alkemade, G. F. Midgley, and F. Corsi. 2006. Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biology* 12(3):424-440.
- Tuunainen, P., E. Ikonen, and H. Auvinen. 1980. Lampreys and lamprey fisheries in Finland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37:1953-1959.
- Vecsei, P., R. Sucui, and D. Peterson. 2002. Threatened fishes of the world: *Huso huso* (Linnaeus, 1758) (Acipenseridae). *Environmental Biology of Fishes* 65:363-365.
- Virkkala, R., M. Luoto, K. Heikkinen, and N. Leikola. 2005. Distribution patterns of boreal marshland birds: modelling the relationships to land cover and climate. *Journal of Biogeography* 32:1957-1970.
- Walther, G. R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395.
- Williams, C. B. 1964. *Patterns in the balance of nature*. Academic Press, London.
- Wood, S., and N. Augustin. 2002. GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modelling. *Ecological Modelling* 157:157-177.
- Woodland, R. J., D. H. Secor, and E. J. Niklitschek. 2008. Response of nursery habitat of an endangered population of shortnose sturgeon to changes in dissolved oxygen and temperature. *American Fisheries Society Symposium*.
- Zaynchkauskas, P., editor. 1970. *Biology and Fisheries of Vimba in Europe*. Mintis Press, Vilnius.

TABLE 1. Diadromous fish species studied. The list is taxonomically ordered according to Kottelat (1997) and Kottelat and Freyhof (2007). * represents the catadromous species compared to the anadromous species.

Family	Scientific name and authority	Common name
Petromyzontidae	<i>Caspiomyzon wagneri</i> (Kessler, 1870)	Caspian lamprey
Petromyzontidae	<i>Lampetra fluviatilis</i> (L., 1758)	River lamprey
Petromyzontidae	<i>Petromyzon marinus</i> L., 1758	Marine lamprey
Anguillidae*	<i>Anguilla anguilla</i> (L., 1758)	European eel
Aipenseridae	<i>Acipenser gueldenstaedtii</i> Brandt and Ratzeburg, 1833	Russian sturgeon
Acipenseridae	<i>Acipenser naccarii</i> Bonaparte, 1836	Adriatic sturgeon
Acipenseridae	<i>Acipenser stellatus</i> Pallas, 1871	Stellate sturgeon
Acipenseridae	<i>Acipenser sturio</i> L., 1758	European sturgeon
Acipenseridae	<i>Huso huso</i> (L., 1758)	Beluga
Clupeidae	<i>Alosa algeriensis</i> Regan, 1916	
Clupeidae	<i>Alosa alosa</i> (L., 1758)	Allis shad
Clupeidae	<i>Alosa caspia</i> (Eichwald, 1838)	Caspian shad
Clupeidae	<i>Alosa fallax</i> (Lacepède, 1803)	Twaite shad
Clupeidae	<i>Alosa immaculata</i> Bennett, 1835	Black Sea shad
Clupeidae	<i>Alosa kessleri</i> (Grimm, 1837)	Black-spined herring
Clupeidae	<i>Alosa tanaica</i> (Grimm, 1901)	
Clupeidae	<i>Alosa volgensis</i> (Berg, 1913)	Volga herring
Cyprinidae	<i>Vimba vimba</i> (L., 1758)	Vimba
Osmeridae	<i>Osmerus eperlanus</i> (L., 1758)	Smelt
Coregonidae	<i>Coregonus oxyrinchus</i> (L., 1758)	Houting
Coregonidae	<i>Coregonus</i> spp.	
Salmonidae	<i>Salmo caspius</i> Kessler, 1877	Caspian trout
Salmonidae	<i>Salmo labrax</i> Pallas, 1814	Black Sea salmon
Salmonidae	<i>Salmo salar</i> L., 1758	Atlantic salmon
Salmonidae	<i>Salmo trutta</i> L., 1758	Brown trout
Salmonidae	<i>Salvelinus alpinus</i> (L., 1758)	Arctic Char
Mugilidae*	<i>Liza ramada</i> (Risso, 1826)	Thin-lipped mullet
Pleuronectidae*	<i>Platichthys flesus</i> (L., 1758)	European flounder

TABLE 2. Predictor variables, unit, range and source data used in GAMs model training.

Variable name and description	Unit	Mean	Minimum	Maximum	References
<i>Climatic variables averaged over 1901-1910</i>					
<i>At the outlet</i>					
TempAnn - annual air temperature	°C	11	4.8	20.2	Mitchell and Jones 2005 (CRU TS 2.1 database)
TempSum - summer air temperature	°C	18.9	6.2	30.1	
TempWin - winter air temperature	°C	3.5	-18	14	
<i>On the whole basin</i>					
PrecAnn - annual precipitation	mm/month	63.3	8.2	156.1	
PrecSum - summer precipitation	mm/month	55.9	0	172.1	
PrecWin - winter precipitation	mm/month	65.9	19.2	148.4	
<i>Physical variables</i>					
Long - longitude at the outlet	° (decimals)	14.1	-51.8	54.0	http://earth.google.com/ http://www.rivernet.org/ Dill 1993
Surf - surface drainage area	km ²	57,600	52	3,350,000	
Elv - elevation at the source	m	1181	3	4014	The Time Atlas of the World - Comprehensive Edition 1975

TABLE 3. Summary of the final GAMs models selected to explain the distribution of the diadromous fish. Calibration: training set (147 basins) considered to compute the model; Validation: testing set (49 basins) considered to validate the model. T is threshold. Kappa values were calculated using the optimal threshold (T) that yielded maximum values for each of the models based on the model calibration data. The list is ordered taxonomically according to Kottelat (1997) and Kottelat and Freyhof (2007).

Species	T	Calibration					Validation					
		%Well classified	Sensibility	Specificity	Kappa index	AUC	DevExp (%)	%Well classified	Sensibility	Specificity	Kappa index	AUC
<i>Caspiomyzon wagneri</i>	0.50	99	100	99	0.92	0.99	85	94	50	98	0.54	0.74
<i>Lampetra fluviatilis</i>	0.41	92	96	88	0.83	0.96	66	80	78	81	0.59	0.91
<i>Petromyzon marinus</i>	0.50	97	100	94	0.94	0.99	75	94	90	100	0.87	0.95
<i>Anguilla anguilla</i>	0.72	99	100	93	0.96	0.99	80	94	95	83	0.73	0.90
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	0.40	98	90	100	0.94	0.99	82	90	50	93	0.39	0.72
<i>Acipenser naccarii</i>	0.32	99	83	99	0.83	0.99	83	100	100	100	1	1
<i>Acipenser stellatus</i>	0.37	94	87	96	0.81	0.97	65	94	50	100	0.64	0.74
<i>Acipenser sturio</i>	0.37	77	80	77	0.54	0.82	25	77	53	91	0.47	0.72
<i>Huso huso</i>	0.51	98	96	98	0.92	0.98	78	94	67	96	0.54	0.80
<i>Alosa alosa</i>	0.59	90	85	92	0.78	0.94	51	82	71	88	0.59	0.94
<i>Alosa fallax</i>	0.40	81	99	62	0.62	0.86	37	75	78	72	0.50	0.81
<i>Alosa tanaica</i>	0.16	95	100	95	0.67	0.98	64	90	33	98	0.40	0.73
<i>Vimba vimba</i>	0.36	93	85	95	0.80	0.97	65	87	40	100	0.51	0.70
<i>Osmerus eperlanus</i>	0.61	96	97	99	0.90	0.99	77	86	67	93	0.63	0.90
<i>Coregonus</i> spp.	0.13	100	100	100	1	1	96	96	75	98	0.73	0.86
<i>Salmo caspius</i>	0.10	100	100	100	1	1	99	96	100	96	0.73	0.98
<i>Salmo labrax</i>	0.46	97	87	98	0.86	0.99	71	98	100	98	0.66	0.98
<i>Salmo salar</i>	0.20	99	99	96	0.94	0.99	88	94	100	87	0.88	0.98
<i>Salmo trutta</i>	0.69	86	83	93	0.69	0.92	43	79	83	67	0.48	0.86
<i>Salvelinus alpinus</i>	0.25	99	100	99	0.97	0.99	91	94	100	93	0.79	0.96
<i>Liza ramada</i>	0.59	91	93	87	0.80	0.95	49	83	79	92	0.61	0.91
<i>Platichthys flesus</i>	0.48	95	99	82	0.85	0.97	66	86	93	67	0.63	0.88

TABLE 4. Variables selected in final models showing nature of the relationship between each continuous variable and diadromous fish presence-absence. For each variable, numbers indicate its relative contribution (Rank) to the model. (s) represents smooth term of GAMs. Effect represents with a letter (P, positive; N, negative; U, unimodal with an intermediate optimum) the direction of the effect. For climatic variables, Type informs on the expression (Annual, Summer or Winter) retained in the final model. The list is taxonomically ordered according to Kottelat (1997) and Kottelat and Freyhof (2007).

Species	Long	TempAnn		Surf	PrecAnn		Elv	
		Rank	Effect		Rank	Effect		Rank
<i>Caspiomyzon wagneri</i>	1	P						
<i>Lampetra fluviatilis</i>	1(s)	U	2(s)	Annual	U	2(s)	Annual	U
<i>Petromyzon marinus</i>	1(s)	U	3(s)	Summer	U	2(s)	Annual	U
<i>Anguilla anguilla</i>	1(s)	U						
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	1(s)	P	3(s)	Annual	U	2	P	
<i>Acipenser naccarii</i>	1(s)	U				2(s)	Annual	P
<i>Acipenser stellatus</i>	1	P	3(s)	Annual	U	2	P	
<i>Acipenser sturio</i>	2(s)	U				1(s)	U	3
<i>Huso huso</i>	1	P				2(s)	P	3
<i>Alosa alosa</i>	1(s)	N	2(s)	Summer	U	3(s)	U	
<i>Alosa fallax</i>	1(s)	N	3(s)	Annual	P	2(s)	U	
<i>Alosa tanaica</i>	1(s)	P	3(s)	Annual	U	2(s)	P	
<i>Vimba vimba</i>	1(s)	P	3(s)	Winter	U	2(s)	P	
<i>Osmerus eperlanus</i>	3(s)	U	1(s)	Summer	U	2(s)	U	
<i>Coregonus</i> spp.	2(s)	U	1(s)	Annual	N	3(s)	U	
<i>Salmo caspius</i>	1(s)	P				2(s)	Annual	U
<i>Salmo labrax</i>	1(s)	P				2(s)	P	
<i>Salmo salar</i>	2(s)	U	1	Annual	N	3(s)	U	
<i>Salmo trutta</i>	1(s)	U	2(s)	Winter	N	3	P	
<i>Salvelinus alpinus</i>	2	N	1(s)	Winter	N			
<i>Liza ramada</i>	2(s)	U	1(s)	Annual	P			
<i>Platichthys flesus</i>	2(s)	U	1(s)	Summer	U	3(s)	Annual	U

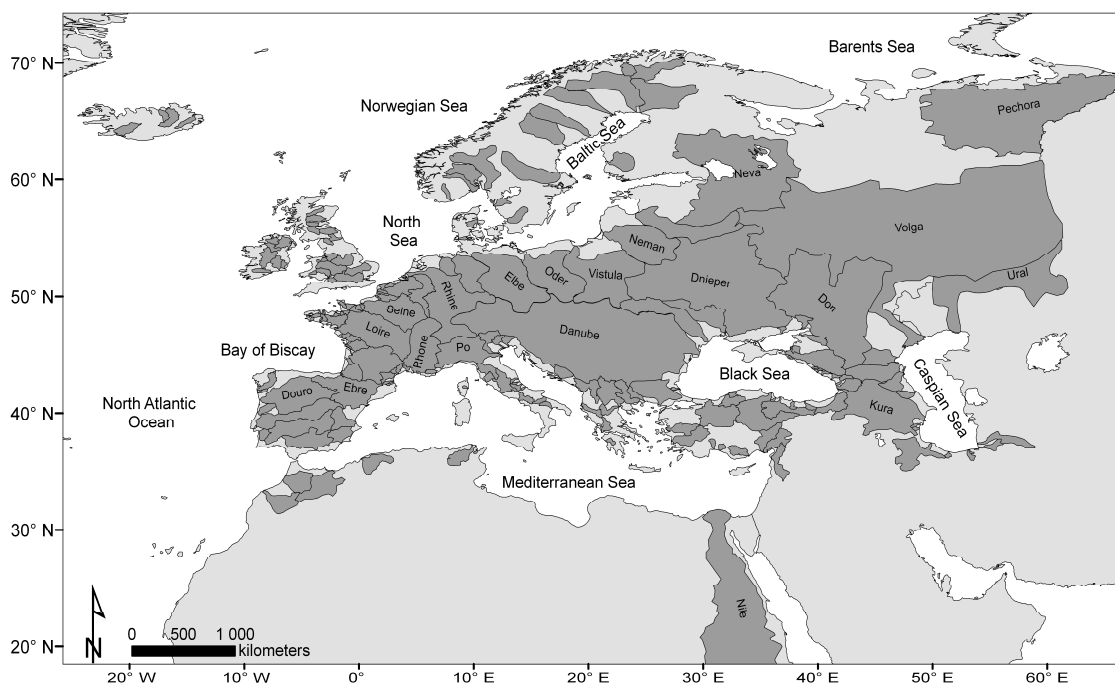


FIGURE 1. The study area covering the whole of Europe, North Africa and the Middle East. The names of the largest basins were provided. Nile (Egypt) and Kapisillit (Greenland) basins were truncated to allow a better visualization of the whole study area.

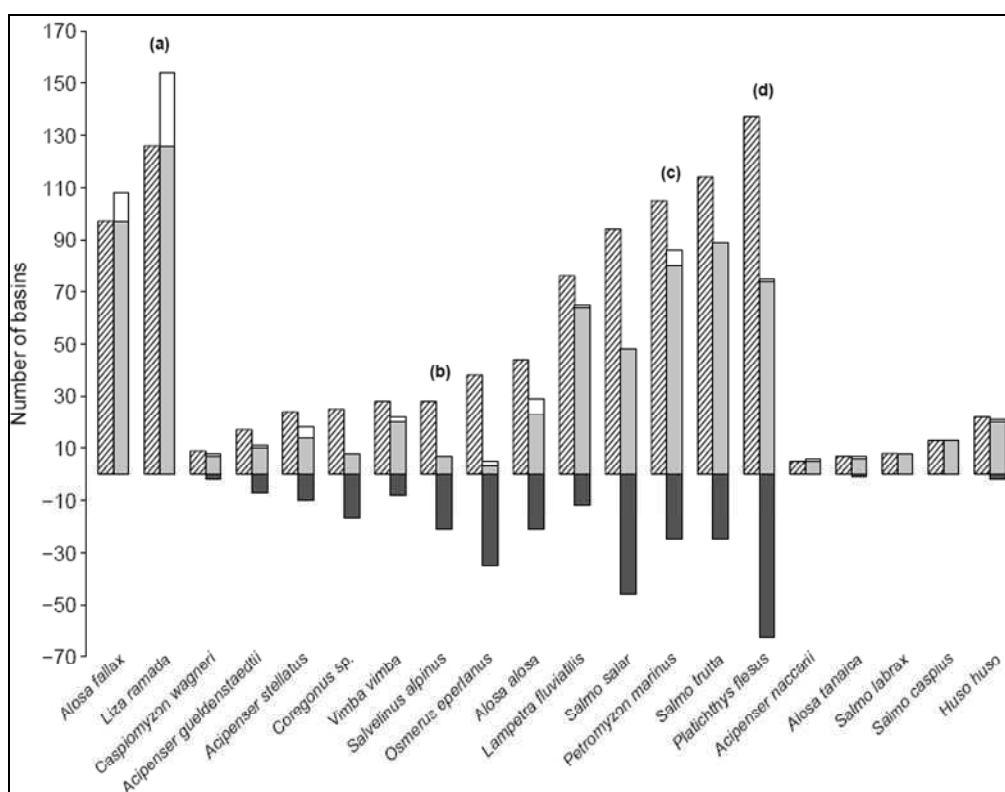


FIGURE 2. Changes in distribution predicted for each species by GAMs. Hatched bars represent the number of basins where the species occurred in 1900. Light gray bars represent basins where the species remained in 2100 under climate change. White and dark gray bars represent respectively the number of basins gained and lost by a species in 2100 under climate change. Letters indicate the species for which a map was produced in figure 3. The species were sorted to highlight groups according to response to climate change. Within a group, the species were sorted by increasing frequency of occurrence in the study area.

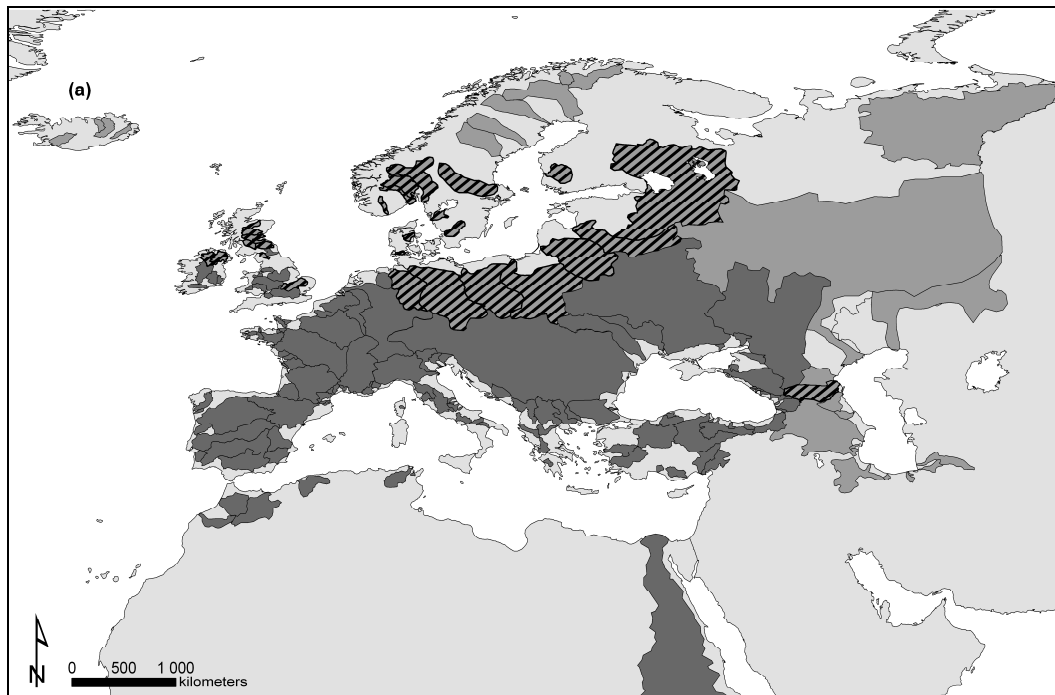


FIGURE 3a. Projected future potential distribution for *Liza ramada*. Dark gray color corresponds to stable suitable basins, clear gray to stable unsuitable basins, hatched with a white background to loss of suitable basins and hatched with a gray background to gain of suitable basins. Nile (Egypt) and Kapisillit (Greenland) basins were truncated to allow a better visualization of the whole study area.



FIGURE 3b. Projected future potential distribution for *Salvelinus alpinus*. Dark gray color corresponds to stable suitable basins, clear gray to stable unsuitable basins, hatched with a white background to loss of suitable basins and hatched with a gray background to gain of suitable basins. Nile (Egypt) and Kapisillit (Greenland) basins were truncated to allow a better visualization of the whole study area.

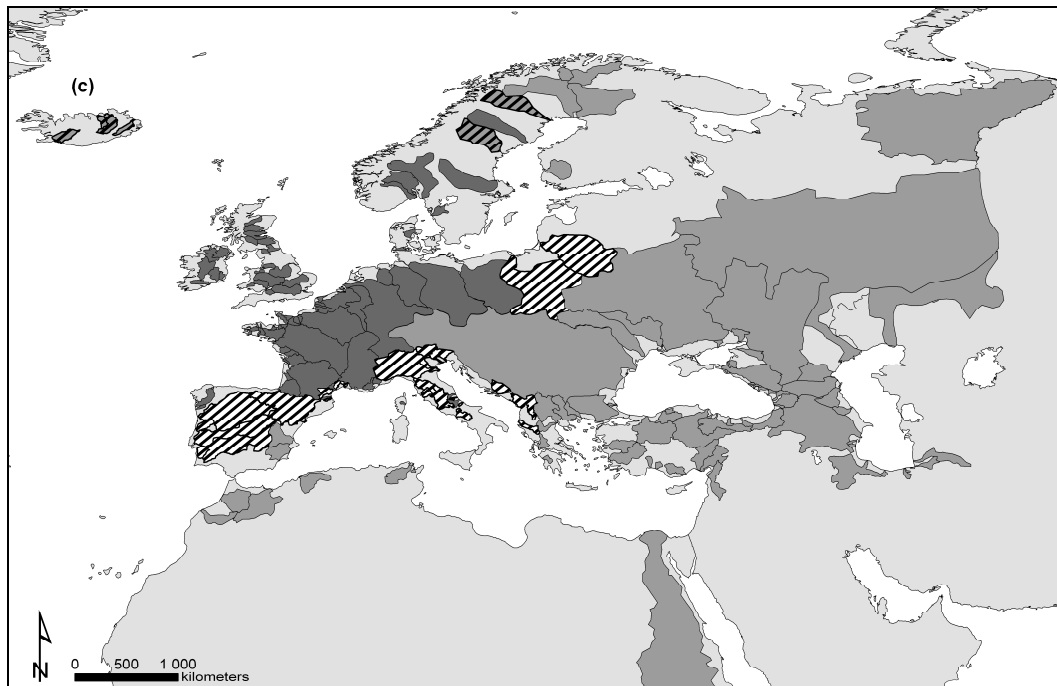


FIGURE 3c. Projected future potential distribution for *Petromyzon marinus*. Dark gray color corresponds to stable suitable basins, clear gray to stable unsuitable basins, hatched with a white background to loss of suitable basins and hatched with a gray background to gain of suitable basins. Nile (Egypt) and Kapisillit (Greenland) basins were truncated to allow a better visualization of the whole study area.

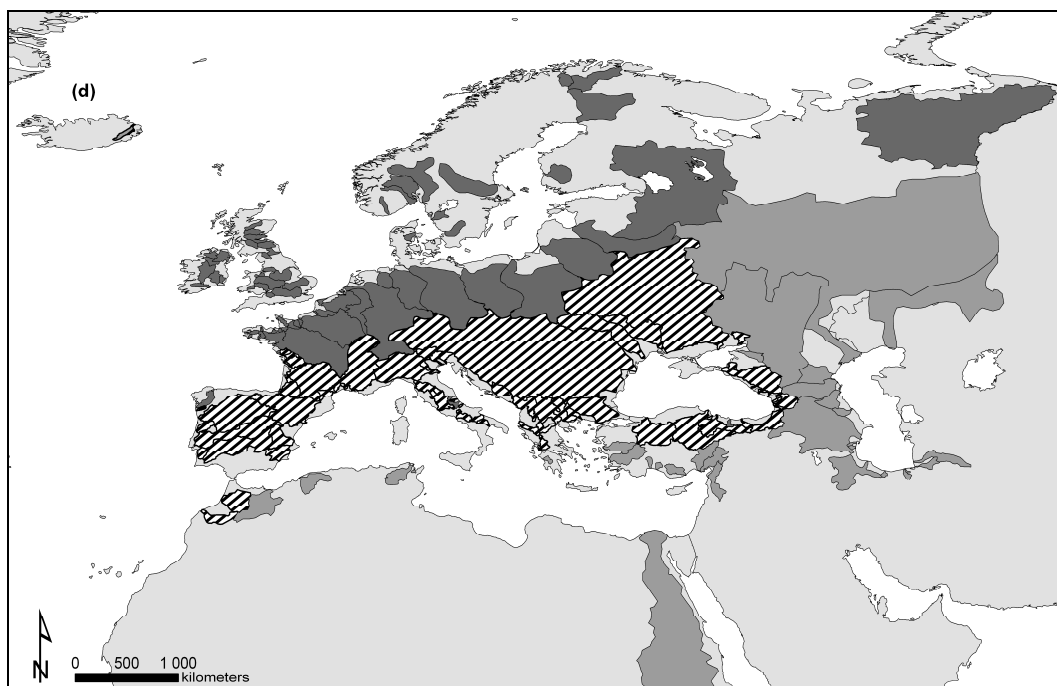


FIGURE 3d. Projected future potential distribution for *Platichthys flesus*. Dark gray color corresponds to stable suitable basins, clear gray to stable unsuitable basins, hatched with a white background to loss of suitable basins and hatched with a gray background to gain of suitable basins. Nile (Egypt) and Kapisillit (Greenland) basins were truncated to allow a better visualization of the whole study area.

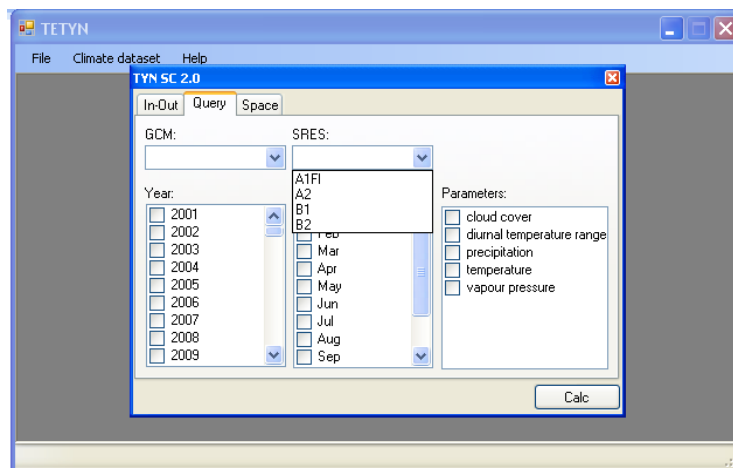


Figure 19 : Interface du logiciel TETYN permettant de définir les différentes modalités de l'extraction.

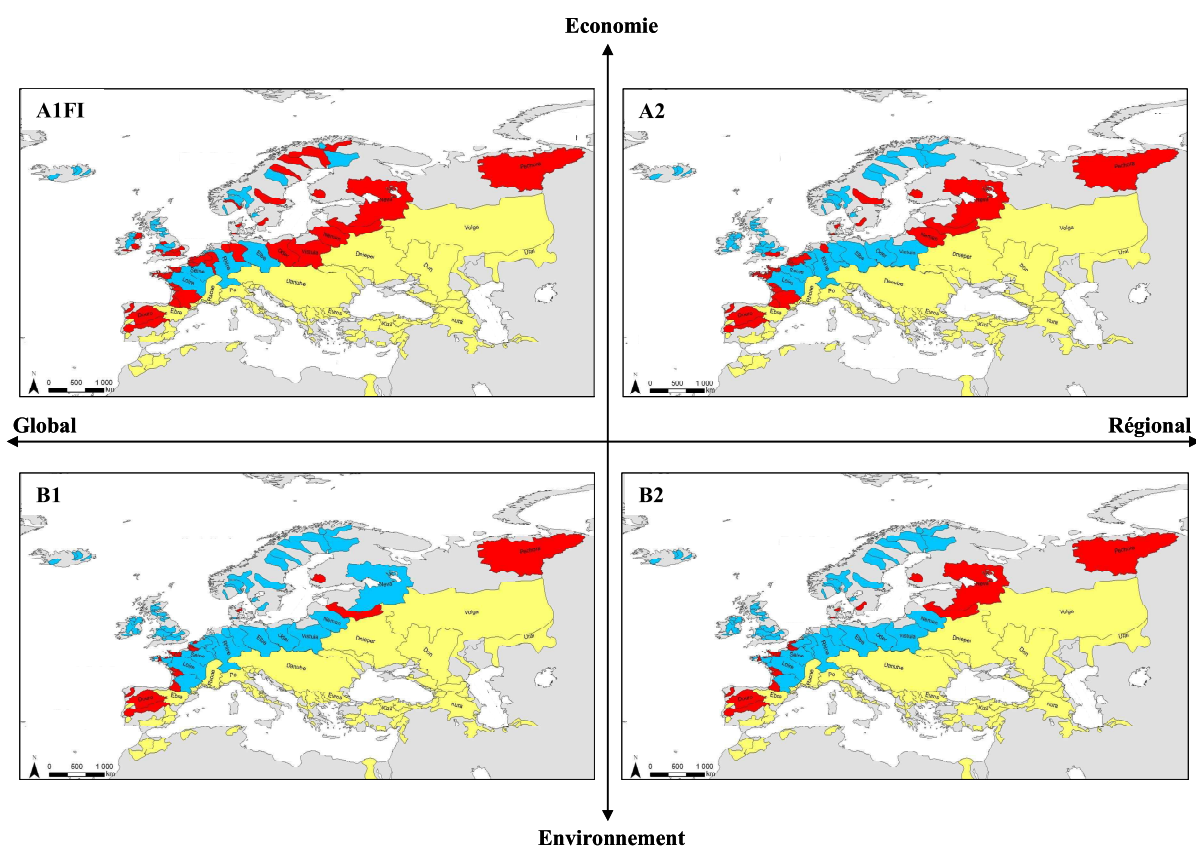


Figure 20 : Cartes de distribution des habitats potentiels pour le saumon atlantique, en 2100, dans le contexte du changement climatique. Quatre scénarios socio-économiques de l'IPCC ont été utilisés pour réaliser les projections : A1FI, A2, B1 et B2. Les deux axes représentent les orientations possibles du développement socio-économique mondial. Dans le sens inverse des aiguilles d'une montre en partant de B1, les scénarios correspondent à des élévations des concentrations de gaz à effet de serre, et donc des températures, de plus en plus fortes (Cf. 2.3.2 « Des écarts marqués entre les scénarios d'évolution »). Bassins pour lesquels le saumon atlantique était absent en 1900 et dont les conditions climatiques seraient défavorables à cette espèce en 2100 (■) ; bassins pour lesquels le saumon atlantique était présent en 1900 et dont les conditions climatiques seraient défavorables à cette espèce en 2100 (■) ; bassins pour lesquels le saumon atlantique était présent en 1900 et dont les conditions climatiques seraient climatiquement favorables à cette espèce en 2100 (■) ; bassins pour lesquels le saumon atlantique était absent en 1900 et dont les conditions climatiques seraient climatiquement favorables à cette espèce en 2100 (■) (pas de bassin de ce type pour le saumon atlantique).

4.2.3 Des projections multiscénario

Solymosi *et al.* (2007) ont développé un utilitaire, TETYN, permettant d'extraire facilement et rapidement des données des deux bases utilisées pour évaluer les conditions climatiques en 1900, 2000 et 2100, *i.e.* CRU T.S 2.1 (Mitchell & Jones, 2005) et TYN S.C. 2.03^{††††††††} (Mitchell *et al.*, 2004). En particulier, cet outil autorise le calcul de descripteurs du climat, dans ce cas présent les températures de l'air et les précipitations, en choisissant parmi plusieurs GCMs^{††††††††} et scénarios socio-économiques, et en sélectionnant une période et une zone d'intérêt. Cet outil propose une interface simple et directe permettant d'automatiser une étape jusqu'alors fastidieuse (Figure 19). Selon la procédure de projection décrite dans les deux articles précédents, des cartes de distribution potentielle future ont été obtenues pour une espèce emblématique des poissons migrateurs amphihalins, le saumon atlantique, en utilisant les quatre scénarios socio-économiques les plus répandus. Dans le contexte du changement climatique, les projections réalisées avec les quatre scénarios iraient toutes dans le sens d'une perte d'habitats favorables, en particulier dans le sud de son aire de distribution et dans la partie méridionale de la mer Baltique. Cependant, en fonction du scénario retenu, l'intensité de ce phénomène serait plus ou moins marquée. Les scénarios correspondant aux élévations de température les plus fortes (A1FI et A2) induiraient des pertes plus nombreuses que les scénarios équivalant à des élévations de température plus modérées (A1 et B1) (Figure 20). Dans tous les cas, aucun bassin ne deviendrait favorable pour l'installation de populations de cette espèce. En effet, cette espèce nordique est déjà acculée à une barrière géographique forte : l'absence de terre au-delà de 75 °N en Europe, à l'exception de l'archipel du Svalbard. Le bilan pertes-gains pourrait se traduire par une contraction de l'aire de distribution du saumon atlantique. Cependant, cette conclusion dépend aussi de facteurs non climatiques évoqués tout au long du manuscrit, et notamment de la résilience de l'espèce, *i.e.* sa capacité à persister dans un environnement devenant défavorable. Dans le cas inverse d'espèces étendant potentiellement leur aire de distribution, *e.g.* mulot porc ou alose feinte, ce sont les caractéristiques de dispersion/migration de l'espèce, *i.e.* sa capacité à atteindre un environnement devenant favorable, qui sont, dans un premier temps, limitantes. Dans le cadre plus concret de l'application de ces résultats par des décideurs politiques et des gestionnaires, l'information contenue dans les cartes pourrait être résumée sous la forme d'un « indice de fiabilité » pour chaque bassin, indiquant le niveau de convergence entre les scénarios. Sans résoudre entièrement la question des incertitudes inhérentes à la modélisation géographique prédictive, ce type de représentation permettrait d'en intégrer une partie et d'en souligner l'importance auprès de possibles utilisateurs.

†††††††† Bases développées par le Climatic Research Unit, University of East Anglia, Norwich, UK.

†††††††† Modèles climatiques globaux - Global Climatic Models.

4.3 L'article centré sur les données d'abondance

Cet article s'intitule « Impact du changement climatique au cours du XXI^{ème} siècle sur les poissons migrateurs amphihalins répartis sur l'Europe, l'Afrique du Nord et le Moyen-Orient ». Il a été accepté pour publication dans la revue *Global Change Biology* en juillet 2008. Cette revue internationale et interdisciplinaire encourage la compréhension de l'interface entre les changements environnementaux, *i.e.* élévations des concentrations en O₃ et CO₂ atmosphériques, changement climatique et eutrophisation, et les systèmes biologiques. Les mots clés pour décrire ce travail sont : changement climatique, distribution, abondance, poissons migrateurs amphihalins, échelle continentale, changement de distribution et modèle de régression logistique.

4.3.1 Le résumé en français

Le changement climatique pourrait influencer fortement les distributions des espèces et en particulier amener aux déplacements des aires de répartition vers les pôles. Dans cette étude, nous nous sommes concentrés sur les poissons migrateurs amphihalins qui sont importants économiquement et écologiquement dans l'ensemble de l'Europe. Nous avons examiné la distribution potentielle de tous les migrateurs amphihalins régulièrement rencontrés en Europe, en Afrique du Nord et au Moyen-Orient (28 espèces), dans les conditions projetées pour le XXI^{ème} siècle, dans un contexte du changement climatique. Pour ce faire, nous avons déterminé la distribution 1900 de chaque espèce sur 196 bassins versants répartis sur l'Europe, l'Afrique du Nord et le Moyen-Orient. Quatre niveaux ont été utilisés pour décrire semi-quantitativement l'abondance des espèces, *i.e.* absente, rare, commune et abondante. Puis, nous avons sélectionné cinq variables décrivant le climat prévalant dans le bassin versant ainsi que la nature physique du bassin versant et reflétant les événements historiques connus pour avoir affecté la distribution des poissons d'eau douce. Des régressions logistiques avec une variable réponse ordinaire à quatre niveaux ont été utilisées pour développer des modèles à l'échelle de l'espèce. Ces modèles prédictifs relient la distribution observée de ces espèces en 1900 à la combinaison de variables la plus explicative. Finalement, nous avons sélectionné le scénario A2 de l'IPCC et le modèle climatique global HadCM3^{§§§§§§§§§§} pour obtenir les variables climatiques (température et précipitations) à la fin du siècle. Nous avons utilisé ces variables climatiques de 2100 dans nos modèles et nous avons obtenu pour chaque espèce une carte avec les bassins favorables et non favorables, de

§§§§§§§§§§ Hadley Centre Climate Model, version 3 (Pope *et al.*, 2000). Hadley centre for climate predictions and research, Bracknell, Berkshire, UK. Il s'agit de l'un des modèles les plus employés dans les prédictions météorologiques et les projections climatiques.

même que le pourcentage de contraction ou d'expansion. Vingt-deux modèles ont été construits avec succès, *i.e.* aucun modèle n'a pu être établi pour cinq espèces ayant des distributions trop restreintes ; de plus, le modèle pour *Acipenser sturio* a échoué en calibration. Tous les modèles ont sélectionné la température et/ou les précipitations comme variables explicatives. Les réponses au changement climatique sont espèces-dépendantes mais peuvent être classées en trois catégories : peu ou pas de changement dans la distribution (cinq espèces), expansion de la distribution (trois espèces gagnant des bassins favorables vers le nord) et contraction de la distribution (14 espèces perdant des bassins favorables). Le repositionnement des aires de répartition est en accord avec ceux trouvés dans d'autres études et atteste de la haute sensibilité des poissons migrateurs amphihalins aux modifications de leur environnement.

À noter...

Ces résultats confirment globalement les grandes tendances se dégageant des modèles présence-absence et offrent un diagnostic plus poussé des repositionnements attendus dans le contexte du changement climatique. Cependant, se pose ensuite la question complémentaire de l'impact des pressions anthropiques, agissant à une échelle régionale, sur la distribution des poissons migrateurs amphihalins.

4.3.2 Le choix du package Design

Trois principales fonctions issues de différents packages permettent de construire des modèles de régression ordinale sous R, *i.e.* lrm « *logistic regression model* » du package Design (Harrell, 2000), polr « *ordered logistic or probit regression model* » du package MASS (Venables & Ripley, 2002) et vgam (vglm) « *vector generalized additive (linear) model* » du package du même nom (Yee & Wild, 1996). Ce type de modèle est relativement marginal en écologie et est surtout employé sur des études de cas en médecine où les variables réponses correspondent souvent à des niveaux d'expression d'une maladie (Harrell *et al.*, 1998). Cependant, la fonction la plus fréquemment employée dans les modèles écologiques est la fonction lrm (Guisan & Harrell, 2000; Dirnböck & Diullinger, 2004; Bigler, 2005). Sa relative popularité a permis des échanges constructifs sur les forums spécialisés (<https://stat.ethz.ch/mailman/listinfo/r-help>), auprès de chercheurs ayant déjà utilisé cette fonction ou encore directement auprès du développeur du package. De plus, cette fonction est celle qui présente, à l'heure actuelle, le cortège de fonctions associées le plus complet, notamment sur les aspects de validation des modèles.

4.3.3 L'article au format de la revue

Impact of 21st century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East

GÉRALDINE LASSALLE and ÉRIC ROCHARD

Cemagref, UR EPBX, 50 avenue de Verdun, F-33612 Cestas Cedex, France

Abstract

Climate change is expected to drive species ranges towards the poles and to have a strong influence on species distributions. In this study, we focused on diadromous species which are of economical and ecological importance in the whole of Europe. We investigated the potential distribution of all diadromous fish regularly encountered in Europe, North Africa and the Middle East (28 species) under conditions predicted for twenty-first century climate change. To do so, we investigated the 1900 distribution of each species in 196 basins spread across all of Europe, North Africa and the Middle East. Four levels were used to semi-quantitatively describe the abundance of species, *i.e.* missing, rare, common and abundant. We then selected five variables describing the prevailing climate in the basins, the physical nature of the basins and reflecting historical events known to have affected freshwater fish distribution. Logistic regressions with a 4-level ordinal response variable were used to develop species-specific models. These predictive models related the observed distribution of these species in 1900 to the most explanatory combination of variables. Finally, we selected the A2 SRES scenario and the HadCM3 GCM to obtain climate variables (temperature and precipitation) at the end of this century. We used these 2100 variables in our models and obtained maps of climatically suitable and unsuitable basins, percentages of contraction or expansion for each species. Twenty-two models were successfully built, *i.e.* there were five species for which no model could be established because their distribution range was too narrow and the *Acipenser sturio* model failed during calibration. All the models selected temperature or/and precipitation as explanatory variables. Responses to climate change were species-specific but could be classified into three categories: little or no change in the distribution (5 species), expansion of the distribution range (3 species gaining suitable basins mainly northward) and contraction of the distribution (14 species losing suitable basins). Shifting ranges were in accordance with those found in other studies and underlined the high sensitivity of diadromous fish to modifications in their environment.

Keyword: climate change, distribution, abundance, diadromous fish, continental scale; range shifts, logistic regression model

Received 25 February 2008; revised version received 20 April 2008 and accepted 22 July 2008

Introduction

Global Climate Models (GCMs) predict significant warming around the globe, ranging from 1.1 to 6.4°C by 2100 under higher levels of greenhouse gases. The Earth's climate has already warmed by approximately 0.74°C over the past 100 years, warming occurred between 1910-1945 and after 1976 (IPCC, 2007).

Correspondence: G. Lassalle, tel. +33 5 57 89 09 98, fax +33 5 57 89 08 01, e-mail: geraldine.lassalle@cemagref.fr

Many studies have attempted to detect and predict impacts of this warming on various ecosystems as well as on a large range of taxa (Hughes, 2000; McCarty, 2001; Walther *et al.*, 2002).

Marine fish have responded markedly to recent increases in sea temperature with similar responses in temperate, polar and tropical regions (Roessig *et al.*, 2004). For exploited and un-exploited fish with northerly or southerly range margins in the North Sea, half have shown boundary shifts

with warming and all but one shifted northward (Perry *et al.*, 2005). Predictions of future climatic conditions portend further impacts on the distribution and abundance of marine fish. It is expected that more species will invade northern waters. There may be concurrent contraction of the ranges of a smaller number of cold-water species (Rose, 2005). Along the western Atlantic coast, a major loss of habitat for saltwater striped bass *Morone saxatilis* is predicted to occur in the Chesapeake Bay, where the species has had its greatest abundance historically. Conversely, an expansion of the species' range around Nova Scotia and farther into the Gulf of St. Lawrence may occur (Coutant, 1990).

Freshwater fish geographical ranges shifted towards higher latitudes and higher altitudes during the twentieth century. During the last 15 to 25 years, fish communities of large rivers in France have exhibited significant increases in proportions of warm-water species and of species richness (Daufresne *et al.*, 2003; Daufresne & Boët, 2007). However, as these authors have pointed out, most of the studies on climate change and freshwater ecosystems were performed to assess the impact of twenty-first century climate change. Under a doubling of atmospheric carbon dioxide, U.S. cold fish thermal habitat is predicted to decrease by 36% whereas warm fish thermal habitat is predicted to increase by 36% (Mohseni *et al.*, 2003). Xenopoulos *et al.* (2005) also took into account the future loss of river discharge from climate change and increased water withdrawals, to predict freshwater fish extinctions in the world's largest rivers. In this scenario, up to 75% of local fish biodiversity would be headed towards extinction by 2070.

Few studies of climate change impacts in aquatic biodiversity have included diadromous fish, defined by McDowall (1988) as fish which migrate between sea and fresh waters to achieve their life cycle (Reist *et al.*, 2006a; Reist *et al.*, 2006b).

However, diadromous fish constitute a unique component of biodiversity and in a few cases are recognized as keystone species of ecosystems (Naiman *et al.*, 2002). Their commercial and recreational fisheries have been of economic and social importance for centuries (*e.g.* recreational ice fishery for the Atlantic tomcod *Microgadus tomcodi* in Quebec (Fortin *et al.*, 1990); commercial fishery of the European eel *Anguilla anguilla* (Dekker, 2003b)). These species are strongly linked with the history of the basins and constitute an environmental heritage (Hoffmann, 1996).

The main goal of this paper was to determine for all diadromous species regularly encountered in Europe, North Africa and the Middle East their future suitable climatic environment under twenty-first century climate change; this is a key element to the development of long-term conservation plans. For this purpose, as a first step, we built species-specific models which explained their observed distributions around 1900 using climatic, historic and physical predictors known to constrain freshwater fish distribution. In a second step, we considered the approximate year 2100 values of these predictors to predict the potential distributions of the species at the end of the twenty-first century. The use of the 1900 distribution to build the species-specific models allowed us to focus on the climatic potential only. Indeed, the 1900 distribution was before the first warming period of the twentieth century, which occurred between 1910 and 1945 (IPCC, 2007). Moreover, 1900 was before the European large dams policy which started in the 1950s (CIGB/ICOLD, 2003). Thus, our 1900 models do not need to include regional anthropogenic pressures such as erection of dams (Larinier, 2001), deterioration in essential habitats (Lepage *et al.*, 2000) and water quality (Maes *et al.*, 2007) as well as unsustainable fisheries (Masters *et al.*, 2006). Most of the predictive studies used presence-absence data to produce qualitative models (Guisan & Thuiller, 2005). In our

G. LASSALLE & E. ROCHARD

case, we split up the presence-absence data into abundance classes to produce semi-quantitative response variables and thus more accurate predictions.

Material and Methods

Study area

196 basins were selected across Europe, North Africa and the Middle East in a two-step process: i) we selected all the large rivers in the area (35 basins exceeding 50,000 km² and draining two thirds of the continent) according to the list of major European river catchments provided by the European Environment Agency (www.eea.europa.eu); ii) we selected all the medium-sized rivers (47 basins exceeding 10,000 km²) following the same list and then small-sized rivers (114 basins smaller than 10,000 km²) avoiding any obvious geographical bias. The basins were spread from Greenland in the west (Kapisillit River: 51.76°W) to Iran in the east (Gorgan Rud River: 54.04°E).

Diadromous fish data

All diadromous species regularly encountered in the study area were considered (Table 1). This list was based on the heuristic checklist of the freshwater fish of Europe (Kottelat, 1997; Kottelat & Freyhof, 2007). The Nordic coregonids were pooled under the genus *Coregonus* spp. because of uncertainty about their taxonomic status. All the species selected demonstrate a diadromous life history strategy. For several diadromous species, migratory and resident (non-migratory) populations often coexist (Klemetsen *et al.*, 2003) and both forms were taken into account in the analysis.

A database of abundances of these species at the beginning of the twentieth century in the selected basins (EuroDiad 2.0) was produced from extensive literature searches. Data were extracted from figures, tables or from the text of papers. The

preliminary study by Béguer *et al.* (2007) gives a great overview of the literature range covered by our work. Some additional unpublished data were provided by scientists from the Diadfish network (www.diadfish.org). However, as quantitative abundance data were variable in quality and quantity and impossible to obtain for most species, we chose to develop a 4-level ordinal variable. Our categories of abundance were defined at the basin scale and were based for a species on the presence or absence of functional populations, *i.e.* in fresh water, functional means that anadromous fish breed while catadromous fish grow (McDowall, 1988). The population size, frequency of occurrence, and the dominance of this species in the community were also elements of classification. The ordinal classes were as follows:

- Missing: species never recorded in the basin,
- Rare: occasional vagrants,
- Common: functional populations present,
- Abundant: functional populations present and dominant in the community in terms of number of individuals.

The database was validated by fish fauna experts from countries included in the study area (see Acknowledgements).

Environmental data

As recommended by Austin (2007), five variables were selected on the basis of availability and that the variables correlate with the species' distributions (Table 2).

Three indirect variables (environmental parameter with no direct physiological relevance to a species' performance) were retained: one factor which presumably reflects biogeographical process and two variables providing a physical description of the basins. Longitude at the mouth (Long) can be linked to the biogeographical history of freshwater animals (Banarescu, 1992; Keith, 1998). Two major events have profoundly affected fish extinction,

dispersal and speciation since the end of Miocene: the Messinian salinity crisis (5 million years ago) with the formation of the semi-enclosed seas in the Ponto-Caspian region and their highly endemic fauna (Hsü *et al.*, 1977); and the last glaciation (18,000 years ago) with the recolonization of northern Europe taking place from the Danubian refuge (Oberdorff *et al.*, 1997; Reyjol *et al.*, 2007). The geography of Europe allowed us to summarize these processes along an East-West gradient.

Surface area of the drainage basin (Surf) has been demonstrated to have an influence on the distribution of freshwater fish (Oberdorff *et al.*, 1997; Griffiths, 2006; Reyjol *et al.*, 2007) in accordance with the species-area relationship first described by MacArthur (1984). Elevation at the source (Elev) can correlate with an organism's distribution through its correlation with variables such as temperature or rainfall (Austin, 2007). Combined with precipitation, it represents the hydraulic potential of the river (Pont *et al.*, 2005). This has consequences for the characteristics of the habitats and thus ultimately for the species' ability to navigate and use habitats within the watercourse.

Two direct factors (environmental parameters that have physiological importance, but are not consumed) describe the climate of the basins: air temperature at the mouth and basin-wide precipitation. We compiled climatic data from the CRU TS 2.1 database (Climate Research Unit Time-Series; Mitchell & Jones (2005)). Temperature and precipitation data used in our 1900 models were averaged between 1901-1910 to smooth inter-annual variability. This decade was before the first warming phase of the twentieth century which occurred between 1910-1945 (IPCC, 2007) and corresponded to a negative anomaly of -0.45 according to the normal (mean air temperature between 1961-1990) (Brohan *et al.*, 2006). Precipitation across the whole basin corresponded to the average for all the grids included in the basin. This

calculation was performed with ArcGIS 9.0 (ESRI, 2004). The mean annual air temperature and precipitation (TempAnn/PrecAnn), the mean over the three summer months (June, July and August – TempSum/PrecSum) and the mean over the three winter months (December, January and February – TempWin/PrecWin) were tested.

Statistical analysis

We derived ordinal logistic regression models (Proportional Odds models; PO) based on the cumulative distribution of probabilities. These attribute a different intercept value for each ordinal class of the variable, but the same coefficient for each term of the explanatory variables (Harrell, 2001). Ordinal models were fitted with R software (R foundation core team, 2005), *i.e.* the lrm function from the R-Design library (Harrell, 2000) and some custom functions to implement the PO models.

Due to spatial autocorrelation in abundance data, the assumption of independence of the observations is violated (Dirnböck & Diullinger, 2004; Bigler, 2005). Thus, type I errors would be increased in statistical tests (*i.e.* rejections of the null hypothesis when in fact there is no effect of the predictor variable on the response variable). To obtain a working independent model, we applied the Huber-White sandwich robust covariance estimator (Huber, 1967), which is unbiased for cluster-correlated data (Williams, 2000). Each homogeneous abundance patch (*i.e.* adjacent basins of the same abundance) was treated as a cluster and the robcov function (ROBust COVariance; Harrell (2000)) was used to correct for correlated responses.

We examined all possible combinations of the five variables with the exception of those with more than one expression (annual, summer and winter) of the same climatic variable due to predictor collinearity. Following the principle of parsimony, interactions were not considered.

G. LASSALLE & E. ROCHARD

The best models were selected, *i.e.* the combination of predictors including second order polynomials only, with no interaction, and reducing the greatest amount of deviance (Guisan *et al.*, 1998; Guisan & Harrell, 2000). Model and predictor significance were verified using a Wald test statistic assuming a chi-square distribution ($p \leq 0.1$).

Bootstrapping is considered far superior to other methods of internal model validation (Guisan & Harrell, 2000). Thus, as described in Efron & Tibshirani (1993) and Harrell *et al.* (1998), validation of all environmental models was obtained by resampling from the calibration data (1000 resamples with replacement) using bootstrap (validate.lrm function; Harrell (2000)) to obtain bias-corrected values of Nagelkerke's R^2 (quoted as R_N^2 hereafter), judging the predictive strength of the model (Nagelkerke, 1991), and Somers' concordance index D_{xy} (Somers, 1962) which is based on the Wilcoxon-Mann-Whitney two sample rank test. D_{xy} takes values between 0 and 1, depicting totally random versus perfectly discriminating models, respectively. As a rule of thumb, $D_{xy} > 0.6$ indicates models useful for predictive purposes (Harrell, 2001). In order to represent all ordinal response values in each bootstrap resample, data were stratified following the species abundance. As an additional validation measure, the percentage of deviance explained by the final model was also assessed (Kent, 1983; Dirnböck & Diullinger, 2004):

$$\text{DevExp} = \frac{\text{Null model deviance} - \text{final model residual deviance}}{\text{Null model deviance}} \times 100$$

Climate scenarios and predictions

To examine the effect of climate change on the distribution of species in the future, we used the TYN SC 2.03 dataset (Tyndall Centre for Climate Change Research Set of Scenarios; Mitchell *et al.* (2004)). Potential future distributions were predicted by changing the climate as predicted by the HadCM3 (Hadley Centre Coupled Model

version 3) GCM under one SRES scenario (A2) (Special Report on Emission Scenarios; IPCC (2000)). Temperature and precipitation were averaged over thirty years from 2070 to 2099 to smooth inter-annual variability. The climate model used resulted in a rise in annual temperature of between 1°C and 7°C over the study area and a reduction in annual precipitation of up to 47% for basins in the southern part of the study area. In contrast, for northern basins there was a corresponding increase in annual precipitation.

After using the 2100 climatic variables in the proportional odds models, the 2100 cumulative probabilistic predictions had to be recoded to the original, ordinal scale. To do so, the classification rules proposed by Bigler (2005) were used. With each of the four classification rules combined with a set of threshold values, cumulative probabilistic predictions could be related to a specific class. In a first step, during the 1900 model calibration phase, the threshold values that provide the best correlation between the 1900 cumulative probabilistic predictions of fish distribution and the 1900 observations were determined (Guisan *et al.*, 1998). In a second step, for each record, these thresholds were applied to the 2100 cumulative probabilistic predictions of fish distribution.

Results

Models of diadromous fish distribution

All diadromous species were significantly related to the environmental variables used (Table 2), albeit with different sets of predictors (Table 3). Among indirect factors, longitude at the mouth was the most frequently selected variable (21 models) followed by surface area of the drainage basins (10 models) and elevation at the source (5 models). Each model retained at least one climatic variable and eight models selected both temperature and precipitation. Summer temperature and summer precipitation were the most frequently

selected expressions, *i.e.* in 8 and 5 models respectively. For these climatic variables, relationship with log odds were mainly bell-shaped curves indicating an optimum in the range. Three species, *i.e.* *Anguilla anguilla*, *Alosa fallax* and *Salmo caspius* included TempWin with an increasing trend and *Salvelinus alpinus* retained TempAnn with a converse trend. For this species, this negative relation with temperature was balanced by an increasing trend of abundance with PrecAnn. Three others species from the sturgeon and flatfish families selected precipitation in the same way (Fig. 1).

Ordinal models explained a proportion of deviance (DevExp) ranging from 15.4% (weak fit) for the *Acipenser sturio* model to 100% (high fit) for *Acipenser naccarii* and *Salmo caspius*. On average, the proportion of deviance explained by the species-specific models was 57% and could be considered reasonable. Five models out of twenty-three had a DevExp value above 70% (Table 3). Predictive discrimination ability of models, as obtained by bootstrap resampling from the calibration dataset, was 0.86 (D_{xy}) on average and R_N^2 was 0.65. The *Acipenser sturio* model showed the lowest D_{xy} (0.47) and goodness of fit ($R_N^2 = 0.15$), and *Acipenser naccarii* the best ($D_{xy} = 0.99$, $R_N^2 = 0.93$). Thus, following the D_{xy} threshold of 0.6, all but one of the models were useful for predictive purposes (Table 4).

There were five species for which no model could be established, *Alosa algeriensis*, *Alosa caspia*, *Alosa kessleri*, *Alosa volgensis* and *Coregonus oxyrinchus*, because their distribution range was too narrow. Indeed, these species were recorded in only 1 to 5 basins in our study area.

Climate scenarios and predictions

Under the climate change scenario used in this study, diadromous fish will potentially lose more suitable basins than they will gain, *i.e.* 336 versus 113 basins respectively. Moreover, there was no relationship

between the 1900 distribution range of a species and the impact of climate change on this distribution. Indeed, in Figure 2 where the species were sorted by increasing order according to the size of their 1900 distribution area, the species inhabiting relatively few basins were not the most impacted.

For most of the species, their appearance in newly favorable basins resulted in potentially abundant and common abundance levels. Three species were calculated to extend their distribution range under climate change. These expansions corresponded mainly to northward shifts. *Alosa fallax* was predicted to appear at the northern and eastern boundaries of its 1900 distribution area and would exhibit an increasing abundance in Scotland and Ireland. In the same way, *Anguilla anguilla* abundance was predicted to increase in the eastern basins around the Black Sea, the Aegean Sea, as well as in Scandinavia. All the basins around the Bothnian Bay would become favorable to *Vimba vimba*. However, this species was calculated to disappear from the southern Black Sea, *i.e.* in several Turkish basins and in the southern Caspian Sea, mostly in Iranian watersheds (Fig. 3a). The percentages of basins where these three species could potentially appear or increase their abundance were 12%, 12% and 26% respectively.

Caspiomyzon wagneri was the only species showing no change in its distribution area. *Acipenser gueldenstaedtii* will remain mostly unchanged with potentially abundant populations in the large basins of the Middle East. *Acipenser stellatus* would lose suitable basins in the southern Caspian Sea, but all the small Black Sea basins would become favorable to this species. *Alosa tanaica* was calculated to remain abundant in the larger basins bordering the Black Sea such as the Danube River and the Don River. The species could potentially gain small suitable basins in this zone. However, the southern basins in Turkey and near the Marmara Sea were projected to become unsuitable for this

G. LASSALLE & E. ROCHARD

shad. *Liza ramada* was predicted to lose favorable basins, especially around the Aegean Sea, and to experience a declining abundance around the Mediterranean. However, the species was calculated to extend its distribution area markedly into Scotland and Scandinavia, and to benefit from increased abundance possibilities in Irish and English basins (Fig. 3b).

However, most diadromous species were predicted to experience a moderate to high decrease in the number of suitable basins in the southern end of their ranges, which would not be balanced by gains of suitable basins. In increasing order of potential distribution area contraction:

1. *Salmo trutta* was predicted to lose all its suitable basins in the southern part of its distribution area, *i.e.* the Black Sea, the Mediterranean, the Iberian Peninsula and the South of France, but likely continue being abundant in northern basins.

2. *Salmo caspius*, endemic to the Caspian Sea, exhibited a complex trend. The species would lose three suitable northern large basins: the Terek, Sulak, and Volga Rivers but would appear in two small rivers.

3. *Petromyzon marinus* was predicted to exhibit a marked response to climate change. Favorable basins in Italy, around the Gulf of Lion, and in the Iberian Peninsula were predicted to be lost. This lamprey would experience moderate to high decreases in abundance around the Bay of Biscay but would remain at a high level of abundance in Germany and Poland. Moreover, some basins were predicted to turn favorable for this species in Scandinavia as well as in Iceland (Fig 3c).

4. *Acipenser naccarii* would potentially maintain stable populations in the eastern Adriatic Sea, but the species would diminish in the Po River and disappear in the southern Italian basins.

5. *Salmo salar* presented several degrees of contraction. The species was predicted to lose suitable basins in southern France and Portugal leading to a percentage of basins lost above 30 % (Fig. 2) and to experience a

marked decrease in abundance in northern France. *Salmo salar* would also diminish to a lesser extent around the North Sea and the southern Baltic. The populations will potentially remain high and intact in the United Kingdom (Fig. 3d).

6. *Lampetra fluviatilis* was predicted to lose most of its suitable basins in France and around the Mediterranean. The species was also calculated to diminish in the south of the British Isles.

7. *Huso huso* will potentially disappear in the southern Caspian basins and will diminish in the mid-Caspian basins. The small basins around the Azov Sea were predicted to lose their populations.

8. *Alosa alosa* was calculated to appear in some Scottish and Norwegian basins but to experience a drastic decrease in the southern part of its present distribution area with the loss of suitable Moroccan, Spanish, Portuguese and French basins.

9. *Platichthys flesus* would disappear in all the basins around the Black Sea, the Mediterranean, and a large part of France. Moreover, the species will potentially decline in the southern Baltic, but some basins will become favorable in Iceland.

10. *Osmerus eperlanus* was predicted to lose a huge part of its 1900 distribution area, but Irish and Scottish basins will remain favorable with abundant populations and the Icelandic basins will become favorable to this species.

11. *Coregonus* spp. was predicted to disappear from the North Sea and southern Baltic, but to remain in the basins around the Bothnian Bay with a high level of abundance.

12. *Salvelinus alpinus* was calculated to disappear from many northern Scandinavian basins but to remain at a high abundance in North Norway and Iceland. The percentage of favorable basins lost reached 70% (Fig. 2).

13. *Alosa immaculata* will potentially lose all its suitable basins around the Black Sea except the Dnieper and the Yuzhnyy Bug.

14. *Salmo labrax* was calculated to lose all its suitable 1900 basins around the Black Sea with only one potentially new favorable basin on the Turkish coast.

Discussion

Change in distribution: relevance and mechanisms involved

As demonstrated by Carpenter *et al.* (1992), distribution of aquatic species will change as some species invade high latitude habitats or disappear from the low latitude boundaries of their present distribution. For example, warming will alter the stream habitat of coldwater fish such as salmonids (trout, char and salmon) (Keleher & Rahel, 1996). On the other hand, warming of freshwater habitats at higher latitudes opens them to invasion, especially by coolwater and warmwater species (Scheller *et al.*, 1999).

Our results were consistent with this theory. First, *Salmo salar* and *Salvelinus alpinus* integrated temperature as a highly explanatory variable in their model with response curves depicting a negative effect of temperature (Fig. 1; Table 3). Further, these models predicted a marked contraction of their 1900 range under the climate change scenario used (Fig. 2; Fig. 3d). Moreover, a similar trend was predicted in the North American distribution range of *Salvelinus alpinus* (Chu *et al.*, 2005). According to these authors, the distribution of this species might contract toward the northeast of Canada as the greatest warming was predicted in the western Canadian Arctic. By 2020, the species might lose 40% of its current range. By 2050, the species might be found only in Nunavut, northern Quebec and Labrador. Reist *et al.* (2006b) confirmed that *Salvelinus alpinus* in North America is very likely to be reduced or replaced by *Salmo salar* throughout much of the southern part of its distribution area. The colonization trend is obvious for *Anguilla anguilla*, *Alosa fallax* and *Vimba vimba*, all of which were predicted to extend their range northward around the Baltic Sea under

climate change (Fig. 2; Fig. 3a). These results were supported by the increasing relation between log odds and temperature found for the first two species (Fig. 1). According to Reist *et al.* (2006b), in Arctic regions, increased abundances are very likely in some areas where *Anguilla anguilla* presently occurs but where populations are insufficient to support fisheries. Since the 1980s, a 90% decline in *Anguilla anguilla* recruitment has occurred across most of Europe (Dekker, 2003a). Therefore the colonization of future suitable basins by this species is hypothetical.

These changes in distribution ranges could be related to the impact of higher temperatures and altered basin flow regimes (amount and timing) on various life stages and demographic parameters (rates of reproduction, recruitment, survival and growth) of diadromous fish (King *et al.*, 1999; Walsh & Kilsby, 2007). It is important to remember that the ultimate effect of all these influences is integrated throughout the fish population (Reist *et al.*, 2006a). According to bioenergetic models of Shuter & Post (1990), coolwater and warmwater species could establish farther north because better growth (*i.e.* increase in size and weight over time) habitats and shorter winters would reduce the incidence of winter starvation and thus winter mortality especially in young of the year. Conversely, higher temperatures have a deleterious impact on coldwater fish growth (Magnuson *et al.*, 1979). Indeed, higher water temperature caused delay in the entrance of *Salmo salar* into English spawning rivers and thus physiological opportunities to breed were missed (Solomon & Sambrook, 2004). Furthermore, Swansburg *et al.* (2002) demonstrated that increases in air and water temperature as predicted from climate change models adversely affected the growth of juvenile *Salmo salar* parr, reducing the overall productivity of the *Salmo salar* populations in eastern Canada. Thus, in further study, population dynamic models should be used

G. LASSALLE & E. ROCHARD

to provide a better understanding of the mechanisms leading to fish distribution changes and at the same time to complement the distribution model predictions (Jones *et al.*, 2006). A general salmon model predicting the pattern of development (smoltification and maturation) and the feeding behavior for *Salmo salar* under climate change already exists and was calibrated on North American salmon populations (Mangel, 1994). The freshwater growth model of Elliott *et al.* (1995) and Elliott & Hurley (1997) was also applied to predict growth in the main salmonid-producing rivers in England and Wales under four climate change scenarios. Growth of *Salmo salar* and *Salmo trutta* was predicted to change markedly over the coming decades, depending on the course of climate change (Davidson *et al.*, 2004).

Implications at the community level

At a higher level of organization, destabilization of current fish communities may also occur as glacial relicts and coldwater species (*e.g.* *Salmo salar* and *Salvelinus alpinus*) could be displaced and compensatory replacement could proceed as invasions by coolwater and warmwater species occur (*e.g.* *Anguilla anguilla*, *Alosa fallax*, *Vimba vimba*) (Fig. 2 & 3). Most impacts of species invasions and extinctions discussed are related to biotic homogenization defined as the process by which the genetic, taxonomic (β diversity) and functional similarities of regional biotas increase over time (Olden, 2006). The adaptation ability of organisms is an important factor that influences establishment in new ecosystems (Mavruk & Avsar, 2008). Even though differences exist among diadromous fish in their ability to cope with environmental changes, the group presents a high potential, *i.e.* several species are able to choose between two life history strategies (migratory/resident) such as *Salmo trutta* or Nordic Coregonids (Klemetsen *et al.*, 2003) and others show the ability to form landlocked populations in

reservoirs and lakes such as *Alosa alosa* and *Petromyzon marinus* (Collares-Pereira *et al.*, 1999). Furthermore, in our study, the species predicted to extend their range northward seem to present high adaptation abilities. *Vimba vimba* was introduced into the Rhine River by accidental stocking, most likely from the Rivers Weser and Danube in 1989 (Freyhof, 1999). In less than twenty years, the species now occurs within the high, upper, middle and lower Rhine basin as well as in the delta and is considered invasive in the entire drainage (Freyhof, 2003). Moreover, the widespread *Anguilla anguilla* was frequently and successfully translocated for fisheries-related stocking throughout its range (Economidis *et al.*, 2000; Freyhof, 2003) and was also introduced as newly established populations in Iran (Holcik & Razavi, 1992).

The invasion by cool and warmwater species could also lead to negative biotic interactions with the species constituting the community (Sutherst *et al.*, 2007). Competitive exclusion can occur when two or more species compete for the same resource (Hardin, 1960). This phenomenon was recorded with the introduction of anadromous salmonids into New Zealand waters leading to the exclusion of small galaxids (McDowall, 1990). In New Zealand, *Oncorhynchus mykiss* and *Salmo trutta*, which were stocked together in common habitats, competed for spawning sites (Scott & Irvine, 2000): in most cases, this competition induced the elimination of the brown trout populations in the tributaries. However, little is known about the strength of biotic interactions among diadromous fish and with freshwater fish. To further integrate biotic interactions into the global change impact assessment, a first step should be to include some biotic explanatory variables into the distribution models (Table 2).

Other factors such as fisheries and damming will further constrain the future distribution of diadromous fish and these

regional anthropic pressures will probably act in a shorter time scale (Larinier, 2001). The climate change effect on marine environments should also be assessed and included into modelling processes (Beamish & Mahnken, 2001). However, in the current stage of knowledge, it is still viewed as a black-box.

Conclusion

We modeled possible effects of climate change on the abundance and distribution of diadromous fish in Europe, North Africa and the Middle East. To our knowledge, this is the first time that a measure of abundance has been included as an ordinal response variable to predict fish distribution under global change. Most studies have been based on binary response variables such as presence-absence (Guisan & Thuiller, 2005). This new insight allowed us to make more accurate predictions and to distinguish between four levels of response to climate change in a basin: disappearance, decrease (moderate or severe), increase, appearance. On a continental scale, responses to climate change were species-specific, but could be classified into three categories: little or no change in the distribution, expansion of the distribution range (species gaining suitable basins mainly northward) and contraction of the distribution (species losing suitable basins).

However, as highlighted by Thuiller (2003), many uncertainties remain concerning the climate change scenarios, the modeling process and the threshold selection used to transform probability values into the original ordinal scale. In further study, we should complete our modeling process, making predictions with more than one SRES scenario and GCMs to obtain a range of responses for each species (Thuiller *et al.*, 2006) and this following the recommendations provided by Thuiller (2004). About the modeling process, we tried to limit the sources of error taking spatial autocorrelation into account in our analyses (Bigler, 2005). The statistical

process could be further improved with the inclusion of more proximal but less available explanatory variables as argued by Austin (2007). For example, as Oberdorff *et al.* (1997) have done, longitude at the mouth could be replaced by the distance of each river from the larger refuge area or the drainage basin covered by ice sheet during the last glacial maximum. And as already suggested in the discussion, dynamic population models should be used in parallel with distribution models to test whether predicted shifts in distribution range are in adequacy with future demographic parameters of the populations (Thuiller *et al.*, 2008).

Acknowledgements

We thank colleagues in the Diadfish network who checked the EuroDiad 2.0 database: Miran Aprahamian from the Environment Agency, United Kingdom, Pier Giorgio Bianco from The University of Napoli, Biology Department, Italy, Panos Stavros Economidis from the Aristotle University, Zoology Department, Greece, Mejdeddine Kraïem from the National Institute of Marine Sciences and Technologies, Tunisia, Ion Navodaru from the Danube Delta National Institute for Research and Development, Romania, Panu Orell from the Finnish Game and Fisheries Research Institute, Finland. We thank Christof Bigler for providing statistical advice and Martin Daufresne for helpful comments on the manuscript. We are grateful to Karin Limburg for improving the English of this manuscript and to the anonymous referees for their constructive comments.

This study was carried out with financial support from the Adour-Garonne Water Agency, Seine estuary programme, the French Ministry of Ecology and Sustainable Development with the Programme GICC: Management and Impact of Global Warming and the National Office of Water and the Aquatic Environments (ONEMA).

G. LASSALLE & E. ROCHARD

References

- Austin M (2007) Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, **200**, 1-19.
- Banarescu P (1992) *Zoogeography of fresh waters "Distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia"*. AULA-Verlag, Wiesbaden, Germany, 519-1091 pp.
- Beamish RJ, Mahnken C (2001) A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change. *Progress In Oceanography*, **49**, 423-437.
- Béguier M, Beaulaton L, Rochard E (2007) Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe: large scale explanatory factors. *Ecology of Freshwater Fish*, **16**, 221-237.
- Bigler C (2005) Multiple disturbance interactions and drought influence fire severity in Rocky Mountain subalpine forests. *Ecology*, **86**, 3018-3029.
- Brohan P, Kennedy JJ, Harris I, Tett SFB, Jones PD (2006) Uncertainty estimates in regional and global observed temperature changes: A new data set from 1850. *Journal of Geophysical Research*, **111**, D12106.
- Carpenter SR, Fisher SG, Grimm NB, Kitchell JF (1992) Global change and freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**, 119-139.
- Chu C, Mandrak NE, Minns CK (2005) Potential impacts of climate change on the distributions of several common and rare freshwater fishes in Canada. *Diversity and Distributions*, **11**, 299-310.
- CIGB/ICOLD (2003) *World register of dams - Registre mondial des barrages*. International Commission on Large Dams, Paris, 340 pp.
- Collares-Pereira MJ, Cowx IG, Sales Luis T, Pedrosa N, Santos-Reis M (1999) Observations on the ecology of a landlocked population of Allis shad in Aguieira Reservoir, Portugal. *Journal of Fish Biology*, **55**, 658-664.
- Coutant CC (1990) Temperature-oxygen habitat for freshwater and coastal striped bass in a changing climate. *Transactions of the American Fisheries Society*, **119**, 240-253.
- Daufresne M, Boët P (2007) Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology*, **13**, 1-12.
- Daufresne M, Roger MC, Capra H, Lamouroux N (2003) Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the upper Rhône river: effects of climatic factors. *Global Change Biology*, **10**, 124-140.
- Davidson IC, Hazlewood MS, Cove RJ (2004) Predicted growth of juvenile trout and salmon in four rivers in England and Wales based on past and possible future temperature regimes linked to climate change In: *Sea Trout: biology, conservation and management - Proceedings of the first international sea trout symposium, Cardiff, Wales* (eds Harris G, Milner N), pp. 401-416. Blackwell Publishing Ltd, Oxford.
- Dekker W (2003a) Did lack of spawners cause the collapse of the European eel, *Anguilla anguilla* ? *Fisheries Management and Ecology*, **10**, 365-376.
- Dekker W (2003b) On the distribution of the European eel (*Anguilla anguilla*) and its fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60**, 787-799.
- Dill WA (1993) *Inland fisheries of Europe*. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome, Italy, 281 pp.
- Dirnböck T, Diullinger S (2004) Habitat distribution models, spatial autocorrelation, functional traits and dispersal capacity of alpine plant species. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 77-84.
- Economidis PS, Dimitriou E, Pagoni R, Michaloudi E, Natsis L (2000) Introduced

- and translocated fish species in the inland waters of Greece. *Fisheries Management and Ecology*, **7**, 239-250.
- Efron B, Tibshirani RJ (1993) *An introduction to the bootstrap*. Chapman and Hall/CRC, London, 437 pp.
- Elliott JM, Hurley MA (1997) A functional model for maximum growth of Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L., from two populations in northwest England. *Functional Ecology*, **11**, 592-603.
- Elliott JM, Hurley MA, Fryer RJ (1995) A new, improved growth model for brown trout, *Salmo trutta*. *Functional Ecology*, **9**, 290-298.
- Environmental System Research Institute (2004) *ArcGIS Version 9.0*. ESRI, Redlands, CA, USA.
- Fortin R, Léveillé M, Laramée P, Mailhot Y (1990) Reproduction and year-class strength of the Atlantic tomcod (*Microgadus tomcod*) in the Sainte-Anne River, at La Perade, Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 1350-1359.
- Freyhof J (1999) Records of *Vimba vimba* in the River Rhine and its tributaries. *Folia Zoologica*, **48**, 315-320.
- Freyhof J (2003) Immigration and potential impacts of invasive freshwater fishes in Germany. *Berichte des IGB*, **17**, 51-58.
- Griffiths D (2006) Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 734-751.
- Guisan A, Harrell FE (2000) Ordinal response regression models in ecology. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 617-626.
- Guisan A, Theurillat JP, Kienast F (1998) Predicting the potential distribution of plant species in an alpine environment. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 65-74.
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993-1009.
- Hardin G (1960) The competitive exclusion principle. *Science*, **131**, 1292-1297.
- Harrell FE (2000) *Design: S-Plus functions for biostatistical / epidemiologic modelling, testing, estimation, validation, graphics, prediction, and typesetting by storing enhanced model design attributes in the fit*. <http://lib.stat.cmu.edu/>.
- Harrell FE (2001) *Regression modeling strategies with applications to linear models, logistic regression, and survival analysis*. Springer, New York, 568 pp.
- Harrell FE, Margolis PA, Gove S *et al.* (1998) Tutorial in Biostatistics - Development of a clinical prediction model for an ordinal outcome - The world health organization multicentre study of clinical signs and etiological agents of pneumonia, sepsis and meningitis in young infants. *Statistics in Medicine*, **17**, 909-944.
- Hoffmann RC (1996) Economic development and aquatic ecosystems in medieval Europe. *American Historical Review*, **101**, 631-669.
- Holcik J, Razavi BA (1992) On some new or little known freshwater fishes from the Iranian coast of the Caspian sea. *Folia Zoologica*, **41**, 271-280.
- Hsü KJ, Montadert L, Bernouilli D *et al.* (1977) History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature*, **267**, 399-403.
- Huber PJ (1967) The behavior of maximum likelihood estimates under nonstandard conditions In: *The fifth Berkeley symposium in mathematical statistics and probability*, pp. 221-223. University of California Press, Berkeley, CA.
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 56-61.
- IPCC (2000) *Emissions scenarios*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 570 pp.
- IPCC (2007) *Climate Change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University

G. LASSALLE & E. ROCHARD

- Press, Cambridge, UK and New York, USA, 996 pp.
- Jones ML, Shuter BJ, Zhao YM, Stockwell JD (2006) Forecasting effects of climate change on Great Lakes fisheries: models that link habitat supply to population dynamics can help. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63**, 457-468.
- Keith P (1998) *Evolution des peuplements ichtyologiques de France et stratégies de conservation*. PhD Thesis, Université de Rennes I, Rennes, 239 pp.
- Keleher CJ, Rahel FJ (1996) Thermal limits to salmonid distributions in the Rocky Mountain region and potential habitat loss due to global warming: A Geographic Information System (GIS) approach. *Transactions of the American Fisheries Society*, **125**, 1-13.
- Kent JK (1983) Information gain and a general measure of correlation. *Biometrika*, **70**, 163-173.
- King JR, Shuter BJ, Zimmerman AP (1999) Empirical links between thermal habitat, fish growth, and climate change. *Transactions of the American Fisheries Society*, **128**, 656-665.
- Klemetsen A, Amundsen PA, Dempson JB, Jonsson B, Jonsson N, O'Connell MF, Mortensen E (2003) Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*, **12**, 1-59.
- Kottelat M (1997) European freshwater fishes: An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia, Bratislava*, **52**, 1-271.
- Kottelat M, Freyhof J (2007) *Handbook of European Freshwater Fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany, 646 pp.
- Larinier M (2001) Environmental issues, dams and fish migration. In: *Dams, fish and fisheries: Opportunities, challenges and conflict resolution* (ed Marmulla G), pp. 45-90. Food and Agricultural Organization of United Nations, Rome, Italy.
- Lepage M, Rochard E, Castelnaud G (2000) Atlantic sturgeon *Acipenser sturio* L., 1758 restoration and gravel extraction in the Gironde estuary. *Boletín Instituto Espanol de Oceanografía*, **16**, 175-179.
- MacArthur RH (1984) *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, Princeton, USA, 288 pp.
- Maes J, Stevens M, Breine J (2007) Modelling the migration opportunities of diadromous fish species along a gradient of dissolved oxygen concentration in a European tidal watershed. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **75**, 151-162.
- Magnuson JJ, Crowder LB, Medvick PA (1979) Temperature as an ecological resource. *American Zoology* **19**, 331-343.
- Mangel M (1994) Climate change and salmonid life-history variation. *Deep-Sea Research Part II - Topical Studies in Oceanography*, **41**, 75-106.
- Masters JEG, Jang MH, Ha K, Bird PD, Frear PA, Lucas MC (2006) The commercial exploitation of a protected anadromous species, the river lamprey (*Lampetra fluviatilis* (L.)), in the tidal River Ouse, north-east England. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **16**, 77-92.
- Mavruk S, Avsar D (2008) Non-native fishes in the Mediterranean from the Red Sea, by way of the Suez Canal. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **18**, 251-262.
- McCarty J (2001) Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, **15**, 320-331.
- McDowall RM (1988) *Diadromy in fishes - Migrations between freshwater and marine environments*. Croom Helm, London, UK, 308 pp.

- McDowall RM (1990) When galaxiid and salmonid fishes meet-a family reunion in New Zealand. *Journal of Fish Biology*, **37**, 35-43.
- Mitchell TD, Carter TR, Jones PD, Hulme M, New MG (2004) *A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901-2000) and 16 scenarios (2001-2100)*. Tyndall Centre, Norwich, UK, 30 pp.
- Mitchell TD, Jones PD (2005) An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. *International Journal of Climatology*, **25**, 693-712.
- Mohseni O, Stefan HG, Eaton JG (2003) Global warming and potential changes in fish habitat in U.S. streams. *Climatic Change*, **59**, 389-409.
- Nagelkerke NJD (1991) A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika*, **78**, 691-692.
- Naiman RJ, Bilby RE, Schindler DE, Helfield JM (2002) Pacific salmon, nutrients, and the dynamics of freshwater and riparian ecosystems. *Ecosystems*, **5**, 399-417.
- Oberdorff T, Hugueny B, Guégan JF (1997) Is there an influence of historical events on contemporary fish species richness in rivers? Comparisons between Western Europe and North America. *Journal of Biogeography*, **24**, 461-467.
- Olden JD (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, **33**, 2027-2039.
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, **308**, 1912-1915.
- Pont D, Hugueny B, Oberdorff T (2005) Modelling habitat requirement of European fishes: do species have similar responses to local and regional environmental constraints? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**, 163-173.
- R foundation core team (2005) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.
- Reist JD, Wrona FJ, Prowse TD *et al.* (2006a) General effects of climate change on Arctic fishes and fish populations. *Ambio*, **35**, 370-380.
- Reist JD, Wrona FJ, Prowse TD, Power M, Dempson JB, King JR, Beamish RJ (2006b) An overview of effects of climate change on selected Arctic freshwater and anadromous fishes. *Ambio*, **35**, 381-387.
- Reyjol Y, Hugueny B, Pont D *et al.* (2007) Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 65-75.
- Roessig JM, Woodley CM, Cech JJ, Hansen LJ (2004) Effects of global climate change on marine and estuarine fishes and fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **14**, 251-275.
- Rose GA (2005) On distributional responses of North Atlantic fish to climate change. *ICES Journal of Marine Science*, **62**, 1360-1374.
- Scheller RM, Snarski VM, Eaton JG, Oehlert GW (1999) An analysis of the influence of annual thermal variables on the occurrence of fifteen warmwater fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **128**, 257-264.
- Scott D, Irvine JR (2000) Competitive exclusion of brown trout *Salmo trutta* L., by rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* Walbaum, in lake tributaries, New Zealand. *Fisheries Management and Ecology*, **7**, 225-237.
- Shuter BJ, Post JR (1990) Climate, population viability, and the zoogeography of temperate fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **119**, 314-336.
- Solomon DJ, Sambrook HT (2004) Effects of hot dry summers on the loss of Atlantic

G. LASSALLE & E. ROCHARD

- salmon, *Salmo salar*, from estuaries in South West England. *Fisheries Management and Ecology*, **11**, 353-363.
- Somers RH (1962) New asymmetric measure association for ordinal variables. *American Sociological Review*, **27**, 799-811.
- Sutherst RW, Maywald GF, Bourne AS (2007) Including species interactions in risk assessments for global change. *Global Change Biology*, **13**, 1843-1859.
- Swansburg E, Chaput G, Moore D, Caissie D, El-Jabi N (2002) Size variability of juvenile Atlantic salmon: links to environmental conditions. *Journal of Fish Biology*, **61**, 661-683.
- The Times Atlas of the World - Comprehensive Edition (1975), 5 edition. Times Books & John Bartholomew and Son, London, 223 pp.
- Thuiller W (2003) BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, **9**, 1353-1362.
- Thuiller W (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, **10**, 2020-2027.
- Thuiller W, Albert C, Araujo MB *et al.* (2008) Predicting global change impact on plant species' distribution: future challenge. *Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **9**, 137-152.
- Thuiller W, Broennimann O, Hughes G, Alkemade JRM, Midgley GF, Corsi F (2006) Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biology*, **12**, 424-440.
- Walsh CL, Kilsby CG (2007) Implications of climate change on flow regime affecting Atlantic salmon. *Hydrology and Earth System Sciences*, **11**, 1125-1141.
- Walther GR, Post E, Convey P *et al.* (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.
- Williams RL (2000) A note on robust variance estimation for cluster-correlated data. *Biometrics*, **56**, 645-646.
- Xenopoulos MA, Lodge DM, Alcamo J, Märker M, Schulze K, Van Vuurens DP (2005) Scenarios of freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal. *Global Change Biology*, **11**, 1557-1564.

Table 1 Diadromous fish regularly encountered in Europe, North Africa and the Middle East. Type corresponds to the migratory behavior of the fish, *i.e.* C for catadromous and A for anadromous (McDowall, 1988). N is the number of basins among the 196 studied where the species was present in 1900. Distribution range corresponds to the list of the countries where the species occurred in our study area in 1900. To facilitate the visual understanding of the distribution, only the country at the outlet was mentioned. We used the ISO country code 3136 A3. ALB: Albania; DZA: Algeria; AZE: Azerbaijan; BEL: Belgium; BGR: Bulgaria; HRV: Croatia; DNK: Denmark; GBR: United Kingdom; EGY: Egypt; FRA: France; FIN: Finland; DEU: Germany; GEO: Georgia; GRC: Greece; ISL: Iceland; IRN: Iran; IRL: Ireland; ITA: Italy; KAZ: Kazakhstan; LVA: Latvia; LTU: Lithuania; MAR: Morocco; NLD: Netherlands; NOR: Norway; POL: Poland; PRT: Portugal; ROM: Romania; RUS: Russia; ESP: Spain; SWE: Sweden; TUN: Tunisia; TUR: Turkey; UKR: Ukraine

Latin name	Common name	Type	N	Distribution range
<i>Caspiomyzon wagneri</i>	Caspian lamprey	A	10	AZE, IRN, KAZ, RUS
<i>Lampera fluviatilis</i>	River lamprey	A	89	ALB, DEU, DNK, FIN, FRA, GBR, IRL, ITA, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, PRT, RUS, SWE
<i>Petromyzon marinus</i>	Marine lamprey	A	107	ALB, DEU, DNK, ESP, FRA, GBR, HRV, IRL, ITA, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, PRT, RUS, SWE
<i>Anguilla anguilla</i>	European eel	C	175	ALB, BEL, BUL, DEU, DNK, DZA, EGY, ESP, FIN, FRA, GBR, GEO, GRC, HRV, IRL, ISL, ITA, LVA, LTU, MAR, NLD, NOR, POL, PRT, ROM, RUS, SWE, TUN, TUR, UKR
<i>Acipenser gueldenstedtii</i>	Russian sturgeon	A	24	AZE, GEO, IRN, KAZ, ROM, RUS, TUR, UKR
<i>Acipenser naccarii</i>	Adriatic sturgeon	A	8	ABL, HRV, ITA
<i>Acipenser stellatus</i>	Stellate sturgeon	A	30	ALB, AZE, GEO, GRC, IRN, KAZ, ROM, RUS, TUR, UKR
<i>Acipenser sturio</i>	European sturgeon	A	72	ALB, DEU, DNK, ESP, FRA, GBR, GEO, GRC, HRV, IRL, ITA, LVA, LTU, NLD, POL, PRT, ROM, RUS, SWE, TUR
<i>Huso huso</i>	Beluga	A	26	AZE, GEO, IRN, ITA, KAZ, ROM, RUS, TUR, UKR
<i>Alosa algeriensis</i>	Allis shad	A	3	DZA, TUN
<i>Alosa alosa</i>	Caspian shad	A	63	DEU, ESP, FRA, GBR, IRL, LVA, LTU, MAR, NLD, NOR, POR, SWE
<i>Alosa caspia</i>	Twaite shad	A	4	IRN, KAZ, RUS
<i>Alosa fallax</i>		A	104	ALB, DEU, DNK, EGY, ESP, FRA, GBR, GRE, HRV, IRL, ITA, LVA, LTU, MAR, NLD, NOR, POL, PRT, SWE, TUR
<i>Alosa immaculata</i>	Black Sea shad	A	14	BUL, GEO, ROM, RUS, TUR, UKR
<i>Alosa kessleri</i>	Black spined herring	A	2	KAZ, RUS
<i>Alosa tancica</i>		A	14	BUL, GEO, ROM, RUS, TUR, UKR
<i>Alosa volgensis</i>	Volga herring	A	2	KAZ, RUS
<i>Vimba vimba</i>	Vimba	A	43	AZE, BUL, DEU, FIN, IRN, LVA, LTU, NLD, POL, ROM, RUS, SWE, TUR, UKR
<i>Osmerus eperlanus</i>	Smelt	A	45	DEU, DNK, FIN, FRA, GBR, IRL, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, RUS, SWE
<i>Coregonus oxyrinchus</i>	Houting	A	3	NLD
<i>Coregonus spp.</i>		A	25	DEU, DNK, FIN, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, RUS, SWE
<i>Salmo caspius</i>	Caspian trout	A	13	AZE, IRN, KAZ, RUS
<i>Salmo labrax</i>	Black Sea salmon	A	17	GEO, ROM, RUS, TUR, UKR
<i>Salmo salar</i>	Atlantic salmon	A	96	BEL, DEU, DNK, ESP, FIN, FRA, GBR, IRL, ISL, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, PRT, RUS, SWE
<i>Salmo trutta</i>	Brown trout	A	137	AZE, BEL, BUL, DEU, DNK, ESP, FIN, FRA, GBR, GRC, HRV, ISL, IRN, IRL, ITA, KAZ, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, PRT, ROM, RUS, SWE, TUR, UKR
<i>Salvelinus alpinus</i>	Arctic char	A	30	FIN, DNK, GBR, ISL, IRL, NOR, RUS, SWE
<i>Liza ramada</i>	Thin-lipped mullet	C	127	ALB, BUL, DEU, DZA, EGY, ESP, FIN, FRA, GBR, GEO, GRC, HRV, IRL, ITA, MAR, NLD, PRT, ROM, RUS, TUN, TUR, UKR
<i>Platichthys flesus</i>	European flounder	C	138	ALB, DEU, DNK, ESP, FIN, FRA, GBR, GEO, GRC, HRV, IRL, ITA, LVA, LTU, MAR, NLD, NOR, POL, PRT, ROM, RUS, SWE, TUR, UKR

Table 2 Predictor variables, unit and source data used to compute ordinal models

Variable	Unit	Reference
<i>Historic variable</i>		
Long - longitude at the mouth	° (decimals)	The Times Atlas of the World - Comprehensive Edition (1975)
<i>Physical variable</i>		
Surf - Surface area of the drainage basin	km ²	http://www.rivernet.org/ http://earthtrends.wri.org/
Elv - elevation at the source	m	(Dill, 1993)
<i>Climatic variables mean from 1901 to 1910</i>		CRU TS 2.1 (Mitchell & Jones, 2005)
TempAnn - annual air temperature	°C	
TempSum - summer air temperature	°C	
TempWin - winter air temperature	°C	
PrecAnn - annual precipitation	mm/month	
PrecSum - summer precipitation	mm/month	
PrecWin - winter precipitation	mm/month	

Table 3 Detailed formulas of the ordinal models. All the terms were significantly retained in the models at the 0.1 confidence level by a Chi-square test of deviance reduction. The function pol stands for polynomials. For instance, pol(Long, 2) means a second order of the type Long + Long². Frequency gives the table of frequencies for the species variable with M for Missing, R for Rare, C for Common and A for Abundant. Some species do not have records in each class. DevExp corresponds to the percentage of deviance explained by the model. The list is ordered taxonomically according to Kottelat (1997) and Kottelat & Freyhof (2007).

Species ²	Frequency				Logistic regression model formulas	DevExp
	M	R	C	A		
<i>Caspiomyzon wagneri</i>	185	0	0	10	Long + pol(PrecSum, 2)	71.4
<i>Lampetra fluviatilis</i>	101	2	8	79	pol(Long, 2) + Elv + pol(PrecSum, 2)	55.2
<i>Petromyzon marinus</i>	84	15	41	51	pol(Long, 2) + pol(Surf, 2) + pol(TempAnn, 2)	52.5
<i>Anguilla anguilla</i>	21	31	34	110	pol(Long, 2) + Elv + TempWin	71.6
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	172	1	12	11	Long + pol(Surf, 2) + pol(TempAnn, 2)	61.7
<i>Acipenser naccarii</i>	188	0	4	4	pol(Long, 2) + PrecAnn	100
<i>Acipenser stellatus</i>	166	2	13	15	pol(Long, 2) + pol(Surf, 2) + pol(TempAnn, 2)	56.6
<i>Acipenser sturio</i>	123	33	20	19	pol(Long, 2) + pol(Surf, 2) + PrecAnn	15.4
<i>Huso huso</i>	169	4	10	12	Long + pol(Surf, 2) + pol(TempSum, 2)	52.9
<i>Alosa alosa</i>	132	19	9	35	Long + pol(Surf, 2) + pol(TempSum, 2)	40.1
<i>Alosa fallax</i>	89	13	16	75	pol(Long, 2) + pol(Surf, 2) + TempWin	25.6
<i>Alosa immaculata</i>	182	0	7	7	pol(Long, 2) + pol(Elv, 2) + pol(TempAnn, 2)	60.1
<i>Alosa tanaica</i>	182	0	4	10	pol(Long, 2) + pol(Surf, 2) + pol(TempAnn, 2)	64.3
<i>Vimba vimba</i>	141	5	9	29	Long + PrecWin + pol(TempAnn, 2)	39.1
<i>Osmernus eperlanus</i>	123	4	10	31	Surf + pol(PrecSum, 2) + pol(TempSum, 2)	47.4
<i>Coregonus</i> spp.	169	2	2	21	pol(Long, 2) + pol(PrecSum, 2) + pol(TempSum, 2)	84.3
<i>Salmo caspius</i>	183	0	2	11	Long + pol(PrecWin, 2) + TempWin	100
<i>Salmo labrax</i>	179	2	15	0	pol(Long, 2) + pol(Elv, 2) + pol(TempSum, 2)	63.5
<i>Salmo salar</i>	100	3	9	84	pol(Surf, 2) + Elv + pol(TempSum, 2)	69.3
<i>Salmo trutta</i>	54	5	16	116	Long + pol(PrecWin, 2) + pol(TempWin, 2)	33.8
<i>Salvelinus alpinus</i>	166	0	14	16	pol(Long, 2) + PrecAnn + TempAnn	65.5
<i>Liza ramada</i>	57	8	47	72	Long + pol(PrecWin, 2) + pol(TempSum, 2)	35.7
<i>Platichthys flesus</i>	39	10	54	74	Long + PrecSum + pol(TempSum, 2)	45.7

² Species not modelled were *Alosa algeriensis*, *Alosa caspia*, *Alosa kessleri*, *Alosa volgensis* and *Coregonus oxyrinchus*

Table 4 Bootstrap evaluation of some statistics obtained from the models, for R = 1000 bootstrap samples. The resampling is here stratified by the response variable, to have all ordinal classes at least once represented in every bootstrap sample. In bold, the Somers' D_{xy} measure of association between ordinal scales. In plain text, the Nagelkerke's R_N^2 judging the predictive strength of the model. Because several species have a narrow distribution range, the same exercise was performed using an evaluation metric independent of rarity in the dataset. AUC values (Area Under the Curve from Receiver Operating Plots) indicated consistency across analytical approaches. The list is ordered taxonomically according to Kottelat (1997) and Kottelat & Freyhof (2007).

Species	Original value	Training	Test	Bias (overfitting)	Corrected value
<i>Caspiomyzon wagneri</i>	0.98 0.75	0.98 0.82	0.97 0.71	0.02 0.11	0.97 0.64
<i>Lampetra fluviatilis</i>	0.89 0.75	0.89 0.76	0.89 0.74	0.01 0.02	0.88 0.73
<i>Petromyzon marinus</i>	0.87 0.80	0.88 0.81	0.86 0.78	0.02 0.03	0.85 0.76
<i>Anguilla anguilla</i>	0.92 0.90	0.88 0.91	0.92 0.89	-0.03 0.01	0.95 0.89
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	0.95 0.72	0.96 0.75	0.90 0.61	0.06 0.14	0.89 0.58
<i>Acipenser naccarii</i>	0.99 1.00	0.99 1.00	0.99 0.93	0.00 0.07	0.99 0.93
<i>Acipenser stellatus</i>	0.93 0.70	0.94 0.72	0.89 0.60	0.04 0.12	0.89 0.58
<i>Acipenser sturio</i>	0.51 0.31	0.55 0.37	0.52 0.21	0.03 0.16	0.47 0.15
<i>Huso huso</i>	0.94 0.66	0.94 0.69	0.90 0.59	0.04 0.09	0.90 0.57
<i>Alosa alosa</i>	0.82 0.63	0.83 0.64	0.81 0.61	0.02 0.03	0.80 0.59
<i>Alosa fallax</i>	0.66 0.49	0.67 0.50	0.65 0.47	0.02 0.02	0.64 0.46
<i>Alosa immaculata</i>	0.96 0.71	0.97 0.76	0.93 0.60	0.04 0.15	0.93 0.56
<i>Alosa tanaica</i>	0.96 0.70	0.97 0.74	0.96 0.62	0.02 0.12	0.94 0.57
<i>Vimba vimba</i>	0.86 0.57	0.86 0.59	0.84 0.55	0.02 0.03	0.84 0.54
<i>Osmerus eperlanus</i>	0.82 0.67	0.85 0.69	0.82 0.65	0.02 0.04	0.80 0.63
<i>Coregonus spp.</i>	0.99 0.90	0.97 0.93	0.97 0.83	0.004 0.10	0.99 0.80
<i>Salmo caspius</i>	0.99 1.00	0.99 1.00	0.99 0.88	0.00 0.12	0.99 0.88
<i>Salmo labrax</i>	0.95 0.71	0.97 0.76	0.95 0.67	0.02 0.09	0.93 0.62
<i>Salmo salar</i>	0.94 0.86	0.94 0.86	0.93 0.85	0.01 0.02	0.93 0.84
<i>Salmo trutta</i>	0.80 0.56	0.81 0.58	0.79 0.54	0.02 0.04	0.78 0.52
<i>Salvelinus alpinus</i>	0.96 0.77	0.96 0.79	0.95 0.71	0.01 0.08	0.95 0.69
<i>Liza ramada</i>	0.75 0.64	0.76 0.65	0.74 0.63	0.01 0.02	0.74 0.62
<i>Platichthys flesus</i>	0.84 0.74	0.84 0.75	0.83 0.73	0.01 0.02	0.82 0.72

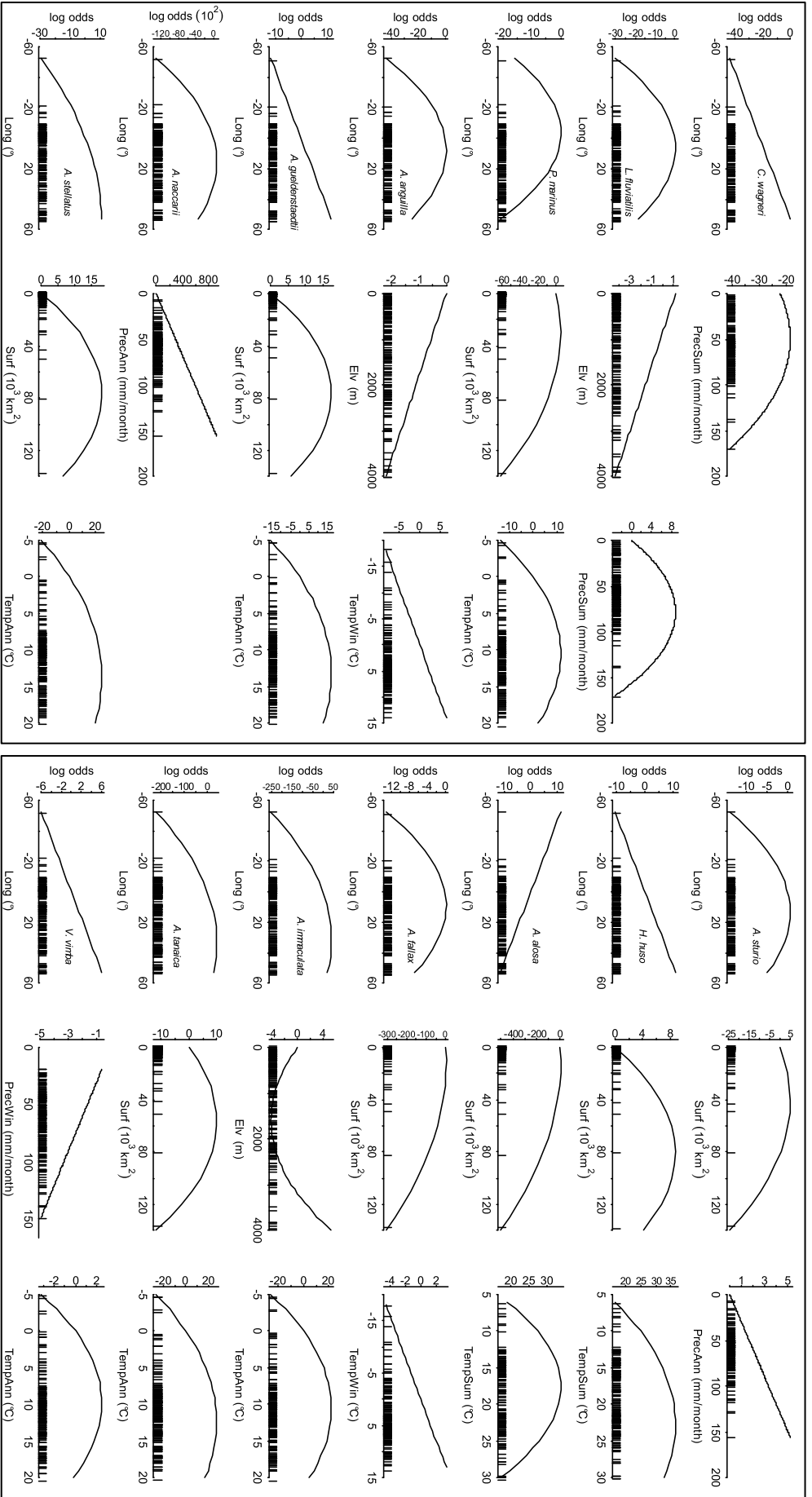


Fig. 1 The partial effect of each predictor on the log odds holding non-plotted predictors adjusted to zero. Intercepts were omitted from consideration. x-axis tick marks appear to show the distribution of the predictor values. Predictors corresponded to the explanatory variables retained in each species-specific model presented in Table 3.

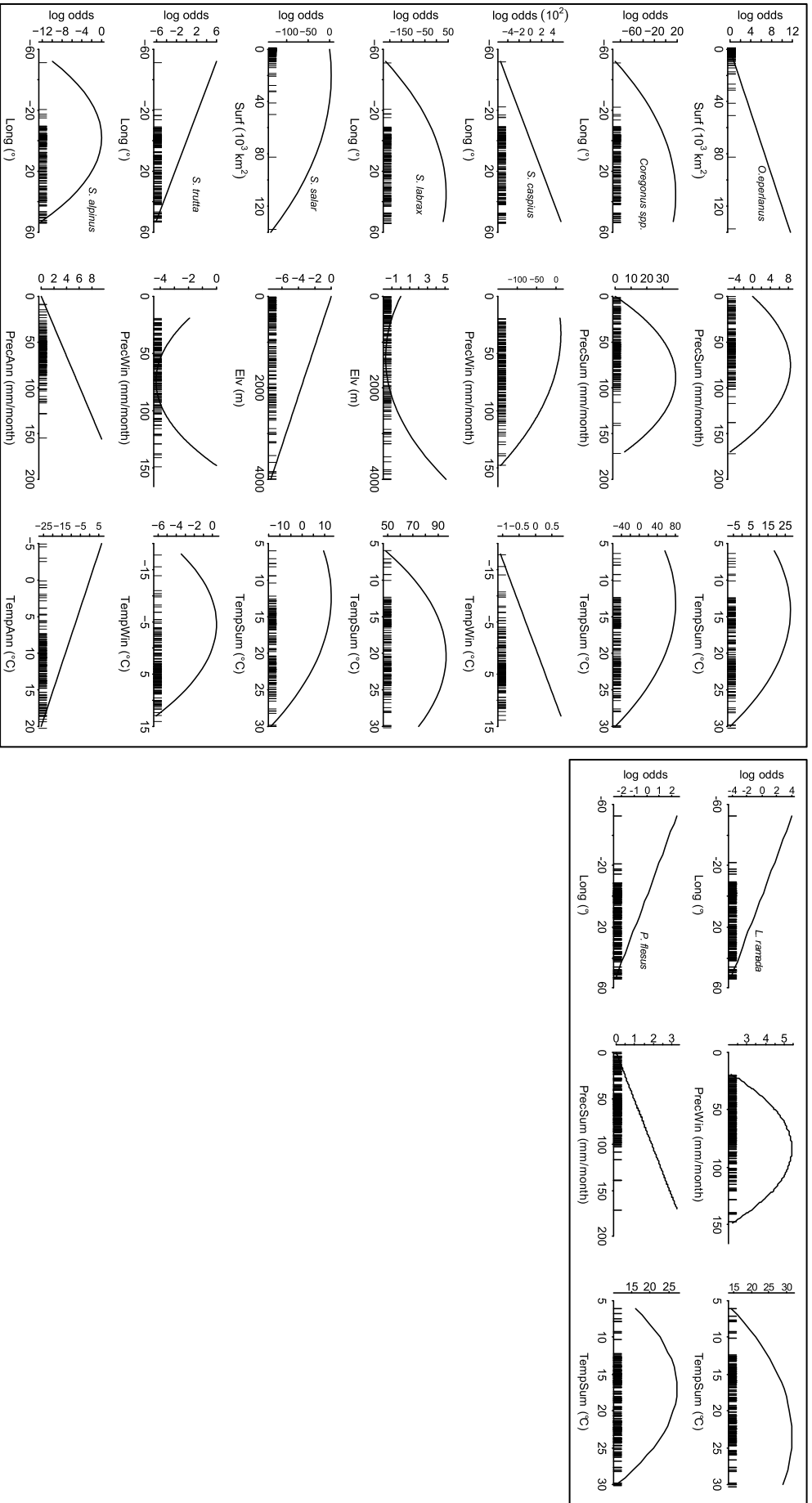


Fig. 1 The partial effect of each predictor on the log odds holding non-plotted predictors adjusted to zero. Intercepts were omitted from consideration. x-axis tick marks appear to show the distribution of the predictor values. Predictors corresponded to the explanatory variables retained in each species-specific model presented in Table 3.

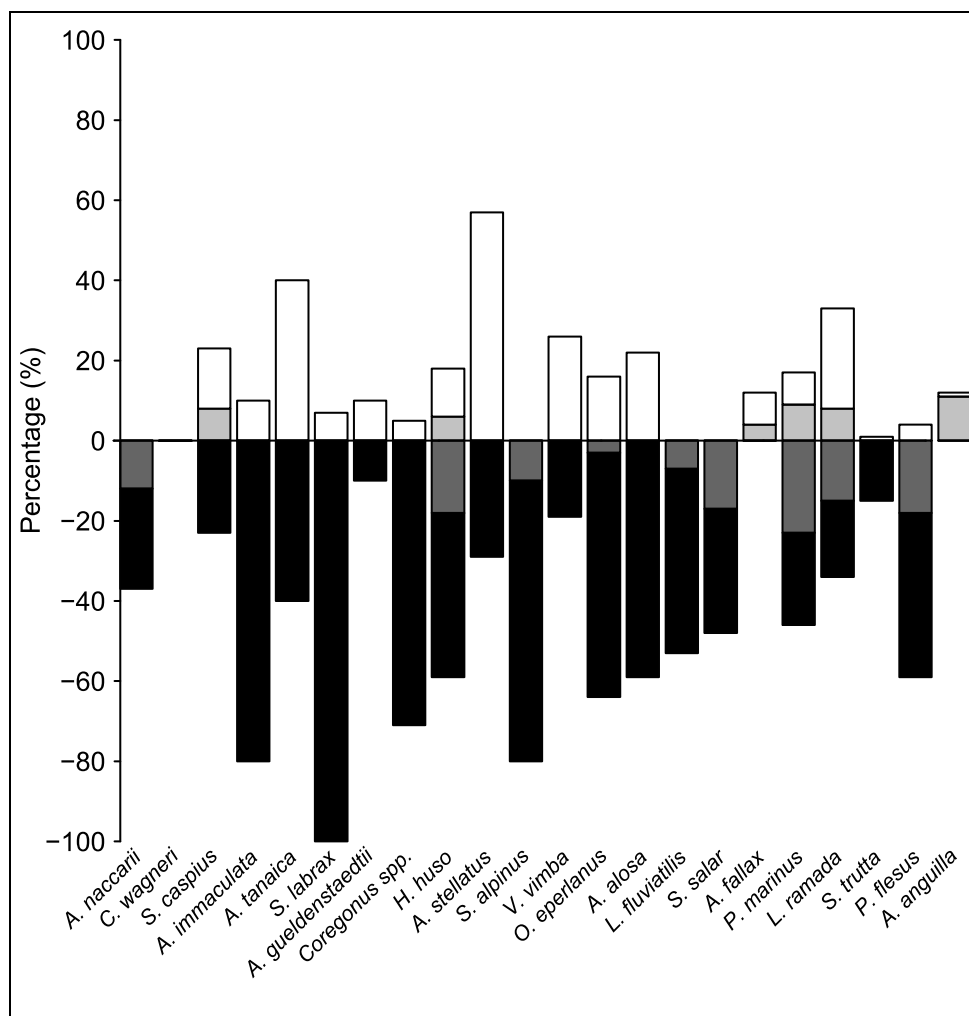


Fig. 2 Changes in distribution predicted for each species by the final models. Light grey and white bars represent increasing abundance and appearance respectively. Dark grey and black bars represent decreasing abundance and disappearance respectively. All the percentages correspond to a ratio between the number of changing basins and the number of basins where the species occurred in 1900. Basins for which the model did not succeed in predicting their 1900 abundance were not taken into account in this process. The species were sorted by increasing order according to the size of their 1900 distribution area.

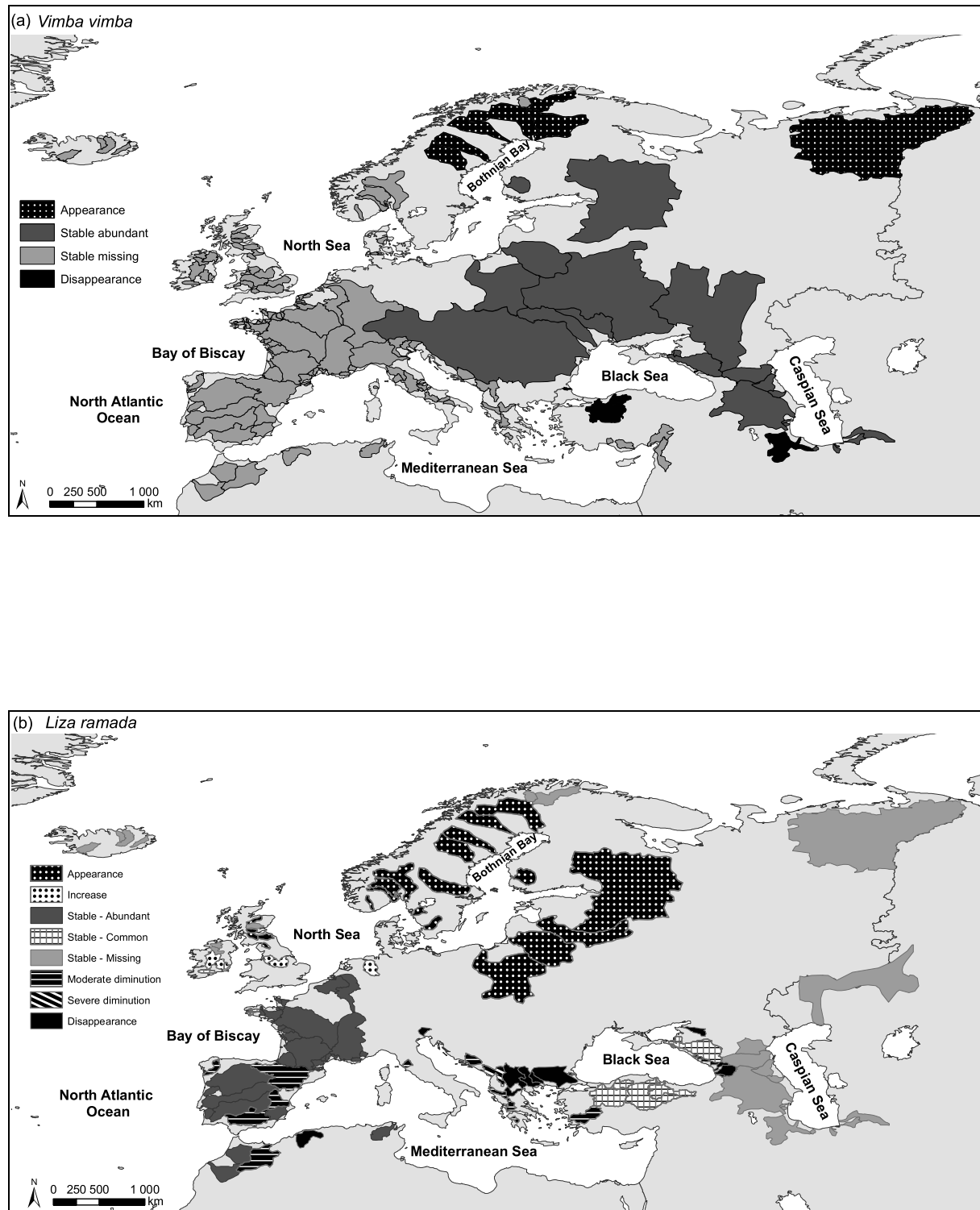


Fig. 3 Predicted distributions for four diadromous species at the end of the twenty-first century under climate change. Severe diminution corresponded to a decrease in abundance of two levels and moderate diminution to a decrease of abundance of one level. For *Salmo salar*, the Kapissilit River (the only spawning river for salmon in Greenland) was truncated to allow a better visualization. (a) *Vimba vimba*; (b) *Liza ramada*; (c) *Petromyzon marinus*; (d) *Salmo salar*.

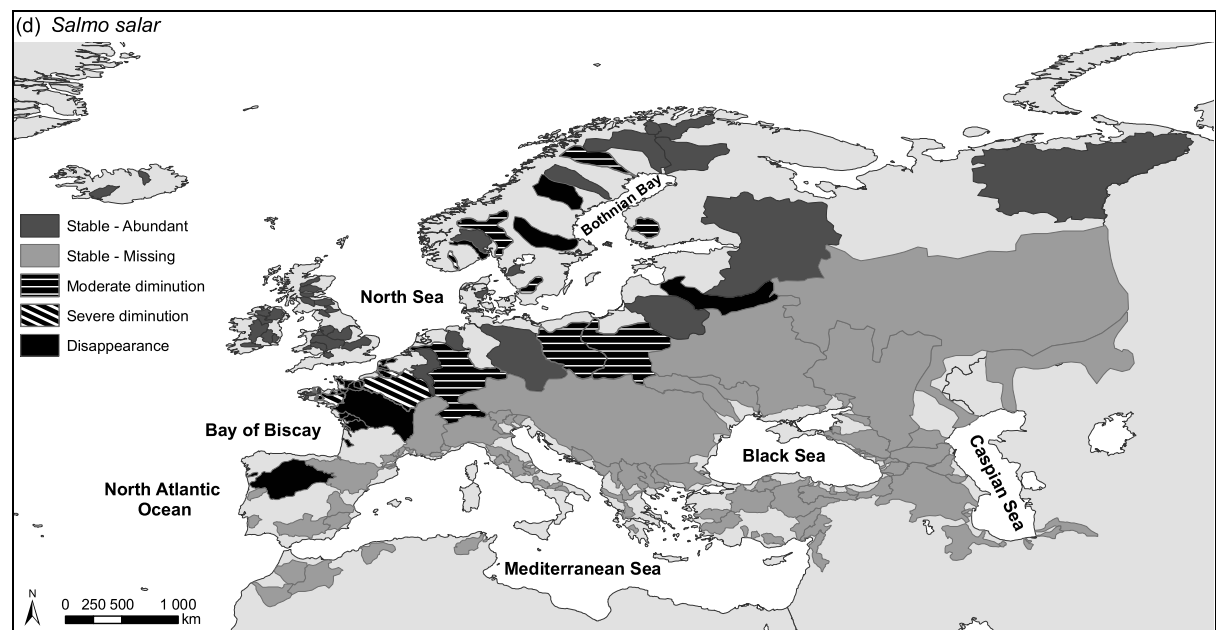
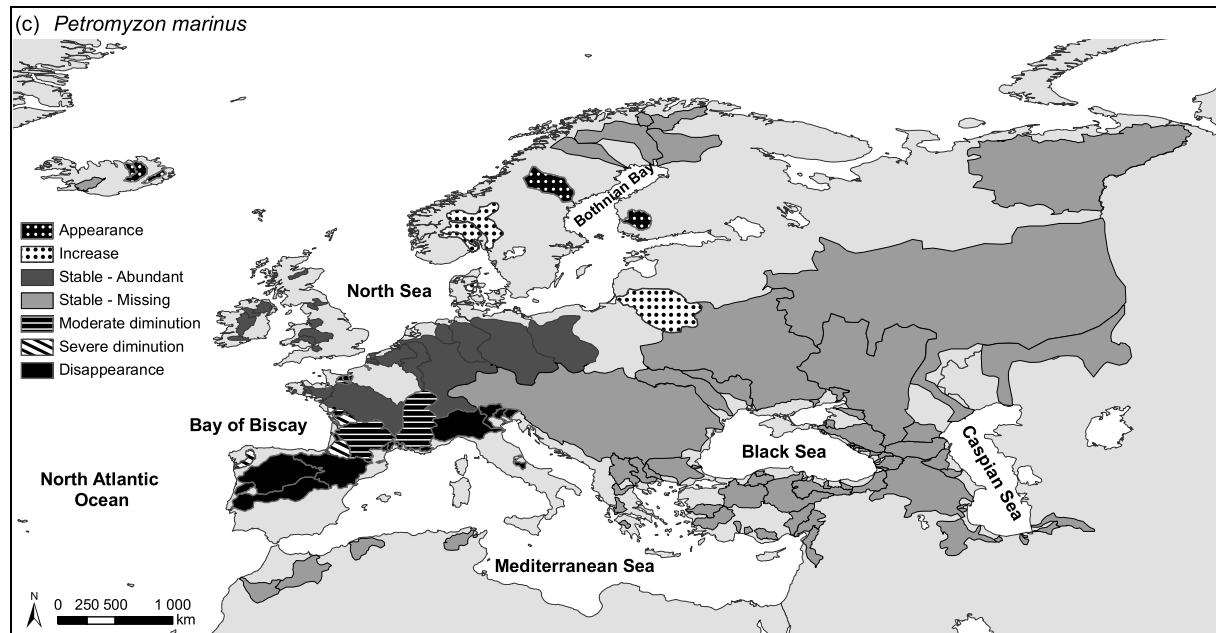


Fig. 3 Predicted distributions for four diadromous species at the end of the twenty-first century under climate change. Severe diminution corresponded to a decrease in abundance of two levels and moderate diminution to a decrease of abundance of one level. For *Salmo salar*, the Kapissilit River (the only spawning river for salmon in Greenland) was truncated to allow a better visualization. (a) *Vimba vimba*; (b) *Liza ramada*; (c) *Petromyzon marinus*; (d) *Salmo salar*.

Chapitre V

Distribution 2000 et influence des pressions anthropiques régionales

Lampetra fluviatilis - Photo Pat Morris



Caspiomyzon wagneri -
Photo Brian Coad



**Les trois espèces
de lamproies
migratrices
européennes**



Petromyzon marinus - Photo Richard Lord

Après avoir détaillé, dans le chapitre précédent, les impacts potentiels de la composante climatique du changement global sur la distribution des poissons migrateurs amphihalins, ce nouveau chapitre s'intéresse à la composante anthropique régionale et à ses effets actuels. L'objectif principal est d'évaluer si les impacts souvent délétères des activités humaines observés à l'échelle locale sont généralisables à l'échelle continentale, lorsque l'ensemble de l'aire de distribution d'une espèce est pris en compte. Pour répondre à cette problématique, il est nécessaire de travailler non plus sur la distribution historique semi-pristine (1900) des espèces mais sur leur distribution actuelle perturbée (2000), afin d'identifier et de quantifier les conséquences des pressions anthropiques régionales sur ces distributions. Dans cette partie, suite à des tests statistiques préliminaires, les distributions 2000 modélisées sont détaillées en quatre classes d'abondance, *i.e.* absente, rare, commune et abondante, car c'est vraisemblablement à ce niveau de précision que l'action de pressions anthropiques régionales pourra être détectée de façon optimale.

5.1 Des espèces sous pression

Pour les écosystèmes marins côtiers incluant les estuaires, Jackson *et al.* (2001) ont défini une séquence historique de perturbations humaines affectant ces écosystèmes. Ils insistent notamment dans cet article sur la suprématie de la pêche, première cause selon eux, dans le temps et en intensité, de la raréfaction des espèces par rapport à la pollution, à la destruction mécanique des habitats, aux introductions d'espèces et aux impacts du changement climatique. Pour les écosystèmes continentaux, le même ensemble de variables s'applique mais la priorisation des éléments n'a jamais été entreprise. Cependant, pour les poissons migrateurs amphihalins, trois grands types de pressions anthropiques régionales sont fréquemment associés à leur déclin dans les milieux fluviaux, *i.e.* les barrages (Larinier, 2001), la pollution (Maes *et al.*, 2007) et le développement de pratiques de pêche non durables (Masters *et al.*, 2006), même si ces conclusions sont rarement démontrées statistiquement. L'objectif est ici d'expliquer pourquoi certains types de variables ont pu être testés dans les modèles et d'autres non et sous quelles formes ils ont été testés.

5.1.1 Les barrages et la base Eldred 2.08 *****

Au moment de la sélection des variables anthropiques, le compromis réalisé entre significativité écologique et disponibilité à large échelle (Austin, 2007) est encore plus

***** Base européenne sur les lacs, les barrages et les réservoirs - European Lakes, Dams and REservoirs Database.

marqué dans cette partie que dans les chapitres précédents, principalement du fait de la pauvreté en bases de données digitalisées (Thuiller *et al.*, 2003). Cependant, l'AEE/EEA, avec pour coordinateur de projet Philippe Crouzet, a développé une base de données, Eldred 2.08 (Crouzet (2007) ; accès auprès du centre d'information de l'agence), répertoriant les lacs, les grands barrages et les réservoirs, dans le but d'étudier la fragmentation des milieux continentaux européens. Elle a été construite à partir de deux sources d'information privilégiées : (1) les registres des grands barrages de la CIGB/ICOLD sur lesquels chaque barrage est associé à un pays, une région, un cours d'eau, une ville mais dont les coordonnées exactes ne sont jamais fournies ; (2) et l'outil DAMPOS^{††††††††††} qui permet à des utilisateurs enregistrés de corriger la position suggérée de barrages dans leur zone d'affectation en utilisant pour cela différents supports visuels. La base regroupe des informations sur environ 7000 grands ouvrages, *i.e.* leur identifiant et les personnes référentes, leur localisation, leur historique et leurs caractéristiques métriques. Ces constructions sont réparties dans 23 pays de l'Union Européenne (pas d'information pour les Pays Baltes et l'île de Malte) et plus largement, sur une grande partie de l'Europe géographique (Figure 21). Des barrages de cette envergure peuvent représenter une perte d'accessibilité aux habitats essentiels et des perturbations très fortes des régimes hydrauliques. Pour chacun des 196 bassins versants considérés dans ce travail, plusieurs variables ont été calculées à partir de la base Eldred 2.08 et testées comme facteurs explicatifs potentiels dans les modèles de distribution 2000 des poissons migrateurs amphihalins : (1) le nombre de grands barrages sur le bassin versant, *e.g.* $\sum b_i$ est égale à 5 dans la Figure 22 ; (2) la hauteur du premier grand barrage rencontré sur le cours d'eau principal du bassin versant, *e.g.* il s'agit de la hauteur du barrage b_1 dans la Figure 22 ; (3) le pourcentage de bassin versant accessible calculé à partir de la distance de la mer au premier grand barrage rencontré sur le cours d'eau principal et de la longueur totale de ce cours d'eau, *e.g.* ce pourcentage est égal au rapport $(l/L) \times 100$ dans la Figure 22.

5.1.2 Les pêcheries

Les espèces migratrices amphihalines peuvent, de la même manière que les espèces marines, être victimes de la surpêche et ce dans leurs habitats marins, de transition et continentaux (McDowall, 1988). La surpêche peut être définie comme la réduction d'une espèce à un niveau d'abondance si faible que le stock ne pourrait plus se redresser rapidement même si la pêche cessait (Jackson *et al.*, 2001). Par exemple, sur la Garonne, entre 1987 et 2001, la mortalité par la pêche du stock de géniteurs de grande alose a été estimée à 61% en

^{††††††††††} Positionnement des barrages - DAM POSitioning (<http://dampos.eionet.europa.eu/>).



Figure 21 : Carte des grands barrages (▲) en Italie obtenue à partir d'une extraction de la base Eldred 2.08 au format DBF et d'une importation dans ArcView 9.2. (ESRI, 2004). Nombre : 415 ; hauteur moyenne (m) : 41 ; hauteur minimale (m) : 7 ; hauteur maximale (m) : 262.

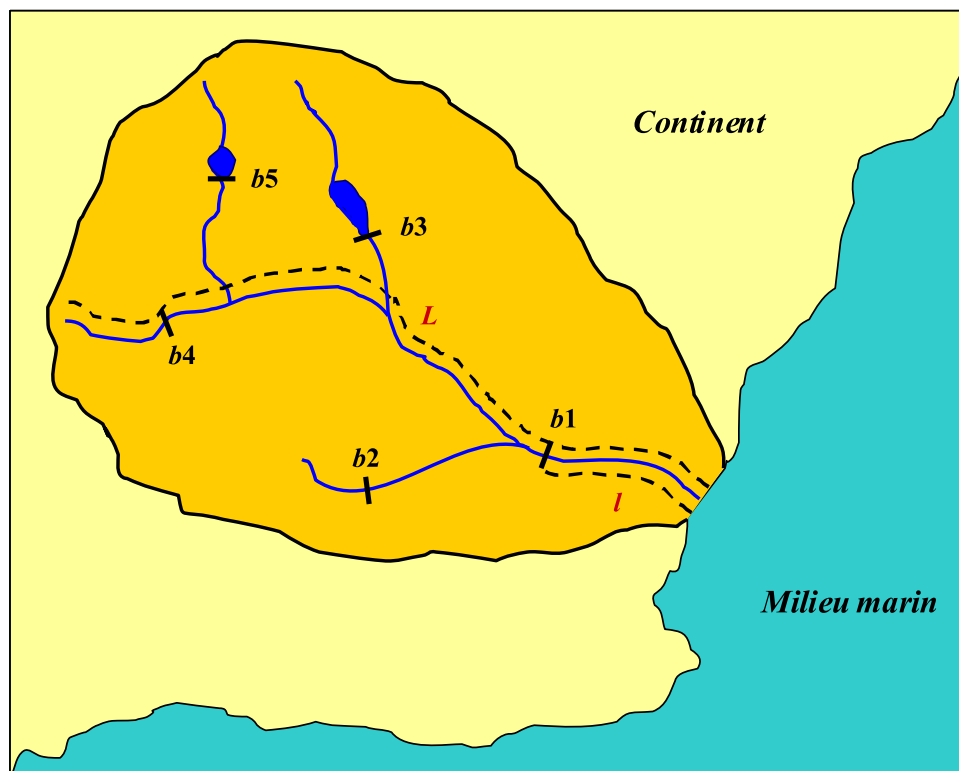


Figure 22 : Schéma d'un bassin versant (■) avec plusieurs grands barrages (— ; bi) positionnés le long du réseau hydrographique (—) présentant des lacs et des réservoirs (■). L est la longueur du cours d'eau principal du bassin versant et l la distance à la mer du premier barrage sur le cours principal (b1) (- -).

moyenne par an. Ceci représente une pression de pêche forte s'exerçant sur cette espèce de façon relativement stable au cours du temps. Il faut y ajouter l'action non négligeable des pêcheurs non professionnels (Chanseau *et al.*, 2005). Des expériences de marquage dans les rivières Kalajoki et Pyhäjoki en Finlande ont indiqué des taux de capture de géniteurs de lamproie de rivière de 80 et 65% respectivement, à l'automne 1977 (Valtonen, 1980). Bien que potentiellement influencés par d'autres facteurs, notamment la présence de barrages hydroélectriques et le déversement d'effluents ménagers non traités, ces taux correspondaient à des pêcheries intensives dans une région où les lamproies ont, de tout temps, été exploitées par l'homme (Tuunainen *et al.*, 1980). D'après le WWF^{*****}, 75% des stocks de poissons commercialement exploités dans le monde sont surpêchés ou menacés par la surpêche, ce taux atteignant 81% en Europe. Dans leur guide à la consommation, édité pour la première fois en 2007, deux espèces migratrices amphihalines font parties des espèces pour lesquelles il faut éviter ou modérer la consommation. Il s'agit respectivement de l'anguille européenne et du saumon atlantique. Cependant, la prise en compte de la pêche dans les modèles de distribution est rare et s'avère extrêmement délicate. Un des écueils surgissant rapidement au moment d'établir des variables explicatives est qu'un stock appauvri au temps t peut résulter d'un effort de pêche intensif ayant opéré quelques dizaines d'années auparavant (voir le cas bien référencé de l'aloise dans le Rhin ; de Groot (1999)). D'autres limitations à l'établissement de proxy existent : dans quels compartiments considérer les pêches, *e.g.* le saumon atlantique est pêché sur ses zones de croissance en mer réparties dans l'ensemble de l'Atlantique Nord et à sa remontée en rivière au moment de la reproduction (Hansen & Quinn, 1998), ou encore quels stades prendre en compte, *e.g.* l'anguille européenne est pêchée au stade civelles en estuaire mais également aux stades anguilles jaunes ou anguilles argentées (Dekker, 2003b). De plus, selon les régions, l'importance relative des captures sur ces différents stades varie. Les éléments évoqués précédemment de même que le manque d'uniformité des données à large échelle géographique font que la pêche n'a pas pu être incluse dans les variables candidates des modèles.

5.1.3 La pollution

Par de nombreux exemples, la littérature scientifique atteste que les poissons migrateurs amphihalins sont impactés négativement par des composés polluants de diverses natures et ce de multiples façons, impliquant une relation « cause à effet » plus ou moins directe. Un premier exemple sur l'Escaut montre que le manque d'efficacité du traitement des eaux usées

***** Fond mondial pour la nature - World Wildlife Fund (<http://www.worldwildlife.org/>).

dans cette région abondamment peuplée induit des relargages importants et continus de composés organiques dans la rivière. Ils conduisent au développement d'une zone hypoxique voire anoxique pendant les épisodes de pollution les plus sévères. Ceci constitue alors une barrière chimique dans l'estuaire moyen, s'ajoutant aux barrières physiques de type barrages ou écluses, qui prévient les déplacements de la faune migratrice composée d'une dizaine d'espèces dans ce bassin (Maes *et al.*, 2007; Maes *et al.*, 2008). Dans ce cas, la pollution induit une dégradation de la qualité environnementale qui compromet la stratégie mise en place par les individus pour se reproduire. À titre d'exemple, les larves et les œufs d'alse feinte ne tolèrent pas les conditions pauvres en oxygène. De ce fait, il y a une conséquence pour la fitness lorsque les adultes « prennent la décision » de continuer leur migration de montaison vers des zones à faibles concentrations d'oxygène dissout. Un second exemple réalisé en laboratoire met en évidence le fait que des anguilles européennes contaminées au cadmium ont une croissance de leurs gonades accélérée pouvant provoquer l'épuisement rapide des réserves énergétiques de l'animal. Ce phénomène pourrait limiter la maturation finale des gonades et par conséquent, amener à la diminution du stock d'ovocytes ou atrésie et à la mort des individus les plus affaiblis (Pierron *et al.*, 2007; Pierron *et al.*, 2008a). Ces résultats montrent comment des niveaux de contamination modérés peuvent détériorer les capacités reproductrices des futurs géniteurs de cette espèce. L'effet de la pollution passe ici par l'accumulation dans l'organisme d'un composé toxique qui joue sur divers processus physiologiques et à terme sur la fitness de l'individu. Les types de pollution sont donc nombreux et variables dans l'espace comme dans le temps. De ce fait, il fallait trouver un proxy fortement corrélé avec la pollution et assez général pour englober cette variabilité. La densité de populations humaines, pour laquelle il existe des bases de données à large échelle et des projections temporelles à court et moyen terme, est apparue comme un bon compromis. Elle a été moyennée, pour chaque bassin versant, en utilisant la base GWPv3^{§§§§§§§§§§} (CIESIN/CIAT, 2005) présentant un nombre moyen d'habitants par km², pour des pixels de 0,5° x 0,5°, en 2000, sur l'ensemble du globe.

Les pressions anthropiques régionales agissent probablement en synergie, *i.e.* l'action simultanée de plusieurs processus a un effet total supérieur à la somme des effets individuels (Brook *et al.*, 2008). On peut prendre l'exemple de la perte d'un certain pourcentage d'un habitat à laquelle viendrait se superposer la fragmentation de l'habitat restant. Au niveau de la population de poissons, les conséquences de l'action conjointe et simultanée de ces deux

§§§§§§§§§§ Population mondiale quadrillée version 3 - Gridded Population of the World version 3.

facteurs dépasseraient probablement celles des facteurs pris séparément. Cependant, cette dimension n'a pas été abordée dans les modèles car l'approche entreprise était exploratoire. De ce fait, dans un premier temps, les facteurs seuls ont été testés sans la prise en compte d'interaction.

5.2 L'article central

Cet article s'intitule « Modéliser la distribution actuelle des poissons migrateurs amphihalins européens : une approche intégrant des pressions anthropiques régionales ». Il a été écrit en collaboration entre le Cemagref et l'AEE/EEA qui a mis à disposition pour ce travail la base de données Eldred 2.08. Ce papier est en cours de révision auprès de la revue *Freshwater Biology* (manuscrit soumis le 25 avril 2008, 1^{ère} révision envoyée le 22 juillet 2008). Cette revue internationale est spécialisée sur tous les aspects de l'écologie des eaux de surface continentales et s'intéresse à tous les types d'organisme, *e.g.* des microalgues aux vertébrés. Les mots clés utilisés pour décrire ce travail sont : poissons migrateurs amphihalins, modèle de distribution, abondance, barrages, densité de populations humaines.

5.2.1 Le résumé en français

Vingt-huit espèces de poissons migrateurs amphihalins étaient rencontrées historiquement en Europe, en Afrique du Nord et au Moyen-Orient. Leurs distributions actuelles ont été évaluées en termes de classes d'abondance, *i.e.* absente, rare, commune et abondante, dans 196 bassins versants répartis du Maroc au nord de la Norvège et du Groenland à l'Iran. Leurs distributions actuelles ont été modélisées en utilisant des variables abiotiques, biotiques, climatiques et anthropiques (pressions anthropiques régionales). Les variables anthropiques étaient issues des caractéristiques des grands barrages (hauteur, distance à l'embouchure, pourcentage du cours d'eau principal disponible) et de la densité de populations humaines. Ces données ont été extraites de Eldred 2.08 (base de données sur les lacs, les barrages et les réservoirs en Europe) qui traite des grands barrages européens de façon approfondie et qui progressivement inclut tous les obstacles de ce type. Pour gérer des variables réponses ordinales, nous avons utilisé les modèles à rapports de chance proportionnels. Vingt-deux modèles ont été construits avec succès, parmi lesquels huit incluaient une ou deux variables anthropiques. Aucun modèle n'a pu être établi pour six espèces hautement endémiques ou fortement menacées, comme *Acipenser sturio* et *Coregonus oxyrinchus*. La majorité des courbes de réponse était facilement interprétable car rattachée à des aspects spécifiques de l'écologie des espèces. Les variables anthropiques reliées aux grands barrages impactaient

négalement la distribution des poissons migrateurs amphihalins par des fluctuations du débit et de son régime, par la perte de la connectivité au sein de la rivière et de l'accessibilité aux habitats essentiels, et ce particulièrement pour les espèces de salmonidés se reproduisant dans les têtes de cours d'eau. Cependant, une espèce qui peut réaliser son cycle de vie en utilisant seulement la partie basse des bassins, *Liza ramada*, semblait être favorisée par les changements des régimes hydrologiques. Les courbes en cloche obtenues avec la densité de populations humaines pour trois espèces migratrices pourraient être dues, d'une part, à une histoire commune d'établissement des populations humaines et animales et d'autre part, aux impacts négatifs des activités humaines sur la biodiversité aux plus fortes densités. Cette approche peut apporter des lignes de réflexion générales pour des études plus spécialisées, *i.e.* centrées sur une espèce ou alors réalisées localement. L'inclusion des petits barrages, qui ont été identifiés comme des déterminants des patrons de migration chez certaines espèces, est l'étape suivante pour identifier, de façon plus approfondie, les pressions anthropiques régionales contraignant la distribution des poissons migrateurs amphihalins à large échelle.

À noter...

Ce travail propose, pour la première fois, une approche statistique à très large échelle de l'effet de pressions anthropiques régionales majeures sur la distribution des poissons migrateurs amphihalins. Les résultats mettent en évidence des réponses plus complexes que celles attendues et qui concernent seulement un petit groupe d'espèces. Ces résultats en marge de ceux d'études menées localement soulignent la nécessité d'approfondir cette approche large échelle en incluant de nouvelles variables anthropiques : dans un futur proche, les petits barrages pour lesquels les données manquent actuellement et à plus long terme, la pêche pour laquelle le mode de prise en compte n'est pas encore clairement déterminé.

5.2.2 L'article au format de la revue

Modelling the current distribution of European diadromous fishes: an approach integrating regional anthropogenic pressures

GÉRALDINE LASSALLE*[‡], PHILIPPE CROUZET[†] AND ÉRIC ROCHARD*

*Cemagref, Agricultural and Environmental Engineering Research Institute, Cestas, France

[†]EEA, European Environment Agency, Copenhagen, Denmark

SUMMARY

1. Twenty-eight diadromous fish species occurred in Europe, North Africa and the Middle East in historical times. Their current distributions were assessed in terms of abundance classes, i.e. missing, rare, common and abundant, in 196 basins ranging from Morocco to North Norway and from Greenland to Iran.

2. Their current distributions were modelled using abiotic, biotic, climatic and anthropogenic (regional anthropogenic pressures) variables. Anthropogenic variables were derived from characteristics of large dams (height, distance from the outlet, percentage of main stem river available downstream of dam) and human population density. These data were taken from the EEA Eldred 2.08 (European Lakes, Dams and Reservoirs Database) that deals comprehensively with large European dams and includes all obstacles of this type. To deal with ordinal response variables, we applied proportional odds models.

3. Twenty-two species-specific models were successfully built according to the reduction of deviance and the validation process, of which eight included one or more anthropogenic variables. No model could be established for six endemic or highly endangered species such as *Acipenser sturio* and *Coregonus oxyrinchus*.

4. Most response curves were easily interpretable since they were related to specific aspects of species' ecology. Anthropogenic variables related to large dams impacted negatively on the distribution of diadromous fishes through the perturbation of river discharge patterns, the loss of river connectivity and the accessibility to essential habitats, particularly for Salmonid species that spawn in headwater streams. However, one species which can complete its life cycle using only the most downstream part of the basin, *Liza ramada*, was found to be favoured by the changes in hydrological regime. The bell-shaped curves obtained from human population density for three diadromous species were connected on one side to a common settlement history of human and animal populations and on the other side to negative impacts of human activities arising at high population density.

5. This approach provided general lines of enquiry for more specialised studies, i.e. focusing on one species only or at the local scale. The inclusion of low-head dams, which have been proved to be determinant in migration patterns, in a large scale study is the next step to further identify regional anthropogenic pressures constraining current diadromous fish distributions.

Keywords: diadromous fishes; distribution modelling; abundance; dams; human population density

[‡] Correspondence: Géraldine Lassalle, Cemagref, Estuarine Ecosystems and Diadromous Fish Research Unit, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France.
E-mail : geraldine.lassalle@cemagref.fr

G. Lassalle et al.

Introduction

Diadromous fishes migrate between the sea and fresh water to complete their life cycle. Anadromous species spend most of their lives in the sea and migrate to fresh water to breed, whereas catadromous species migrate from fresh water to the sea for breeding (McDowall, 1988). During the last century, the numbers of observations of diadromous fish populations that have declined in size or disappeared from their normal distribution area have considerably increased (Aprahamian & Aprahamian, 1990; Hensel & Holcik, 1997; de Groot, 2002). Van Damme, Hostens & Ollevier (1994) noticed a loss of fourteen fish species out of forty between the nineteenth century and the second half of the twentieth century in the highly impacted Scheldt river (Germany and Belgium). Only two anadromous species, i.e. *Lampetra fluviatilis* and *Osmerus eperlanus* (to avoid misunderstanding, full scientific names were used in this paper; for authority and common names see Table 1), remained in this environment characterised by a low oxygen level.

Among the recreational and commercial activities of man known to affect diadromous fish distribution, obstacles primarily resulting from damming, are one of the major threats due to the cumulative deleterious impacts of flow regulation and loss of river connectivity (Joy & Death, 2001; Cumming, 2004). In the northern third of the world, Dynesius & Nilsson (1994) and Nilsson *et al.* (2005) determined that 77% of the total water discharge of the 139 largest river systems was strongly or moderately affected by fragmentation of the river channels by dams and water regulation resulting from reservoir operation, interbasin diversion, and irrigation. In Europe, damming is still particularly intense in the Iberian Peninsula (de Cea Azañedo & Sánchez Cabezas, 2007). Spain has the largest number (~1,200) of large dams in Europe and ranks 4th at the world level (CIGB/ICOLD, 2003). The number of large dams may be misleading since a “large dam”

is at least 5 m in height if impounding more than 3 million m³. All those higher than 15 m are registered in Europe but those in the range 5- 15 m are erratically recorded. Smaller obstacles, in the range 0.5 to 5 - 15 m in height are used for the production of hydraulic power. Low-head dams are 10 to 100 times more numerous and thus are likely to play an important role in river ecology. However, they have not yet been addressed on a large scale. In Spain, it seems that most dams are “large”, because the geography of the Peninsula and the focus on water resources have fostered the building of large dams for several centuries. Consequently, many studies on the relationship between large dams and freshwater biodiversity have focused on Spanish or Portuguese rivers (Nicola, Elvira & Almodovar, 1996; Reyes-Gavilan *et al.*, 1996; Aparicio *et al.*, 2000; Filipe, Cowx & Collares-Pereira, 2002; Clavero, Blanco-Garrido & Prenda, 2004). However, these studies did not draw conclusions as to a clear and strict negative trend but rather to a response depending on the ecology of the species, notably its position along the river and the intensity of human disturbance. The same conclusion was proposed by Oberdorff *et al.* (2001) in their study on the evolution of freshwater fish species richness between undisturbed and disturbed sites along major French rivers. In their study, disturbance was defined with regard to “reference” sites and covered a large set of human perturbations. Indeed, other human activities leading to habitat deterioration (Lepage, Rochard & Castelnaud, 2000) and water quality erosion (Maes, Stevens & Breine, 2007) are involved in the contraction of diadromous fish distributions observed at global scale. Unsustainable fisheries were also recognised as a threat to freshwater biodiversity (Masters *et al.*, 2006). However, these three regional anthropogenic pressures varied more with time than the number of large dams and related metrics were numerous and not readily available at a coarse scale. Consequently they were only rarely included in statistical approaches. Moreover, the

number of large dams is not in itself an explanatory factor. Regarding diadromous fishes, their position and their succession in their migration route are obvious key factors, which require complex assessment to quantify impact at catchment level.

Most of the twenty-eight diadromous fish species encountered in Europe, North Africa and the Middle East are protected by national legislations, twenty are included in the International Union for the Conservation of Nature (IUCN) world red data book (IUCN, 2007) and fourteen became listed under the Bern Convention (<http://conventions.coe.int/>) and the Convention of International Trade of Endangered Species of wild fauna and flora (CITES; <http://www.cites.org/>) (Lassalle *et al.*, 2008). Modelling the current distribution of endangered species emerged as an increasingly crucial factor to determine which conservation measures should be undertaken. This type of approach often neglects the influence of human disturbance, focusing on natural habitat characteristics (Labonne, Allouche & Gaudin, 2003). However, in the last few years, distribution models including regional anthropogenic pressures have been successfully built for both invertebrates and vertebrates, aquatic and terrestrial species (Marchant & Hehir, 2002; Eikaas, Kliskey & McIntosh, 2005; Klar *et al.*, 2008).

Hence the purpose of the present study was to model the current distribution of diadromous fish species regularly encountered in Europe, North Africa and the Middle East using explanatory variables classified into four types: abiotic, biotic, climatic and anthropogenic (throughout this article, anthropogenic referred to regional anthropogenic pressures). More specifically, we discussed the ecological significance of the anthropogenic variables at macroecological scale and compared this with those expected in local or regional studies. Most of the studies focused on distribution models, using presence-absence data to produce qualitative models (Guisan & Thuiller, 2005). In our case, we split up

Determinants of diadromous fish distribution

the presence-absence data into abundance classes to produce semi-quantitative response variables and thus more accurate models. This approach aimed to provide general lines of enquiry for more specialised studies such as those focussing on one species or being performed on a local scale.

Methods

Study area

To fully cover the distribution of European diadromous fishes, 196 basins were selected across Europe, North Africa and the Middle East in a two-step process: i) we selected all the large rivers in the area according to the list of major European river catchments (thirty-one basins exceeding 50,000 km² and draining two thirds of the continent) provided by the European Environment Agency (www.eea.europa.eu); ii) we selected medium-sized rivers, avoiding any obvious geographical bias. The basins ranged from Greenland in the west (Kapisillit River: 51.76°W) to Iran in the east (Gorgan Rud River: 54.04°E) (Fig. 1).

Diadromous fish data

All diadromous fish species encountered in the study area were considered (twenty-five anadromous species and three catadromous species; Table 1). This list was based on the heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (Kottelat, 1997; Kottelat & Freyhof, 2007). Controversies exist on the status of *Coregonus oxyrinchus*. Some considered the species to be extinct since 1940 (Freyhof & Schöter, 2005) while others consider that it survives in a few Danish catchments (Hansen, Nielsen & Menseberg, 2006). However, Kottelat & Freyhof (2007) classified the species as extinct in all North Sea basins. Because of uncertainty about their taxonomic status, we pooled the Nordic coregonids at the genus level *Coregonus* spp.. All the species selected demonstrate diadromous life history strategies. For several diadromous species, migratory and

G. Lassalle et al.

resident (non-migratory) populations often coexist (Klemetsen *et al.*, 2003) and both forms were taken into account in the analysis.

A database of current abundances of these species in the selected basins (EuroDiad 2.0, Cemagref, Cestas, France) was produced from extensive literature searches. Data were extracted from figures, tables or from the text of 350 papers published between 1960 and 2008. Some additional unpublished data were provided by scientists from the Diadfish network (www.diadfish.org). However, since quantitative abundance data were variable in both quality and quantity and were impossible to obtain for most species, we chose to develop a 4-level ordinal variable. The categorisation was standardised for catchment size. Our categories of abundance were defined at the basin scale and were based for a species on the presence or absence of functional populations (McDowall, 1988), i.e. in fresh water, functional means that anadromous fishes breed, while catadromous fishes grow. The population size, the frequency of occurrence, and the dominance of this species in the community were the other components considered for classification. The ordinal classes were as follows:

- “Missing”: species was never recorded in the basin.
- “Rare”: rarity could be defined in several ways (Rabinowitz, 1981; Gaston & Lawton, 1990). At our spatial scale, the definition was a species that did not exist in the form of a population and only presented occasional vagrants (larva, juveniles or adults) in the basin.
- “Common”: species appeared in the form of functional populations. Local populations appeared with a regular occurrence, were small to moderate in size, and mostly non-dominant.
- “Abundant”: species appeared in the form of functional populations. Local populations appeared systematically, were large in size, and dominant somewhere.

The database was validated by fish fauna experts from countries included in the study area (see Acknowledgements).

Environmental and anthropogenic data

As recommended by Austin (2007), variables were selected on the basis of availability at large scale and they had to correlate with the species' distributions (Table 2).

Three abiotic variables were retained: one factor which presumably reflects biogeographical processes and two variables providing a physical description of the basins. Longitude at the mouth (Long) can be linked to the biogeographical history of freshwater animals (Banarescu, 1992; Keith, 1998). Two major events have profoundly affected fish extinction, dispersal and speciation since the end of the Miocene: the Messinian salinity crisis (5 million years ago) with the formation of the semi-enclosed seas in the Ponto-Caspian region and their highly endemic fauna (Hsü *et al.*, 1977), and the last glaciation (18,000 years ago) with the recolonisation of northern Europe taking place from the Danubian refuge (Oberdorff, Hugueny & Guégan, 1997; Reyjol *et al.*, 2007). Initially described by MacArthur (1972), the species-area relationship was first demonstrated for freshwater fishes using pool and riffle areas (Angermeier & Schlosser, 1989) and then with surface area of the drainage basin (Surf) (Griffiths, 2006; Reyjol *et al.*, 2007). Elevation at the source (Elv) can correlate with an organism's distribution through its correlation with variables such as temperature or rainfall (Austin, 2007). Indeed, combined with precipitation, it represents the hydraulic potential of the river (Pont, Hugueny & Oberdorff, 2005). This has consequences on the characteristics of the habitats and thus ultimately on the species' ability to navigate and use habitats within the watercourse.

One biotic factor, the annual terrestrial net primary productivity (NPPAnn) was used. This factor is a measure of energy availability and has been shown to influence

significantly the riverine species richness at the worldwide scale (Guégan, Lek & Oberdorff, 1998). Data were taken from IBIS simulations (Integrated Biosphere Simulator) developed by Foley *et al.* (1996) and modified by Kucharik *et al.* (2000). Using ArcGIS 9.0 (ESRI, 2004), the basin-wide NPPAnn was measured, i.e. the value corresponded to the average for all the grids included in the basin.

Two climatic variables were selected: air temperature at the mouth and basin-wide precipitation. Climatic data were compiled from the CRU TS 2.1 database (Climate Research Unit Time-Series; Mitchell & Jones (2005)). Temperature and precipitation data used in the models were averaged between 1971-2000 to smooth inter-annual variability. The mean annual air temperature and precipitation (TempAnn/PrecAnn), the mean over the three summer months (June, July and August – TempSum/PrecSum) and the mean over the three winter months (December, January and February – TempWin/PrecWin) were tested.

Four anthropogenic variables were integrated into the analysis. First, the basin-wide human population density (PopDen) extracted from the GPWv3.0 (Gridded Population of the World; CIESIN & CIAT (2005)) was used as a proxy for water pollution. The 2003 European water assessment was based on twenty-one water-pollution indicators (EEA, 2003). In this study, low pollution level was frequently linked to a low population density, especially in Northern Europe. Next, three variables describing large dams were included. Data on low-head dams were not available for all European countries, with only the United-Kingdom and some basins in France having complete and geolocalised information. We used Eldred 2.08 (European Lakes, Dams and Reservoirs Database) to obtain, for each basin, the height of the first large dam encountered on the main stem river (Hdam), the number of large dams positioned in the basin (Ndam) and the

Determinants of diadromous fish distribution

percentage of main stem river available for migration (Pdam; the distance from the first dam to the river mouth divided by the total length of the main stem river). These variables represent a proxy of the fragmentation of the environment caused by dams which is defined by the United Nations Environment Programme (UNEP) as “the interruption of a river’s natural flow”. Further substantial changes related to artificial obstacles added to the hydrological impacts (Warner, 2000) such as the sediment and nutrient transfer to the sea (Vörösmarty *et al.*, 2003) and the migration possibilities of fauna and transfer opportunities of flora (Larinier, 2001). The year of dam completion and the year of publication of the references used to complete the abundance database were globally compared. The comparison revealed a twenty-year gap with an appropriate chronological order between damming and publication of a fish survey.

The data concerning Surf, Elv, NPPAnn, TempSum, PrecAnn, PrecSum, PrecWin, Hdam, Ndam, Pdam and PopDen were log transformed (base 10) to conform to the assumptions of statistical tests.

Statistical analysis

We derived ordinal logistic regression models (proportional odds models) based on the cumulative distribution of probabilities. These attribute a different intercept value for each ordinal class of the variable, but the same coefficient for each term of the explanatory variables (Harrell, 2001). Ordinal models were fitted with R software (R foundation core team, 2005), i.e. the lrm function from the R-Design library (Harrell, 2000) and some custom functions to implement the proportional odds models.

Due to spatial autocorrelation in abundance data, the assumption of independence of the observations is violated (Dirnböck & Diullinger, 2004; Bigler, 2005). Thus, Type I errors would be increased in statistical tests, i.e. rejections of the null hypothesis when in fact there is no effect of the predictor variable on the

G. Lassalle et al.

response variable. To obtain a working independent model, we applied the Huber-White sandwich robust covariance estimator (Huber, 1967), which is unbiased for cluster-correlated data (Williams, 2000). Each homogeneous abundance patch, i.e. adjacent basins of the same abundance, was treated as a cluster and the `robcov` function (Harrell, 2000) was used to correct for correlated responses from cluster samples. The method uses the ordinary estimates of regression coefficients and other parameters of the model, but involves correcting the covariance matrix for sampling design.

Pairwise correlation analysis between the fourteen explanatory variables was performed. Variables with a strong correlation (Spearman's $r > |0.7|$) were not included in the same model (Fielding & Haworth, 1995). We tested all the simplest combinations including first or second order polynomials, no interaction and a maximum of three predictors. The best species-specific models were those reducing the greatest amount of deviance (Guisan, Theurillat & Kienast, 1998; Guisan & Harrell, 2000). Model and predictor significance were verified using a Wald test statistic assuming a Chi-square distribution ($p \leq 0.1$).

Bootstrapping is considered far superior to other methods of internal model validation (Guisan & Harrell, 2000). Thus, as described in Efron & Tibshirani (1993) and Harrell *et al.* (1998), validation of all environmental models was obtained by resampling from the calibration data (1,000 resamples with replacement) using bootstrap (`validate.lrm` function; Harrell (2000)) to obtain bias-corrected values of Nagelkerke's R^2 (quoted as R_N^2 thereafter), judging the predictive strength of the model (Nagelkerke, 1991), and Somers' concordance index D_{xy} (Somers, 1962) which is based on the Wilcoxon-Mann-Whitney two sample rank test. D_{xy} takes values between 0 and +1, depicting totally random versus perfectly discriminating models, respectively (as a rule of thumb, $D_{xy} > +0.6$ indicates good models; Harrell (2001)). In order to

represent all ordinal response values in each bootstrap resample, data were stratified following the species abundance. As an additional validation measure, the percentage of deviance explained by the final model was also assessed (Dirnböck & Diullinger, 2004):

$$\text{DevExp} = \frac{\text{Null model deviance} - \text{final model residual deviance}}{\text{Null model deviance}} \times 100$$

Results

Diadromous fish data

To make frequencies of occurrence comparable between species, values were calculated over 136 basins for which presence - absence for all the 28 species were recorded. Most diadromous fishes, i.e. eighteen species, had a frequency of occurrence over the study area lower than 25% (34 basins). The species with the highest conservation status according to the IUCN, i.e. *Acipenser gueldenstaedtii*, *Acipenser naccarii*, *Acipenser stellatus*, *Acipenser sturio* and *Huso huso*, belonged to this group. For six species, i.e. *Alosa caspia*, *Alosa algeriensis*, *Alosa kessleri*, *Alosa volgensis*, *Acipenser sturio* and *Coregonus oxyrinchus*, frequencies of occurrence were particularly low (< 3%) and consequently no significant model could be established for these species displaying too narrow distribution ranges. Four species had a frequency of occurrence between 25 and 50%. Four more species were present with a frequency of occurrence from 50 to 75%. Only two species exhibited a frequency of occurrence above 75%, i.e. *Anguilla anguilla* (87%) and *Salmo trutta* (76%). The three catadromous species were spread over more than 60% of the basins investigated (Table 1; Fig. 2).

For the twenty-two species for which models were built (Table 3), sixteen had records in each class of the abundance scale, i.e. missing, rare, common and abundant. The data were more or less well-balanced between the classes. Three species had data in only three classes and three others

exhibited records partitioned between missing and rare. For these species with a two-level response variable, models corresponded to a binomial regression.

Species-specific distribution models

Twenty-two models with mostly three explanatory variables were successfully built. The percentage of deviance explained by the final models (DevExp) ranged from 20.2% for *Alosa fallax* to 100% for *Acipenser naccarii* and *Salmo caspius*. On average, the DevExp was $56.7 \pm 21.9\%$. Current diadromous fish distributions appeared highly constrained by the environmental factors and to a lesser extent by the anthropogenic variables used in this study: (1) twenty models selected at least one abiotic variable, mostly longitude at the outlet; (2) in the same way, climatic variables were retained in twenty species-specific models, mostly in the form of an expression of the temperature; (3) anthropogenic variables were integrated in eight models, especially Hdam and PopDen. On the contrary, the biotic variable tested did not interact with global diadromous distributions a lot, *i.e.* NPPAnn was only included in the *Lampetra fluviatilis* model (Table 3).

During the validation phase, the high stability of the distribution models confirmed the relevance and the ecological significance of the explanatory variables selected in this study. Mean Somers' D_{xy} was 0.87 ± 0.13 . The absolute value of overfitting, the difference between the original and the bias-corrected values, ranged from 0.006 to 0.18 and the mean was low (0.02 ± 0.04 ; overfitting occurs when the model learns the training data extremely well but is not able to generalise well). The mean R_N^2 was 0.66 ± 0.12 and the corresponding overfitting measures were between 0.02 and 0.16 with a mean equal to 0.06 ± 0.04 . The species-specific model showing the best stability during validation was the *Anguilla anguilla* model. The weakest model according to the two

Determinants of diadromous fish distribution

evaluation metrics was the *Alosa fallax* model, as first highlighted by the DevExp values, and the best models were those of *Acipenser naccarii* and *Salmo caspius* (Table 4).

Response curves

Three types of response curves were mainly recorded: increasing response curves depict a positive relationship between the species abundance and the ecological factor; conversely, decreasing response curves highlight that the species abundance depletes along the increasing ecological gradient; finally, bell-shaped response curves reveal an intermediate value along the ecological gradient favouring the highest species abundance.

Longitude at the outlet retained in nineteen models allowed the species to be categorised between eastern, central and western European species. Nine species endemic to the Ponto-Caspian region exhibited an increasing response curve with longitude (Fig. 3_{1, 5, 7, 8, 11, 12, 13, 16, 17}; numbers refer to the species code mentioned in Table 3). Bell-shaped curves were also observed for seven species, with optima ranging from 4.5 °W for *Petromyzon marinus* to 24 °E for *Coregonus* spp. (Fig. 3_{2, 3, 4, 6, 10, 15, 22}). *Alosa alosa*, *Salmo trutta* and *Liza ramada* distributions exhibited a decreasing trend with this variable. Surface area of the drainage basin was selected in nine models, with for the most part, an increasing response curve (six species; Fig. 3_{5, 7, 9, 12, 15, 17}). For the two bell-shaped response curves, optima corresponded to basins larger than 50,000 km² (Fig. 3_{10, 14}). *Platichthys flesus* distribution responded negatively to this factor. Source elevation was included in the *Alosa immaculata* model and exhibited a U-shaped relationship.

Annual net primary productivity selected in the *Lampetra fluviatilis* model exhibited a bell-shaped response curve.

Eighteen models included temperature as an explanatory variable. The temperature range covered by the species and the shape

G. Lassalle et al.

of the relationship allowed the segregation of cold- and cool-water species from warm-water species. Sixteen exhibited a more or less pronounced bell-shaped response curve (Fig. 3₂, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 17, 18, 19, 21, 22). Summer temperature was the most frequently selected expression and the corresponding optima ranged from 11.5°C for a cold-adapted species *Salmo salar* to 24°C for a warm-water species *Liza ramada*. The *Caspiomyzon wagneri* model is the only one that retained temperature with an increasing trend. In contrast, the *Salvelinus alpinus* model integrated temperature with a decreasing trend. Precipitation was selected in two lamprey species' models, with bell-shaped curves exhibiting optima between 50 and 90 mm month⁻¹ (Fig. 3₁, 3), in the *Anguilla anguilla* and the *Salvelinus alpinus* models with a positive relationship and in the *Salmo caspius* model with a mostly decreasing trend.

Eight species among twenty-two retained an anthropogenic variable with response curves highlighting both deleterious and favourable impacts on abundance. Population density retained in five models presented mainly bell-shaped response curves with the same optimum around 40-50 inhabitants km⁻² (Fig. 3₃, 8, 18, 20) and an increasing trend in the *Vimba vimba* model. The number of large dams over the whole basin was included only in the *Huso huso* model with an unexpected positive relationship. Height of the first large dam encountered in the main watercourse was selected mainly by lower course diadromous species, with a specific response curve for each of the three species (Fig. 3₁₃, 14, 21). Percentage of the main watercourse available for migration was selected by two Salmonid species with a bell-shaped relationship and an optimum around 50% (Fig. 3₁₈, 19).

Only large dams were taken into account in our analysis and 86 records in our dataset out of 196 corresponded to Hdam = 0, Ndam = 0 or Pdam = 1. To test further the strength of the relationship between anthropogenic variables related to large dams and species

distribution, we omitted these records from our dataset and restarted the calibration process for each species-specific model that selected one of these variables. Four species out of six retained the same model with the equivalent response curves, i.e. *Huso huso*, *Osmerus perlanus*, *Salmo salar* and *Liza ramada*.

Discussion

Some diadromous species too rare to be modelled

With fourteen explanatory variables, we successfully built twenty-two species-specific distribution models, fourteen explaining more than 50% of the deviance (Table 3). No models could be established for six diadromous species where the original distribution was too narrow to allow model significance, i.e. *Alosa algeriensis*, *Alosa caspia*, *Alosa kessleri*, *Alosa volgensis*, *Acipenser sturio* and *Coregonus oxyrinchus*. These species were historically endemic to certain regions of the world, e.g. *Alosa algeriensis* was encountered in Algeria and Tunisia (Kartas, 1991; Aprahamian *et al.*, 2003) and *Alosa kessleri* spawned in only two rivers flowing through the Caspian Sea (Heckman, 1991). These species disappeared progressively during the twentieth century, e.g. *Coregonus oxyrinchus* has been considered as extinct since the mid-twentieth century in its original distribution area of the Rhine, Meuse and Scheldt basins (Freyhof & Schöter, 2005) and *Acipenser sturio* was considered as the sturgeon species with the most widespread distribution area in Europe but it declined dramatically during the last century and is currently present in low numbers in the French Gironde-Garonne-Dordogne catchment only (Holcik *et al.*, 1989; Lepage & Rochard, 1995).

Environmental variables relevant for diadromous species models

Among the four types of variables proposed for modelling: abiotic, biotic, climatic and

anthropogenic, most of the distribution models (fourteen) retained only abiotic and climatic variables with response curves in the range proposed by Austin (2007) (Fig. 3). According to this author, U-shaped as well as bell-shaped and truncated versions of these functions are assumed possible. The response curves were mostly understandable and interpretable (for extensive discussion on the relevance and ecological significance of each abiotic and climatic variable, see Béguer *et al.* (2007) and Lassalle *et al.* (in press)). However, this was the first time that net primary productivity was tested at this scale. The variable was selected one time in the *Lampetra fluviatilis* model with a bell-shaped curve (Table 3; Fig. 3₂). This finding is in accordance with what is known of the ecology of this species. *Lampetra fluviatilis* have feeding habits directly linked to natural system productivity: ammocoetes spend five years in river feeding on primary producers such as algae and diatoms (Hardisty, 1986; Maitland, 2003). However, an increase in algae and bacteria resulting from the eutrophication of the environment smothers both the spawning gravels (preventing spawning and killing eggs) and the nursery silts and leads to unfavourable anoxic conditions (Maitland, 2003). Furthermore, when the environment is enriched with nutrients, diatoms decrease in abundance relative to phytoplankton which are consumed less by *Lampetra fluviatilis* (Michel Coste, Cemagref, personal communication). Another remarkable point is the U-shaped curve with source elevation obtained for *Alosa immaculata* (Table 3; Fig. 3₁₁). Rivers with the lowest elevation in the distribution range of this species (around the Black Sea) correspond to the largest systems encountered in Europe, such as the Danube, the Don and the Dnieper rivers, with high flow velocity and huge river discharge. In the same way, rivers with a high elevation in the Black Sea region correspond to small mountainous rivers flowing from the high Caucasus mountain peaks. Subsequently, these rivers were also characterised by high current speed

Determinants of diadromous fish distribution

(Jaoshvili, 2002). The species is known to spawn in fast current areas ($0.6-0.9 \text{ m s}^{-1}$), since flows of less than $0.4-0.5 \text{ m s}^{-1}$ result in the eggs sinking to the bottom and perishing (Kovtun & Nikul'shin, 1989).

Ecological significance of anthropogenic variable and related conservation measures

Anthropogenic variables were retained only in one third of the species-specific models (Table 3). This pattern reflects very likely the narrow range of the types of anthropogenic impacts examined, and that other anthropogenic impacts (e.g. overfishing, gravel extraction, introduction of exotic species) also often control fish distributions (Lepage *et al.*, 2000; Masters *et al.*, 2006). Moreover, response curves corresponded both to deleterious and favourable impacts of these variables. Thus, large scale studies on anthropogenic variables and diadromous fish distributions cannot be the simple generalisation of negative impacts almost systematically observed at local scale (de Groot, 2002; Maes *et al.*, 2007).

The variables introduced were mostly bell-shaped curves for population density (PopDen) (Fig. 3₃, 8, 18, 20). Pautasso (2007) demonstrated that the sign of the correlation between human population presence and species richness is highly dependent on the scale of the study. According to Pautasso, at a coarse scale (study covering over 10,000 km²), the correlation coefficient between human density and species richness of various taxa turns positive, which reflected the fact that people settled and generally flourished in areas with milder climate, higher productivity and hence higher species richness. Species richness and number of people exhibit similar responses to spatial variation in environmental variables (Araujo, 2003). However, our results indicated that at high human densities negative species-human relationship arises. The declining phase of this relationship is presumably the consequence of habitat destruction and water quality erosion at high

G. Lassalle et al.

human densities (Evans, Greenwood & Gaston, 2007). This threshold of 40-50 inhabitants km⁻² reflected a dichotomy in the distribution range of the species: between north (low population density-FIN, GBR (Scotland), IRL, ISL, LVA, LTU, NOR, RUS, SWE) and south (high population density-BEL, DEU, DNK, ESP, FRA, GBR (England), NLD, POL, PRT) for Salmonidae species and east (low population density-IRN, KAZ, RUS) and west (high population density-GEO, ROM, TUR, UKR) for *Huso huso* (see Table 1 caption for abbreviations of country names). This finding could be a preliminary element to identify, inside their distribution range, large special areas of conservation before planning restoration programmes at country and basin scales (Schulter-Wulwer-Leidig, 2004; Bloesch *et al.*, 2006). Among the five species selecting population density, the relationship remained strictly positive for one species, *Vimba vimba*. This species belonging to the Cyprinidae family is described as markedly less sensitive to pollution compared to Salmonidae (Svecevicus, 1999) and demonstrates great colonisation abilities (Freyhof, 1999).

Height of the first large dam encountered in the main watercourse (Hdam) was selected in three species-specific models: for two anadromous species, *Osmerus eperlanus* and *Vimba vimba*, with a decreasing trend and for one catadromous species, *Liza ramada*, with an increasing trend (Table 3; Fig. 3_{13, 14, 21}). *Osmerus eperlanus* and *Liza ramada* passed most of their life cycles in estuarine environments and in the lower part of the basins (McDowall, 1988; Nellbring, 1989; Almeida, 1996). Consequently, these relationships should not be related to the loss of river connectivity but more probably to the changes in hydrological patterns caused by dams. In the Iberian Peninsula where *Liza ramada* is one of the most successful teleosts, damming resulted in low freshwater discharge to estuaries, in weak productivity years and in a decrease in dominant planktivorous species (Chicharo, Chicharo & Morais, 2006). Thus the remaining micro-

algal biomass became available for more plastic species such as *Liza ramada* which is considered as omnivorous (Almeida, 2003). On the contrary, *Osmerus eperlanus* reaches the tidal limit of rivers to spawn. Little is known about its ecology but certain elements fit with the negative impact of flow regulation. *Osmerus eperlanus* uses a variety of spawning substrates from gravel to mud, though gravel and sand may be preferred. Furthermore, Nellbring (1989) described the spawning migration of the species in the Elbe river as follows: "The greater the water flow, the higher was the upstream migration" and finally, spawning sites with high tide levels were avoided to prevent egg desiccation and silt deposition from downstream, i.e. two phenomena which were possibly increased in estuaries with restricted freshwater input (Lyle & Maitland, 1997). In comparison, *Vimba vimba* spawns in the middle and upper sections of rivers. Thus, the negative trend obtained with Hdam should be linked to the accessibility of spawning grounds. The disappearance of populations observed after impoundment of the Danube river (Lusk *et al.*, 2005), the Neman river (Kesminas, Virbickas & Stakenas, 1999) and the Oder river (Przybylski, 1993) followed this direction.

The number of large dams over the basins (Ndam) was included in the *Huso huso* model with an unexpected positive trend (Table 3; Fig. 3₈). In the statistical analysis conducted in the Hokkaido Island, migratory fishes were affected by damming, albeit not at the expected level (Fukushima *et al.*, 2007; Kamaeyama, Fukushima & Kaneko, 2007). Indeed, fifteen diadromous species in Japan exhibited no relation or a positive relationship with dams. According to the authors, the reasons are in possible reduction of the predatory pressure and on the placement of dams that left enough, or created, habitats for migratory species. However, the ecological significance of these results were frequently hidden to focus on the interpretation of negative trends (Williot *et al.*, 2002). However, these results, without refuting the negative impacts

of human activities on biodiversity, could bring new insights for the conservation of freshwater species. In the Caspian Sea where the greatest numbers of *Huso huso* currently reside (Vecsei, Sucui & Peterson, 2002), the number of spawners that entered the major Caspian rivers (Ural, Volga and Kura rivers) each year was less than 5,600 between 1998 and 2002 (CITES, 2003). At this excessively low population density of *Huso huso* registered in the last decades, by artificially reducing the size of the basin available for migration, dams could favour the concentration of the few remaining individuals and thus increase the chance of spawning (Leonard & McCormick, 1999). However, case studies must be addressed to further develop this hypothesis and extract possible conservation measures.

Finally, two Salmonid species retained the percentage of the main watercourse available for migration (Pdam) in their models with an optimum around 50% (Table 3; Fig. 3_{18,19}). The two sides of the curves corresponded to two different sets of basins: basins on the right were seven times smaller than basins on the left (on average, 17,000 and 120,000 km² respectively) reflecting the fact that large dams were mainly built on large basins with intrinsic characteristics compatible with hydroelectricity production and supply of water for irrigation. Consequently, the decreasing trend should be related to a size effect in relation to the species-area relationship (Reyjol *et al.*, 2007). On the other hand, the increase observed for Pdam values between 0 and 50% should be linked to the availability and accessibility of spawning habitats mainly localised for Salmonidae species in the headwater streams (Klemetsen *et al.*, 2003). Indeed, in the Loire basin in France and the Vistula in Poland, *Salmo salar* spawners have to migrate over distances of 700 km (Bardonnet & Baglinière, 2000) to reach their spawning habitats.

In conclusion, all the explanatory variables tested, both environmental and anthropogenic, appeared relevant to model

Determinants of diadromous fish distribution

diadromous fish distribution at large scale. However, it seemed that the response curves obtained with the anthropogenic variables at continental scale cannot be the simple generalisation of deleterious impacts observed at local scale (de Groot, 2002; Maes *et al.*, 2007). Indeed, anthropogenic variables exhibited both negative and positive trends with diadromous fish distribution. Subsequently this complex response pattern to perturbation highlighted the urgent need to undertake further research, including first of all, low-head dams to cover the complete range of impact of dams on biodiversity. Large dams are more frequently placed in the upper reaches of the catchment for obvious reasons; the first obstacles met by fishes are hence low-head dams which have a blocking effect resulting from a series of features and not from a single spot, as a large dam does. Moreover, the first test carried out on the Loire river catchment by the EEA, considering around 4,000 dams in the period 1700-2005 on all rivers historically visited by *Salmo salar*, strongly suggests that low-head dams have a much larger impact than first envisaged. Better metrics than human population density which describe more precisely the deterioration in essential habitats and the erosion of water quality by human activities should be also tested. To achieve these objectives mostly depends on the availability of three required sources of information: digitalised river systems, historical distribution information of fishes and complementary environmental quality databases.

Acknowledgements

We thank colleagues in the Diadfish network who checked the EuroDiad 2.0 database: Miran Aprahamian from the Environment Agency, United Kingdom, Pier Giorgio Bianco from The University of Napoli, Biology Department, Italy, Panos Stavros Economidis from the Aristotle University, Zoology Department, Greece, Mejdeddine Kraïem from the National Institute of

G. Lassalle et al.

Marine Sciences and Technologies, Tunisia, Ion Navodaru from the Danube Delta National Institute for Research and Development, Romania, Panu Orell from the Finnish Game and Fisheries Research Institute, Finland. We are grateful to Christof Bigler for providing statistical advice, to Russell Poole for improving the English of this manuscript and to the anonymous referees for their constructive comments.

This study was carried out with financial support from the Adour-Garonne Water Agency, Seine estuary programme, the French Ministry of Ecology and Sustainable Development Programme GICC: Gestion et Impact du Changement Climatique/Management and Impact of Global Warming and the National Office of Water and the Aquatic Environments (ONEMA).

References

- Almeida J. (1996) Estuarine movement patterns of adult thin-lipped grey mullet, *Liza ramada* (Risso) (Pisces, Mugilidae), observed by ultrasonic tracking. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **202**, 137-150.
- Almeida J. (2003) Feeding ecology of *Liza ramada* (Risso, 1810) (Pisces, Mugilidae) in a south-western estuary of Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **57**, 313-323.
- Angermeier P. & Schlosser I.J. (1989) Species-area relationships for stream fishes. *Ecology*, **70**, 1450-1462.
- Aparicio E., Vargas M.J., Olmo J.M. & Sostoa A. (2000) Decline of native freshwater fishes in Mediterranean watershed on the Iberian peninsula: a quantitative assessment. *Environmental Biology of Fishes*, **59**, 11-19.
- Aprahamian M.W. & Aprahamian C.D. (1990) Status of the genus *Alosa* in the British Isles; past and present. *Journal of Fish Biology*, **37**, 257-258.
- Aprahamian M.W., Aprahamian C.D., Baglinière J.L., Sabatié R. & Alexandrino P. (2003) *Alosa alosa* and *Alosa fallax* spp. *Literature Review and Bibliography*. Environment Agency, Warrington, UK
- Araujo M.B. (2003) The coincidence of people and biodiversity in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 5-12.
- Austin M. (2007) Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, **200**, 1-19.
- Banarescu P. (1992) *Zoogeography of fresh waters "Distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia"*. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Bardonnet A. & Baglinière J.L. (2000) Freshwater habitat of Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**, 497-506.
- Béguier M., Beaulaton L. & Rochard E. (2007) Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe: large scale explanatory factors. *Ecology of Freshwater Fish*, **16**, 221-237.
- Bigler C. (2005) Multiple disturbance interactions and drought influence fire severity in Rocky Mountain subalpine forests. *Ecology*, **86**, 3018-3029.
- Bloesch J., Jones T., Reinartz R. & Striebel B. (2006) Action Plan for the conservation of Sturgeons (Acipenseridae) in the Danube River Basin. *Österreichische Wasser- und Abfallwirtschaft*, **58**, 81-88.
- Center for International Earth Science Information Network (CIESIN) & Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) (2005) Gridded Population of the World Version 3 (GPWv3): Population Density Grids. Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC), Columbia University, Palisades, New-York, USA.
- Chicharo M.A., Chicharo L. & Morais P. (2006) Inter-annual differences of ichthyofauna structure of the Guadiana estuary and adjacent coastal area (SE Portugal/SW Spain): Before and after Alqueva dam construction. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **70**, 39-51.

- CIGB/ICOLD (2003) *World register of dams - Registre mondial des barrages*. International Commission on Large Dams, Paris. D.8.3 100 EEA11784.
- CITES (2003) *Current trends in the Huso huso fishery in the Caspian sea and the beluga catch and export quotas for 2003*. Convention on International Trade in Endangered Species of wild fauna and flora, Geneva, Switzerland.
- Clavero M., Blanco-Garrido F. & Prenda J. (2004) Fish fauna in Iberian Mediterranean river basins: biodiversity, introduced species and damming impacts. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **14**, 575-585.
- Cumming G.S. (2004) The impact of low-head dams on fish species richness in Wisconsin, USA. *Ecological Applications*, **14**, 1495-1506.
- de Cea Azañedo J.C. & Sánchez Cabezas F.J. (2007) Inventory of Spanish dams for 2006 and summary of dam construction activity in Spain of the three-year period from 2004 to 2006. *Revista de Obras Publicas*, **154**, 93-115.
- de Groot S.J. (2002) A review of the past and present status of anadromous fish species in the Netherlands: is restocking the Rhine feasible? *Hydrobiologia*, **478**, 205-218.
- Dill W.A. (1993) *Inland fisheries of Europe*. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome, Italy. EIFAC Technical Paper 52.
- Dirnböck T. & Diullinger S. (2004) Habitat distribution models, spatial autocorrelation, functional traits and dispersal capacity of alpine plant species. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 77-84.
- Dynesius M. & Nilsson C. (1994) Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. *Science*, **266**, 753-762.
- EEA (2003) *Europe's water: an indicator-based assessment*. European Environment Agency, Copenhagen, Denmark. Topic Report 1.
- Efron B. & Tibshirani R.J. (1993) *An introduction to the bootstrap*. Chapman and Hall/CRC, London.
- Eikaas H.S., Kliskey A.D. & McIntosh A.R. (2005) Spatial modeling and habitat quantification for two diadromous fish in New Zealand streams: a GIS-based approach with application for conservation management. *Environmental Management*, **36**, 726-740.
- Environmental System Research Institute (2004) ArcGIS Version 9.0. ESRI, Redlands, CA, USA.
- Evans K.L., Greenwood J.J.D. & Gaston K.J. (2007) The positive correlation between avian species richness and human population density in Britain is not attributable to sampling bias. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 300-304.
- Fielding A.H. & Haworth P.F. (1995) Testing the generality of bird-habitat models. *Conservation Biology*, **9**, 1466-1481.
- Filipe A.F., Cowx I.G. & Collares-Pereira M.J. (2002) Spatial modelling of freshwater fish in semi-arid river systems: a tool for conservation. *River Research and Applications*, **18**, 123-136.
- Foley J.A., Prentice I.C., Ramankutty N., Levis S., Pollard D., Sitch S. & Haxeltine A. (1996) An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles*, **10**, 603-628.
- Freyhof J. (1999) Records of *Vimba vimba* in the River Rhine and its tributaries. *Folia Zoologica*, **48**, 315-320.
- Freyhof J. & Schöter J. (2005) The houting *Coregonus oxyrinchus* (L.) (Salmoniformes: Coregonidae), a globally extinct species from the North Sea basin. *Journal of Fish Biology*, **67**, 713-729.
- Fukushima M., Kameyama S., Kaneko M., Nakao K. & Steel E.A. (2007) Modelling the effects of dams on freshwater fish distributions in Hokkaido, Japan. *Freshwater Biology*, **52**, 1511-1524.

G. Lassalle et al.

- Gaston K.J. & Lawton J.H. (1990) The population ecology of rare species. *Journal of Fish Biology*, **37**, 97-104.
- Griffiths D. (2006) Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 734-751.
- Guégan J.F., Lek S. & Oberdorff T. (1998) Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature*, **391**, 382-384.
- Guisan A. & Harrell F.E. (2000) Ordinal response regression models in ecology. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 617-626.
- Guisan A., Theurillat J.P. & Kienast F. (1998) Predicting the potential distribution of plant species in an alpine environment. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 65-74.
- Guisan A. & Thuiller W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993-1009.
- Hansen M.M., Nielsen E.E. & Menseberg K.L.D. (2006) Underwater but not out of sight: genetic monitoring of effective population size in the endangered North Sea houting (*Coregonus oxyrhynchus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63**, 780-787.
- Hardisty M.W. (1986) *Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758). In: *Petromyzontiformes* (Ed. J. Holcik), pp. 249-278. The Freshwater Fishes of Europe, Vol. 1/I. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Harrell F.E. (2000) Design: S-Plus functions for biostatistical/epidemiologic modelling, testing, estimation, validation, graphics, prediction, and typesetting by storing enhanced model design attributes in the fit.
- Harrell F.E. (2001) *Regression modeling strategies with applications to linear models, logistic regression, and survival analysis*. Springer, New York.
- Harrell F.E., Margolis P.A., Gove S., Mason K.E., Mulholland E.K., Lehmann D., Muhe L., Gatchallan S. & Eichenwald H.F. (1998) Tutorial in Biostatistics - Development of a clinical prediction model for an ordinal outcome - The world health organization multicentre study of clinical signs and etiological agents of pneumonia, sepsis and meningitis in young infants. *Statistics in Medicine*, **17**, 909-944.
- Heckman C.W. (1991) *Alosa pontica kessleri* (Grimm, 1867). In: *Clupeidae, Anguillidae* (Ed. H. Hoestlandt), pp. 325-336. The Freshwater Fishes of Europe, Vol. 2. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Hensel K. & Holcik J. (1997) Past and current status of sturgeons in the upper and middle Danube River. *Environmental Biology of Fishes*, **48**, 185-200.
- Holcik J., Kinzelbach R., Sokolov L.I. & Vasil'ev P. (1989) *Acipenser sturio* Linnaeus, 1758. In: *General Introduction to Fishes Acipenseriformes* (Ed. J. Holcik), pp. 367-394. The Freshwater Fishes of Europe, Vol. 1/II. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Hsü K.J., Montadert L., Bernouilli D., Cita M.B., Erickson A., Garrison R.E., Kidd R.B., Melieres F. & Müller R.C. (1977) History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature*, **267**, 399-403.
- Huber P.J. (1967) The behavior of maximum likelihood estimates under nonstandard conditions. In: *Proceedings of the fifth Berkeley symposium in mathematical statistics and probability* (Eds L.M. Le Cam & J. Neyman), pp. 221-223. June 21 - July 18, 1965 and December 27, 1965 - January 7, 1966. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California.
- IUCN (2007) 2007 IUCN Red List of Threatened Species. Downloaded on 11 March 2008. www.iucnredlist.org.
- Jaoshvili S. (2002) *The river of the Black Sea*. European Environment Agency, Copenhagen, Denmark. Technical Report 71.
- Joy M.K. & Death R.G. (2001) Control of freshwater fish and crayfish community structure in Taranaki, New Zealand: dams, diadromy or habitat structure? *Freshwater Biology*, **46**, 417-429.

Determinants of diadromous fish distribution

- Kamaeyama S., Fukushima M. & Kaneko M. (2007) Spatial-temporal changes in habitat potential of endangered freshwater fish in Japan. *Ecological Informatics*, **2**, 318-327.
- Kartas F. (1991) *Alosa fallax algeriensis* (Regan, 1916). In: *Clupeidae, Anguillidae* (Ed. H. Hoestlandt), pp. 213-224. The Freshwater fishes of Europe, Vol. 2. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Keith P. (1998) *Evolution des peuplements ichtyologiques de France et stratégies de conservation*. PhD Thesis, Université de Rennes I, Rennes.
- Kesminas V., Virbickas T. & Stakenas S. (1999) The state and morphological characteristics of Vimba (*Vimba vimba* L.) subpopulation in the middle Nemunas. *Acta Zoologica Lituanica*, **9**, 147-154.
- Klar N., Fernandez N., Kramer-Schadt S., Herrmann M., Trinzen M., Buttner I. & Niemitz C. (2008) Habitat selection models for European wildcat conservation. *Biological Conservation*, **141**, 308-319.
- Klemetsen A., Amundsen P.A., Dempson J.B., Jonsson B., Jonsson N., O'Connell M.F. & Mortensen E. (2003) Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*, **12**, 1-59.
- Kottelat M. (1997) European freshwater fishes: An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia, Bratislava*, **52**, 1-271.
- Kottelat M. & Freyhof J. (2007) *Handbook of European Freshwater Fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Kovtun I.F. & Nikul'shin I.M. (1989) Reproduction of the Azov-Don shad following regulation of the Don river. *Journal of Ichthyology*, **2**, 270-276.
- Kucharik C.J., Foley J.A., Delire C., Fisher V.A., Coe M.T., Lenters J.D., Young-
Molling C. & Ramankutty N. (2000) Testing the performance of a dynamic global ecosystem model: water balance, carbon balance, and vegetation structure. *Global Biogeochemical Cycles*, **14**, 795-825.
- Labonne J., Allouche S. & Gaudin P. (2003) Use of a generalised linear model to test habitat preferences: the example of *Zingel asper*, an endemic endangered percid of the River Rhone. *Freshwater Biology*, **48**, 687-697.
- Larinier M. (2001) Environmental issues, dams and fish migration. In: *Dams, fish and fisheries: Opportunities, challenges and conflict resolution* (Ed. G. Marmulla), pp. 45-90. FAO Fisheries Technical Paper, Vol. 419. Food and Agricultural Organization of United Nations, Rome, Italy.
- Lassalle G., Béguer M., Beaulaton L. & Rochard E. (2008) Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: an approach using biogeographical models. *Biological Conservation*, **141**, 1105-1118.
- Lassalle G., Béguer M., Beaulaton L. & Rochard E. (in press) Learning from the past to predict the future: responses of European diadromous fish to climate change. In: *Challenges for diadromous fishes in a dynamic global environment* (Eds A.J. Haro, K.L. Smith, R.A. Rulifson, C.M. Moffitt, R.J. Klauda, M.J. Dadswell, R.A. Cunjak, J.E. Cooper, K.L. Beal & T.S. Avery), American Fisheries Society Symposium 69, Bethesda, Maryland.
- Leonard J.B.K. & McCormick S.D. (1999) Effects of migration distance on whole-body and tissue-specific energy use in American shad (*Alosa sapidissima*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **56**, 1159-1171.
- Lepage M. & Rochard E. (1995) Threatened fishes of the world: *Acipenser sturio* Linnaeus, 1758 (*Acipenseridae*). *Environmental Biology of Fishes*, **43**, 28.
- Lepage M., Rochard E. & Castelnau G. (2000) Atlantic sturgeon *Acipenser sturio*

G. Lassalle et al.

- L., 1758 restoration and gravel extraction in the Gironde estuary. *Boletín Instituto Espanol de Oceanografía*, **16**, 175-179.
- Lusk S., Luskova V., Halacka K., Slechtova V. & Slechta V. (2005) Characteristics of the remnant *Vimba vimba* population in the upper part of the Dyje river. *Folia Zoologica*, **54**, 389-404.
- Lyle A.A. & Maitland P.S. (1997) The spawning migration and conservation of smelt *Osmerus eperlanus* in the River Cree, southwest Scotland. *Biological Conservation*, **80**, 303-311.
- MacArthur R.H. (1972) *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper and Row, New - York, USA.
- Maes J., Stevens M. & Breine J. (2007) Modelling the migration opportunities of diadromous fish species along a gradient of dissolved oxygen concentration in a European tidal watershed. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **75**, 151-162.
- Maitland P.S. (2003) *Ecology of the river, brook and sea lamprey*. English Nature, Peterborough. Conserving Natura 2000 Ecology Series 5.
- Marchant R. & Hehir G. (2002) The use of AUSRIVAS predictive models to assess the response of lotic macroinvertebrates to dams in south-east Australia. *Freshwater Biology*, **47**, 1033-1050.
- Masters J.E.G., Jang M.H., Ha K., Bird P.D., Frear P.A. & Lucas M.C. (2006) The commercial exploitation of a protected anadromous species, the river lamprey (*Lampetra fluviatilis* (L.)), in the tidal River Ouse, north-east England. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **16**, 77-92.
- McDowall R.M. (1988) *Diadromy in fishes - Migrations between freshwater and marine environments*. Croom Helm, London, UK.
- Mitchell T.D. & Jones P.D. (2005) An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. *International Journal of Climatology*, **25**, 693-712.
- Nagelkerke N.J.D. (1991) A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika*, **78**, 691-692.
- Nellbring S. (1989) The ecology of smelts (Genus *Osmerus*): a literature review. *Nordic Journal of Freshwater Research*, **65**, 116-145.
- Nicola G.G., Elvira B. & Almodovar A. (1996) Dams and fish passage facilities in the large rivers of Spain: effects on migratory species. *Archiv fur Hydrobiologie*, **113**, 375-379.
- Nilsson C., Ready C.A., Dynesius M. & Revenga C. (2005) Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, **308**, 405-408.
- Oberdorff T., Hugueny B. & Guégan J.F. (1997) Is there an influence of historical events on contemporary fish species richness in rivers? Comparisons between Western Europe and North America. *Journal of Biogeography*, **24**, 461-467.
- Oberdorff T., Pont D., Hugueny B. & Chessel D. (2001) A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers: a framework for environmental assessment *Freshwater Biology*, **46**, 399-415.
- Pautasso M. (2007) Scale dependence of the correlation between human population presence and vertebrate and plant species richness. *Ecology Letters*, **10**, 16-24.
- Pont D., Hugueny B. & Oberdorff T. (2005) Modelling habitat requirement of European fishes: do species have similar responses to local and regional environmental constraints? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**, 163-173.
- Przybylski M. (1993) Longitudinal pattern in fish assemblages in the upper Warta river, Poland. *Archiv fur Hydrobiologie*, **126**, 499-512.
- R foundation core team (2005) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rabinowitz D. (1981) Seven forms of rarity. In: *The biological aspects of rare plant*

- conservation* (Ed. H. Synge), pp. 205-217. John Wiley & Sons Ltd.
- Reyes-Gavilan F.G., Garrido R., Nicieza A.G., Toledo M.M. & Brana F. (1996) Fish community variation along physical gradients in short streams of northern Spain and the disruptive effect of dams. *Hydrobiologia*, **321**, 155-163.
- Reyjol Y., Hugueny B., Pont D., Bianco P.G., Beier U., Ciola N., Casals F., Cowx I., Economou A., Ferreira T., Haidvogel G., Noble R., Sostoa A., Vigneron T. & Virbickas T. (2007) Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 65-75.
- Schulter-Wulwer-Leidig A. (2004) *Rhine salmon 2020 - Programme de réimplantation des poissons migrateurs dans l'hydrosystème rhénan*. International commission for the protection of the Rhine (ICPR), Koblenz, Germany.
- Somers R.H. (1962) New asymmetric measure association for ordinal variables. *American Sociological Review*, **27**, 799-811.
- Svecevicus G. (1999) Fish avoidance response to heavy metals and their mixtures. *Acta Zoologica Lituanica*, **9**, 103-113.
- The Times Atlas of the World - Comprehensive Edition (1975) Times Books & John Bartholomew and Son, London.
- Determinants of diadromous fish distribution*
- Van Damme P.A., Hostens K. & Ollevier F. (1994) Fish species of the lower Zeeschelde (Belgium) - a comparison with historical checklists. *Belgian Journal of Zoology*, **124**, 93-103.
- Vecsei P., Sucui R. & Peterson D. (2002) Threatened fishes of the world: *Huso huso* (Linnaeus, 1758) (Acipenseridae). *Environmental Biology of Fishes*, **65**, 363-365.
- Vörösmarty C.J., Meybeck M., Fekete B., Sharma K., Green P. & Syvitski J.P.M. (2003) Anthropogenic sediment retention: major global impact from registered river impoundments. *Global and Planetary Change*, **39**, 169-190.
- Warner R.F. (2000) Gross channel changes along the Durance River, Southern France, over the last 100 years using cartographic data. *Regulated Rivers: Research & Management*, **16**, 141-157.
- Williams R.L. (2000) A note on robust variance estimation for cluster-correlated data. *Biometrics*, **56**, 645-646.
- Williot P., Arlat G., Chebanov M., Gulyas T., Kasimov R., Kirschbaum F., Patriche N., Pavlovskaya L.P., Poliakova L., Pourkazemi M., Kim Y., Zhuang P. & Zholdasova I.M. (2002) Conservation and broodstock management. *International Review of Hydrobiology*, **87**, 483-506.

Table 1 Diadromous fishes encountered in Europe, North Africa and the Middle East. "Type" corresponds to the migratory behaviour of the fishes, i.e. C for catadromous and A for anadromous (McDowall, 1988). "Distribution range" corresponds to the list of the countries where the species currently occurred. To facilitate the visual understanding of the distribution, only the country at the outlet is mentioned. We use the ISO country code 3136 A3. ALB: Albania; DZA: Algeria; AZE: Azerbaijan; BEL: Belgium; BGR: Bulgaria; HRV: Croatia; DNK: Denmark; GBR: United Kingdom; EGY: Egypt; FRA: France; FIN: Finland; DEU: Germany; GEO: Georgia; GRC: Greece; ISL: Iceland; IRN: Iran; IRL: Ireland; ITA: Italy; KAZ: Kazakhstan; LVA: Latvia; LTU: Lithuania; MAR: Morocco; NLD: Netherlands; NOR: Norway; POL: Poland; PRT: Portugal; ROM: Romania; RUS: Russia; ESP: Spain; SWE: Sweden; TUN: Tunisia; TUR: Turkey; UKR: Ukraine. The list is ordered taxonomically according to Kottelat (1997) and Kottelat & Freyhof (2007)

Latin name and authority	Common name	Type	Distribution range
<i>Caspiomyzon wagneri</i> (Kessler, 1870)	Caspian lamprey	A	AZE, IRN, KAZ, RUS
<i>Lampera fluviatilis</i> (L., 1758)	River lamprey	A	ALB, DEU, DNK, FIN, FRA, GBR, IRL, ITA, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, PRT, RUS, SWE
<i>Petromyzon marinus</i> L., 1758	Marine lamprey	A	ALB, DEU, DNK, ESP, FRA, GBR, HRV, IRL, ITA, LVA, NLD, NOR, PRT, SWE
<i>Anguilla anguilla</i> (L., 1758)	European eel	C	ALB, BEL, BUL, DEU, DNK, DZA, EGY, ESP, FIN, FRA, GBR, GEO, GRC, HRV, IRL, ISL, ITA, LVA, LTU, MAR, NLD, NOR, POL, PRT, ROM, RUS, SWE, TUN, TUR, UKR
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i> Brandt and Ratzeburg, 1833	Russian sturgeon	A	AZE, GEO, IRN, KAZ, ROM, RUS, TUR, UKR
<i>Acipenser naccarii</i> Bonaparte, 1836	Adriatic sturgeon	A	ABL, HRV, ITA
<i>Acipenser stellatus</i> Pallas, 1871	Stellate sturgeon	A	ALB, AZE, GEO, GRC, IRN, KAZ, ROM, RUS, TUR, UKR
<i>Acipenser sturio</i> L., 1758	European sturgeon	A	FRA
<i>Huso huso</i> (L., 1758)	Beluga	A	GEO, IRN, KAZ, ROM, RUS, TUR, UKR
<i>Alosa alosa</i> (L., 1758)	Allis shad	A	DZA, TUN
<i>Alosa caspia</i> (Eichwald, 1838)	Caspian shad	A	ESP, FRA, GBR, IRL, LTU, NLD, POR
<i>Alosa fallax</i> (Lacepède, 1803)	Twaite shad	A	ALB, DEU, DNK, ESP, FRA, GBR, GRE, HRV, IRL, ITA, LVA, LTU, MAR, NLD, POL, PRT, SWE, TUR
<i>Alosa immaculata</i> Bennett, 1835	Black Sea shad	A	BUL, GEO, ROM, RUS, TUR, UKR
<i>Alosa kessleri</i> (Grimm, 1837)	Black spined herring	A	KAZ, RUS
<i>Alosa tania</i> (Grimm, 1901)	Volga herring	A	BUL, GEO, ROM, RUS, TUR, UKR
<i>Alosa volgensis</i> (Berg, 1913)	Yimba	A	KAZ, RUS
<i>Yimba vimba</i> (L., 1758)	Yimba	A	AZE, BUL, DEU, FIN, IRN, LVA, LTU, NLD, POL, ROM, RUS, SWE, TUR
<i>Osmerus eperlanus</i> (L., 1758)	Smelt	A	DEU, DNK, FIN, FRA, GBR, IRL, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, RUS, SWE
<i>Coregonus oxviriichus</i> (L., 1758)	Houting	A	Considered as extinct
<i>Coregonus</i> spp.		A	DEU, DNK, FIN, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, RUS, SWE
<i>Salmo caspius</i> Kessler, 1877	Caspian trout	A	AZE, IRN, KAZ, RUS
<i>Salmo labrax</i> Pallas, 1814	Black Sea salmon	A	GEO, ROM, RUS, TUR, UKR
<i>Salmo salar</i> L., 1758	Atlantic salmon	A	BEL, DEU, DNK, ESP, FIN, FRA, GBR, IRL, ISL, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, PRT, RUS, SWE
<i>Salmo trutta</i> L., 1758	Brown trout	A	AZE, BEL, BUL, DEU, DNK, ESP, FIN, FRA, GBR, GRC, HRV, ISL, IRN, IRL, ITA, KAZ, LVA, LTU, NLD, NOR, POL, PRT, ROM, RUS, SWE, TUR, UKR
<i>Salvelinus alpinus</i> (L., 1758)	Arctic char	A	FIN, DNK, GBR, ISL, IRL, NOR, RUS, SWE
<i>Liza ramada</i> (Risso, 1826)	Thin-lipped mullet	C	ALB, BUL, DEU, DZA, EGY, ESP, FRA, GBR, GEO, GRC, HRV, IRL, ITA, MAR, NLD, PRT, ROM, RUS, TUN, TUR, UKR
<i>Platichthys flesus</i> (L., 1758)	European flounder	C	ALB, DEU, DNK, ESP, FIN, FRA, GBR, GEO, GRC, HRV, IRL, ITA, LVA, LTU, MAR, NLD, NOR, POL, PRT, ROM, RUS, SWE, TUR, UKR

Table 2 Predictor variables, unit and source data used to compute ordinal models

Variable	Unit	Resolution	References and original data availability
<i>Abiotic variables</i>			
Long	Longitude at the mouth	° (decimals)	The Time Atlas of the World – Comprehensive Edition (1975)
Surf	Surface area of the drainage basin	km ²	http://www.rivernet.org/ http://earthtrends.wri.org/
Elv	Elevation at the source	m	Dill (1993)
<i>Biotic variable</i>			
NPPAnn	Annual net primary productivity	kg C km ⁻² year ⁻¹	http://www.sage.wisc.edu/atlas/
<i>Climatic variables mean from 1971 to 2000</i>			
TempAnn	Annual air temperature	°C	http://www.cru.uea.ac.uk/
TempSum	Summer air temperature	°C	
TempWin	Winter air temperature	°C	
PreAnn	Annual precipitation	mm month ⁻¹	
PreSum	Summer precipitation	mm month ⁻¹	
PreWin	Winter precipitation	mm month ⁻¹	
<i>Anthropogenic variables</i>			
PopDen	Human population density in 2000	inhabitants km ⁻²	http://sedac.ciesin.columbia.edu/gpw/
Ndam	Number of large dams		http://www.eea.europa.eu/ (information centre)
Hdam	Height above foundation of large dams	m	Data available on request for some catchments across Europe
Pdam	Percentage of main stem river available	%	

Table 3 Detailed formulas of the original models. All the terms were significantly retained in the models at the 0.1 confidence level by a Chi-square test of deviance reduction. The function pol stands for polynomials. For instance, pol(Long, 2) means a second order of the type Long + Long². "Numbers" corresponded to a species code related to Figure 3 and to the Results section. "Frequency" gives the table of frequencies for the response variable with M for Missing, R for Rare, C for Common and A for Abundant. Some species do not have records in each class. "DevExp" corresponds to the percentage of deviance explained by the model. The list is ordered taxonomically according to Kottelat (1997) and Kottelat & Freyhof (2007)

Species	Frequency				Logistic regression model formulas	DevExp
	M	R	C	A		
1 <i>Caspiomyzon wagneri</i>	185	1	10	0	Long + pol(PrecSum, 2) + TempSum	84.8
2 <i>Lampetra fluviatilis</i>	112	38	21	21	pol(Long, 2) + pol(NPPAnn, 2) + pol(TempSum, 2)	38.4
3 <i>Petromyzon marinus</i>	93	38	46	17	pol(Long, 2) + pol(PopDen, 2) + pol(PrecAnn, 2)	48.9
4 <i>Anguilla anguilla</i>	21	35	97	42	pol(Long, 2) + PrecWin + pol(TempSum, 2)	53.5
5 <i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	172	20	1	2	Long + Surf + pol(TempAnn, 2)	68.8
6 <i>Acipenser naccarii</i>	190	6	0	0	pol(Long, 2) + pol(TempWin, 2)	100
7 <i>Acipenser stellatus</i>	167	20	8	1	Long + Surf + pol(TempAnn, 2)	55.7
8 <i>Huso huso</i>	174	18	3	0	pol(Long, 2) + Ndam + pol(PopDen, 2)	62.3
9 <i>Alosa alosa</i>	146	42	2	5	Long + Surf + pol(TempAnn, 2)	41.5
10 <i>Alosa fallax</i>	100	31	47	15	pol(Long, 2) + pol(Surf, 2) + pol(TempWin, 2)	20.2
11 <i>Alosa immaculata</i>	182	0	10	4	pol(Elv, 2) + pol(Long, 2) + pol(TempSum, 2)	65.2
12 <i>Alosa tanaica</i>	182	3	7	4	pol(Long, 2) + Surf + pol(TempAnn, 2)	61.6
13 <i>Vimba vimba</i>	143	14	25	2	pol(Hdam, 2) + Long + PopDen	30.5
14 <i>Osmerus eperlanus</i>	133	5	22	10	Hdam + pol(Surf, 2) + pol(TempSum, 2)	53.2
15 <i>Coregonus</i> spp.	167	6	10	11	pol(Long, 2) + Surf + pol(TempSum, 2)	71.6
16 <i>Salmo caspius</i>	183	13	0	0	pol(Long, 2) + pol(PrecWin, 2)	100
17 <i>Salmo labrax</i>	179	17	0	0	pol(Long, 2) + pol(Surf, 2) + pol(TempWin, 2)	77.7
18 <i>Salmo salar</i>	109	35	28	24	pol(Pdam, 2) + pol(PopDen, 2) + pol(TempSum, 2)	53.6
19 <i>Salmo trutta</i>	47	10	23	112	Long + pol(Pdam, 2) + pol(TempWin, 2)	29.3
20 <i>Salvelinus alpinus</i>	172	3	13	8	pol(PopDen, 2) + PrecWin + pol(TempAnn, 2)	64
21 <i>Liza ramada</i>	59	9	62	54	pol(Hdam, 2) + Long + pol(TempSum, 2)	33.7
22 <i>Platichthys flesus</i>	41	17	80	39	pol(Long, 2) + Surf + pol(TempSum, 2)	32

Table 4 Bootstrap evaluation of some statistics obtained from the models, for R = 1,000 bootstrap trials. The resampling here is stratified by the response variable, to have all ordinal classes represented at least one in every bootstrap sample. In bold, the Somers' D_{xy} measure of association between ordinal scales. In plain text, the Nagelkerke's R_N^2 judging the predictive strength of the model. The list is ordered taxonomically according to Kottelat (1997) and Kottelat & Freyhof (2007)

Species	Original value		Training		Test		Bias (overfitting)		Corrected value	
<i>Caspiomyzon wagneri</i>	1	0.88	1	0.92	0.99	0.84	0.006	0.08	0.99	0.80
<i>Lampetra fluviatilis</i>	0.81	0.65	0.82	0.66	0.80	0.62	0.02	0.04	0.79	0.61
<i>Petromyzon marinus</i>	0.85	0.76	0.85	0.77	0.84	0.76	0.01	0.02	0.84	0.75
<i>Anguilla anguilla</i>	0.83	0.80	0.83	0.81	0.83	0.79	0.006	0.02	0.82	0.78
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	0.85	0.77	0.69	0.80	0.88	0.75	-0.18	0.06	1	0.72
<i>Acipenser naccarii</i>	1	1	1	1	0.98	0.85	0.02	0.15	0.98	0.85
<i>Acipenser stellatus</i>	0.92	0.68	0.92	0.70	0.91	0.67	0.006	0.04	0.92	0.64
<i>Huso huso</i>	0.95	0.71	0.96	0.75	0.94	0.68	0.02	0.07	0.94	0.64
<i>Alosa alosa</i>	0.84	0.58	0.85	0.60	0.84	0.57	0.01	0.03	0.83	0.55
<i>Alosa fallax</i>	0.56	0.42	0.58	0.44	0.55	0.40	0.03	0.04	0.53	0.38
<i>Alosa immaculata</i>	0.97	0.72	0.97	0.72	0.96	0.68	0.01	0.08	0.96	0.64
<i>Alosa tanaica</i>	0.96	0.69	0.96	0.72	0.96	0.66	0.006	0.06	0.96	0.63
<i>Vimba vimba</i>	0.79	0.47	0.79	0.48	0.77	0.46	0.02	0.03	0.76	0.43
<i>Osmerus eperlanus</i>	0.92	0.70	0.92	0.72	0.91	0.69	0.01	0.04	0.90	0.67
<i>Coregonus</i> spp.	0.98	0.82	0.97	0.85	0.96	0.77	0.01	0.08	0.97	0.74
<i>Salmo caspius</i>	1	1	1	1	0.99	0.84	0.009	0.16	0.99	0.84
<i>Salmo labrax</i>	0.98	0.82	0.99	0.88	0.97	0.77	0.02	0.11	0.96	0.71
<i>Salmo salar</i>	0.89	0.79	0.89	0.80	0.88	0.78	0.01	0.02	0.88	0.77
<i>Salmo trutta</i>	0.70	0.63	0.71	0.54	0.69	0.51	0.02	0.03	0.68	0.50
<i>Salvelinus alpinus</i>	0.96	0.74	0.97	0.78	0.95	0.71	0.02	0.07	0.94	0.68
<i>Liza ramada</i>	0.73	0.62	0.74	0.63	0.73	0.61	0.01	0.02	0.72	0.60
<i>Platichthys flesus</i>	0.69	0.60	0.70	0.61	0.68	0.59	0.01	0.02	0.68	0.57

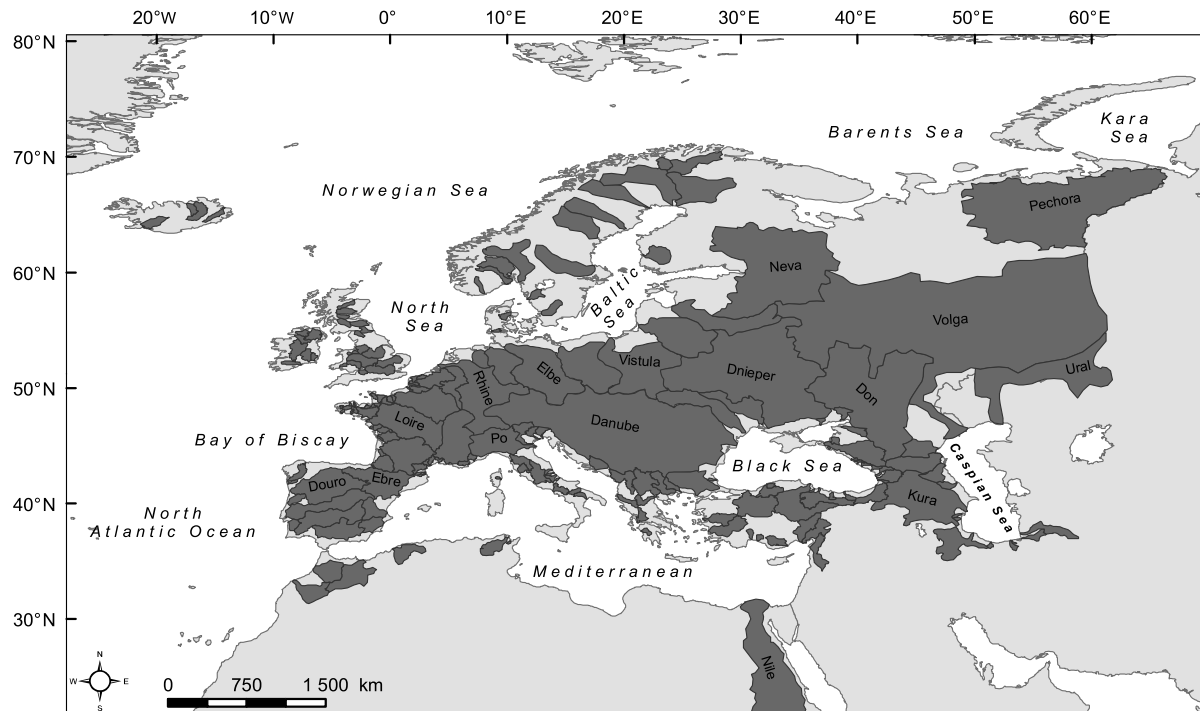


Fig. 1 Map of the study area with basins spread across Europe, North Africa and the Middle East. Kapissilit river in Greenland and Nile river in Egypt were truncated to offer better visualisation.

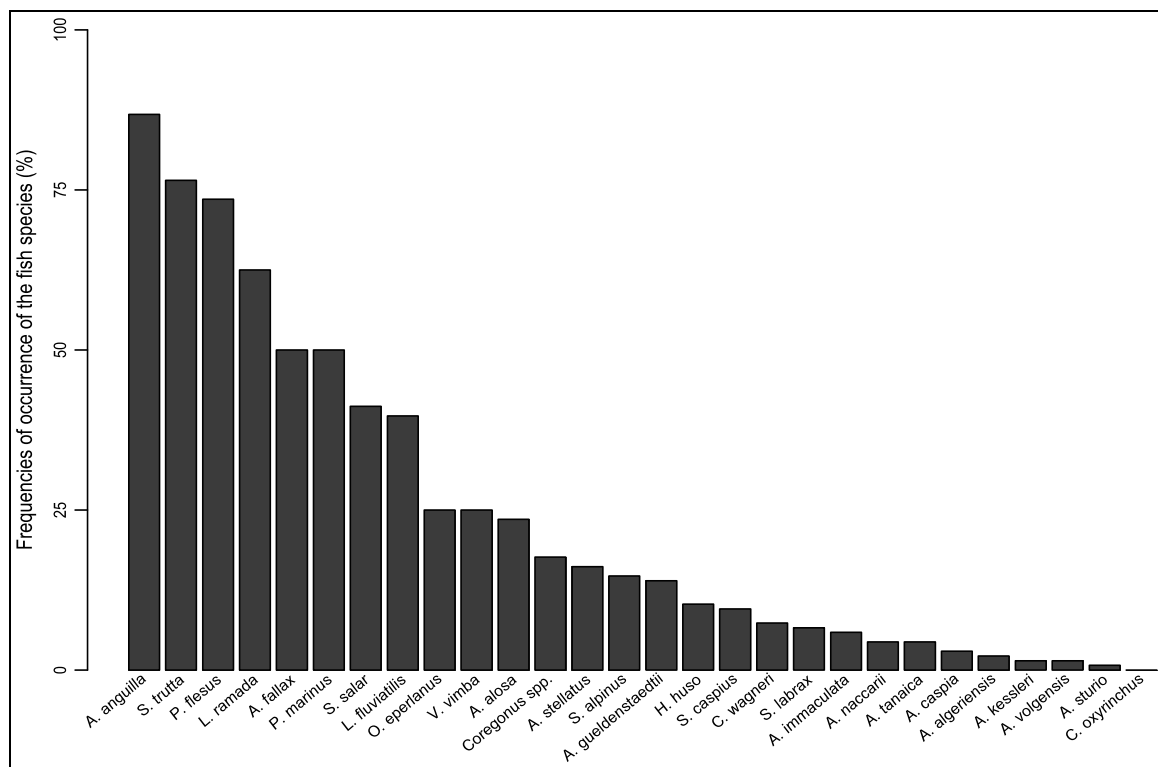


Fig. 2: Frequency of occurrence of the diadromous fishes currently encountered in Europe, North Africa and the Middle East. The values were based on the 136 basins with an abundance level for all the 28 species.

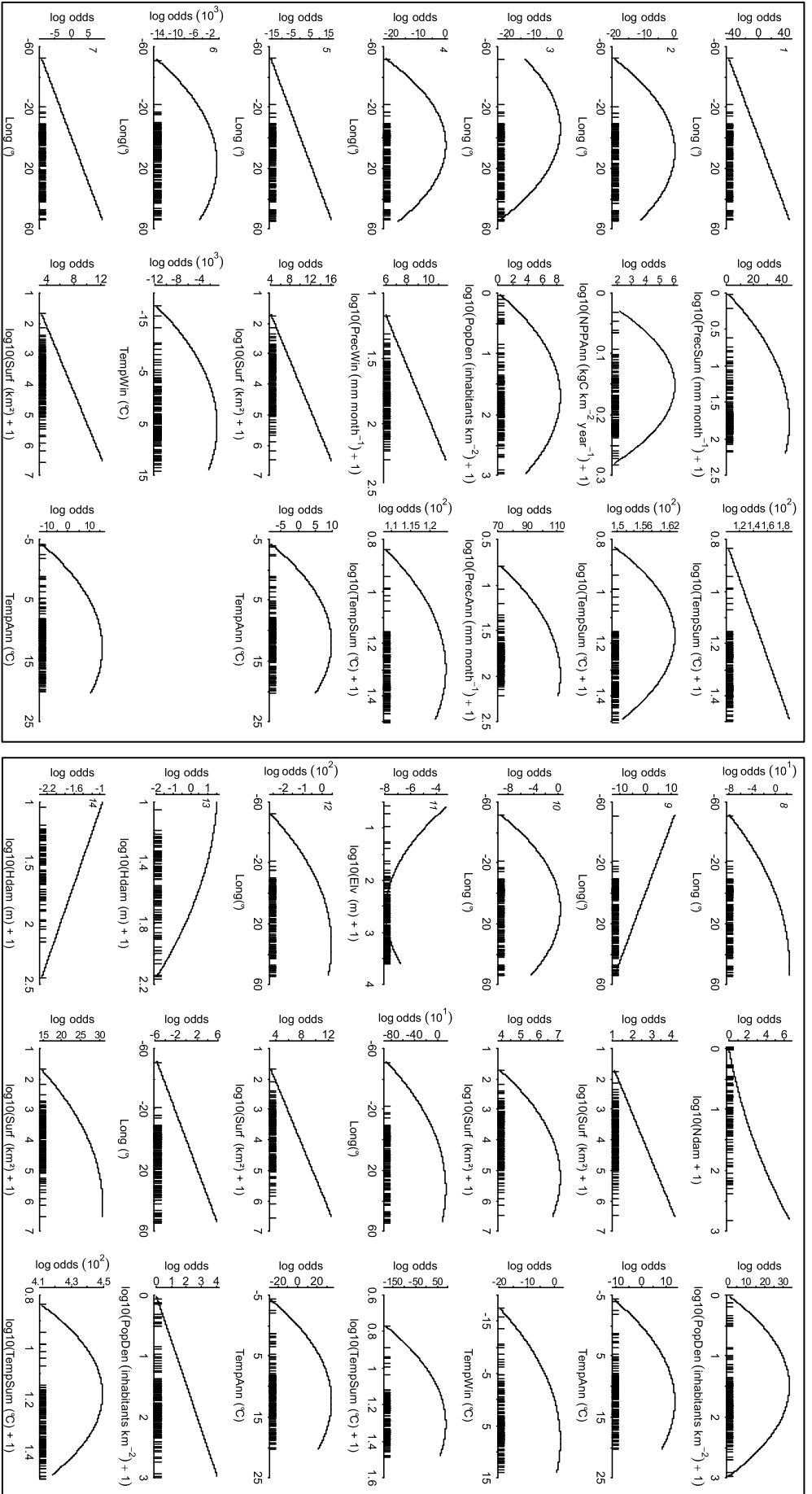


Fig. 3: The partial effect of each predictor on the log odds, holding non-plotted predictors adjusted to zero. Intercepts were omitted from consideration. X-axis tick marks showed the distribution of the predictor values. All predictors listed in Table 3 were plotted and each line of plots represented a different species with numbers between 1 and 20 corresponding to the species code mentioned in Table 3.

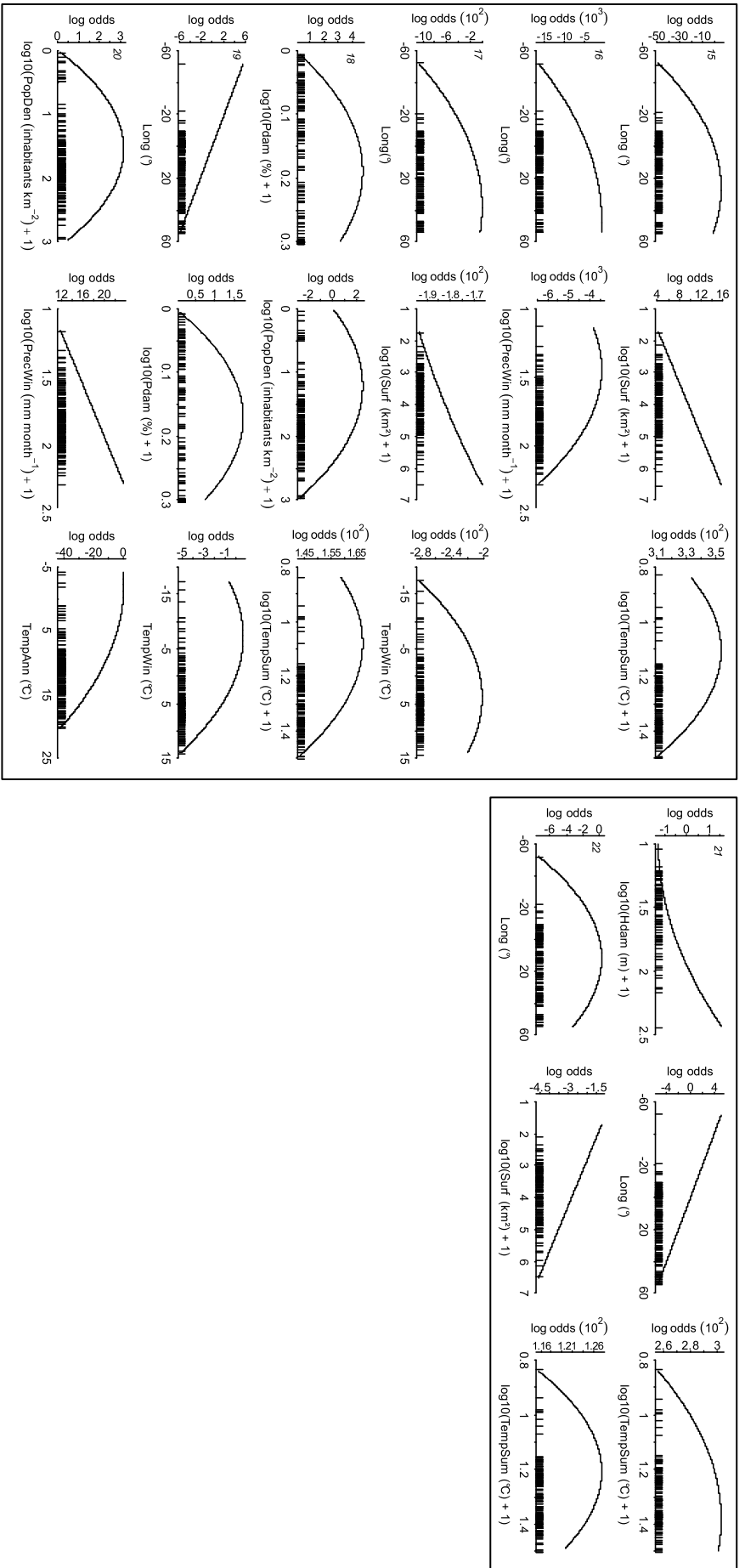


Fig. 3: The partial effect of each predictor on the log odds, holding non-plotted predictors adjusted to zero. Intercepts were omitted from consideration. X-axis tick marks showed the distribution of the predictor values. All predictors listed in Table 3 were plotted and each line of plots represented a different species with numbers between 1 and 20 corresponding to the species code mentioned in Table 3.

Chapitre VI

Importance d'une approche intégrant la dynamique des populations

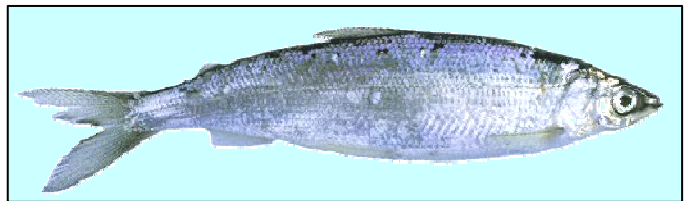


Osmerus eperlanus - Photo Kent Andersson



Coregonus oxyrinchus - Photo Jörg Freyhof
Espèce probablement éteinte

Des espèces appartenant à l'ordre des salmoniformes



Coregonus albula - Photo Lauri Urho



Coregonus maraena - Photo Jörg Freyhof

Des espèces nordiques du genre
coregonus
(regroupées sous l'intitulé *coregonus* spp.
dans ce manuscrit)

Ce dernier chapitre avant la discussion - conclusion finale aborde la problématique délicate du couplage entre l'approche empirique utilisée tout au long de ce manuscrit et l'approche mécanistique basée sur les processus. L'objectif est de pouvoir apporter un niveau d'information supplémentaire sur un bassin versant dans le contexte du changement climatique. Le premier niveau, pour lequel les modèles présentés dans le chapitre IV « Impact du changement climatique sur la distribution 1900 » ont été développés, répond à la question « les conditions climatiques projetées sur ce bassin versant sont-elles favorables ou non pour cette espèce ? ». Le second niveau devait, quant à lui, répondre à la question suivante « les valeurs projetées pour les descripteurs majeurs du cycle de vie dans ce bassin versant sont-elles favorables ou non à cette espèce ? ». Cependant, comme cela a été indiqué dans le chapitre I introductif, la question n'a pu être traitée que partiellement. Une partie des résultats intermédiaires est présentée sous la forme d'une short-note.

6.1 Une étape dans le cheminement

6.1.1 Le schéma général

Le protocole développé pour répondre à cet objectif comprend quatre étapes : (1) la collecte des données et le développement de la base EuroTrait 1.0 ; (2) l'évaluation des gradients latitudinaux dans les descripteurs du cycle de vie de l'espèce. Cette étape exploratoire est dans la continuité des études antérieures sur la variabilité interpopulationnelle des caractéristiques du cycle de vie chez une même espèce ; (3) l'évaluation des relations de ces mêmes descripteurs du cycle de vie avec la température. Cette étape novatrice consiste à remplacer chaque latitude par la série de température expérimentée par l'individu moyen de la population. Ceci est rendu possible grâce au développement de bases de données climatiques avec de larges couvertures spatiale et temporelle telles que CRU T.S. 2.1. (Mitchell & Jones, 2005) ; (4) la projection des relations déterminées en (3) dans le contexte du changement climatique, en utilisant la base TYN S.C. 2.03 (Mitchell *et al.*, 2004). Dans le cadre de ce travail, le protocole a été réalisé jusqu'à l'étape (2) (Trancart, 2007) et une partie des résultats a été valorisée sous la forme d'une short-note présentée ci-dessous. En effet, l'article n'est centré que sur une seule espèce pour laquelle des gradients latitudinaux dans des traits associés à la reproduction avaient été « pressentis » mais jamais démontrés statistiquement. La réalisation des deux dernières étapes, (3) et (4), constitue une des perspectives fortes et à court terme de ce travail et s'intègre dans la dynamique actuelle de la communauté scientifique travaillant sur les modèles de distribution.

6.1.2 EuroTrait 1.0

Cette base de données regroupe des informations sur quatre espèces de poissons migrateurs amphihalins emblématiques, pour lesquelles de nombreuses études sur les caractéristiques de leur cycle de vie ont été menées : la grande alose, le saumon atlantique, la lamproie marine et l'anguille européenne. La zone couverte est limitée à la façade atlantique européenne, entre le sud du Maroc et le nord de la Norvège, de façon à ne prendre en compte, dans un premier temps, que la dimension latitudinale dans les aires de distribution de ces espèces. Les informations ont été collectées, comme dans l'ensemble de cette étude, à l'échelle du bassin versant. La latitude correspondante est celle de l'embouchure exprimée en degrés décimaux. Les données couvrent une période s'étendant sur l'ensemble de la seconde moitié du XX^{ème} siècle, principalement entre 1970 et 2005. Trois grandes catégories de variables décrivant le cycle de vie de l'espèce et les stades ont été répertoriées : les traits d'histoire de vie, les caractères morphologiques et les caractéristiques phénologiques. Les variables retenues couvrent, autant que la disponibilité des données le permet, la totalité du cycle de vie de l'espèce. À chaque saisie correspond une source bibliographique et généralement un commentaire permettant de retrouver l'information si nécessaire. Les sources sont majoritairement des articles scientifiques à comité de lecture, des thèses de doctorat et des rapports d'étude.

La phénologie a été définie plus tôt dans ce manuscrit comme le calendrier des activités saisonnières des animaux et des plantes (Walther *et al.*, 2002). L'histoire de vie d'un organisme est le patron de durée de la croissance, du développement, du stockage et de la reproduction, chaque histoire de vie individuelle étant, dans une certaine mesure, unique (Begon *et al.*, 1986).

6.1.3 Les lois écologiques sous-jacentes

Les études intra- ou interspécifiques de gradients latitudinaux dans les traits d'histoire de vie, les caractères morphologiques ou les caractéristiques phénologiques font intervenir de grandes lois écologiques sur lesquelles souvent aucun consensus n'a été arrêté depuis leur première définition des décennies auparavant. Ceci entraîne une grande confusion autour du nom même de la loi mais surtout autour de son contenu. De ce fait, ce paragraphe a pour but d'apporter les clarifications nécessaires à la loi sur laquelle l'article ci-dessous repose et de détailler, parmi les différentes versions existantes, laquelle a été retenue dans cette étude.

La loi de Bergmann a été énoncée, pour la première fois, par Christian Bergmann en 1847 (Bergmann, 1847) puis traduite partiellement de l'allemand par Frances James en 1970

(James, 1970) : « il est évident que généralement les espèces les plus grandes vivent vers le nord et les espèces les plus petites vers le sud ». Bergmann considère initialement que l'effet est interspécifique mais vraisemblablement entre des espèces fortement reliées. La formulation de la loi de Bergmann a été altérée par Rensch (1938). Cette révision est devenue la formulation actuelle la plus répandue de la loi de Bergmann : « les races de vertébrés à sang chaud des climats froids tendent à être plus grandes que les races de la même espèce des climats chauds ». Dans ce cas, la loi s'applique aux homéothermes exclusivement et à un niveau intraspécifique, le terme « race » pouvant être remplacé par celui « d'individu ». Même si l'auteur a insisté sur le fait que les modifications de la loi de Bergmann à des cas intraspécifiques lui incombait, cette formulation a été reprise sous le nom de loi de Bergmann, éclipsant toutes définitions antérieures (Mayr, 1956). Cependant, des auteurs ont essayé de clarifier la situation en reconstituant l'historique de la loi et en essayant d'accorder la communauté scientifique sur les intitulés à retenir (Blackburn *et al.*, 1999). Certains ont proposé, pour la version intraspécifique, le nom confus de « loi néobergmannienne » et d'autres celui de « loi de James », en reconnaissance du travail accompli par cet auteur dans ce domaine d'étude. Dans ces deux cas, l'appellation de « loi de Bergmann » était exclusivement conservée pour la variante interspécifique. D'autres propositions ont été faites, notamment d'apposer simplement à loi de Bergmann l'adjectif intra- ou interspécifique. Dans le cadre de cette présente étude, cette dernière option a été retenue. Elle permet de positionner le travail dans un corpus théorique connu de tous, *i.e.* la loi de Bergmann, tout en apportant un raffinement permettant d'éviter la confusion. Dans l'article, l'intitulé « *intraspecific Bergmann's rule* » est utilisé et suivi de l'explication : « pour une espèce couvrant une large aire géographique, les individus des climats froids tendent à être plus grands que les individus vivant dans les régions chaudes de la distribution ».

Parallèlement à ce débat, des auteurs ont tenté de faire admettre que ces définitions ne s'appliquaient pas uniquement aux homéothermes mais pouvaient être généralisables à l'ensemble des animaux et, que comme la latitude et le climat étaient fortement corrélés, la loi pouvait être dépeinte comme une relation latitude - taille positive (Ray, 1960; Lindsey, 1966).

Enfin, derrière ce patron se cache des mécanismes complexes qui sont certainement différents d'une espèce à l'autre ou d'un groupe d'espèces à un autre. Blackburn *et al.* (1999) ont proposé une revue complète des mécanismes potentiellement impliqués dans la loi de Bergmann interspécifique et par la suite, Angilletta *et al.* (2004) ont fait de même pour la loi de Bergmann intraspécifique. Ces deux revues montrent combien il est délicat, à l'heure actuelle, de se prononcer en faveur d'une explication plutôt que d'une autre. Dans l'article,

une certaine distance a , de ce fait, été conservée vis-à-vis du mécanisme physiologique explicatif, pour se concentrer sur le gradient, sa direction et les causes écologiques probables expliquant ce patron atypique.

6.2 L'article central

Cet article s'intitule « Variabilité latitudinale de l'âge et de la taille à la maturité parmi des populations de grande alose ». Il a été écrit en collaboration avec trois coauteurs affiliés au Cemagref et a été accepté par la revue *Journal of Fish Biology* en juillet 2008. Cette revue internationale est centrée sur tous les aspects de la recherche concernant les poissons et la pêche, *i.e.* l'aquaculture, la distribution, les migrations, les suivis de population ou encore la toxicologie. Les mots clés pour décrire ce travail sont : histoire de vie, gradient latitudinal, température, poissons migrateurs amphihalins et *Alosa alosa*.

6.2.1 Le résumé en français

L'âge et la longueur totale (L_T) à la maturité chez la grande alose présentent un gradient latitudinal négatif et significatif sur l'aire de distribution de l'espèce. Des conditions thermiques particulières expérimentées sur l'aire de distribution pourraient être le facteur clé impliqué dans l'explication de cette tendance négative.

À noter...

La latitude étant fortement corrélée à la température en Europe^{††††††††††}, ces résultats mettent en évidence la sensibilité à la température de traits d'histoire de vie majeurs associés à la reproduction. Ainsi, ces résultats renforcés par ceux obtenus pour d'autres espèces de poissons migrateurs amphihalins (Trancart, 2007) soulignent la nécessité d'obtenir des projections de ces paramètres dans le contexte du changement climatique.

^{††††††††††} Matrice des corrélations des variables explicatives candidates dans les modèles de distribution ; Spearman r supérieur à 0,7.

6.2.2 L'article au format de la revue

Latitudinal variations in age and size at maturity among allis shad populations

G. LASSALLE, T. TRANCART, P. LAMBERT AND E. ROCHARD

*Cemagref, Estuarine Ecosystems and Diadromous Fishes Research Unit, 50
avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France*

(Received 3 April 2008, Accepted 23 July 2008)

Age and total length (L_T) at maturity of allis shad *Alosa alosa* exhibited a significant negative latitudinal gradient over the species' distribution range. Particular thermal conditions experienced over the distribution area could be the key factor involved to explain this negative trend.

© 2008 The Authors

Journal compilation © 2008 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: Life-history; latitudinal gradient; temperature; *Alosa alosa*; diadromous fishes.

Biogeographical trends in life-history variables of organisms often vary along a latitudinal gradient because of predictable changes in important environmental factors, as seen from studies on freshwater fishes (Blanck & Lamouroux, 2007), amphibians (Morrison & Hero, 2003) and birds (Chalfoun & Martin, 2007). Among anadromous fishes, geographical variations in life-history traits have been reported in many species and frequently occur in latitudinal clines (L'Abée-Lund *et al.*, 2004; Power *et al.*, 2005).

The life-history of allis shad *Alosa alosa* (L.) is well known. The species has a pelagic marine existence but migrates to the higher middle watercourse of rivers to spawn. The spawning migration of adults takes place from December for the Moroccan populations to August for few French populations when temperatures range from 12-20° C (Mennesson-Boisneau *et al.*, 2000b). Generally, anadromous allis shad are considered semelparous, since no more than 5-6% of the Atlantic stock spawn more than once (Mennesson-Boisneau *et al.*, 2000a). Adult shad do not feed during their spawning migration (Mennesson-Boisneau *et al.*, 2000b). Shad spawn mainly at night between April and mid-August in habitat characterised by a coarse substrate and a water temperature between 16 and 18° C (Cassou-Leins *et al.*, 2000). Downstream migration towards the sea occurs in schools, taking place in the summer, and lasts from 3 to 6 months according to juveniles captures (Taverny *et al.*, 2000). However, a recent study based on spawners showed an estuarine phase duration of 11 days on average (Lochet *et al.*, 2008). Most young-of-the-year reach the sea at the beginning of winter and remain on the continental shelf feeding mainly on zooplankton (Taverny & Elie, 2001).

Most life-history studies on allis shad have focused on single populations (Douchement, 1981; Eiras, 1981; Mennesson-Boisneau, 1990; Taverny, 1991; Sabatié, 1993; Prouzet *et al.*, 1994; Alexandrino, 1996; Véron, 1999; Lambert *et al.*, 2001; Maitland & Lyle, 2005). Studies that have sought to compare populations have been restricted to a limited geographic area or have compared only a handful of populations (Sabatié *et al.*, 1996). Few studies have attempted a detailed zoogeographic analysis of population life-history variable patterns.

Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +33 5 57 89 09 98; fax: +33 5 57 89 08 01; email: geraldine.lassalle@cemagref.fr

ALLIS SHAD LIFE-HISTORY TRAITS

The literature reviews by Baglinière & Elie (2000) and Aprahamian *et al.* (2003a) provided a useful compilation of the biological knowledge on the two European shad, allis shad and twaite shad *Alosa fallax* (Lacépède), at the end of the twentieth century. However, neither of these two studies analysed in a detailed way or demonstrated statistically the relationships between latitude and life-history variables for allis shad. This detailed analysis was performed for twaite shad by Aprahamian *et al.* (2003b).

The general aim of this study based on published data was to investigate patterns in allis shad age and size at sexual maturity along a latitudinal gradient of *ca.* 20° from the southern to the northern extent of the species' distribution range. In order to test whether latitudinal clines were significant and consistent, linear models were built. It was hypothesised that the direction of the latitudinal variations for these life-history traits was related to the occurrence of particular thermal conditions experienced over the species' distribution range.

The life-history characteristics, mean size (mm) and age (years) at sexual maturity of anadromous allis shad populations, were obtained from the literature (Table I). Landlocked populations were excluded from the analysis (Furnestin, 1952; Eiras, 1983). Size corresponded to fish total length (L_T). Fork length was converted to L_T with the equations provided in Aprahamian *et al.* (2003a) except for the study of Prouzet *et al.* (1994) for which conversion was done with the equations given by the authors in their paper. Ages were systematically determined from scales (Mennesson-Boisneau & Baglinière, 1992; Baglinière *et al.*, 2001).

The mean age and size at maturity for each river population were calculated using all the data weighted by the number of years where samples occurred. The magnitude of variation in traits was quantified by calculating, for each trait, the coefficient of variation (CV, standard deviation divided by mean, as percentage). Firstly, the assumption of normality of the data was checked with a Shapiro-Wilk test particularly relevant for small sample sizes. Then, linear models were built to study the relationship between latitude and both mean L_T and age at sexual maturity. Males and females were treated separately in the statistical analysis. The statistical software R 2.5.1 (R foundation core team, 2005) was used. The Cook's distance was examined as the measure of the global influence of an observation on all the predicted values of the model (Cook & Weinsberg, 1982). Observations with a Cook's distance above 1 were considered as outliers and were excluded from the model calibration data. Qualitative methods for checking the normality assumption in the residuals from the final linear models were also applied. Finally, significance of the model parameter estimates was assessed with a Student's t-test.

The entire allis shad distribution range in Europe was covered (Baglinière *et al.*, 2003). Data were found for 16 anadromous populations spread uniformly from the Sebou river in Morocco (34°25' N; 6°62' W, *i.e.* latitude and longitude at the outlet are in decimals) to the Solway Firth in Scotland (54°95' N; 3°95' W) (Table I; Fig. 1). "Run" was used to qualify the mean value calculated for each single basin and "range" was used to characterise the mean value calculated over the entire species' distribution range. Run-mean ages at first maturity ranged from 4.25 to 5.57 years for males (range-mean = 4.72 years; CV = 8.48%) and from 4.42 to 5.96 years for females (range-mean = 5.26 years; CV = 9.39%). Allis shad males became mature at a run-mean L_T between 459 and 570.1 cm (range-mean = 509.5 mm; CV = 6.61%). Run-mean L_T at maturity for females was between 536 and 636 cm (range-mean = 581.6 mm; CV = 6.16%). In most of the distribution area, males matured earlier (paired Student's t-test; $n = 24$; $P < 0.05$) and at a smaller L_T than females (paired Student's t-test; $n = 30$; $P < 0.05$). Age at maturity was significantly correlated with L_T at maturity with the r^2 value of 0.30; the earliest maturation took place in those populations with the smallest adults (Pearson correlation; $n = 22$; $P < 0.05$).

G. LASSALLE ET AL.

Linear models were established for both males and females (Table II). No outlier was excluded from the analysis according to Cook's distance. Observation of the residuals from the linear models showed that the assumption of normality was reasonably well adhered to. Run-mean age at maturity was negatively related to latitude for males and females with r^2 values of 0.34 and 0.26 respectively (Fig. 2a). Run-mean L_T at maturity was more strongly and negatively linked to latitude with higher r^2 values, *i.e.* 0.59 and 0.51 for males and females respectively (Fig. 2b). Comparisons of Moroccan and Portuguese basins *versus* northern basins showed significant larger L_T at maturity in the first group (U-test, $n = 15$, $P < 0.05$). However, ages did not differ significantly between the two groups (Student's test, $n = 12$, $P > 0.05$).

Firstly, our study demonstrated that females mature older and at a larger L_T than males over the species' distribution range. This finding is in accordance with previous results for four species of American shads (Leggett & Carscadden, 1978; Loesch, 1987). According to Aprahamian *et al.* (2003b), the majority of twaite shad females mature at 4 to 5 years and the males 1 year earlier. However, due to the lack of long-term study on this species (Mennesson-Boisneau *et al.*, 2000a), with the exception of the 1979-1998 survey of the Severn river population (Aprahamian & Lester, 2001), interpretation of the data must be viewed with caution because of small sample sizes.

Our work therefore provided sound and reliable information which confirmed the assertion of Mennesson-Boisneau *et al.* (2000a) and Aprahamian *et al.* (2003a) that, for allis shad, age and L_T at maturity exhibit a negative latitudinal gradient. Linear models of age and L_T at maturity based on all the published data available were successfully established for both males and females (Table II; Fig. 2). Comparisons among populations must, however, be taken with caution since different types of sampling methods were used and since little information exists on the size selectivity of the sampling gears (Kristiansen, 1997). In addition to this, there was also a marked diversity among the year of sampling (1977 to 2005; Table I). As the growing phase occurs at sea for anadromous species (McDowall, 1988), this latitudinal pattern is only relevant if the marine growing areas are near the natal river. In general, the marine distribution of allis shad takes place near the coast, and this is even more pronounced for twaite shad (Taverny *et al.*, 2000). Moreover, in Morocco, the growing area of allis shads is ~ 400 km south of the Sebou river in the upwelling zone between Essaouira (31.51° N; 9.77° W) and Agadir (30.42° N; 9.60° W) (Taverny *et al.*, 2000).

This latitudinal pattern must be placed into the general frame of intraspecific Bergmann's rule which states that within a species covering a large geographical area, individuals from cooler climates tend to be larger than individuals living in warmer parts of their range (Mayr, 1956). Since temperature and other environmental variables are highly correlated with latitude, Bergmann's rule has often been portrayed as a positive relation between latitude and size. Although Bergmann's rule is generally thought to apply to homeotherms, evidence suggests that it might also apply to aquatic poikilotherms (Ray, 1960; Lindsey, 1966). Nevertheless, for poikilotherms, this size trend cannot be explained by heat conservation: a higher body surface-to-volume ratio in warm areas enables effective heat dissipation and a lower surface-to-volume ratio reduces loss in cold areas (Mayr, 1956). The metabolic rates of these animals are chiefly influenced by variation in ambient temperature Brett & Groves, 1979). In fishes, this latitudinal trend in body size was mostly attributed to delayed age at maturity as a response to reduced growth rate and mortality at low water temperature (Alm, 1959; Pauly, 1980). However, the ecological significance of Bergmann's rule is still highly controversial (McNab, 1971) and its strict application to poikilotherms remains questionable (Knouf, 2002).

ALLIS SHAD LIFE-HISTORY TRAITS

Temperature plays an important role in the distribution of allis shad, as in the distribution of most of the diadromous fishes encountered in Europe (Bégout *et al.*, 2007; Lassalle *et al.*, 2008). During its marine phase, allis shad experiences particular thermal conditions in the south of its distribution area. Indeed, seasonal upwelling occurs in summer along the western African coast up to Morocco and along the western Iberian coast and brings cold bottom water to the surface (Nykjaer & Van Camp, 1994). Therefore the moderate thermal conditions experienced by shad at sea in this zone (14-18° C) could explain the opposite L_T and age at maturity cline for this species (Sabatié, 1993; Mennesson-Boisneau *et al.*, 2000a). The significant larger L_T found in Morocco and Portugal compared to basins further north strengthened this hypothesis. As in the study by Meiri *et al.* (2007) on latitudinal trend in mammal body size, food availability could also be a key factor that influences body size, especially in the cold and nutrient rich upwelling waters. However, the effect of resource availability on poikilotherm size is yet not well known (Angilletta & Dunham, 2003).

This study was carried out with the financial support of the Adour-Garonne Water Agency and the French Ministry of Ecology and Sustainable Development "Programme GICC: Gestion et Impact du Changement Climatique/ Management and Impact of Global Warming". Thanks to Jean-Luc Baglinière for his helpful comments on the early draft of the manuscript and for the additional data provided. Many thanks are also due to Jacques Dumas, Alexander Lyle and Peter Maitland for their valuable help during data collection.

References

- Acolas, M. L., Véron, V., Jourdan, H., Bégout, M. L., Sabatié, M. R. & Baglinière, J. L. (2006). Upstream migration and reproductive patterns of a population of Allis shad in a small river (L' Aulne, Brittany, France). *ICES Journal of Marine Science* **63**, 476-484.
- Alexandrino, P. J. (1996). Estudo de populações de Savel (*Alosa alosa* L.) e Savelha (*Alosa fallax* Lacépède) : análise da diferenciação interspecifica subestruturação e hibridação. Dissertação de Doutoramento, University of Porto, Porto.
- Alm, G. (1959). Connection between maturity, size, and age in fishes. *Institute of Freshwater Research* **40**.
- Angilletta, M. J. J. & Dunham, A. E. (2003). The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *The American Naturalist* **162**, 332-342.
- Aprahamian, M. W., Aprahamian, C. D., Baglinière, J. L., Sabatié, R. & Alexandrino, P. (2003a). *Alosa alosa* and *Alosa fallax* spp. Literature Review and Bibliography. Environment Agency **W1-014/TR**.
- Aprahamian, M. W., Baglinière, J. L., Sabatié, M. R., Alexandrino, P. J., Thiel, R. & Aprahamian, C. D. (2003b). Biology, status, and conservation of the anadromous Atlantic twaite shad *Alosa fallax fallax*. In *Biodiversity, status, and conservation of the world's shads* (Limburg, K. E. & Waldman, J. R., eds.), pp. 103-124. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society.
- Aprahamian, M. W. & Lester, S. M. (2001). Variation in the age at first spawning of female Twaite shad (*Alosa fallax fallax*) from the River Severn, England. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **362/363**, 941-951.
- Baglinière, J. L. & Elie, P., eds. (2000). *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp)*. Paris: Cemagref Editions / INRA Editions.
- Baglinière, J. L., Sabatié, M. R., Aprahamian, M. W., Alexandrino, P. J., Aprahamian, C. D., Assis, C. A., Cassou-Leins, J. J., Le Corre, M., Mennesson-Boisneau, C., Martin-Vandembulcke, D., Rochard, E. & Teixeira, C. (2001). Guide pour l'interprétation des

G. LASSALLE ET AL.

- écailles et l'estimation de l'âge chez les aloses (*Alosa* sp.) de la façade Atlantique-Est et de la Méditerranée-Ouest. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **357/360**, 485-530.
- Baglinière, J. L., Sabatié, M. R., Rochard, E., Alexandrino, P. J. & Aprahamian, M. W. (2003). The Allis shad (*Alosa alosa* Linneus, 1758): biology, ecology, range and status of populations. In *Biodiversity, status, and conservation of the World's shads* (Limburg, K. E. & Waldman, J. R., eds.), pp. 85-102. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society.
- Béguer, M., Beaulaton, L. & Rochard, E. (2007). Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe: large scale explanatory factors. *Ecology of Freshwater Fish* **16**, 221-237.
- Bernier, S. & Piquet, J. (2002). Caractérisation de la population d'aloses de la Vire. Suivi des phases migratrice et reproductrice. Scénarios potentiels de mise en valeur. Mémoire de D.E.S.S "Gestion Intégrée des Ressources en Eaux Continentales", Université de Metz, Metz.
- Blank, A. & Lamouroux, N. (2007). Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. *Journal of Biogeography* **34**, 862-875. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01654.x
- Brett, J. R. & Groves, T. D. D. (1979). Physiological energetics. In *Bioenergetics and growth*, Vol. 8 (Hoar, W. S., Randall, D. J. & Brett, J. R., eds.), pp. 279-352. New-York: Academic Press.
- Cassou-Leins, J. J., Cassou-Leins, F., Boisneau, P. & Baglinière, J. L. (2000). La reproduction. In *Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.)*. *Ecologie et variabilité des populations* (Baglinière, J. L. & Elie, P., eds.), pp. 73-92. Paris: Cemagref Editions / INRA Editions.
- Chalfoun, A. D. & Martin, T. E. (2007). Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis. *Animal Behaviour* **73**, 579-585.
- Cook, R. D. & Weinsberg, S. (1982). *Residuals and influence in regression*. New-York / London: Chapman and Hall.
- Douchement, C. (1981). Les aloses des fleuves français *Alosa fallax* Lacépède, 1803 et *Alosa alosa* Linné, 1758 - Biométrie, écobiologie : autonomie des populations. Thèse de Doctorat, Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier.
- Eiras, J. C. (1981). Contribução para o conhecimento da biologia de *Alosa alosa* L. Estudo de algumas modificações somáticas, fisiológicas e bioquímicas durante a migração anadroma no rio Douro. Dissertação de Doutorado, Faculdade de Ciências da Universidade do Porto, Porto.
- Eiras, J. C. (1983). Some aspects on the biology of a landlocked population of anadromous shad *Alosa alosa* L. *Publicações do Instituto de Zoologia Dr. Augusto Nobre* **180**, 1-16.
- Furnestin, J. (1952). L'alose d'El Kansera, cas d'une adaptation totale d'une espèce anadrome aux eaux douces. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris* **234**, 2018-2020.
- Gatel, F. (2005). Caractérisation des populations de lamproies marines (*Petromyzon marinus*) et de grande alose (*Alosa alosa*) sur un petit fleuve breton, le Scorff. Mémoire de 4^{ème} année, École Supérieure d'Ingénieurs et Techniciens Pour l'Agriculture, Rouen.
- Goni, N. (2002). Caractéristiques biologiques des grandes aloses (*Alosa alosa* L.) adultes de la Nivelle : Démographie, croissance, migration. Mémoire de Master, INRA - Université de Pau et des pays de l'Adour, Saint-Pée sur Nivelle.
- Knouf, J. H. (2002). Regional analysis of body size and population density in stream fish assemblages: testing predictions of the energetic equivalence rule. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 1350-1360.

ALLIS SHAD LIFE-HISTORY TRAITS

- Kristiansen, H. R. (1997). Vulnerability-size effects of electric fishing on population estimate, size distribution and mean weight of a sea trout, *Salmo trutta* L., stock. *Fisheries Management and Ecology* **4**, 179-188. doi:10.1046/j.1365-2400.1997.00117.x
- L'Abée-Lund, J. H., Vøllestad, L. A. & Beldring, S. (2004). Spatial and temporal variations in the grilse proportion of Atlantic salmon in Norwegian rivers. *Transactions of the American Fisheries Society* **133**, 743-761.
- Lambert, P., Martin VanDembulcke, D., Rochard, E., Bellavaria, J. L. & Castelnaud, G. (2001). Age à la migration de reproduction des géniteurs de trois cohortes de grandes aloses (*Alosa alosa*) dans le bassin versant de la Garonne (France). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **362/363**, 973-987.
- Lassalle, G., Béguer, M., Beaulaton, L. & Rochard, E. (2008). Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: an approach using biogeographical models. *Biological Conservation* **141**, 1105-1118.
- Leggett, W. C. & Carscadden, J. E. (1978). Latitudinal variation in reproductive characteristics of American Shad (*Alosa sapidissima*): evidence for population specific life history strategies in fish. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **35**, 1469-1478.
- Lindsey, C. C. (1966). Body size of poikilotherm vertebrates at different latitudes. *Evolution* **20**, 456-465.
- Lochet, A., Jatteau, P., Tomas, J. & Rochard, E. (2008). Early life history of Allis shad (*Alosa alosa*) Linnaeus, 1758 in the Gironde-Garonne-Dordogne watershed. *Journal of Fish Biology* **72**, 946-960. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01776.x
- Loesch, J. G. (1987). Overview of life history aspects of anadromous Alewife and Blueback herring in freshwater habitats. *American Fisheries Society Symposium* **1**, 89-103.
- Maitland, P. S. & Lyle, A. A. (2005). Ecology of Allis Shad *Alosa alosa* and Twaite Shad *Alosa fallax* in the Solway Firth, Scotland. *Hydrobiologia* **534**, 205-221.
- Mayr, E. (1956). Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution* **10**, 105-109.
- McDowall, R. M. (1988). *Diadromy in fishes - Migrations between freshwater and marine environments*. London, UK: Croom Helm.
- McNab, B. K. (1971). On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology* **52**, 845-854.
- Meiri, S., Yom-Tov, Y. & Geffen, E. (2007). What determines conformity to Bergmann's rule? *Global Ecology and Biogeography* **16**, 788-794. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00330.x
- Mennesson-Boisneau, C. (1990). Migration, répartition, reproduction et caractéristiques biologiques des aloses (*Alosa* sp.) dans le bassin de la Loire. Thèse de Doctorat, Université de Rennes I, Rennes.
- Mennesson-Boisneau, C., Aprahamian, M. W., Sabatié, M. R. & Cassou-Leins, J. J. (2000a). Caractéristiques des adultes. In *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.)*. *Ecologie et variabilité des populations* (Baglinière, J. L. & Elie, P., eds.), pp. 33-53. Paris: Cemagref Editions / INRA Editions.
- Mennesson-Boisneau, C., Aprahamian, M. W., Sabatié, M. R. & Cassou-Leins, J. J. (2000b). Remontée migratoire des adultes. In *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.)*. *Ecologie et variabilité des populations* (Baglinière, J. L. & Elie, P., eds.), pp. 55-72. Paris: Cemagref Editions / INRA Edition.
- Mennesson-Boisneau, C. & Baglinière, J. L. (1992). Mise au point d'une méthode de détermination de l'âge de la grande Alose (*Alosa alosa*) à partir des écailles. In *Tissus durs et âge individuel des vertébrés* (Baglinière, J. L., Castanet, J., Conand, F. & Meunier, F., eds.), pp. 221-231. Paris: ORSTOM-INRA.

G. LASSALLE ET AL.

- Morrison, C. & Hero, J. M. (2003). Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology* **72**, 270-279. doi:10.1046/j.1365-2656.2003.00696.x
- Nykjaer, L. & Van Camp, L. (1994). Seasonal and interannual variability of coastal upwelling along northwest Africa and Portugal from 1981 to 1991. *Journal of Geophysical Research* **99**, 14197-14208.
- Pauly, D. (1980). On the interrelationship between natural mortality, growth parameters, and mean environments temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer* **39**, 175-192.
- Power, M., Dempson, J. B., Reist, J. D., Schwarz, C. J. & Power, G. (2005). Latitudinal variation in fecundity among Arctic charr populations in eastern North America. *Journal of Fish Biology* **67**, 255-273. doi:10.1111/j.0022-1112.2005.00734.x
- Prouzet, P., Martinet, J. P. & Badia, J. (1994). Caractérisation biologique et variation des captures de la grande alose (*Alosa alosa*) par unité d'effort sur le fleuve Adour (Pyrénées Atlantiques, France). *Aquatic Living Resources* **7**, 1-10.
- R foundation core team (2005). R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ray, C. (1960). The application of Bergmann's and Allen's rule to the poikilotherms. *Journal of Morphology* **106**, 85-108.
- Sabatié, M. R., Alexandrino, P. & Baglinière, J. L. (1996). Comparaison des caractéristiques biologiques de la grande alose (*Alosa alosa*) dans l'oued Sebou (façade Nord-Atlantique du Maroc) et dans le fleuve Lima (Portugal). *Cybium* **20**, 59-73.
- Sabatié, R. (1993). Recherche sur l'écologie et la biologie des aloses au Maroc (*Alosa alosa* Linné, 1758 et *Alosa fallax* Lacépède, 1803) - Exploitation et taxinomie des populations atlantiques - Bioécologie des aloses de l'oued Sebou. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Taverny, C. (1991). Contribution à la connaissance de la dynamique des populations d'aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax*) dans le système fluvio-estuarien de la Gironde : pêche, biologie, écologie - Etude particulière de la dévalaison et de l'impact des activités humaines. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux I, Bordeaux.
- Taverny, C., Belaud, A., Elie, P. & Sabatié, M. R. (2000). De l'œuf à l'adulte en mer. In *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.)*. *Ecologie et variabilité des populations* (Baglinière, J. L. & Elie, P., eds.), pp. 93-124. Paris: Cemagref Editions / INRA Editions.
- Taverny, C. & Elie, P. (2001). Régime alimentaire de la grande alose *Alosa alosa* (Linné, 1766) et de l'alose feinte *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) dans le Golfe de Gascogne. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **362/363**, 837-852.
- Véron, V. (1999). Les populations de grande Alose et d'Alose feinte des petits fleuves français du littoral Manche-Atlantique. Caractérisation morphologique, biologique et génétique. Mémoire de fin d'études pour l'obtention du DAA Halieutique, Laboratoire halieutique de l'ENSA de Rennes et INRA écologie aquatique de Rennes, Rennes.
- Véron, V., Sabatié, R., Baglinière, J. L. & Alexandrino, P. J. (2001). Première caractérisation morphologique, biologique et génétique des populations de grande alose (*Alosa alosa*) et d'alose feinte (*Alosa fallax* spp.) de la Charente (France). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **362/363**, 1037-1057.

ALLIS SHAD LIFE-HISTORY TRAITS

TABLE I: Run-mean size and age at maturity by location and literature source. To designate the latitude of each river, the location of the river mouth was used and expressed in decimals. Table I is ordered by increasing degrees of latitude.

Basin, country	Latitude (° N)	Life-history traits [†]	Sample Size	Sample Years	Male	Female	Sources
Sebou, Morocco	34.25	Age	729	1978-1988	5.00	5.80	Sabatié, 1993
		L_T	729	1978-1988	5.49	6.36	Sabatié, 1993
Mondego, Portugal	40.15	Age	20	1991-1994	5.57	5.55	Alexandrino, 1996
		L_T	20	1991-1994	5.70	6.33	Alexandrino, 1996
Douro, Portugal	41.15	Age	509	1977-1979	4.29	4.42	Eiras, 1981
		L_T	509	1977-1979	5.65	6.34	Eiras, 1981
Lima, Portugal	41.67	Age	158	1991-1994	4.98	5.94	Sabatié <i>et al.</i> , 1996
		L_T	183	1991-1994	5.37	6.34	Alexandrino, 1996
Nivelle, France	43.40	Age	257	1984-1992	4.77	5.26	Goni, 2002
		L_T	257	1984-1992	5.04	5.66	Goni, 2002
Adour, France	43.53	Age	219	1994	5.02	5.44	Baglinière & Elie, 2000
			487	1987-1991	5.1	5.8	Prouzet <i>et al.</i> , 1994
			89	1977-1979	4.32	6.41	Douchement, 1981
		L_T	219	1994	4.92	5.39	Baglinière & Elie, 2000
			487	1987-1991	5.01	5.31	Prouzet <i>et al.</i> , 1994
			141	1977-1979	4.80	5.43	Douchement, 1981
Garonne, France	45.58	Age	1646	1989-1991	4.86	5.02	Lambert <i>et al.</i> , 2001
			929	1986-1988	5.07	5.42	Taverny, 1991
			82	1977-1979	5.00	5.61	Douchement, 1981
		L_T	929	1986-1988	5.17	5.69	Taverny, 1991
			109	1977-1979	4.98	5.61	Douchement, 1981
Charente, France	45.94	Age	60	1997-1998	4.88	5.25	Véron <i>et al.</i> , 2001
		L_T	60	1997-1998	5.27	5.70	Véron <i>et al.</i> , 2001
Loire, France	47.20	Age	2213	1984-1989	4.37	4.96	Mennesson-Boisneau, 1990
			99	1977-1979	4.01	5.39	Douchement, 1981
		L_T	2213	1984-1989	4.93	5.64	Mennesson-Boisneau, 1990
			136	1977-1979	4.98	5.40	Douchement, 1981
Vilaine, France	47.50	L_T	11	1997-1998	4.73	5.49	Véron, 1999
Blavet, France	47.74	L_T	< 10	1997-1998	5.02	5.88	Véron, 1999
Scorff, France	47.74	Age	168	2003-2005	4.37	4.80	Gatel, 2005
Aulne, France	48.28	Age	316	2001-2002	4.35	4.94	Acolas <i>et al.</i> , 2006
			22	1997-1998	4.30	4.43	Véron, 1999
		L_T	316	2001-2002	4.96	5.56	Acolas <i>et al.</i> , 2006
			22	1997-1998	4.59	5.52	Véron, 1999
Orne, France	49.27	L_T	< 10	1997-1998	4.59	5.87	Véron, 1999
Vire, France	49.33	Age	261	2002	4.40	5.00	Bernier & Piquet, 2002
		L_T	< 10	1997-1998	5.02	5.64	Véron, 1999
Solway Firth, United Kingdom	54.95	L_T	132	1989-1994	4.79	5.46	Maitland & Lyle, 2005

[†] Age is expressed in years; L_T , total length in mm.

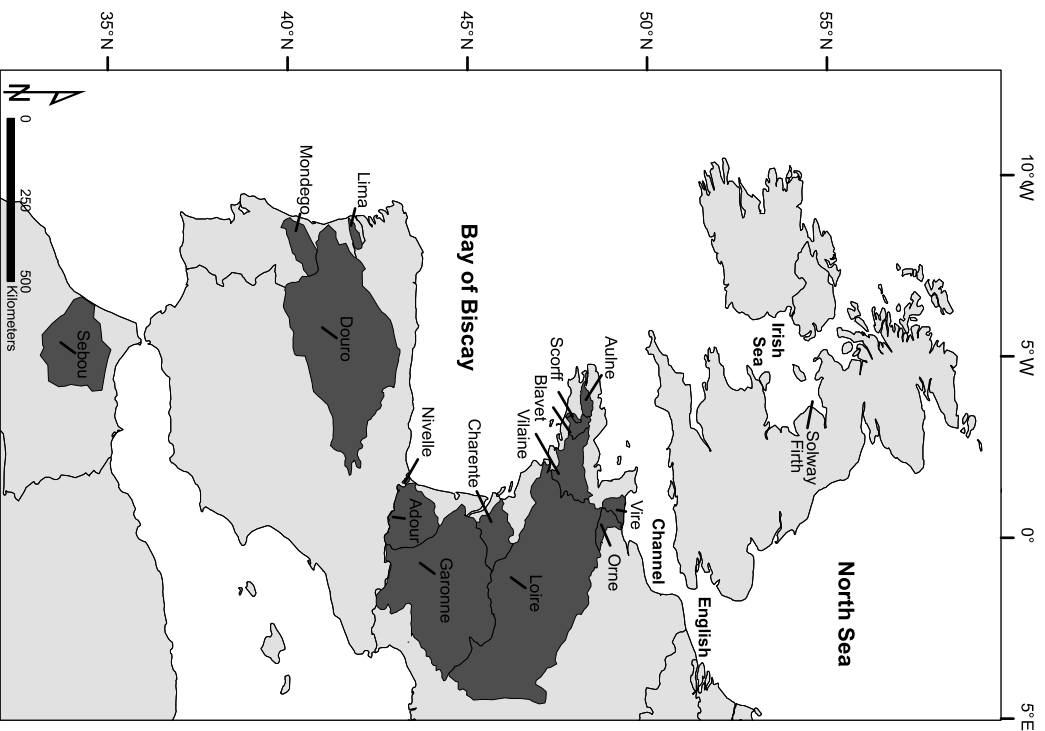


FIG. 1. Map indicating the general location (at basin scale) of allis shad populations included in this study.

TABLE II. Regression statistics for the four regression lines in Fig. 2, using model $Y = a + bX$ with a the intercept and b the slope. n is the number of observations used. X is the measurement of latitude and Y the related life-history trait value. r is the coefficient of correlation and r^2 the coefficient of determination. P -values represent the significance of the regression.

Life-history traits	n	a	b	P -values [†]	r	r^2
Female age at maturity	12	7.85	-0.06	•	-0.51	0.26
Male age at maturity	12	7.12	-0.05	*	-0.58	0.34
Female L_T [§] at maturity	15	818.6	-0.52	**	-0.71	0.51
Male L_T at maturity	15	749.8	-0.53	***	-0.77	0.59

† • $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$; § L_T , total length.

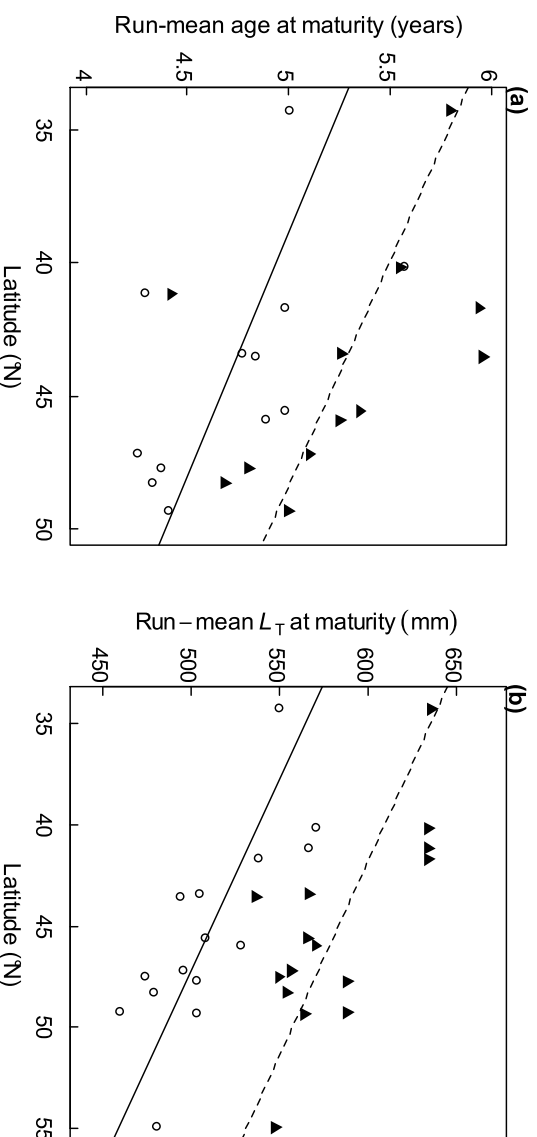


FIG. 2. Relationship between latitude and run-mean age (a) and run-mean size (total length, L_T) (b) at maturity for males (○) and females (▲); regression line for males (—); regression line for female (---).

6.3 Extension à d'autres espèces de poissons migrateurs amphihalins

À partir de données issues de la littérature, le gradient latitudinal négatif démontré pour la grande alose est replacé dans un contexte multispécifique afin de déterminer, au moins pour ces deux traits d'histoire de vie, *i.e.* l'âge et la taille à la maturité sexuelle, la tendance majoritaire au sein du groupe poissons migrateurs amphihalins. Cette partie a aussi pour but d'élargir et de conclure sur le respect ou non de la loi de Bergmann intraspécifique chez ce groupe.

6.3.1 Des gradients latitudinaux négatifs : quatre espèces sous influence

Un gradient latitudinal négatif de la taille à la maturité sexuelle a été observé pour la lamproie marine, entre 40,13 et 53,93 °N, avec des individus adultes de plus petite taille dans le nord de l'Europe (Beaulaton *et al.*, 2008). Les auteurs ont émis l'hypothèse que cette différence de taille à la maturité provenait probablement de différences de croissance et/ou de mortalité pendant la phase marine ectoparasitaire du poisson. De la même manière que pour la grande alose, ce gradient latitudinal, entre le Portugal et l'Allemagne, pourrait avoir comme origine l'upwelling saisonnier apparaissant le long des côtes ibériques (Figure 23). Cependant, les lamproies peuvent se distribuer de manière aléatoire le long de la côte atlantique, au gré des déplacements des poissons qu'elles parasitent. De plus, la philopatrie n'est pas démontrée pour cette espèce (Bergstedt & Seelye, 1995; Rodriguez-Munoz *et al.*, 2004). Par conséquent, l'influence des eaux riches et froides de l'upwelling doit être approfondie par des recherches sur la dispersion en milieu marin de larves métamorphosées de lamproie marine et sur le comportement de philopatrie des adultes. De plus, Bartel *et al.* (1993) ont déterminé, sur la base de 20 populations étudiées entre la rivière Tornionjoki en Finlande (65,84 °N ; 24,14 °E) et la baie de Szczecin en Pologne (53,80 °N ; 14,14 °E), que la taille à maturité des lamproies fluviatiles était plus grande dans les rivières du sud de la Baltique. Aucune explication écologique n'a été proposée par les auteurs. Néanmoins, la mer Baltique est une vaste étendue d'eau saumâtre, semi-fermée, avec une forte stratification thermique saisonnière et un gradient de salinité marqué entre le sud et le nord. De plus, il y a de fréquents épisodes d'upwelling près des côtes allemandes et polonaises (Siegel *et al.*, 2004). Par conséquent, comme pour les deux espèces précédentes, on note la présence d'upwellings côtiers dans le sud de l'aire d'étude, là où les individus sont les plus grands. Cependant, la même limitation s'applique à cette espèce qu'à la lamproie marine : cette espèce a une phase marine sous forme d'ectoparasite et des interrogations subsistent aussi sur son comportement philopatrick (Gaudron & Lucas, 2006). Enfin, pour le saumon atlantique, L'Abée-Lund *et al.* (2004) ont montré un gradient latitudinal négatif, entre 58,46 et 71,05 °N, dans l'âge à la maturité sexuelle. Selon ces auteurs, ce patron pourrait être lié aux

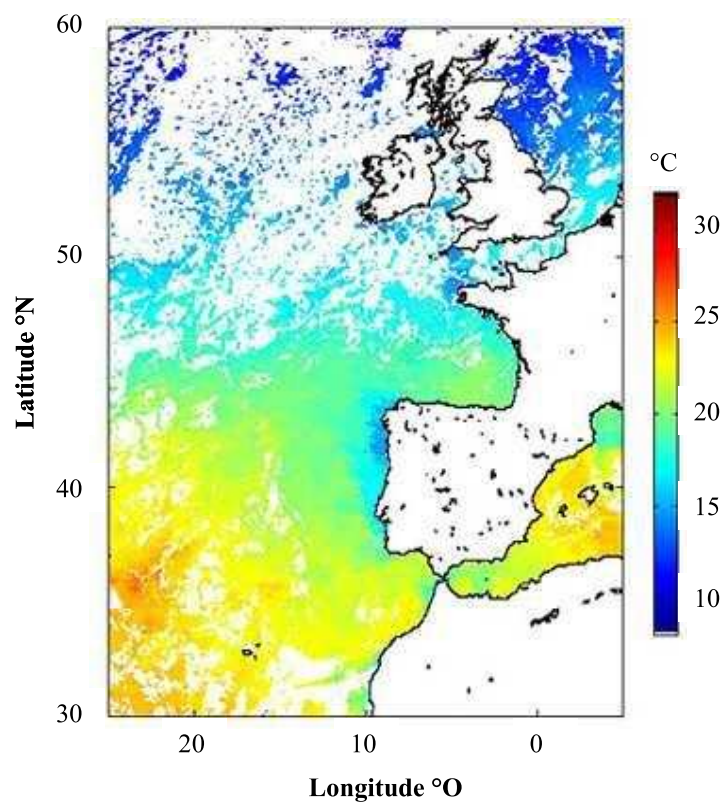


Figure 23 : Carte des températures de l'eau de surface montrant un upwelling automnal, entre le 26/09/2005 et le 04/10/2005, le long des côtes du Portugal et de l'Espagne. Les données satellitaires proviennent du satellite MODIS, mis en opération et géré par la NASA (<http://modis.gsfc.nasa.gov/>).

conditions climatiques prévalant dans le nord de la Norvège. En effet, au-delà des îles Lofoten (69 °N), l'effet de la dérive nord atlantique est fortement affaibli et par conséquent, les températures en mer sont extrêmement basses, fortement variables et non favorables. Or, les saumons norvégiens se nourrissent en mer, principalement dans la mer de Norvège (Hansen & Quinn, 1998). Durant la première année en mer, la distribution des saumons issus des rivières du nord de la Norvège est considérablement plus au nord que celle des saumons issus de rivières plus méridionales (Hansen & Jacobsen, 2003).

6.3.2 Des gradients latitudinaux positifs : une majorité d'espèces

Une recherche bibliographique approfondie a mis en évidence qu'une vingtaine d'espèces de poissons migrateurs amphihalins, appartenant à des familles variées, présente un gradient latitudinal positif de l'âge et/ou de la taille à la maturité sexuelle (Tableau 2 ; p. 38). De même que précédemment, cela concerne des investigations réalisées sur des aires géographiques contenant la totalité ou une majeure partie de l'aire de distribution de l'espèce.

Comme cela a été décrit plus haut dans le manuscrit, la loi de Bergmann intraspécifique (Mayr, 1956) indique, que pour une espèce couvrant une large aire géographique, les individus des climats froids tendent à être plus grands que les individus vivant dans les régions chaudes de la distribution. La température, comme d'autres variables climatiques, est souvent corrélée positivement avec la latitude. Ceci explique pourquoi la loi de Bergmann est généralement dépeinte comme une relation positive entre la latitude et la taille à un âge donné, la taille et l'âge maximum et l'âge et la taille à la maturité sexuelle. Cependant, le couple température - latitude pourrait, dans certains cas d'étude, s'affaiblir ou la relation s'inverser à cause notamment d'événements climatiques extrêmes agissant en bordure d'aire de distribution ou d'étude (Figure 23). Dans ce cas de figure, qui est celui rencontré pour la grande alose et pour deux espèces de lamproie, l'espèce suit bien la loi de Bergmann intraspécifique, avec des individus de plus grande taille dans les eaux froides. Seulement, les eaux froides ne sont plus au nord de la zone d'étude comme cela est généralement le cas dans l'hémisphère Nord. Pour conclure, sur la base des données bibliographiques collectées et de cette analyse qualitative, il semble donc très probablement que la majorité des espèces citées dans ce chapitre suit la loi de Bergmann. Seul l'exemple du saumon reste ambigu car il ne rentre dans aucun des cas décrits plus haut. La relation est négative mais ne s'explique pas par un déplacement dans l'espace géographique de la zone froide. Cependant, ces conclusions devraient être complétées par des expériences contrôlées en laboratoire. En effet, dans le milieu naturel, différents facteurs varient simultanément, *e.g.* température, quantité et qualité de la nourriture, quantité d'oxygène dissout. De ce fait, l'attribution à un facteur en particulier du patron dans l'âge et/ou la taille à la maturité est rendue délicate (Arendt, 2007).

Chapitre VII

Discussion générale - Conclusions - Perspectives

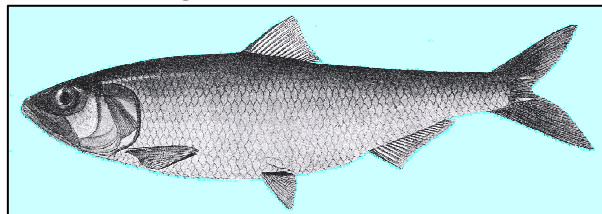
Alosa caspia - Image extraite de Svetovidov (1952)

Alosa caspia - Image extraite de Berg (1932)



Alosa volgensis - Image extraite de Berg (1932)

Les aloses de la mer Caspienne



Alosa kessleri - Photo Bart Hillen

Alosa kessleri - Image extraite de Svetovidov (1952)

